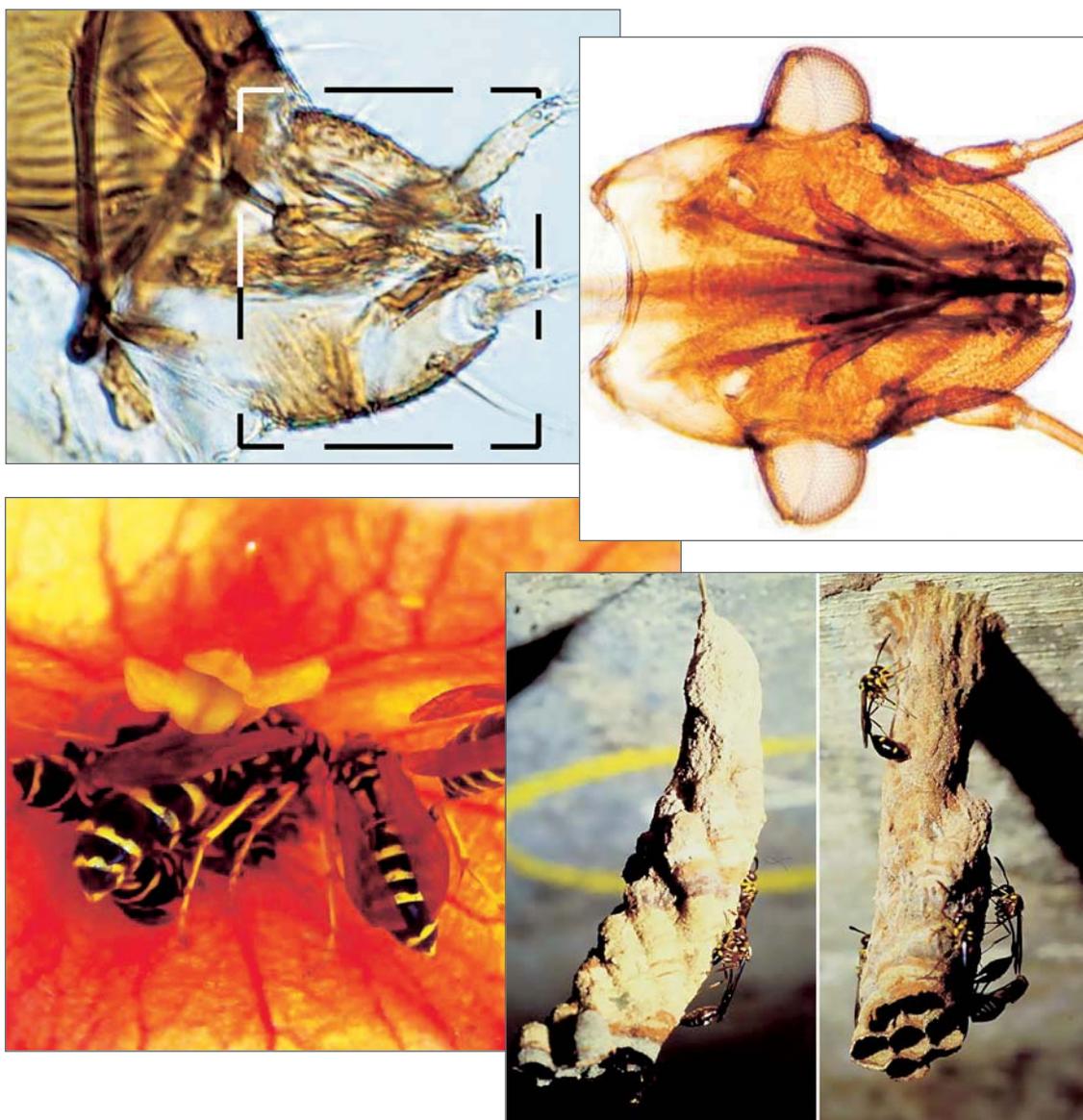




Tavole Rotonde sui maggiori problemi
riguardanti l'Entomologia Agraria in Italia
Sotto gli auspici del MIPAAF

XVI. SIGNIFICATO NATURALE DELLA BIODIVERSITÀ DEGLI INSETTI





Tavole Rotonde sui maggiori problemi
riguardanti l'Entomologia Agraria in Italia
Sotto gli auspici del MIPAAF

XVI.
**SIGNIFICATO NATURALE
DELLA BIODIVERSITÀ DEGLI INSETTI**

SEDUTA PUBBLICA DELL'ACCADEMIA
FIRENZE 23 NOVEMBRE 2007

Tavola Rotonda coordinata da Mario SOLINAS, Accademico

ACCADEMIA NAZIONALE
ITALIANA DI ENTOMOLOGIA
Firenze 2007

© 2007 Accademia Nazionale Italiana di Entomologia
50125 Firenze - Via Lanciola 12/a

ISBN 10: 88-901589-9-9
ISBN 13: 978-88-90-1589-9-5

INDICE

BACCETTI B. – Presentazione.....	Pag.	5
SOLINAS M. – Prefazione.....	»	7
DALLAI R. – <i>Modelli citologico-strutturali negli insetti: variazioni sul tema</i>	»	9
MINELLI A. – <i>The insect biological cycle as evolutionary arena: a short account of insect diversity from an evo-devo point of view</i>	»	17
NUZZACI G., PORCELLI F. – <i>Biodiversità e convergenze funzionali adattative nelle parti boccali di insetti ed acari</i>	»	21
SOLINAS M. – <i>Biodiversità e metamorfosi degli insetti</i>	»	31
TURILLAZZI S. – <i>Biodiversità e comportamento negli insetti</i>	»	37

PRESENTAZIONE

L'entomologia mediterranea, e in particolare italiana, da lungo tempo ha dedicato la propria attenzione alla grande diversità tipica del mondo degli Insetti, sia nelle forme che nei costumi.

È tradizione citare Aristotele, Teofrasto, Lucrezio Caro, riscoperto dall'aretino Poggio Bracciolini. Ma un serio contributo non si ebbe prima del '600, quando i primi Lincei, Cesi, Heckio, Stelluti, forti del microscopio galileiano, descrissero la Calandra, le Api, finché la brigata Lincea si disperse in seguito alla morte del fondatore, Federico Cesi. Pochi anni dopo, a Firenze, i Medici (prima Ferdinando II e poi Cosimo III) fondarono l'Accademia del Cimento (1657), che sopravvisse fino al 1668, soprattutto per merito di Francesco Redi e della sua scuola.

Questi diede alle stampe, fra il 1668 e il 1688, le «Esperienze intorno alla generazione degli Insetti» e le «Osservazioni intorno agli Animali Viventi che si trovano negli Animali Viventi», e poi numerosi altri scritti, suoi e dei suoi allievi, che demolirono la credenza della generazione spontanea, nelle Zanzare (Pietro Paolo da Sangallo) nelle Cavallette (Giuseppe Del Papa), e poi nell'Acaro della Scabbia (a

Livorno, Cosimo Bonomo e Diacinto Cestoni). Redi lasciò inoltre inedito uno splendido manoscritto sulla riproduzione degli alberi e sulle Galle presenti su di essi.

In Toscana, nel '700, Giovanni Maria Ficalbi, pubblicò importanti lavori sui Culicidi, che aprirono la strada, fine '800 inizio '900, ai lavori di Grassi sulla Malaria. Intanto, come Leland Ossian Howard osservò nel 1930 alla Smithsonian Institution, divenne evidente in Europa la vulnerabilità delle monoculture. Nel 1988 Edward Osborne Wilson, professore alla Harvard University, coniò il termine «Biodiversità», e Miguel Altieri, negli anni '90 in California, si dedicò alle colture nei sistemi multifunzionali, studiando la diversità Biologica.

L'Accademia Nazionale Italiana di Entomologia ha già organizzato convegni nazionali e internazionali sull'argomento e edito varie pubblicazioni.

È nata anche una fondazione per la difesa della «Biodiversità».

In questa monografia sono raccolte alcune fra le più eclatanti novità emerse nel settore.

BACCIO BACCETTI

Presidente dell'Accademia Italiana di Entomologia

PREFAZIONE

Questa Tavola Rotonda giunge non soltanto a conclusione dell'attività culturale dell'Accademia per l'anno 2007, particolarmente incentrata sulla ricerca del significato più generale (la *raison d'être*) della *Biodiversità*; ma anche a coronamento di un intenso impegno di studio che la stessa Accademia ha dedicato all'argomento per diversi anni, attraverso giornate di studio, relazioni a sedute pubbliche e nell'ambito delle ultime tre edizioni (Catania, 2002; Perugia, 2005; Campobasso, 2007) del Congresso Nazionale Italiano di Entomologia; come è stato riferito nella presentazione generale della tematica dell'anno, riportata nel volume 2007 degli «Atti e Rendiconti» dell'Accademia.

Come annunciato in detta occasione, alla presente assise è stato assegnato il compito di evidenziare la diversità biologica in settori fondamentali dell'Entomologia generale, quali: Morfologia ed ultrastrutturistica funzionale, Biologia evolutiva dello sviluppo, Mute e metamorfosi, Etologia evolutiva, affidandone per competenza specifica la presentazione agli Accademici Romano DALLAI, Alessandro MINELLI, Giorgio NUZZACI, Mario SOLINAS e Stefano TURILLAZZI, nel comune intento di fornire, con documentazioni sperimentali, personali e/o acquisite, già pubblicate o inedite, un contributo concreto all'auspicata identificazione del significato naturale della Biodiversità.

La Tavola Rotonda ha fatto rilevare – grazie anche agli arricchimenti apportati dai numerosi e vivaci interventi (purtroppo non singolarmente registrati) alla discussione finale – come il successo evolutivo morfologico, tassonomico ed ecologico degli insetti sia il risultato visibile della loro formidabile diversità biologica che si riscontra o si intravede a tutti i livelli organizzativi: geni, molecole, sistemi organici, cellule, organismi,

ecosistemi. Evoluzione ed ecologia lavorano sempre insieme, rimanendo tra loro ben distinte nei principi ma non altrettanto nei risultati finali, difficilmente attribuibili all'una o all'altra separatamente, data l'inevitabile interdipendenza tra le due categorie di fenomeni, per cui esse appaiono sempre presenti e operanti una nell'altra, in rapporto di servizio reciproco, quasi un corrersi incontro o un rincorrersi, a produrre insieme la biodiversità che vediamo ed entusiasti ammiriamo.

La biodiversità, anche nei limiti degli esempi qui esplorati, sembra emergere come la visione dell'unità/unicità nello spazio e nel tempo del fenomeno vita; come armonioso insieme di una molteplicità sterminata di elementi, allo stesso tempo agenti e strumenti della fantasia della stessa vita, nell'offrire all'evoluzione (selezione naturale) e all'ecologia (successioni ecologiche), le più svariate opzioni utili (raramente necessarie) perché la vita stessa possa continuare, migliorando sempre, in una biosfera che continuamente cambia.

Ma non si può chiudere il discorso senza esprimere la speranza e l'augurio che le acquisizioni di questa Tavola Rotonda possano rappresentare un contributo concreto all'interpretazione secondo l'Autore, Edward Wilson, della lapidaria frase da lui pronunciata alla surricordata Opening Lecture del XX Congresso Internazionale di Entomologia (Firenze, 1996) «*Insect diversity is one of the most important but least understood phenomena in science today. It has profound implications for our understanding of evolution and ecology*».

MARIO SOLINAS
Coordinatore della Tavola Rotonda

MODELLI CITOLOGICO-STRUTTURALI NEGLI INSETTI: VARIAZIONI SUL TEMA

ROMANO DALLAI (*)

(*) *Dipartimento di Biologia Evolutiva, Università degli Studi di Siena, Via A. Moro 2, 53100 Siena, Italy.*

On some insect ultrastructural models: theme and variations

Three structural complexes were described to illustrate the common process through which they were realized. The three complexes described consist of mechano- and chemoreceptors and chordotonal organs; epidermal glands; spermatozoa. The importance of the primary cilium is also emphasized.

KEY WORDS: Ultrastructure, sensilla, epidermal glands, spermatozoa.

Nella accezione più ampia del termine, per diversità biologica (WILSON, 1999) si può anche ritenere la diversità di organizzazione, a livello macroscopico ed ultrastrutturale, dei complessi cellulari.

Negli insetti, gli esempi per illustrare questo tipo di diversità sono numerosi e può essere utile analizzare alcuni di essi per ricavare indicazioni di carattere generale sugli effetti, talora anche molto differenti, dovuti alla regolazione della espressione genica. Considereremo qui la ultrastruttura dei sensilli, quella delle ghiandole epidermiche e quella degli spermatozoi.

Un *sensillo*, indipendentemente dalla funzione svolta, si origina da una cellula epidermica secondo un preciso programma di divisioni mitotiche e di differenziamento (KEIL & STEINBRECHT, 1984) (fig. 1A). Il meccanismo non è dissimile da quello che è stato descritto per lo sviluppo delle ghiandole epidermiche (SRENG & QUENNEDEY, 1976; QUENNEDEY, 1998). In entrambi questi processi si forma un ciglio, definito ciglio dendritico, o per attenersi alla terminologia più recente, ciglio primario (DAVIS *et al.*, 2006; MARSHALL & NONAKA, 2006; PAN & SNELL, 2007), caratterizzato da un assonema 9+0, quindi privo dei due microtubuli centrali e dell'apparato centrale (fig. 1A; fig. 4B).

L'apparato esterno di un sensillo del 1° tipo può assumere una morfologia assai diversa a secondo della funzione svolta ed anche il ciglio dendritico può modificarsi di conseguenza. Solo per fare qualche esempio, un sensillo olfattivo ha un apparato cuticolare esterno, a singola o a doppia parete, all'interno del quale si estende il segmento esterno del dendrite, spesso provvisto di ramificazioni dendritiche contenenti isolati microtubuli (fig. 2A-B). Queste ramificazioni sono in contatto, attraverso sottili

tubuli, con le minute perforazioni presenti all'apice della struttura cuticolare (KEIL & STEINBRECHT, 1984) (fig. 1B). Nei sensilli gustativi, invece, vi è un poro apicale attraverso il quale lo stimolo raggiunge il dendrite. In questi esempi, il ciglio dendritico ha un assonema ciliare con doppietti microtubulari privi di braccia dineiniche (si ricorda che queste braccia sono formate da una proteina enzimatica, la dineina, responsabile, in un ciglio come in un flagello, dello scivolamento dei doppietti adiacenti dell'assonema, meccanismo che determina la motilità della struttura ciliare e flagellare (SUMMERS & GIBBONS, 1971; WARNER *et al.*, 1989; PORTER, 1996; KAMIYA, 2002) (fig. 2B,D,E).

Le setole sensorie (ed anche i sensilla campaniformi) sono innervate da un singolo neurone del 1° tipo, che contatta la base della setola. Il segmento esterno si estende fino alla base della setola ed è rivestito dalla secrezione della cellula tecogena (fig. 1C). I dendriti dei neuroni sensori del 1° tipo sono immersi in una endolinfa ricca di K⁺ e povera di Ca²⁺, secreta dalle cellule di supporto. Si presume che i movimenti del ciglio dendritico, provocati dalle modificazioni della struttura cuticolare esterna, provochino una apertura dei canali di membrana ed una variazione della concentrazione di questi ioni, con conseguente depolarizzazione neuronale.

Gli organi cordotonali sono molto più complessi (YACK, 2004) perché alla organizzazione di questi sensilli partecipano strutture accessorie con compiti importanti per la realizzazione della loro specifica funzione. I lavori recenti hanno evidenziato che il ciglio dendritico presenta una dilatazione apicale e contiene materiale paracristallino (fig. 3A); inoltre il ciglio primario, a differenza di quello sinora descritto, presenta ancora un assonema 9+0, ma i doppietti

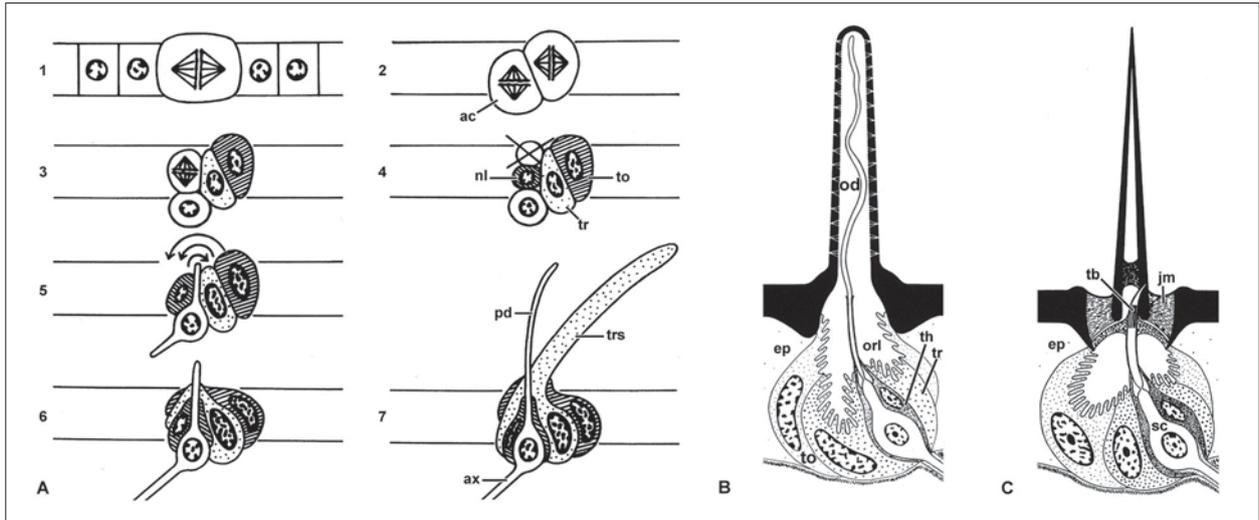


Fig. 1

A. Schema delle fasi di sviluppo di un sensillo. ac, cellula accessoria; ax, assone; nl, neurilemma = cellula tegogena; pd, dendrite (ciglio) primario; to, cellula tormogena; tr, cellula tricogena; trs, prolungamento della cellula tricogena (da Keil & Steinbrecht, 1984). B e C. Disegno schematico di un sensillo olfattivo (B) e di un meccanocettore (C). ep, epidermide; od, segmento esterno del dendrite che penetra nella struttura cuticolare esterna perforata da minuti pori; ori, cavità linfatica del recettore; th, cellula tegogena; tr, cellula tricogena; to, cellula tormogena; Sc, cellula sensoria; tb, «tubular body»; jm, membrana articolare (da Keil & Steinbrecht, 1984).

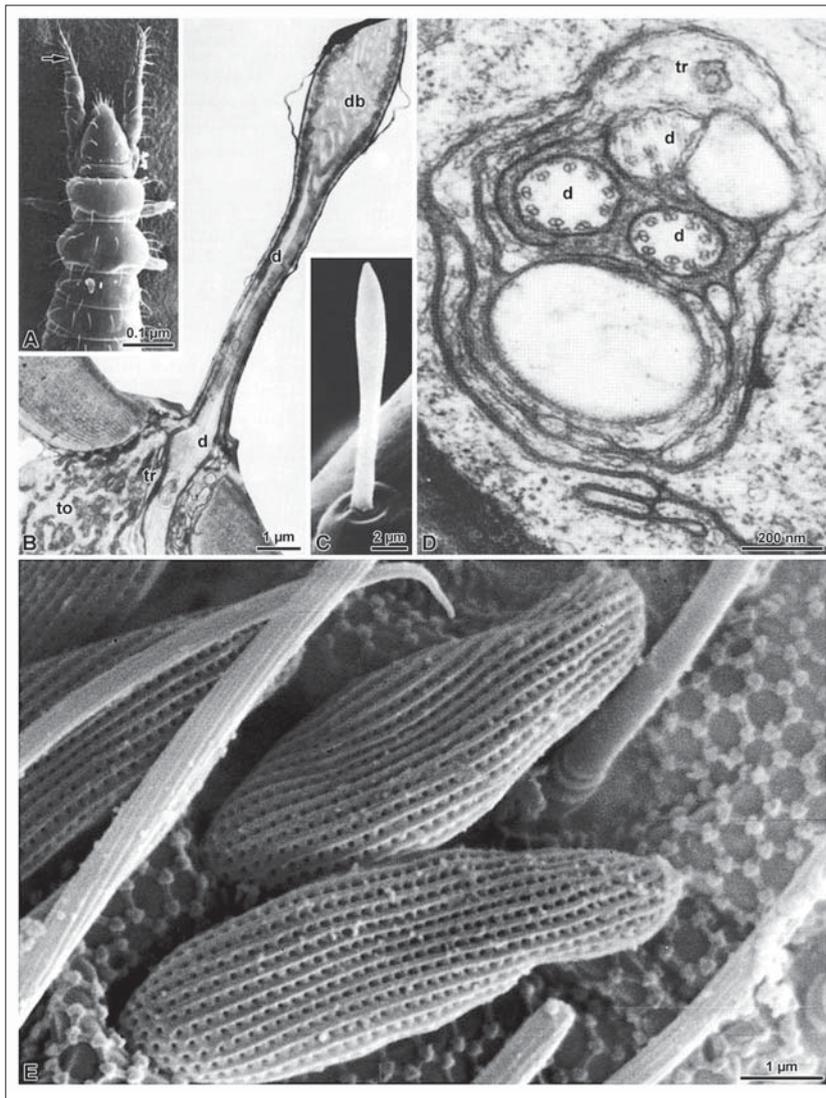


Fig. 2

A. Sensillo olfattivo t_1 (freccia) sulle zampe anteriori del proturo *Acerentomon majus*. B. Sezione longitudinale del sensillo composto da 3 cellule sensorie. Il segmento esterno dendritico (d) di una di queste cellule termina in un «tubular body» alla base del sensillo, gli altri due proseguono fino all'apice dilatato (db) della struttura esterna e si ramificano. Si nota la cellula tormogena (to) responsabile della produzione del materiale denso che si dispone al di sotto della cuticola e la cellula tricogena (tr). C. Sensillo t_1 al microscopio elettronico a scansione. D. Sezione trasversa del sensillo t_1 per mostrare il primo tratto del segmento esterno dendritico (d). Notare la struttura dei doppietti microtubulari privi di braccia dineiniche. tr, cellula tricogena (da Dallai & Nosek, 1981). E. Micrografia ottenuta al microscopio elettronico a scansione dei sensilli olfattivi antennali del collembolo *Isotomiella minor* per mostrare le minute perforazioni cuticolari.

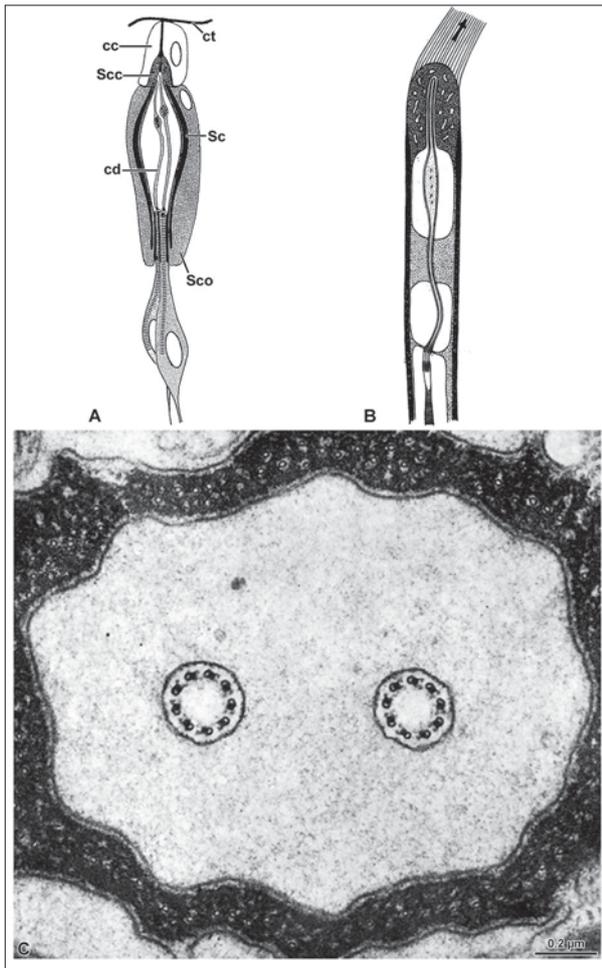


Fig. 3

A. Schema della struttura dell'organo di Johnston (organo cordotonale) nell'antenna di *Drosophila*. cc, cellula del cappuccio apicale; ct, cuticola; cd, ciglio dendritico; Sc, scolopale; Scc, cappuccio apicale dello scolopale; Sco, cellula dello scolopale, (da Witman, 2003, modificato). B. Schema del ruolo attivo delle ciglia nella genesi dello stimolo elettrico. Lo stimolo meccanico (stiramento) del meccanocettore (freccia) determina uno spostamento del ciglio; questo induce lo scivolamento dei microtubuli assonemali e la piegatura del ciglio. Tale piegatura produce una variazione nella permeabilità della membrana cellulare a livello basale del ciglio, con conseguente produzione dello stimolo elettrico (da Moran *et al.*, 1977). C. Micrografia di sezione dell'organo cordotonale nell'antenna del coleottero cavernicolo *Speophyes lucidulus*. Notare le ciglia dendritiche con doppietti assonemali provvisti di braccia dineiniche (da Corbière-Tichané, 1971).

microtubulari sono provvisti di braccia dineiniche, particolarità questa che permette di ipotizzare una loro diversa funzione (CORBIÈRE-TICHANÉ, 1971; EBERL *et al.*, 2000; WITMAN, 2003) (fig. 3C). È stato suggerito, infatti, che quando il ciglio viene stirato o compresso, le modificazioni subite dall'apice ciliare attiveranno lo scivolamento dei doppietti microtubulari; la conseguente piegatura del ciglio, unitamente alla distorsione della base del ciglio (ciliary necklace), determineranno un cambiamento nella permeabilità ionica della membrana ciliare e la realizzazione dello stimolo elettrico (MORAN *et al.*, 1977) (fig. 3B). In una più recente interpretazione del fun-

zionamento dell'organo di Johnston, («bow and string» = arco e corda; TODI *et al.*, 2004), è stato ipotizzato che la torsione del ciglio determinerebbe la piegatura dello «scolopale rod», normalmente rigido per la presenza di actina, microtubuli e tropomiosina. Tale torsione del ciglio si tradurrebbe in una variazione della permeabilità della membrana ciliare a livello basale per gli ioni K^+ contenuti nel lume dello scolopale (KERNAN, 2007).

Riassumendo, per quanto riguarda i sensilli, questi si originano attraverso un piano comune di sviluppo, nel corso del quale si ha una progressiva differenziazione della loro organizzazione esterna ed interna. In questo contesto può essere utile ricordare quanto descritto da KERNAN *et al.* (1994) e BACKER *et al.* (2001) relativo al comportamento di una serie di mutanti di *Drosophila*, nei quali è stato evidenziato il gene responsabile delle anomalie strutturali di questi sensilli. a) Il gene uncoordinated (unc), codifica per una proteina presente nei centrioli degli spermatozoi, nei corpi basali e nei neuroni sensoriali ciliari. Essa produce difetti nelle capacità propriocettive oltre che anomalie negli spermatozoi; b) il gene beethoven (btv) altera la struttura degli organi cordotonali; il ciglio dendritico, infatti, manca della dilatazione e del materiale paracristallino (EBERL *et al.*, 2000); gli esemplari portatori del gene sono incapaci di udire suoni a bassa intensità ed hanno difetti ciliari dovuti all'assenza di dineina e alla incapacità di attivare il trasporto intraflagellare (PAZOUR *et al.*, 1999; WIKS *et al.*, 2000). c) infine, il gene touch-insensitive larva B (tilB) altera gli organi cordotonali determinando sordità e sterilità negli esemplari. L'assonema manca di braccia dineiniche e forse anche di nexina (EBERL *et al.*, 2000).

Se consideriamo adesso le ghiandole epidermiche del 3° tipo (NOIROT & QUENNEDEY, 1974; QUENNEDEY, 1998), anche in questo caso, analogamente a quanto abbiamo descritto per i sensilli, la organizzazione finale della struttura è il risultato di un processo di sviluppo e differenziamento che prevede la formazione di un ciglio primario, in questo caso effimero, con struttura 9+0 analoga a quella del ciglio dendritico (fig. 4B). Il processo prevede che una cellula epidermica si divida due volte e che gli elementi della tetrad cellulare formata si dispongano concentricamente. Queste 4 cellule sono: la cellula avvolgente, più esterna; la cellula che formerà il canale; la cellula ciliata e la cellula che diverrà secretrice al termine del processo di differenziamento. La cellula ciliata, la più interna, formerà un ciglio primario. Un sottile canale extracellulare si formerà a spese della cellula ciliata e una sorta di rivestimento filamentoso si disporrà attorno al ciglio. Questa cellula in seguito regredirà, come pure si esaurirà la cellula avvolgente. Al termine del processo, dunque,

l'unità funzionale della ghiandola sarà composta dalla cellula del canale e dalla cellula secretrice, quest'ultima provvista di numerosi microvilli che delimitano una cavità extracellulare di raccolta del secreto, successivamente avviato verso l'esterno tramite il canale prodotto dalla cellula apposita (fig. 4A,B). L'organizzazione di base descritta può, tuttavia, subire una ulteriore complicazione per l'inserimento nella

struttura di altre unità cellulari, spesso con produzione di secrezioni con differente composizione chimica (QUENNEDEY, 1998) (fig. 4C).

Per quanto concerne *gli spermatozoi*, credo si possa affermare che nessun altro gruppo animale presenti una diversità strutturale paragonabile a quella degli insetti. E la diversità riguarda la forma e la dimensione del nucleo e dell'acrosoma, ma soprattutto la organizzazione dell'assonema flagellare. Quest'ultima struttura è costituita da una parte apparentemente costante, corrispondente al 9+2 centrale, e da una parte molto più variabile costituita dalla corona dei microtubuli accessori esterni (fig. 5A). I microtubuli accessori rappresentano una sinapomorfia degli insetti, poiché a partire dai dipluri sino ai ditteri, essi vengono acquisiti attraverso una modalità che è unica, condivisa da tutto il gruppo e che si realizza durante le prime fasi della spermiogenesi (DALLAI & AFZELIUS, 1999) (fig. 5B,C). Ciò che varia è il numero di protofilamenti che formano la parete dei microtubuli accessori. Nella maggioranza degli insetti, il numero di protofilamenti è di 16 (fig. 5A), ma in pochi altri (dipluri, efemerotteri, psocopteri, ditteri) sono presenti solo 13 protofilamenti (fig. 7A). È forse il caso di ricordare che avere 13 anziché 16 protofilamenti comporta un diverso diametro dei microtubuli, oltre che un arrangiamento strutturalmente diverso dei protofilamenti stessi, che nel secondo caso saranno disposti secondo eliche a passo lungo, anziché rettilinei e paralleli all'asse maggiore del microtubulo, come accade nel caso dei microtubuli a 13 protofilamenti (DALLAI & AFZELIUS, 1999).

Che cosa determini questa diversa organizzazione non è noto in dettaglio, ma può essere utile a questo proposito considerare quanto RAFF *et al.* (1997; 2000) hanno osservato in *Drosophila* transgeniche sterili, nelle quali la tubulina β veniva sostituita dalla isoforma omologa Hv β t del lepidottero *Heliothis virescens*. Se Hv β t è presente in una quantità pari al 10-15% rispetto alla tubulina totale, i tubuli accessori dell'assonema avranno 16 anziché 13 protofilamenti. Questo significa che la proteina del lepidottero, anche in quantità modesta, impone una architettura del microtubulo accessorio di tipo lepidottero, cioè a 16 anziché a 13 protofilamenti, come hanno gli assonemi dei ditteri brachiceri (fig. 6). Più di recente è stato accertato che ciò che sembra specificare in particolare il tipo di tubulo accessorio è la sequenza carbossiterminale della tubulina β_2 ; piccole variazioni nelle sequenze amminoacidiche possono determinare cambiamenti importanti (DUTCHER, 2001; NIELSEN *et al.*, 2001; NIELSEN & RAFF, 2002). Il ruolo cruciale del carbossiterminale nella specificazione della corretta organizzazione dei microtubuli e della associazione di questi con proteine

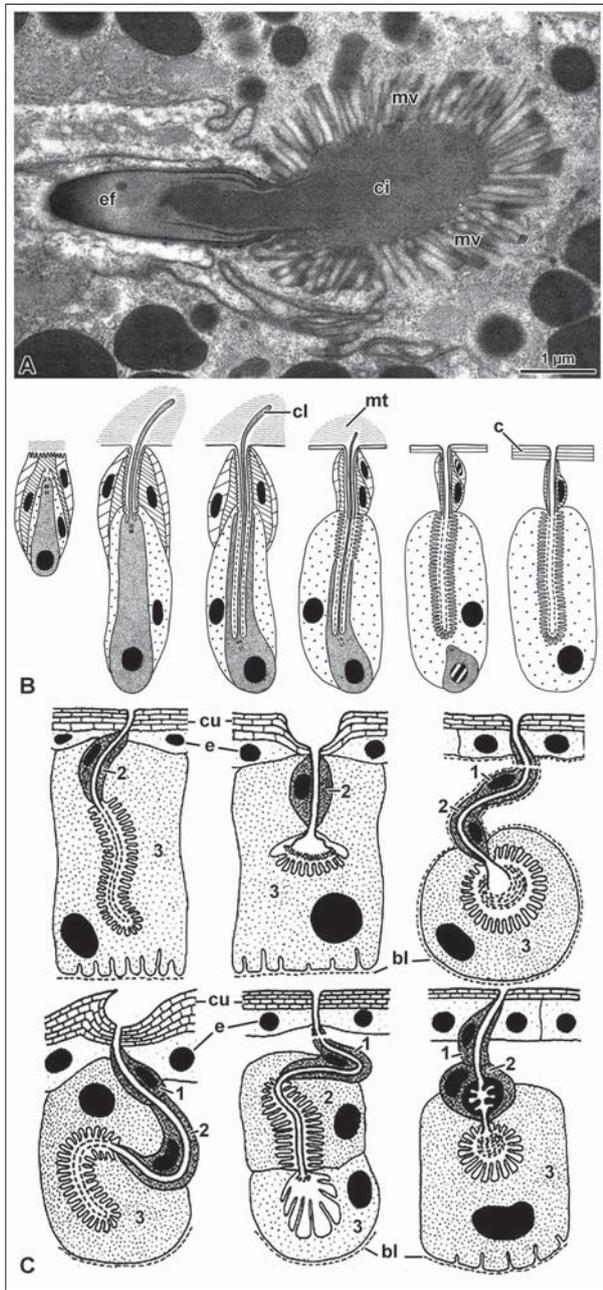


Fig. 4

A. Micrografia del raccordo fra una cellula secretrice e la cellula del canale efferente (ef) nella ghiandola epidermica del 3° tipo nel primo paio di zampe di un proturo. ci, cisterna di raccolta del secreto; mv, microvilli (da Dallai & Burrioni, 1981). B. Disegno schematico del processo di sviluppo di una ghiandola epidermica del 3° tipo. c, cuticola; cl, ciglio primario effimero; mt, materiale di rivestimento (da Quennedei, 1998). C. Rappresentazione schematica di differenti tipi di ghiandole epidermiche del 3° tipo. bl, lamina basale; cu, cuticola; e, epidermide; 1-2, cellule del dotto e, talora, come nei due esempi finali, anche secretici (da Quennedei, 1998).

associate ai microtubuli era stato ipotizzato da FACKENTHAL *et al.*, fino dal 1995. Questa sequenza: EGEF(E/D)G/A (DUAN & GOROVSKY, 2002) è presente in tutti gli organismi provvisti di ciglia e flagelli, mentre manca in quelli che ne sono privi (LUDUENA, 1998). È stato anche stabilito che le proprietà della tubulina β_2 sono determinate dagli ultimi 8 residui del carbossiterminale (POPODI *et al.*, 2005) che contengono anche siti per le modificazioni post-traduzionali. La sequenza contiene altresì informazioni per la formazione dei 2 tubuli centrali.

Numeri diversi di protofilamenti nei tubuli accessori sono presenti in altri ordini di insetti e la costanza di tale carattere all'interno dell'ordine può dare indicazioni utili per l'inquadramento sistematico-filogenetico di un taxon. Così, ad esempio, tutti gli efemerotteri ed i ditteri brachiceri hanno 13 protofilamenti (figg. 5C; 7A), i fasmatodei 17, i bibionomorfi 15 (fig. 7D), i tricoteri limnefilidi 19 (DALLAI & AFZELIUS, 1999).

Sempre in *Drosophila*, è stato stabilito che la isoforma della β_1 -tubulina è in grado di specificare un assonema 9+0, analogamente a quanto accade se il rapporto $\beta_1:\beta_2$ è a favore della β_1 . Se tale rapporto sale a 2:1 a favore della β_1 si può avere un soprannumero di doppietti assonemali (RAFF *et al.*, 2000).

Durante questi ultimi anni sono stati descritti vari modelli aberranti di assonema flagellare caratterizzati dall'assenza del complesso centrale. È giustificato ipotizzare che questi modelli siano il risultato di modificazioni nel rapporto delle tubuline β_1 e β_2 (DALLAI *et al.*, 1992; 1993; 1996a,b) (fig. 7A-F).

I tubuli centrali sono le strutture più frequentemente modificate o assenti nell'assonema di mutanti di *Drosophila*. Si ipotizza che la formazione di queste strutture sia un momento critico per la stabilità dell'assonema ed implica il coordinamento della interazione di diverse proteine e di differenti processi. Ciò giustifica anche il fatto che la scomparsa del complesso centrale sia il primo step nella sequenza della progressiva disorganizzazione dell'assonema osservata in diversi ordini di insetti: proturi, efemerotteri, omotteri, tricoteri e ditteri (DALLAI, 1979; DALLAI *et al.*, 2007).

Infine, di recente è stata descritta, sempre in embrioni di *Drosophila*, una proteina centriolare, la DSAS-6, che se overespressa, dà origine a molti centri organizzatori dei microtubuli (MTOCs): nel citoplasma compaiono delle strutture tubulari dense che preludono alla formazione dei centrioli (RODRIGUES-MARTINS *et al.*, 2007). Strutture simili si osservano nel citoplasma delle specie con centrioli e assonemi giganti, quali ad esempio quelli di *Sciara*, e di diversi cecidomidi (PHILLIPS, 1970; DALLAI *et al.*, 1996b) (fig. 8A-G). Una situazione riconducibile a queste aberrazioni si rinviene anche in

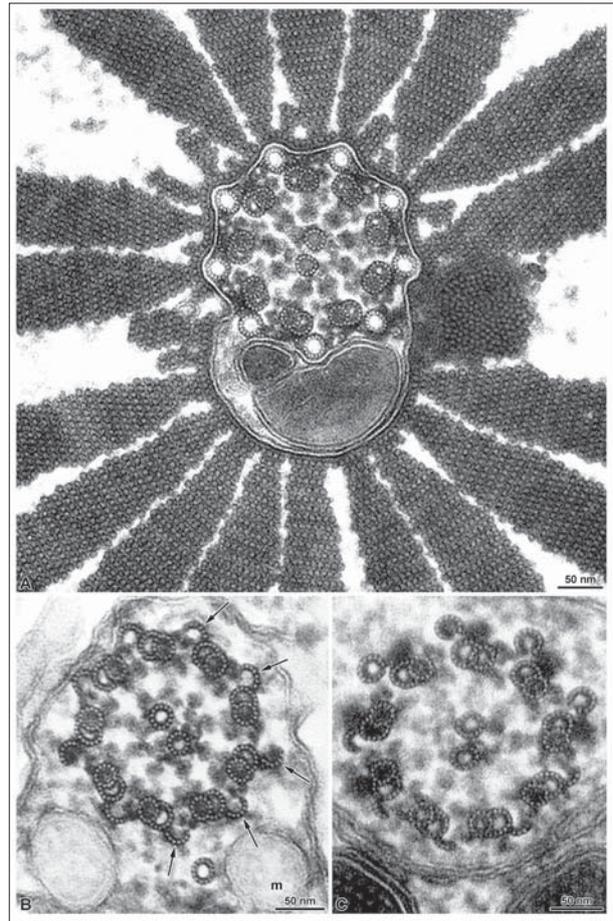


Fig. 5

A. Sezione trasversale del flagello dello spermatozoo di *Apopetes spectrum* (lepidottero). Notare l'estensione del glicocalice che circonda il flagello ed i microtubuli accessori provvisti di 16 protofilamenti esterni al 9+2 assonemale (da Dallai & Afzelius, 1999). B e C. Sezioni trasversali del flagello del dipluro *Campodea* sp. (B) e del dittero *Ceratitits capitata* (C) per mostrare la formazione dei microtubuli accessori (frecce) dai doppietti microtubulari dell'assonema 9+2. m, mitocondrio (da Dallai & Afzelius, 1999).

Hydropsyche, un tricottero Annulipalpia caratterizzato da diffusi centri organizzatori di microtubuli capaci di generare ancora tubuli singoli o doppietti microtubulari (DALLAI *et al.*, 1995) (fig. 9).

A conclusione di quanto esposto, mi pare utile una considerazione relativa al ciglio primario, struttura che sta assumendo grande interesse in questi ultimi anni, poiché modificazioni della sua struttura segnalano importanti alterazioni tissutali, sia in invertebrati che vertebrati, uomo compreso (DAVENPORT & YODER, 2005; IBANEZ-TALLON *et al.*, 2005; VOGEL, 2005; PAN *et al.*, 2005; SATIR & CHRISTENSEN, 2007). Il ciglio primario è una sorta di antenna cellulare che fornisce alla cellula informazioni relative alle condizioni circostanti per dare inizio alla sua divisione; esso svolge dunque un ruolo importante nel ciclo cellulare e nella funzionalità della cellula. Negli insetti, in aggiunta agli esempi citati relativi ai sensilli e alle ghiandole, un ciglio primario si trova anche negli spermatoцитi

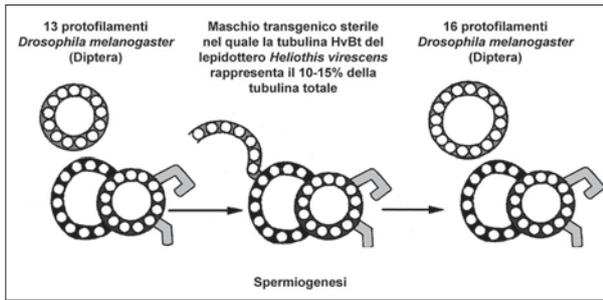


Fig. 6

Disegno schematico dell'esperimento di Raff *et al.* (1997) illustrante l'importanza della β -tubulina nella organizzazione dei microtubuli accessori.

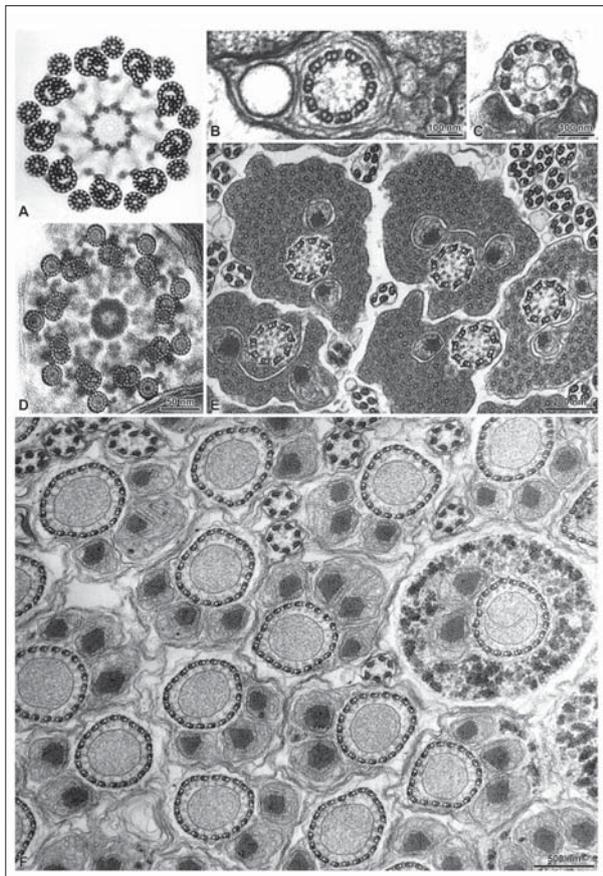


Fig. 7

Sezioni trasversali di assonema di spermatozoi di vari insetti nei quali è assente il complesso centrale tipico. **A**, *Cloëon dipteron* (efemerottero) (da Dallai & Afzelius, 1999); **B**, **C**, ditteri cecidomidi, rispettivamente *Stomatosema* sp. (**B**) e *Xylopriona toxicodendri* (**C**), entrambi provvisti di 10 doppietti microtubulari anziché dei 9 convenzionali (da Dallai *et al.*, 1996a); **D**, *Bibio* sp. (ditteri bibionidi) (da Dallai & Afzelius, 1999); **E**, dittero cecidomide *Heterogenella* sp. (da Dallai *et al.*, 1996a); dittero cecidomide *Anareteella* sp. (da Dallai *et al.*, 1996b) con circa 20 doppietti microtubulari.

primari di molti ordini. Un ciglio primario è stato osservato in ortotteri, tricotteri, lepidotteri e ditteri (FRIEDLÄNDER & WAHRMAN, 1970; LECLERCQ-SMEKENS, 1978; HOLM & RASMUSSEN, 1980; LAI-FOOK, 1982; GODULA, 1985; DAUB & HAUSER, 1988; WOLF & KLEIN, 1995; QUAGIO-GRASSIOTTO & DE LELLO, 1996). In questi insetti, alla meiosi,

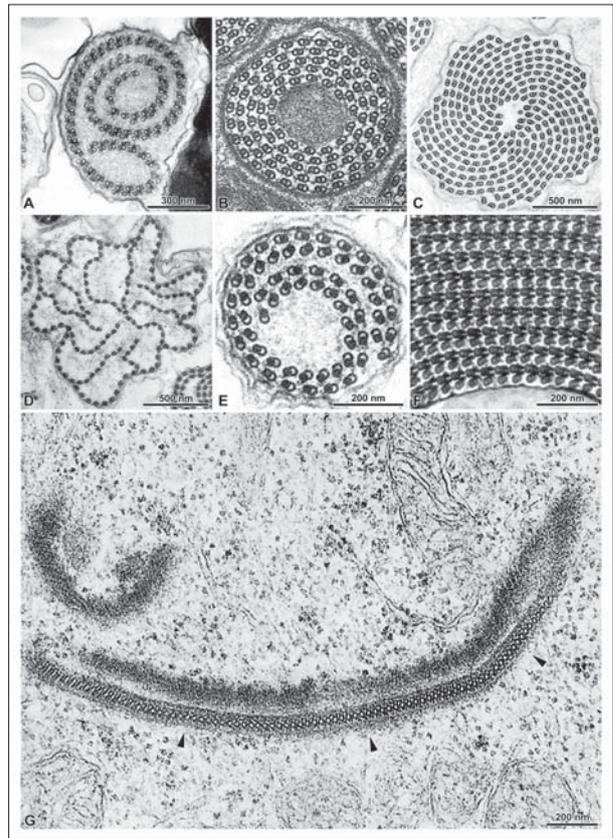


Fig. 8

Sezioni trasversali di flagelli di spermatozoi di varie specie di ditteri, caratterizzate da assonema flagellare aberrante, con numerosi doppietti microtubulari. **A**, *Sciara coprophila* (da Dallai *et al.*, 1973). **B**, *Bremia* sp. (Cecidomyiidi) (da Dallai *et al.*, 1997); **C**, *Massalongia bachmaieri* (Cecidomyiidi) (da Dallai *et al.*, 1997); **D**, *Monarthropalpus flavus* (Cecidomyiidi) (da Lupetti *et al.*, 1998); **E**, *Placochela nigripes* (Asphondilyiidi) (da Dallai 1988). **F**, *Asphondilyia ruebsaameni* (Asphondilyiidi). È mostrata solo una piccola regione dell'assonema gigante, provvisto di oltre 2500 doppietti microtubulari (da Mencarelli *et al.*, 2000); **G**, centriolo gigante di *A. ruebsaameni* (da Mencarelli *et al.*, 2000).

nello spermatozoo primario sono evidenti 4 strutture ciliari, che nel proseguo del processo meiotico vengono trasferite, due per parte, nello spermatozoo secondario. Queste strutture sono riassorbite al termine della meiosi e lo spermatozoo, come è noto, riceverà un solo centriolo (GONZALES *et al.*, 1998; CALLAINI *et al.*, 1999), anziché due come accade di norma negli altri organismi; da questo centriolo si formerà, durante la spermiogenesi, l'assonema flagellare.

Concludendo, anche da questi pochi esempi appare chiaro che negli insetti vi sono modelli strutturali apparentemente formati attraverso processi molto simili fra loro, ma che al termine del loro sviluppo svolgono funzioni o assumono organizzazioni diverse. La biologia dello sviluppo di *Drosophila* ha chiarito che gli insetti, come ogni altro organismo, utilizzano spesso gli stessi complessi genici, o le stesse sequenze, per la realizzazione di strutture anche molto diverse. Sequenze specifiche di un complesso genico ven-

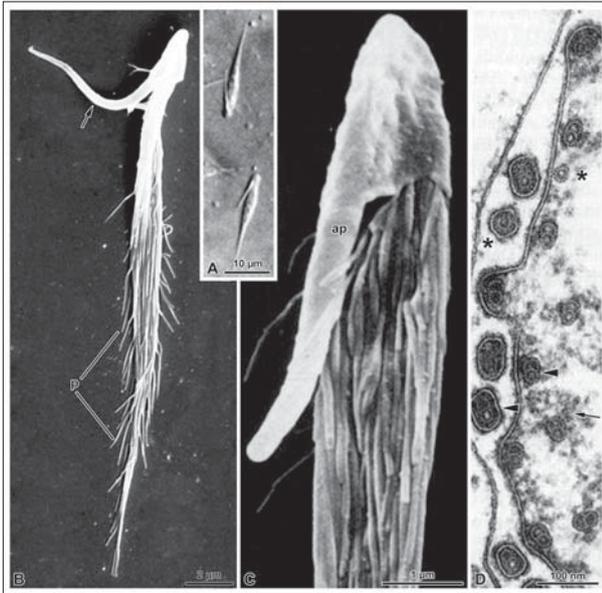


Fig. 9

A,B,C. Spermatozoi del tricottero *Hydropsyche pellucidula* visti al microscopio ottico (A) ed elettronico a scansione (B) e (C) per mostrare la forma aberrante con numerosi prolungamenti citoplasmatici (P) ed un appendice anteriore (freccia e ap) (da Dallai *et al.*, 1995). D. Sezione trasversale per mostrare una porzione della regione posteriore dello spermatozoo con i prolungamenti citoplasmatici contenenti strutture microtubulari (teste di freccia); l'asterisco indica un microtubulo, mentre la freccia indica un addensamento citoplasmatico dal quale verosimilmente si formano i microtubuli (da Dallai *et al.*, 1995).

gono attivate a tempi differenti per la realizzazione delle funzioni proprie delle singole strutture. Il concetto «un gene-una funzione» appare oggi superato, poiché è stato chiarito come molti geni svolgano funzioni multiple a seconda del tempo della loro attivazione e della localizzazione del loro prodotto (NAGY, 1998).

RIASSUNTO

Sono descritti tre esempi di strutture complesse per illustrare come spesso queste vengono realizzate secondo processi di sviluppo simili. Gli esempi riferiti riguardano i meccanocettori, i chemocettori e gli organi cordotonali; le ghiandole epidermiche; gli spermatozoi. Viene anche sottolineata l'importanza della struttura del ciglio primario.

BIBLIOGRAFIA

BACKER J.D., ESENWA V., KERNAN M., 2001 – *Uncoordinated is a novel protein required for the organization and function of ciliogenic centrioles*. Mol. Biol. Cell, 12 (Suppl.): 447a.
 CALLAINI G., RIPARBELLI M.G., DALLAI R., 1999 – *Centrosome inheritance in insects: fertilization and parthenogenesis*. Biol. Cell, 91: 355-366.
 CORBIÈRE-TICHANÉ G., 1971 – *Ultrastructure de l'équipement sensorial de la mandibule chez la larve Speophyes lucidulus Delar. (Coléoptère cavernicole de la sous-famille des Bathysciinae)*. Z. Zellforsch., 112: 129-138.
 DALLAI R., 1979 – *An overview of atypical spermatozoa in insects*. In: The Spermatozoon, Fawcett D.W. & Bedford J.M. Eds, Baltimora-Munich: 253-265.

DALLAI R., NOSEK J., 1981 – *Ultrastructure of the sensillum t_1 on the foretarsus of Acerentomon majus Berlese (Protura: Acewrentomidae)*. Int. J. Insect Morphol. Embryol., 10: 321-330.
 DALLAI R., 1988 – *The spermatozoon of Asphondyliidi (Diptera, Cecidomyiidae)*. J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res., 101: 98-107.
 DALLAI R., BERNINI F., GIUSTI F., 1973 – *Interdoublet connections in the sperm flagellar complex of Sciara*. J. Submicrosc. Cytol., 5: 137-145.
 DALLAI R., BURRONI D., 1981 – *La struttura delle ghiandole tegumentali delle zampe anteriori dei Proturi (Insecta)*. Redia, LXIV: 165-172.
 DALLAI R., XUÉ L., YIN W.Y., 1992 – *Flagellate spermatozoa of Protura (Insecta, Apterygota) are motile*. Int. J. Insect Morphol. Embryol., 21(2): 137-148.
 DALLAI R., MAZZINI, M., LUPETTI P., 1993 – *The spermatozoa of Contarinia, Allocontarinia, Lestodiplosis and Myricomyia (Insecta, Diptera, Cecidomyiidae) with considerations on the systematic relationships within the group*. Boll. Zool., 60: 7-18.
 DALLAI R., LUPETTI P., AFZELIUS B.A., 1995 – *Sperm structure of Trichoptera. III. Hydropsychidae, Polycentropodidae and Philopotamidae (Annulipalpia)*. Int. J. Insect Morphol. Embryol., 24 (2): 171-183.
 DALLAI R., AFZELIUS B.A., MAMAEV B., 1996a – *Flagellar axonemes with 10 microtubular doublets in spermatozoa from gall-midges (Diptera, Cecidomyiidae)*. Acta Zool., 77(2): 153-160.
 DALLAI R., LUPETTI P., AFZELIUS B.A., MAMAEV B.M., 1996b – *The sperm structure of the gall-midge Anaretella and Lestremia (Insecta, Diptera, Cecidomyiidae)*. Tissue Cell, 28(3): 331-338.
 DALLAI R., LUPETTI P., FRATI F., MAMAEV B.M., AFZELIUS B.A., 1997 – *Characteristics of spermatozoa from five gall-midge species (Diptera, Cecidomyiidae)*. Acta Zool., 78: 33-37.
 DALLAI R., AFZELIUS B.A., 1999 – *Accessory microtubules in insect spermatozoa: structure, function and phylogenetic significance*. In: The Male Gamete. From Basic Science to Clinical Applications, Gagnon C. Ed., Coche River Press: 333-350.
 DALLAI R., LOMBARDO B.M., LUPETTI P., 2007 – *Sperm structure in Chironomoidea (Insecta, Diptera)*. Tissue Cell, 39: 179-194.
 DAUB A.M., HAUSER M., 1988 – *Primary cilia in locust spermatocytes, formation, fate and possible function*. Z. Naturforsch., 43: 455-462.
 DAVENPORT J.R., YODER B.K., 2005 – *An incredible decade for the primary cilium: a look at a once-forgotten organelle*. Am. J. Physiol. Renal Physiol., 289: F1159-F1169.
 DAVIS E.E., BRUECKNER M., KATSANIS N., 2006 – *The emerging complexity of the vertebrate cilium: new functional roles for an ancient organelle*. Dev. Cell, 11: 9-19.
 DUAN J., GOROVSKY M.A., 2002 – *Both carboxyterminal tails of α - and β -tubulin are essential, but either one will suffice*. Curr. Biol., 12: 313-316.
 DUTCHER S.K., 2001 – *Motile organelles: the importance of specific tubulin isoforms*. Current Biology, 11: R419-R422.
 EBERL D.F., HARDY R.W., KERNAN M.J., 2000 – *Genetically similar transduction mechanisms for touch and hearing in Drosophila*. J. Neurosci., 20: 5981-5988.
 FACKENTHAL J.D., HUTCHENS, J.A., TURNER F.R., RAFF E.C., 1995 – *Structural analysis of mutations in the Drosophila β_2 -tubulin isoform reveals regions in the β -tubulin molecule required for general and for tissue specific microtubule functions*. Genetics, 139: 267-286.

- FRIEDLÄNDER M., WAHRMAN J., 1970 – *The spindle as a basal body distributor*. J. Cell Sci., 7: 65-89.
- GODULA J., 1985 – *Quadriflagellar primary spermatocytes in the cotton leafworm, Spodoptera littoralis (Boisd.) (Noctuidae, Lepidoptera)*. Cell Tissue Res., 242: 681-683.
- GONZALES C., TAVOSANIS G., COLLINARI C., 1998 – *Centrosomes and microtubuli organization during Drosophila development*. J. Cell Sci., 111: 2697-2706.
- HOLM P.B., RASMUSSEN S.W., 1980 – *Chromosome pairing, recombination nodules and chiasma formation in diploid Bombyx males*. Carlsberg. Res. Commun., 45: 483-548.
- IBANEZ-TALLON I., HEINTZ N., OMRAN H., 2005 – *To beat or not beat: roles of cilia in development and disease*. Hum. Mol. Genet., 12: R27-R35.
- JARMAN, A.P., 2002 – *Studies of mechanosensation using the fly*. Human Mol. Genetics, 11: 1215-1218.
- KAMIYA, R., 2002 – *Functional diversity of axonemal dyneins are studied in Chlamydomonas mutans*. Int. Rev. Cytol., 219: 115-155.
- KEIL T.A., STEINBRECHT R.A., 1984 – *Mechanosensitive and olfactory sensilla of insects*. In: Insect Ultrastructure, King R.C. & Akai H. Eds: 477-516.
- KERNAN M.J., COWAN D., ZUKER C., 1994 – *Genetic dissection of mechanosensory transduction: mechanoreception-defective mutations of Drosophila*. Neuron, 12: 1195-1206.
- LAI-FOOK J., 1982 – *Structural comparison between eupyrene and apyrene spermiogenesis in Calpododes ethlius (Hesperiidae, Lepidoptera)*. Can. J. Zool., 60: 1216-1230.
- LECLERCQ-SMEKENS M., 1978 – *Reproduction d'Euproctis chrysorrhea L. (Lépidoptère Lymantriidae). Étude de l'organogénèse des testicules et de la spermatogénèse*. Bull. Classe Sci. Acad. Royale Belgique, 64: 304-317.
- LUDUENA R.F., 1998 – *Multiple forms of tubulin: different gene products and covalent modifications*. Int. Rev. Cytol., 178: 207-275.
- LUPETTI P., MENCARELLI C., ROSETTO M., HEUSER J.E., DALLAI R., 1998 – *Structural and molecular characterization of dynein in a gall-midge insect having motile sperm with only the outer arm*. Cell Motil. Cytoskeleton, 39: 303-317.
- MARSHALL W.F., NONAKA S., 2006 – *Cilia: tuning in to the cell's antenna*. Current Biology, 16: R604-6. R604-6.
- MENCARELLI C., LUPETTI P., ROSETTO M., DALLAI R., 2000 – *Morphogenesis of the giant sperm axoneme in Asphondylia ruebsaameni Kertész (Diptera, Cecidomyiidae)*. Tissue Cell, 32: 188-197.
- MORAN D., VARELA F., ROWLEY J., 1977 – *Evidence for active role of cilia in sensory transduction*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 74: 793-797.
- NAGY L., 1998 – *Changing patterns of gene regulation in the evolution of arthropod morphology*. Amer. Zool., 38: 818-828.
- NIELSEN M.G., RAFF E.C., 2002 – *The best of all worlds or the best possible world? Developmental constraint in the evolution of β -tubulin and the sperm tail axoneme*. Evolution & Development, 4(4): 303-315.
- NIELSEN M.G., TURNER F.R., HUTCHENS J.A., RAFF E.C., 2001 – *Axoneme-specific β -tubulin specialization a conserved C-terminal motif specifies the central pair*. Curr. Biol., 11: 529-533.
- NOIROT C., QUENNEDEY A., 1974 – *Fine structure of insect epidermal glands*. Ann. Rev. Entomol., 19: 61-80.
- PAN J., SNELL W.J., 2007 – *The primary cilium: keeper of the key to cell division*. Cell, 29: 1255-1257.
- PAN J., WANG Q., SNELL W.J., 2005 – *Cilium-generate signaling and cilia-related disorders*. Laboratory Investigation, 85: 452-463.
- PAZOUR G.J., DICKERT, B.L., WITMAN G.B., 1999 – *The DHC1b (DHC2) isoform of cytoplasmic dynein is required for flagellar assembly*. J. Cell Biol., 144: 473-481.
- PHILLIPS D.M., 1970 – *Insect sperm: their structure and morphogenesis*. J. Cell Biol., 44: 243-277.
- POPODI E.M., HOYLE H.D., TURNER F.R., RAFF E.C., 2005 – *The proximal region of β -tubulin C-terminal tail is sufficient for axoneme assembly*. Cell Motil. Cytoskeleton, 62: 48-64.
- PORTER M.E., 1996 – *Axonemal dyneins: assembly, organization, and regulation*. Curr. Opin. Cell Biol., 8: 10-17.
- QUAGIO-GRASSIOTTO I., DE LELLO E., 1996 – *Centriole behaviour during meiosis of male germ cells of Dermatobia hominis (Diptera: Cuterebridae)*. Cytobios., 85: 73-80.
- QUENNEDEY A., 1998 – *Insect epidermal gland cells: ultrastructure and morphogenesis*. In: Microscopic Anatomy of Invertebrates, vol. 11A: Insecta. Wiley-Liss, Inc.: 177-207.
- RAFF E.C., FACKENTHAL J.D., HUTCHENS J.A., HOYLE H.D., TURNER F.R., 1997 – *Microtubule architecture specified by a beta-tubulin isoform*. Science, 275: 70-73.
- RAFF E.C., HUTCHENS, J.A. HOYLE H.D., NIELSEN M.G., TURNER F.R., 2000 – *Conserved axoneme symmetry altered by a component beta-tubulin*. Curr. Biol., 10: 1391-1394.
- RODRIGUES-MARTINS A., BETTENECOURT-DIAS M., RIPARELLI M., FERREIRA C., FERREIRA I., CALLAINI G., GLOVER D.M., 2007 – *DSAS-6 organizes a tube-like centriole precursor, and its absence suggests modularity in centriole assembly*. Current Biology, 17: 1465-1472.
- SATIR P., CHRISTENSEN S.T., 2007 – *Overview of structure and function of mammalian cilia*. Annu. Rev. Physiol., 69: 14.1-14.24.
- SRENG L., QUENNEDEY A., 1976 – *Role of a temporary ciliary structure in the morphogenesis of insect glands. An electron microscope study of the tergal glands of male Blattella germanica L. (Dictyoptera, Blattellidae)*. J. Ultrastruct. Res., 56: 78-95.
- SUMMERS K.E., GIBBONS I.R., 1971 – *Adenosine triphosphate-induced sliding of tubules in trypsin-treated flagella of sea-urchin sperm*. Proc. Natl. Acad. Sci., 101: 12865-12869.
- TODI S.V., SHARMA Y.E. EBERL D.F., 2004 – *Anatomical and molecular design of the Drosophila antenna as a flagellar auditory organ*. Microsc. Res. Tech., 63: 388-399.
- VOGEL G., 2005 – *Betting on cilia*. Science, 310: 216-218.
- WARNER F.D., SATIR P., GIBBONS L.R., 1989 – *Section 2 of the dynein ATPase*. In: Cell Movement, vol. 1, Alan R. Liss, New York: 111-181.
- WILSON E.O., 1999 – *The Diversity of Life*. Harvard University Press, RCS Libri S.p.A, Milano.
- WICKS S.R., DE VRIES C.J., VAN LUENEN H.G.A.M., PLASTERK R.H.A., 2000 – *CHE-3, a cytosolic dynein heavy chain, is required for sensory cilia structure and function in Caenorhabditis elegans*. Dev. Biol., 221: 295-307.
- WITMAN G.B., 2003 – *Cell motility: deaf Drosophila keep the beat*. Curr. Biol., 13: R796-798.
- WOLF K.W., KLEIN C., 1995 – *Development of the sperm head in the caddisfly Potamophylax rotundipennis (Insecta, Trichoptera)*. Zoomorphology, 115: 109-115.
- YACK J.E., 2004 – *The structure and function of auditory chordotonal organs in insects*. Microsc. Res. Tech., 63: 315-337.

THE INSECT BIOLOGICAL CYCLE AS EVOLUTIONARY ARENA: A SHORT ACCOUNT OF INSECT DIVERSITY FROM AN EVO-DEVO POINT OF VIEW

ALESSANDRO MINELLI (*)

(*) *Dipartimento di Biologia, Università degli studi di Padova, Via Ugo Bassi 58 B, I 35131 Padova, Italia; e-mail alessandro.minelli@unipd.it*

The insect biological cycle as evolutionary arena: a short account of insect diversity from an evo-devo point of view

Complexity and plasticity of their post-embryonic developmental schedule have provided insects with extraordinary opportunity for increasing their diversity. To some extent, the preimaginal instars are more prone to evolutionary change than the adult stage, because the latter's morphology is somehow frozen in its exoskeletal invariance until the end of the selectable prereproductive and reproductive age, and even beyond it.

KEY WORDS: Biological cycle, evo-devo, evolvability, homology.

The 'marriage' between evolutionary biology and developmental biology, already floated in the '80s by perceptive authors such as RAFF & KAUFMAN (1983), has of recent given rise to a flourishing discipline known as evolutionary developmental biology – shortly, evo-devo (e.g., HALL, 1992; ARTHUR, 2002; WILKINS, 2002; MINELLI 2003, 2007; CARROLL *et al.*, 2005). One of the most important contributions of evo-devo to a better understanding of the living world is its focus on evolvability (HENDRIKSE *et al.*, 2007), i.e. on the uneven distribution of probabilities of change a given organism faces in different directions. For example, is it easier to prolong its developmental schedule beyond its current adult stage, as assumed by Haeckel's 'fundamental biogenetic principle' (*biogenetisches Grundgesetz*; HAECKEL, 1866), or to modify an earlier, pre-reproductive stage, thus obtaining what DE BEER (1951) called a deviation?

With their amazing diversity of life cycles, insects offer a wonderful scope for investigation along these lines. Reciprocally, revisiting insect developmental biology from an evo-devo perspective unveils a mostly overlooked dimension of insect biodiversity, i.e. a diversity of developmental pathways which, in turn, has offered insects a great diversity of ecological adaptations and increased opportunity of speciation.

Central to an approach to insect developmental biology from an evo-devo perspective is a critical revisit of the way we describe insect life cycles in terms of 'temporal modules' such as the individual larval instars (MINELLI *et al.*, 2006). It is critically important indeed to understand whether these temporal segments of life separated by moults

can be regarded as independent units of evolution (SCHOLTZ, 2005), or not (MINELLI *et al.*, 2006). To be sure, a distinction between moults simply marking an increase in size, and moults separating two structurally and functionally well-distinct instars is a well-established notion, but its practical application is not necessarily easy. Good examples of a physiological divide apparently concealed under a gross continuity of morphological organization are found among the grasshoppers, by comparing the developmental schedules of conspecific individuals with different total number of nymphal instars. For example, the vast majority of the females in two populations of *Glyptobothrus brunneus* (Thunberg, 1815) from East Anglia have one nymphal instar more than usual (HASSALL & GRAYSON 1987). Interestingly, the extra instar has a distinct morphological identity and fits into a precise position along the insect's developmental schedule. This suggests that the ordinary moult before which the extra instar is intercalated marks a more important transition than the other moults between nymphal stages. This example indicates how much care we must have in aligning developmental schedules, including those of conspecifics.

Aligning is easier, and more reliable, whenever we can identify one or more fixed reference points along the sequences we are about to compare. In the case of the post-embryonic sequence of developmental events, in insects and arthropods generally, there are two events that suggest themselves as reference points: one is the time of hatching, the other is the moult to adult (fig. 1). Between these extremes, it may be more or less

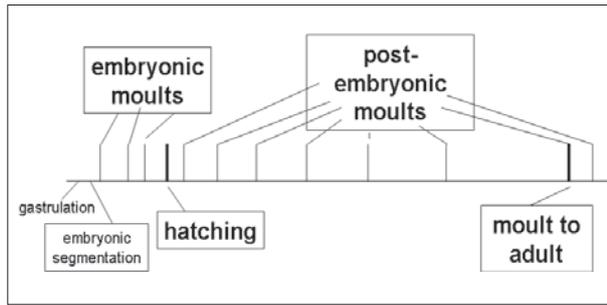


Figure 1
Developmental events providing marker for the alignment of the developmental schedules of two arthropods.

straightforward to split development into single units to be compared one to one. But let's stop a moment to check whether we really can take for granted the equivalence of hatching points, and or moults to adult, between different arthropods.

In most hexapods, all body segments are already formed at hatching, but this is not true of proturans. The anamorphic developmental schedule, with post-embryonic increase in the number of body segments, is otherwise widespread in arthropods other than hexapods. On the other hand, the condition at which the little animal hatches is far from uniform in terms of the morphological and functional conditions of its appendages. Irrespective of the number of their body segments, there are arthropods whose newly born individuals are immediately ready to walk around, while others hatch as praelarvae, or praenymphs, that require an extra moult to get their articulated legs and mouthparts.

Hardly equivalent between groups is also the condition obtained with the 'adult' moult. Even limiting our considerations to the pterygotes, we must realize that adult form and reproductive maturity do not coincide necessarily. At the time they get their final, adult morphology, some insects are ready to reproduce, but others are not, unless they take and metabolize some meal: a stonefly and a female mosquito, respectively, are good examples of the two conditions. We should additionally mention, in this context, those insects which are sexually mature before they reach the morphological condition of adults. Interestingly, this gives some of them flexibility in the way they can reproduce. For example, in the parthenogenetic chironomid midge *Paratanytarsus grimmii* (Schneider, 1885) the eggs are released when the insect is still enclosed within the pupal skin (LANGTON *et al.*, 1988) and several gall midges (Cecidomyiidae) reproduce when still morphologically larval or pupal. In this family, paedogenesis can occur at different stages: the pupa in *Henria psalliotae* Wyatt, 1959 (WYATT, 1961), the

third larval instar in *Mycophila nikoleii* Möhn, 1960 (NIKOLEI, 1961), the second larval instar in *M. speyeri* Barnes, 1926 (WYATT, 1964). On the other hand, reaching an adult body structure and a physiological condition of sexual maturity does not necessarily stop moulting. If, leaving aside the very peculiar case of the mayflies, in insects these adult-to-adult moults are essentially limited to the archaeognathans and zygantomans, this behaviour is otherwise common in other groups, including collembolans, decapod crustaceans and several lineages of millipedes.

Having thus questioned the value of both hatching and the adult moult as 'fixed' points of reference allowing a safe alignment of the post-embryonic developmental schedule of arthropods, and insects in particular, we can now focus on the significance of post-embryonic moults (those occurring between hatching and adulthood) in establishing a physiological periodization of development. I have already mentioned the fact that all moults do not necessarily have the same value. Still more important, however, is to remember that focussing on moults we get an appreciation of insect (or arthropod) development which ignores the continuity of physiological and even morphogenetic events which are going on between two moults. The only instar of which we ordinarily recognize the internal dynamics is the pupa of holometabolous insects, with its more or less extensive, and often dramatic internal changes which are not coupled with moults. However, with due acknowledgement of the profound changes that affect, for example, the internal organization of a fly during its pupal stage, we should also consider that all other instars are not necessarily eventless. In arthropods other than insects, i.e. in centipedes of the genus *Lithobius*, we have recently shown (MINELLI *et al.*, 2006) that as much as three different neuromeres are serially differentiated during the second larval instar.

From these exercises in aligning the developmental schedules of different arthropods, we can derive the general principle that there is no necessary homology between stages or instars of different arthropods (including the two sexes of the same species, or two conspecifics with different total number of post-embryonic instars) which occupy the same ordinal position (e.g., the fourth from hatching) in the developmental sequence. Stages and instars are fleeting associations of distinct events individually referable to different processes (only some of which are synchronized with the moulting cycle) although a coupling of these events can nevertheless evolve, if subjected to positive natural selection

This complexity of developmental events provides a huge scope for the evolution of novel deve-

developmental schedules and their morphological products. That is, a huge scope for increasing insect diversity.

Specifically, I will argue here that in the case of insects, non-terminal novelties are much more likely to evolve than terminal novelties (i.e., ‘Haeckelian’ or recapitulative changes in the existing developmental schedule). I will briefly discuss this issue with reference to two major developmental novelties evolved in the insect lineage, i.e. holometaboly and hypermetaboly.

A general problem with terminal addition is that it cannot apply to possible morphological traits specific to the post-reproductive segment of an animal’s life. By definition, there cannot be differential reproduction of, i.e. selection upon, individuals that cannot produce offspring anymore. Thus, terminal addition, if any, is limited to animals in which the reproductive activity is spread over a life segment along which there is some selectable amount of somatic change. But this is virtually ruled out, in insects, by the sum of two circumstances: the generalized lack of adult-to-adult moults (i.e., the limitation of reproduction to one instar only) and the rigidity of the exoskeleton, causing adult morphology (external, at least) to remain essentially unchanged following the final moult. On the other hand, evolutionary novelties can be expected over the pre-reproductive segment of an insect’s life history, and this is right what arguably happened at the origin of holometaboly. This idea is indeed the core of the theory first proposed by BERLESE (1913), and quite recently revived by TRUMAN & RIDDIFORD (1999), according to which the larva of holometabolans corresponds to the praelarva of the heterometabolans. According to this view, the adults of holometabolans are more conservative than the corresponding larvae and the amount of change occurring during the pupal stage increases, broadly, in a way that matches the degree of morphological deviation of the larva (cf. HEMING, 2003).

Within the holometabolans, hypermetaboly has evolved by adding further developmental deviations which, again, are far from terminal along the insect’s developmental schedule, but are rather concentrated at the beginning of post-embryonic life. Thus, of the different larval types through which a meloid beetle goes during its life cycle, the earliest, the triungulin, is more innovative – with respect to the larvae of heteromeric beetles – than the later stages. Similarly, the first larval instar of several parasitic hymenopterans (e.g., the cyclopid larva of platygasterids, or the eucoiliform larva of some cynipoids) represents an innovation in respect to the less deviating second and third instar larvae.

The main message of this very short account of insect diversity from an evo-devo point of view is,

that a serious effort to understand the evolvability of insect life cycles is very likely to be rewarded by a profoundly improved insight into the roots of the evolutionary success of this marvellously diverse animal group.

RIASSUNTO

IL CICLO BIOLOGICO DEGLI INSETTI COME SPAZIO EVOLUTIVO: CONSIDERAZIONI SULLA DIVERSITÀ DEGLI INSETTI DA UN PUNTO DI VISTA EVO-DEVO

La complessità e la plasticità dello sviluppo postembrionale hanno fornito agli insetti opportunità uniche per un aumento esplosivo della loro diversità. In linea di massima, gli stadi preimmaginali evolvono più facilmente dei corrispettivi adulti, poiché la morfologia di quest’ultimi è ‘congelata’ nella non modificabilità dell’esoscheletro, fino alla fine dell’età preriproduttiva e riproduttiva, sulle quali la selezione può fare presa e addirittura oltre l’esaurirsi della stessa età riproduttiva.

REFERENCES

- ARTHUR W., 2002 – *The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology*. *Nature*, 415: 757-764.
- BERLESE A., 1913 – *Intorno alle metamorfosi degli insetti*. *Redia*, 9: 121-136.
- CARROLL S.B., GRENIER J.K., WEATHERBEE S.D., 2005 – *From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design*. Second edition. Blackwell Scientific, Malden, Ma., X+258 pp.
- DE BEER G.R., 1951 – *Embryos and ancestors*. 2nd edition. Clarendon Press, Oxford, XII+159 pp.
- HAECKEL E., 1866 – *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Deszendenz-Theorie*. Reimer, Berlin, 574+462 pp.
- HALL B.K., 1992 – *Evolutionary developmental biology*. Chapman & Hall, London, XII+275 pp.
- HASSALL M., GRAYSON F.W.L., 1987 – *The occurrence of an additional instar in the development of Chorthippus brunneus (Orthoptera: Gomphocerinae)*. *J. nat. Hist.*, 21: 329-337.
- HEMING B.S., 2003 – *Insect development and evolution*. Comstock Publ. Associates, Ithaca-London, XV+444 pp.
- HENDRIKSE J.L., PARSONS T.E., HALLGRÍMSSON B., 2007 – *Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology*. *Evol. Dev.*, 9: 393-401.
- LANGTON P.H., CRANSTON P.S., ARMITAGE P., 1988 – *The parthenogenetic midge of water supply systems, Paratanytarsus grimmi (Schneider) (Diptera: Chironomidae)*. *Bull. ent. Res.*, 78: 317-328.
- MINELLI A., 2003 – *The development of animal form: ontogeny, morphology, and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, XVIII+323 pp.
- MINELLI A., 2007 – *Forme del diurno e del notturno*. Einaudi, Torino XIII+218 pp.
- MINELLI A., BRENA C., DEFLORIAN G., MARUZZO D., FUSCO G., 2006 – *From embryo to adult – beyond the conventional periodization of arthropod development*. *Dev. Genes Evol.*, 216: 373-383.

- NIKOLEI E., 1961 – *Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzung der heterogenen Gallmücken unter experimentellen Bedingungen*. Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 50: 281-329.
- SCHOLTZ G., 2005 – *Homology and ontogeny: patterns and process in comparative developmental biology*. Theor. Biosc., 124: 121-143.
- TRUMAN J.W., RIDDIFORD L.M., 1999 – *The origins of insect metamorphosis*. Nature, 401: 447-452.
- WILKINS A.S., 2002 – *The evolution of developmental pathways*. Sinauer Associates, Sunderland, Ma., XVII+603 pp.
- WYATT I.J. 1961 – *Pupal paedogenesis in the Cecidomyidae (Diptera) I*. Proc. R. Ent. Soc., London A, 36: 133-143.
- WYATT I.J., 1964 – *Immature stages of Lestremiinae (Diptera: Cecidomyidae) infesting cultivated mushrooms*. Trans. R. Ent. Soc., London, 116: 15-27.

BIODIVERSITÀ E CONVERGENZE FUNZIONALI ADATTATIVE NELLE PARTI BOCCALI DI INSETTI ED ACARI

GIORGIO NUZZACI (*) - FRANCESCO PORCELLI (*)

(*) DiBCA sez Entomologia e Zoologia, Università degli Studi di Bari; e-mail: nuzzaci@agr.uniba.it

Biodiversity and functional adaptive convergence with insect and acarina mouthparts

This presentation illustrates morpho-functional convergence in arthropod mouthparts through examples from Acari (Pentha- leidae, Tetranychidae, Tenuipalpidae and Eriophyidae) and Insects (Thysanoptera, Rhynchota, and Diptera Tabanidae) comparatively.

Morpho-functional convergences regard stylets, food pump and food channel placement, that is dorsal in Acari and ventral in Insects. They seem to arise from the need of feeding on liquid food exclusively. Biodiversity among Insects and Acari is likely to be driven by rather obligate feeding behaviour on special diets; or biodiversity to be the biological base for adaptive convergence.

KEY WORDS: Phytophagy, mouth parts, Acari, Insecta, convergence.

PREMESSA

In occasione di un precedente intervento in Accademia (NUZZACI, 1995) venne mostrata l'immagine di una sezione trasversale dello gnatosoma di un Tetranychidae, *Cenopalpus pulcher* (Canestrini e Fanzago), che ricordava una maschera del teatro greco. Tale maschera sembrava quasi strizzare l'occhio allo studioso ed, ammiccando, invitarlo ad indagare ulteriormente su quanto vi fosse ancora di ignoto.

In una serie di ricerche (NUZZACI & ALBERTI, 1996; NUZZACI & DE LILLO, 1989, NUZZACI & DE LILLO, 1991a,b,c,d; NUZZACI & DE LILLO, 1995; NUZZACI *et al.*, 1991; DE LILLO *et al.*, 1996), si è voluto seguire quel suggerimento indagando su quale fosse l'organizzazione delle parti boccali coinvolte nella suzione dei fluidi vegetali.

Tale organizzazione si è rivelata sorprendentemente complessa perché i singoli pezzi boccali hanno mostrato raffinate specializzazioni destinate ad operare:

- (a) la perforazione dei tessuti vegetali;
- (b) l'iniezione di saliva;
- (c) la suzione degli alimenti.

Le soluzioni funzionali escogitate dagli acari fitofagi per l'alimentazione liquida hanno mostrato inattese ed intriganti somiglianze con quelle degli insetti destinate allo stesso scopo, nonostante le regioni e le parti coinvolte siano diverse sia per l'ontogenesi che per dimensione e per reciproci rapporti spaziali.

Quest'incontro è un'utile occasione per mostrare alcune convergenze morfo-funzionali fra insetti ed

acari e per discutere le relative tendenze adattative.

In effetti, proprio le tendenze che portano verso la specializzazione alimentare, determinano l'isolamento riproduttivo di piccole porzioni di una popolazione. Questo isolamento accelera la differenziazione di nuove specie e quindi la biodiversità dei viventi.

Lo studio della morfologia funzionale diventa, quindi, strumento utile per individuare le tendenze evolutive, la loro direzione e per distinguere le specie.

OSSERVAZIONI E DISCUSSIONE

I primi esempi di convergenza fra insetti ed acari riguardano la morfologia funzionale delle parti boccali ed in particolare degli stiletto.

Tali pezzi svolgono funzioni simili e, pur avendo origine decisamente diversa, chelicerale negli acari e mandibolo-mascellare negli insetti, mostrano una morfologia straordinariamente comparabile; in una schematizzazione si potrebbero individuare tre modelli.

In un primo caso gli stiletto chelicerali dei Pentha- leidae (tav. 1) e quello mascellare dei Tisanotteri (tav. 4) hanno la stessa forma arcuata e utilizzano lo stesso meccanismo d'azione, basato sulla flessione e rotazione della loro base. Confrontando le parti boccali degli stessi taxa si nota un'ulteriore convergenza morfologica fra l'organizzazione del labbro superiore, lobi mascellari e labio nei Tisanotteri e il subcapitulum nei Penthaleidae. In entrambi i casi si diffe-

renza una struttura conica – cono boccale dei Tisanotteri e subcapitulum dei Penthaleidae – destinata a contenere e dirigere gli stiletti e ad assicurarne lo stretto contatto reciproco. La stessa organizzazione funzionale permette all'apparato boccale di aderire alla superficie della pianta consentendo prima di perforare i tessuti vegetali, poi di iniettare la saliva, necessaria per la digestione extraorale e, infine, la suzione del cibo. Gli stiletti relativamente tozzi e corti delimitano, solo accostati fra di loro, brevi dotti cibariali.

In un secondo caso stiletti snelli penetrano a maggiore profondità, e quindi diventa utile specializzare questi organi sia per iniettare la saliva, sia per acquisire il cibo da strati profondi della pianta ospite. In questo caso gli stiletti devono delimitare condotti capillari salivari e cibariali. Stiletti tanto sottili e flessibili non potrebbero realizzare capillari funzionali se non reciprocamente articolati per quasi tutta la loro lunghezza. Sempre a causa della loro morfologia tali stiletti necessitano di una guida meccanica che è presente nel subcapitulum degli acari e nel rostro dei rincoti.

Sia i Tetranychoida (tav. 2) che i Rhynchota (tav. 4) convergono, quindi, verso lo stesso modello funzionale e si specializzano in modo analogo per prelevare cibo fluido in profondità.

Infatti nei Tetranychoida gli stiletti lunghi e snelli dapprima scorrono, senza articolazione, su un lungo labbro fino a che si appaiano articolandosi reciprocamente. Sulla superficie mediana degli stiletti, solchi e creste longitudinali concorrono a circoscrivere un unico dotto interchelicere, salivare. Il labrum, inoltre, si giustappone sul solco preorale e con quest'ultimo delimita un ulteriore dotto, cibariale e longitudinale, che percorre il subcapitulum. Tale dotto è solo funzionale e le parti che lo delimitano sono libere.

Con simile organizzazione i Rhynchota fanno convergere e poi articolano fra di loro gli stiletti che circoscrivono due dotti, uno dorsale (cibariale) ed uno ventrale (salivare). Questa maggiore complessità morfo-funzionale è probabilmente possibile per le maggiori dimensioni assolute delle parti coinvolte.

Inoltre, i Tetranychoida hanno i dotti cibariali a decorso ventrale mentre i Rincoti hanno il dotto cibariale a decorso dorsale.

Durante la suzione del cibo, che avviene attraverso il dotto cibariale esterno alla pianta, anche una sola accidentale bollicina d'aria, entrata nel dotto cibariale, impedirebbe il funzionamento dell'intero sistema che si basa sulla continuità della colonna liquida dalla pianta fino alla pompa faringeale.

Per garantire la continuità della colonna liquida, i Tetranychoida hanno differenziato un caratteristico «sistema di spurgo» dalle bolle d'aria attraverso la commissura orale inferiore.

Nel terzo caso il cibo liquido reso disponibile da

varchi, relativamente ampi, potrà essere immediatamente assunto.

Anche in questo caso esistono soluzioni morfo-funzionali convergenti fra insetti ed acari.

Gli Eriophyoidea (tav. 3), minuscoli acari fitofagi, aprono un varco negli epitelii vegetali con due paia di stiletti di origine pedipalpale in grado di essere protrusi e retratti grazie a potenti muscoli. Aperto un varco ed esposto il citoplasma, l'acaro vi tuffa dentro i cheliceri che scorrono alternativamente in senso antero-posteriore e vengono ritirati bagnati di succhi vegetali. Dato lo stato di gel del citoplasma e la sua densità, che è modesta in assoluto ma importante rispetto alle minuscole dimensioni dell'acaro, questo citoplasma viene fluidificato aggiungendovi una buona quantità di saliva. La miscela di saliva e citoplasma bagna i pezzi boccali scorrendo per capillarità fra labrum, stiletti chelicerali e pedipalpi fino alla bocca.

Per evitare che questa miscela sfugga dai varchi fra gli stiletti, questi sono tutti confinati da un colletto di cuticola flessibile che aderisce alla lesione sulla pianta.

La bocca, prossimale rispetto al complesso delle parti boccali descritte, si apre al termine del solco preorale e aspira saliva e citoplasma grazie all'azione di una potente pompa faringeale. Un simile adattamento funzionale è stato sviluppato anche dai Ditteri (tav. 4): Tabanidi, Culicidi, Flebotomidi e Ceratopogonidi (SNODGRASS, 1935; MATSUDA, 1965). In questi taxa gli stiletti scorrono e sono guidati da un pezzo impari mediano, la prefaringe, nel quale giace il dotto salivare. Mandibole e mascelle, in forma di lancette più o meno lunghe, si accostano semplicemente fra loro senza incastrarsi reciprocamente e vengono bagnate dal sangue dell'ospite, cibo di questi insetti. Il canale cibariale è piuttosto un solco ed il cibo scorre verso la bocca, una volta esposto. Nei ditteri, la barriera che confina il cibo nel tragitto fra la ferita e la loro bocca, è costituita dal concorso di labrum e labium, analogamente alla guaina degli stiletti degli eriofidi. I Tabanidi, inoltre, hanno ulteriormente specializzato il labbro inferiore in labello, una struttura complessa capace di lambire il sangue che sgorga dalla ferita esposta, inferta dagli stiletti a forma di daga.

CONCLUSIONI

Una volta ricordati i tratti comuni di queste strutture specializzate e riconosciute le possibili convergenze, non resta che ipotizzare quali siano le tendenze che hanno portato verso analoghe soluzioni funzionali. A quali comuni esigenze ed a quali vincoli questi gruppi abbiano risposto con soluzioni funzionali simili.

La prima necessità che tutti questi taxa esprimono consiste nel dover acquisire cibo fluido dall'interno di un altro organismo.

Vincolati dalle loro dimensioni assolute hanno poi scelto di assumere il cibo dai primi strati cellulari oppure a maggiore profondità nell'individuo ospite.

Sembra proprio che in questo, insetti ed acari, abbiano trovato soluzioni morfo-funzionali simili. Eriofidi e Ditteri Tabanidi praticano una lesione ampia, in relazione alle proprie dimensioni, e convogliano i liquidi che ne sgorgano verso la bocca, quando il cibo è ormai esposto.

Una soluzione intermedia è quella escogitata da Pentaleidi e Tisanotteri: entrambi i taxa hanno specializzato un sistema per ottenere una stretta aderenza fra cono boccale o subcapitulum e superficie della pianta. I liquidi alimentari vengono succhiati dall'interno della pianta grazie al contatto, a tenuta d'aria, che l'artropode realizza con il vegetale.

Infine anche per nutrirsi in profondità, Tetranychidi e Rincoti hanno evoluto adattamenti simili: il principale consiste nella presenza di dotti delimitati dagli stiletti. Tali dotti separano i flussi salivari e cibariali durante l'alimentazione, mentre l'apertura boccale resta esterna alla pianta e decisamente lontana dalla sorgente del cibo.

I percorsi del cibo e della saliva sono in posizione invertita nei due taxa: negli insetti il cibario è dorsale rispetto al salivario, mentre negli acari il cibo scorre ventralmente rispetto alla saliva. Questa diversità funzionale, che abbiamo semplificato in pochi casi esemplari, si esprime con una moltitudine di varianti nelle singole specie realizzando una sorprendente diversità biologica. Conseguenza dell'assunzione di cibo liquido è la presenza di una pompa faringale. Infine sembra che le specializzazioni sin qui mostrate dagli artropodi siano figlie di una diversità di situazioni che questi piccoli animali hanno dovuto fronteggiare nel corso dell'evoluzione e che hanno risolto in modo analogo partendo da premesse strutturali molto diverse.

Concludendo questa breve rassegna, non resta che l'auspicio di aver messo in luce convergenze fra i meccanismi di alimentazione di alcuni insetti ed acari, nella consapevolezza che molto resta ancora da chiarire (tav. 6: 2).

RIASSUNTO

Si riferisce brevemente sulla biodiversità morfo-funzionale degli apparati boccali di alcuni Taxa di Insetti ed Acari, con illustrazioni tratte da casi di studio personali già pubblicati o inediti. Gli autori ritengono di individuare nella tendenza al prelievo delle risorse alimentari dalla superficie oppure dall'interno di organismi (vegetali o animali) la principale condizione che ha determinato le specializzazioni morfologiche e la diversità tassonomica.

BIBLIOGRAFIA

- DE LILLO E., ALDINI P., 2001 - *Functional morphology of some leg sense organs in Pediculaster mesembrinae (Acari: Siteroptidae) and Phytoptus avellanae (Acari: Phytoseiidae)*. In: Halliday R.B., Walter D.E., Proctor H.C., Norton R.A., Colloff M. (eds), *Acarology: Proc. X Int. Congr.*, CSIRO Publ., Australia: 217-225.
- DE LILLO E., NUZZACI G., ALDINI P., 1996 - *Fine morphology of the mouthpart sensilla in females of Typhlodromus exhilaratus Ragusa (Phytoseiidae)*. In: Mitchell R.D., Horn D.J., Needham G.R., Welbourn W.C. (eds), *Acarology IX*, Ohio Biol. Survey, Columbus. Vol. 1: 287-295.
- DI PALMA A., 1995 - *Morfologia funzionale delle parti boccali di Penthaleus major (Dugès) (Eupodoidea: Penthaleidae)*. *Entomologica*, Bari, 29: 69-86.
- MATSUDA, R. 1965 - *Morphology and evolution of the insect head*. *Mem. Am Entomol. Inst. No. 4*, 334 p.
- NUZZACI G., 1979 - *Contributo alla conoscenza dello gnatosoma degli eriofidi (Acarina: Eriophyoidea)*. *Entomologica*, Bari, 15: 73-101.
- NUZZACI G., 1994 - *Recenti acquisizioni di morfologia funzionale negli acari*. *Atti XVII Congr. naz. it. Entomol.*: 273-286.
- NUZZACI G., 1995 - *Acari chemosensilla: structure and function*. *Atti Acc. Naz. It. Entomol., Rend., XLII*: 165-185.
- NUZZACI G., ALBERTI G., 1996 - *Internal anatomy and physiology*. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J. (eds.), *Eriophyoid mites their biology, natural enemies and control*. Elsevier, Amsterdam. *World Crop Pests*, 6: 101-150.
- NUZZACI G., DE LILLO E., 1989 - *Contributo alla conoscenza dello gnatosoma degli Acari Tenuipalpidi (Tetranychoidae: Tenuipalpidae)*. *Entomologica*, Bari, 24: 5-32.
- NUZZACI G., DE LILLO E., 1991a - *Contributo alla conoscenza delle parti boccali di Penthaleus major (Dugès) (Eupodoidea: Penthaleidae)*. *Atti XVI Congr. naz. it. Entomol.*: 265-277.
- NUZZACI G., DE LILLO E., 1991b - *Fine structure and functions of the mouthparts involved in the feeding mechanisms in Tetranychus urticae Koch (Tetranychoidae: Tetranychidae)*. In: Dusbábek F., Bukva V. (eds), *Modern Acarology. Proc. VII Int. Congr. Acarol. Accademia Prague and SPB Academic, The Hague*. Vol. 2: 301-306.
- NUZZACI G., DE LILLO E., 1991c - *Linee evolutive dello gnatosoma in alcuni Acari Prostigmata*. *Atti XVI Congr. naz. it. Entomol.*: 279-290.
- NUZZACI G., DE LILLO E., 1991d - *Fine structure and functions of the mouthparts involved in the feeding mechanisms in Cenopalpus pucher Canestrini and Fanzago (Tetranychoidae: Tenuipalpidae)*. In: Schuster R., Murphy P.M. (eds.), *The Acari: reproduction, development and life-history strategies*. Chapman & Hall: 367-376.
- NUZZACI G., DE LILLO E., 1995 - *Functional morphology of the mouthparts of Varroa jacobsoni Oudemans female (Acari: Varroidae)*. *Proc. II EURAAC Symposium, Krynica (Poland)*: 79-89.
- NUZZACI G., DE LILLO E., PORCELLI F., DI PALMA A., 1991 - *Alcune strutture sensoriali dello gnatosoma in Acari Prostigmata fitofagi*. *Atti XVI Congr. naz. it. Entomol.*: 965.
- SNODGRASS R.E., 1935 - *Principles of Insect Morphology*. McGraw-Hill, 667pp.

Figure
 Abbreviazioni dei termini utilizzati

ad	setole adoriali	<i>adoral setae</i>
ap	pezzo accessorio del dito fisso	<i>fixed digit accessory pieces</i>
ar	sclerotizzazione anulare	<i>annular reinforcement;</i>
bs	sclerite basale	<i>basal sclerite;</i>
ca	apodema cervicale	<i>cervical apodeme;</i>
cas	sella capitulare	<i>capitular saddle;</i>
CH	cheliceri	<i>chelicera;</i>
cl	lambi capitulari	<i>capitular lips;</i>
co	condilo	<i>condyle</i>
DF	dito fisso	<i>fixed digit;</i>
DM	dito mobile	<i>movable digit;</i>
Dpb	fascio delle lamine boccali	<i>dagged-pieces bundle</i>
ds	guaina dendritica	<i>dendritic sheath</i>
Ga	galea	<i>galea</i>
gs	guaina degli stilette	<i>Stylets sheath</i>
Hphy	prefaringe	<i>hypopharynx</i>
ic	canale interchelicerale	<i>intercheliceral channel</i>
ioc	commissura orale inferiore	<i>inferior oral commissure</i>
iod	dotto orale inferiore	<i>inferior oral duct</i>
is	stiletto subcapitulare prossimale	<i>inner subcapitular stylet</i>
L	labrum	<i>labrum;</i>
La	lobi del labello	<i>labellar lobe</i>
Lb	labello	<i>labellum</i>
LbPlp	palpo labiale	<i>labial palp</i>
ll	labbra laterali	<i>lateral lips</i>
Md	mandibola	<i>mandible</i>
MdS	stilette mandibolari	<i>mandibular stylet</i>
msd	dotto salivare mediano	<i>median salivary duct</i>
MxPlp	palpo mascellare	<i>maxillary palp</i>
MxS	stilette mascellari	<i>maxillary stilet</i>
od	segmento distale del dendrite	<i>outer dendritic segment</i>
os	stiletto subcapitulare distale	<i>outer subcapitular stylet</i>
PA	pedipalpo	<i>pedipalp;</i>
pg	solco preorale	<i>preoral groove;</i>
phc	camera della pompa faringeale	<i>pharyngeal chamber</i>
pp	pompa faringeale	<i>pharyngeal pump</i>
rg	doccia rostrale	<i>rostral gutter</i>
s	saliva	<i>salivar secretion</i>
sc	stilette chelicerali	<i>cheliceral stylets</i>
spl	lambi della pompa salivare	<i>plates of the salivary pump</i>
ss	stilette subcapitulari	<i>subcapitular stylets</i>
Stb	fascio degli stilette	<i>stylet bundle</i>
stc	canale degli stilette	<i>stylet channel.</i>
SUB	subcapitulum	<i>subcapitulum.</i>
Syr	pompa salivare	<i>salivare pump</i>
tb	corpo tubulare	<i>tubular body</i>

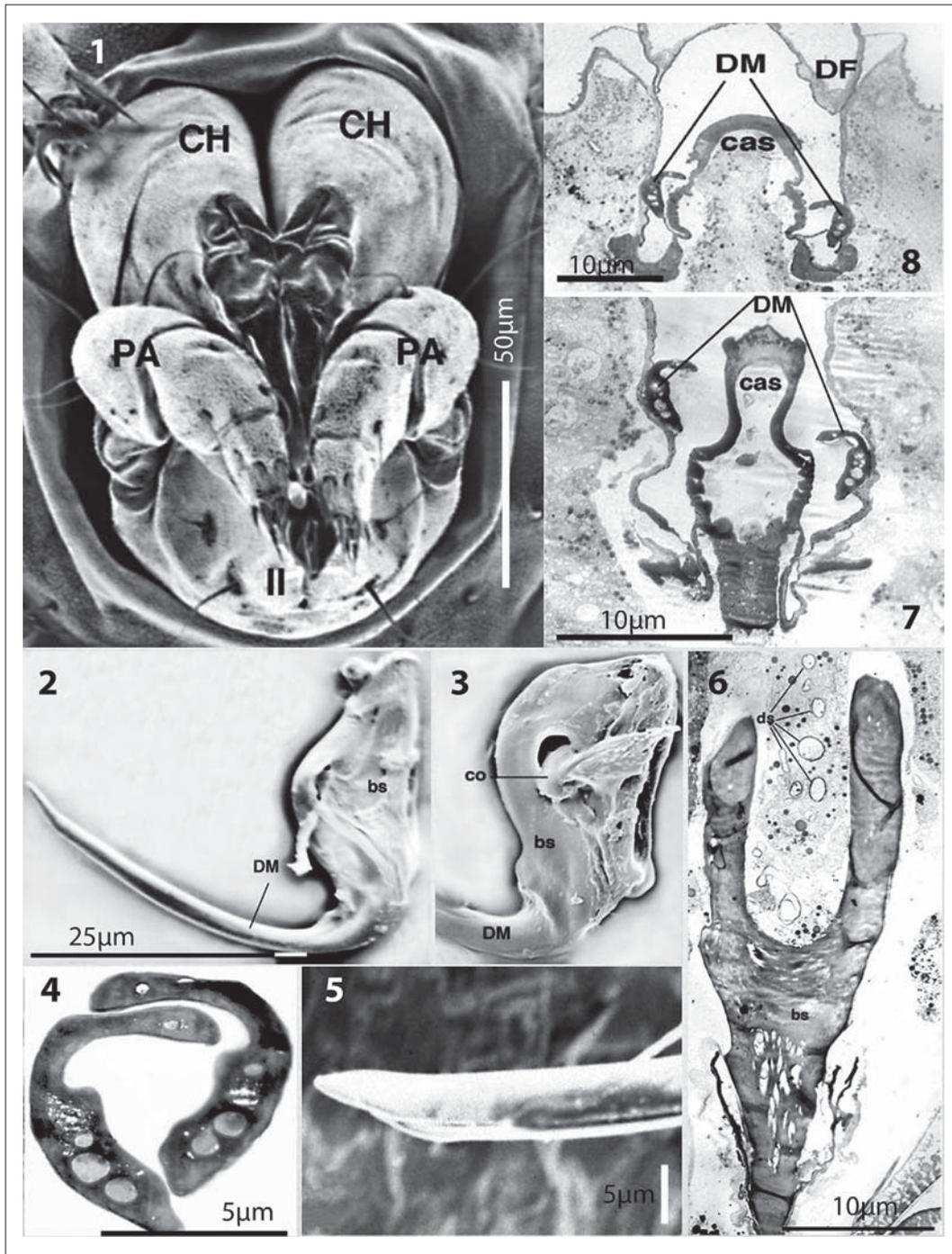


Tavola 1

Pentabaleus major (Dugès): 1) gnatosoma visto di fronte; 2) dito mobile (destro) e sclerite basale; 3) sclerite basale (sinistro); 4) ricostruzione degli stilette derivati dai diti mobili (ricostruzione); 5) estremità giustapposte degli stilette; 6) sezione trasversale dei cheliceri al livello del segmento basale; 7-8) sezione trasversale dei diti fissi e della sella capitulare.

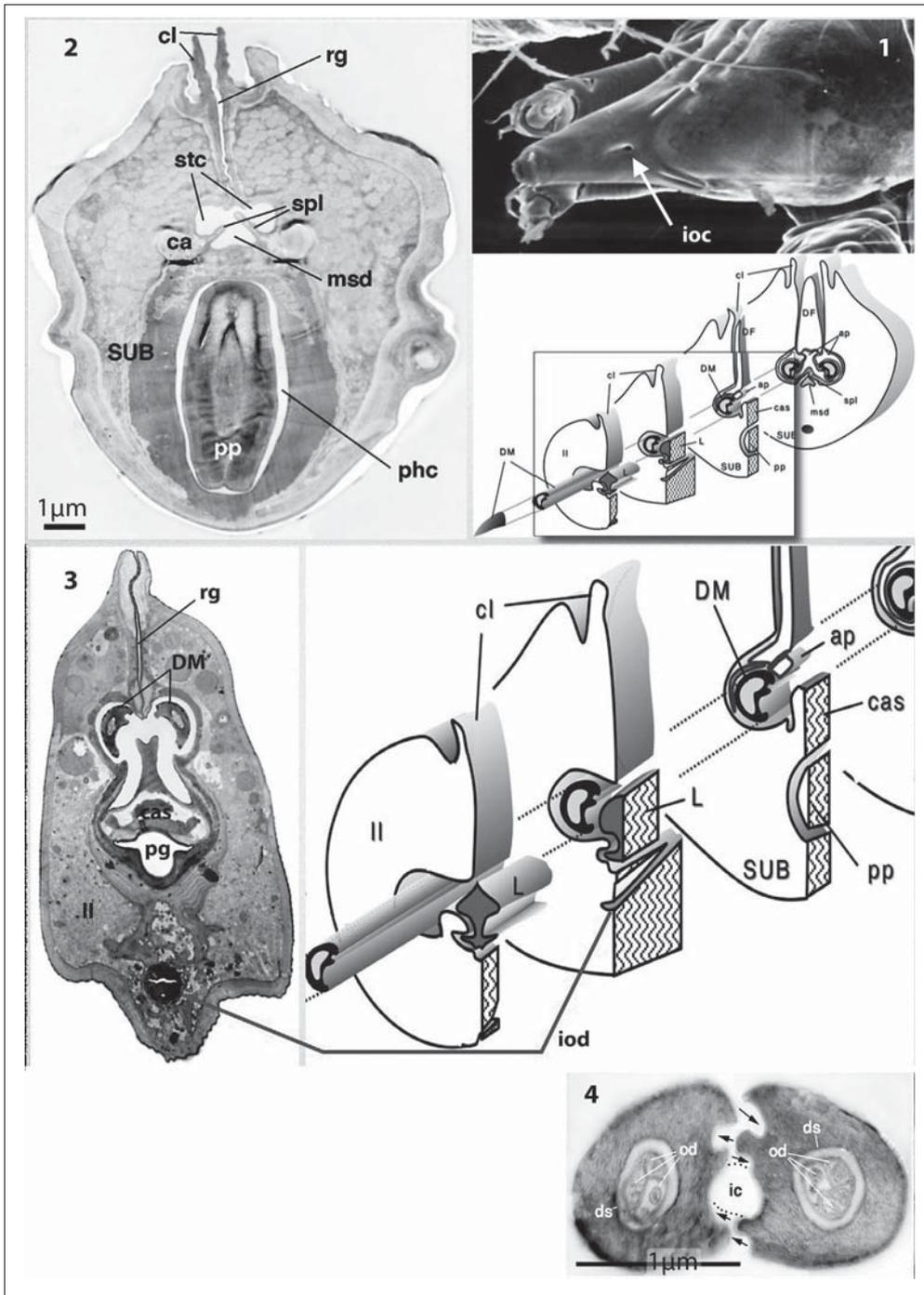


Tavola 2

Acari Tetranychoida e Tenuipalpidae: 1) gnatosoma visto dal ventre; 2) sezione trasversale prossimale dello gnatosoma al livello della pompa faringeale; 3) sezione trasversale del subcapitulum a livello della camera faringeale e disegno semischematico in toto ed in dettaglio dei pezzi boccali; 4) sezione trasversale dei digiti mobili, stiletiformi, opposti per mostrare il canale interchelicale (ricostruzione). 1-3) *Cenopalpus pulcher* (Canestrini & Fanzago), 4) *Tetranychus urticae* Koch.

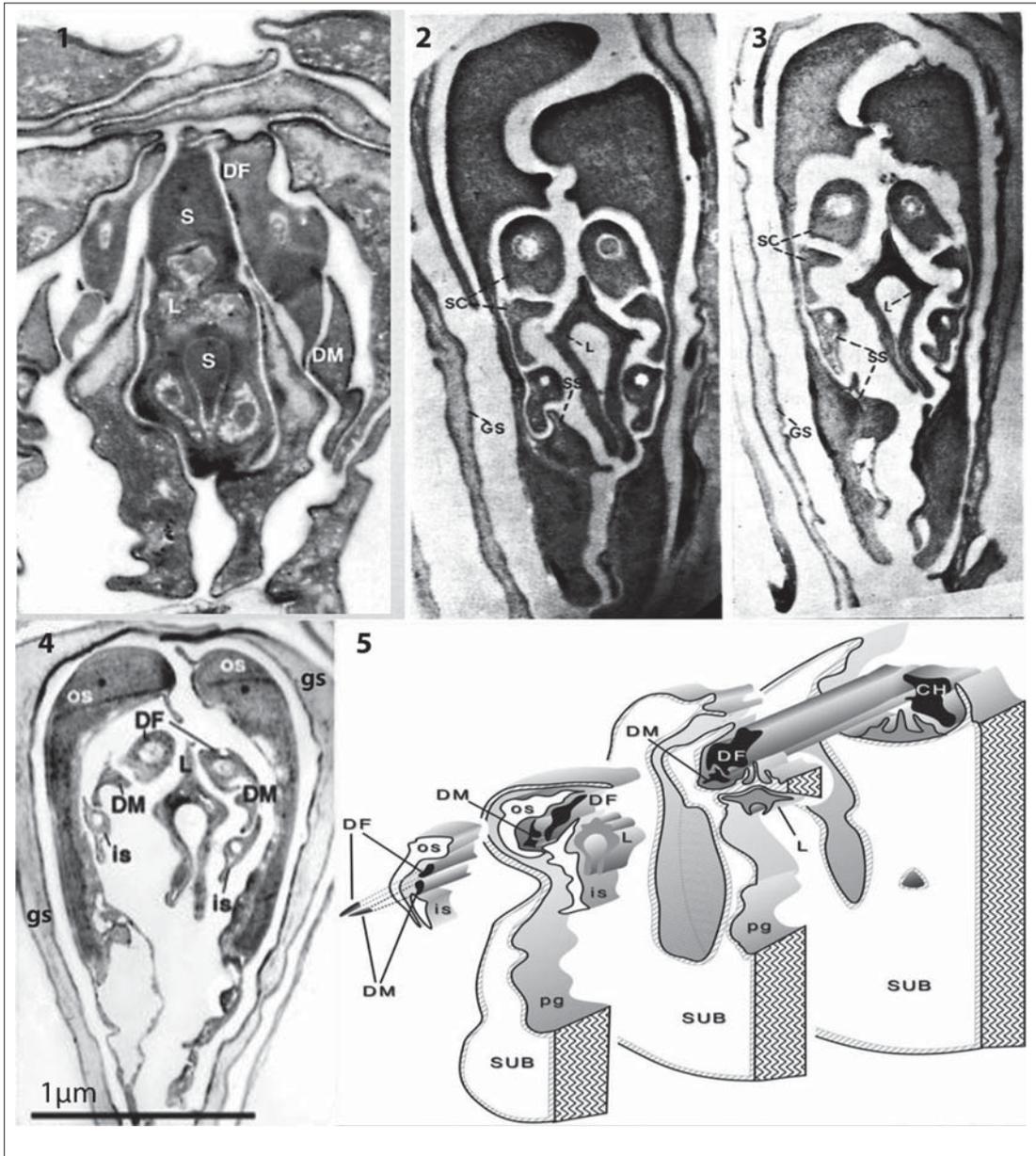
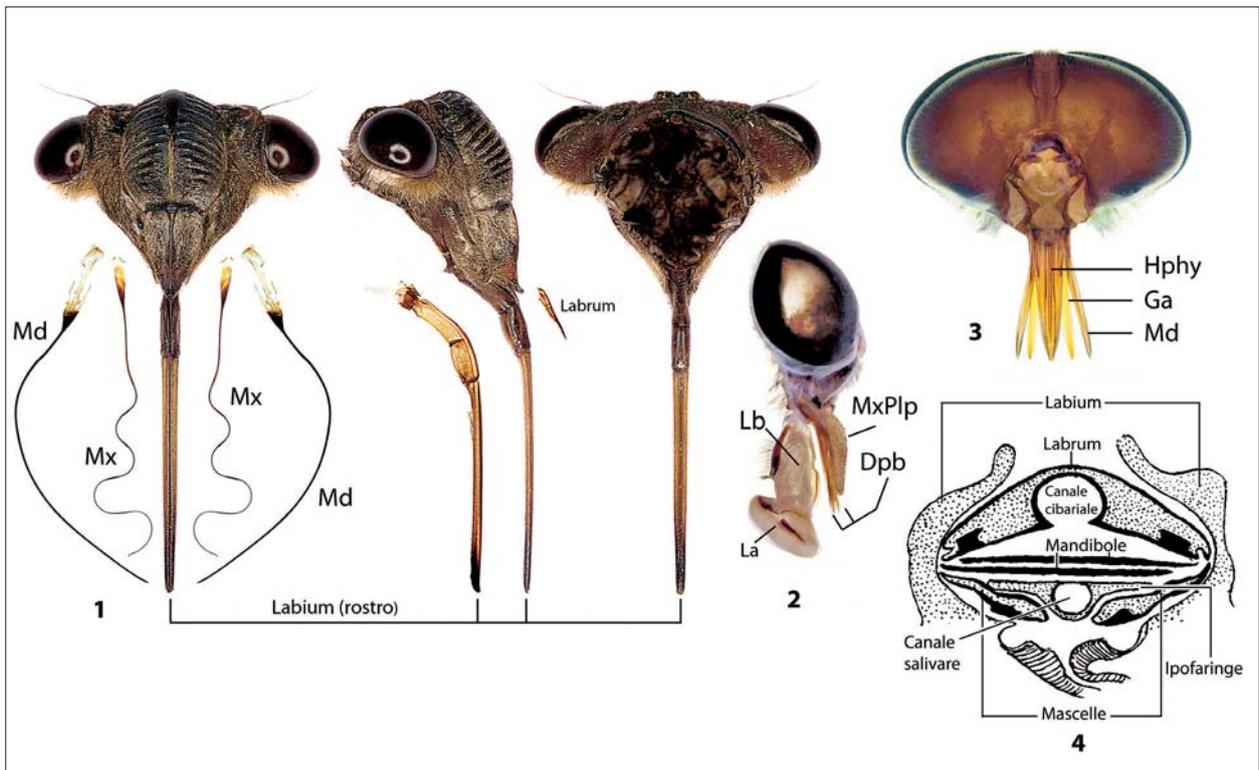
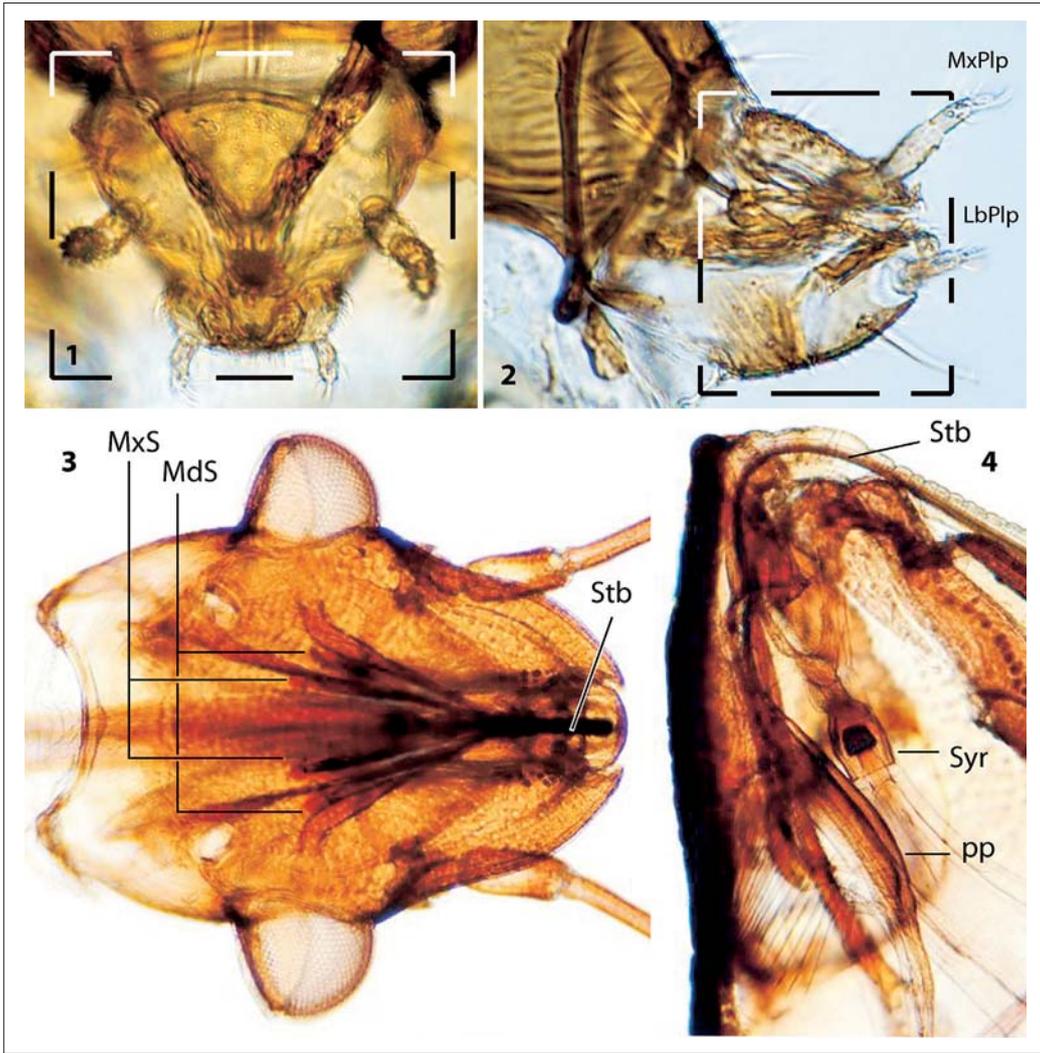


Tavola 3

Acari Eriofioidei: 1-4) sezioni trasversali dello gnatosoma, ordinatamente disto-prossimali, al livello del complesso degli stiletti; 5) disegno semischematico della parte destra dello gnatosoma.



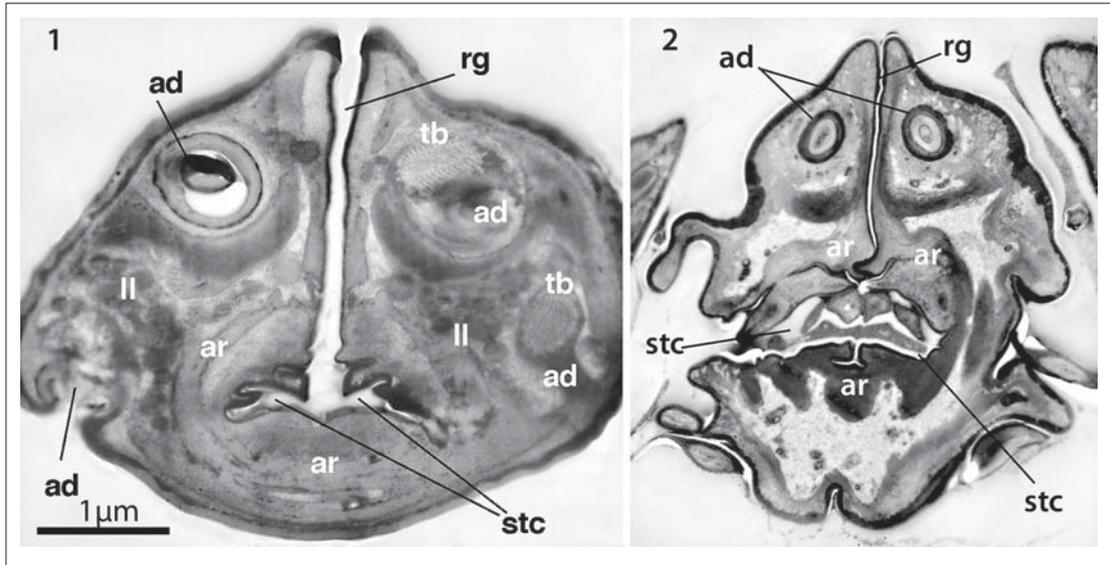


Tavola 6
Acari Tetranychidi: 1, 2) sezioni trasversali dello gnatosoma.

nella pagina accanto

sopra

Tavola 4

Insetti: 1-2) cono boccale, nel riquadro, di Tisanottero rispettivamente di fronte e dal fianco destro; 3-4) capo di *Nezara viridula* (Linnaeus, 1758) dall'alto ed in sezione parasagittale.

sotto

Tavola 5

Insetti: 1) capo ed apparato boccale pungente-succhiante di cicala, di fronte, di fianco e da dietro; 2-3) capo di *Tabanus sudeticus* Zeller, 1842 integro dal fianco destro e di dietro, privato del labbro inferiore per mostrare le mandibole, le galee mascellari e la prefaringe; 4) disegno schematico di sezione trasversale di apparato boccale di *Tabanus* sp. (da Matsuda, 1965 - ridisegnato).

BIODIVERSITÀ E METAMORFOSI DEGLI INSETTI

MARIO SOLINAS (*)

(*) *Accademico. Università degli Studi di Perugia; e-mail: msolinas@unipg.it*

Biodiversity and metamorphosis of insects

An essential contribution to the identification/knowledge of the natural meaning (*raison d'être*) of Biodiversity may come out from the study of insect metamorphosis, a biological phenomenon that intrigued renowned entomologists and naturalists for centuries, and which still challenges biological sciences. Actually, even a survey of the different and more or less complicated insect life history strategies, concerning postembryonic development, inevitably raise fundamental problems on evolutionary processes (e.g., morphogenesis, natural selection, phylogenesis) as well as ecological ones (e.g., ecomorphologic adaptations, ecological successions), both phenomena being, distinctively and inseparably, builders and maintainers of what we see and call Biodiversity. An annotated series of examples from ametabolous insects, hemimetabolous, and especially holometabolous ones, is presented to try to justify such assertions.

KEY WORDS: Ametaboly, ecomorphologic adaptation, hemimetaboly, heterochronic morphogenesis, holometaboly, life history strategies, postembryonic development.

Nella ricerca del significato naturale (la *raison d'être*) della biodiversità, indicazioni di particolare interesse possono venire dallo studio delle metamorfosi degli insetti, comunissimo e pur sempre affascinante fenomeno biologico, le cui problematiche annesse e connesse hanno sfidato la mente di insigni entomologi e naturalisti per secoli (EREZYILMAZ, 2006), e ancora oggi rappresentano per vari aspetti autentiche provocazioni culturali di biologia sperimentale e teorica (MINELLI *et al.*, 2006; TRUMAN & RIDDIFORD, 1999).

Non è stata ancora data una risposta esauriente e universalmente accettata alla domanda come mai gli insetti durante lo sviluppo postembrionale, per tutti indiretto, in quanto scandito da un certo numero (tipico del raggruppamento sistematico) di mute, seguono vie/strategie di sviluppo tanto diversificate e più o meno complesse per passare dalla forma neonata a quella immaginale.

Come è noto al mio illustre uditorio, in relazione all'entità del cambiamento morfo-fisiologico che manifestano durante lo sviluppo postembrionale, gli insetti vengono sommariamente raggruppati in tre grandi categorie: ametaboli, eterometaboli e olo-metaboli.

Gli ametaboli, primitivamente atteri e tra gli insetti più antichi, presentano fin dalla nascita (sgusciamiento) un aspetto esterno molto simile a quello dei genitori; aspetto che essenzialmente essi conservano nell'accrescimento e nello sviluppo attraverso le mute, ovvero nelle successive età della neanide (*sensu* GRANDI, 1951; *prosoyon* di BERLESE, 1913; *nymph*

degli autori di lingua inglese); mute che in questi insetti possono continuare anche dopo il raggiungimento dello stadio adulto (comparsa genitali esterni).

Gli eterometaboli (*sensu* GRANDI, *l.c.*; *emimetaboli* di BERLESE, *l.c.*; *hemimetabolous* degli aa. di lingua inglese) somigliano anch'essi alla nascita ai propri genitori e inoltre, nei gruppi in cui gli adulti sono alati, dopo un certo numero di mute, e quindi di successive età della neanide, questa presenta esternamente i cosiddetti abbozzi alari, e prende il nome di ninfa (*sensu* GRANDI *l.c.* e BERLESE, *l.c.*; ancora *nymph*, per gli aa. di lingua inglese), la quale compie ulteriori mute, con progressivo accrescimento corporeo ed ulteriore sviluppo degli abbozzi alari, e che infine compie lo sfarfallamento (ultima muta) con la liberazione delle ali e dei genitali esterni.

In alcuni casi (*emimetaboli*, *sensu* GRANDI, *l.c.*, come gli Effemerotteri) l'ultima ninfa dà origine a un adulto alato e provvisto di genitali esterni (*sub-immagine*, *sensu* GRANDI, *l.c.*) ma che necessita di una ulteriore muta per acquisire la capacità di volo (POYARKOFF, 1914, riportato da EREZYILMAZ, *l.c.*).

Gli olo-metaboli escono dall'uovo in una forma completamente diversa dall'adulto e chiamata universalmente *larva*, la quale pertanto ha bisogno di compiere una radicale trasformazione (metamorfosi p.d.) per conseguire la forma adulta. Gli stadi giovanili sono dunque rappresentati dalle larve, che si accrescono e si sviluppano nel tempo attraverso un determinato numero (ordinariamente tipico dei vari gruppi sistematici) di mute e quindi di età larvali, l'ultima delle quali (*larva matura*, *sensu*

GRANDI, *l.c.*; eoninfa di BERLESE, *l.c.*) sviluppa internamente i primordi dell'adulto e si trasforma con la muta in uno stadio intermedio detto *pupa* (*ninfa olometabolica* di BERLESE, *l.c.*). In questo stadio, più o meno somigliante ad uno stampo dermascheletrico dell'adulto, si completa lo sviluppo del medesimo.

La metamorfosi completa (olometabolia) negli insetti si ritiene emersa da eterometaboli ancestrali durante il Permiano, circa 300 milioni di anni fa (KUKALOVA-PECK, 1991; LABANDEIRA & PHILLIPS, 1996; LABANDEIRA & EBLE, 2000), in seguito alla restrizione ad un unico stadio di sviluppo, quello pupale appunto, dell'espressione di un gene regolatore chiave, il fattore morfogenetico di trascrizione «*broad*» (operante sotto il controllo degli ormoni neotenina ed ecdisone: EREZYILMAZ *et al.*, 2006), il quale risulta ordinariamente espresso negli eterometaboli già nella seconda metà dello sviluppo embrionale (mute embrionali: KONOPOVA & ZRZAVY, 2005) e poi ancora ad ogni muta, mentre scompare all'ultima muta o sfarfallamento (EREZYILMAZ *et al.*, 2006). Negli olometaboli, il fattore *broad* è richiesto durante l'impupamento, non solo per la morfogenesi della pupa, ma anche per l'attivazione della morte programmata dei tessuti larvali obsoleti (UHLIROVA *et al.*, 2003).

L'innovazione evolutiva rappresentata dalla capacità per una singola specie di assumere più di una forma biologica, ossia forme giovanili diverse da quelle immaginali, con idoneità per le prime ad integrarsi in nicchie ecologiche differenti da quelle occupate dai rispettivi adulti, ha favorito negli olometaboli, notoriamente monofiletici, una radiazione di ampiezza sorprendente e tale che oggi, a livello specifico, essi rappresentano il 45-60% di tutti gli organismi viventi sul nostro Pianeta (HAMMOND, 1992).

In altri termini si può affermare che lo strepitoso successo evolutivo morfologico, ecologico e tassonomico degli insetti, e particolarmente degli olometaboli, è un'espressione concreta della loro formidabile biodiversità.

Ma a questo punto è utile considerare che, nel tempo geocronologico, la biodiversità in senso ecomorfologico («ecomorphologic disparity», *sensu* LABANDEIRA & EBLE, 2000) degli insetti si è manifestata notevolmente prima di quella tassonomica, come si può rilevare già nell'entomofauna paleozoica e nuovamente, dopo la grande estinzione di fine Permiano, nelle linee filetiche sopravvissute e nell'entomofauna moderna da esse originata del Mesozoico e del Cenozoico. Ciò si evince facilmente dai ruoli ecologici essenziali svolti dagli insetti nelle reti trofiche, e documentati dai residui fossili di apparati boccali unitamente a tessuti vegetali tipicamente danneggiati, a coproliti e contenuti intestinali. Sulla

base di detti fossili sono stati anche edificati raggruppamenti funzionali di insetti per tipi di apparati boccali, per modalità di assunzione del cibo, o per comune sfruttamento di uno stesso tipo di risorsa alimentare (*dietary guilds*), per complessive 74 categorie ecomorfologiche (LABANDEIRA & EBLE, *l.c.*). Ed è ancora importante sottolineare che queste ultime mostrano nel tempo geologico una tendenza alla diversificazione ecomorfologica che raggiunge il picco considerevolmente prima della differenziazione tassonomica, ossia della separazione degli stessi gruppi filici impegnati nei citati servizi ecologici essenziali già da tempo costituiti e funzionanti (LABANDEIRA & EBLE, *l.c.*). A ciò si aggiunga il fatto che la comparsa di ciascuna delle menzionate 74 categorie si è verificata ripetutamente e convergentemente nell'entomofauna paleozoica, come pure nella cenozoica e in quella di transizione dalla prima alla seconda; e per giunta con partecipanti ai singoli gruppi ecologici, ascrivibili a famiglie e ordini tra loro non strettamente imparentati (LABANDEIRA & EBLE, *l.c.*).

La distinzione tra biodiversità tassonomica ed ecomorfologica permette anche di evidenziare importanti implicazioni circa il ruolo essenziale degli insetti nelle successioni ecologiche e quindi nella strutturazione degli ecosistemi terrestri e delle acque interne (LABANDEIRA & EBLE, *l.c.*).

Ma quanto detto fin qui, sia pure appena accennato più che spiegato, mi sembra sufficiente come premessa alla seconda parte del mio discorso.

Tornando dunque alle metamorfosi degli insetti, abbiamo l'opportunità di verificare come anch'esse manifestino ampiamente l'incomparabile biodiversità di questi organismi, in particolare sotto l'aspetto ecomorfologico della medesima, rappresentata qui dalla formidabile potenzialità degli insetti di adattarsi a vivere e a svolgere il proprio ruolo ecologico nelle condizioni ambientali più diverse del tempo e dello spazio.

A supporto delle mie affermazioni, ritengo sufficiente anche un semplice richiamo di esempi, relativamente pochi, rispetto al grande numero di casi abbastanza noti che si potrebbero citare.

Segue dunque una rassegna di adattamenti evolutivi ecomorfologici particolarmente adeguati al peculiare regime di vita e, allo stesso tempo, al servizio ecologico che il giovane deve affrontare/assolvere in ciascuna delle diverse fasi dello sviluppo postembrionale.

Per facilitare la discussione, voglio limitare (si fa per dire!) l'orizzonte alla casistica particolarmente lineare e didattica che ne fa il trattato per molti di noi più familiare, l'«Introduzione allo studio dell'Entomologia» di Guido GRANDI (1951); con qualche breve aggiunta tratta dal magistrale discorso

dello stesso GRANDI sugli insetti a regime specializzato ed i loro adattamenti morfologici, tenuto all'Accademia dei Lincei, l'11 maggio 1955.

Come si può vedere anche semplicemente sfogliando i due ponderosi volumi del trattato del Grandi, la biodiversità nelle forme giovanili degli insetti si esprime al grado massimo negli olometaboli, ma presenta casi abbastanza interessanti, sia pure meno numerosi e meno complessi, anche negli eterometaboli e perfino negli ametaboli.

In questi ultimi, in verità, data la relativa semplicità dei regimi di vita e l'omogeneità dei contesti ecologici (trattasi generalmente di insetti detritifagi e/o microfagi), la diversificazione morfologica durante lo sviluppo risulta assai modesta e limitata o quasi al progressivo incremento numerico (con le mute) dei segmenti addominali, come, ad esempio, nei Proturi; mentre nei Dipluri, e soprattutto nei Collemboli, si riscontrano ulteriori mute nella forma adulta, anche dopo l'inizio dell'attività riproduttiva.

Passando agli eterometaboli, troviamo gli Efemeroteri: insetti arcaici e anfibiotici (prometaboli *sensu* GRANDI, *l.c.*), con adulti aericoli e stadi preimmaginali acquatici, con 4 tipi fondamentali di neanidi (nuotatrici, scavatrici, striscianti, litofile) per 4 differenti biotopi acquatici. Le uova vengono deposte e schiudono in ammassi gelatinosi sulla superficie dell'acqua, e le neanidi nascono prive di branchie tracheali, le quali compaiono successivamente, dopo la prima delle numerosissime (27-32 in *Clöeon dipterum* L.) mute, mentre l'ultima muta ha luogo dopo la comparsa delle ali (subimmagine), in relazione allo sviluppo dei muscoli del volo (EREZYILMAZ, *l.c.*).

Anche gli Odonati sono aericoli da adulti e acquatici negli stadi preimmaginali, ma con ovideposizione e sgusciamiento sempre in immersione in acqua; e le neanidi sono provviste di branchie tracheali sin dalla nascita, e così pure le ninfe fino allo sfarfallamento.

Blattodei, Mantodei, Isoteri (a parte il polimorfismo sociale), Fasmidi, Ortoteri e Dermatteri (tutti paurometaboli, *sensu* Grandi, *l.c.*) presentano neanidi e ninfe che vivono nel medesimo ambiente e con analoghi regimi di vita dei rispettivi adulti, e non presentano eteromorfie di particolare interesse durante lo sviluppo postembrionale.

Anche i Tisanoteri vivono nello stesso ambiente da adulti e da giovani e, a parte lo sviluppo neometabolico (*sensu* GRANDI, *l.c.*), non presentano adattamenti eco-morfologici di particolare rilievo.

Altrettanto si può dire per la generalità dei Rincoti Eteroteri; mentre per gli Omoteri sono da evidenziare, come esempi: nei Cicadidi, gli adattamenti ecomorfologici delle forme giovanili al regime di vita

ipogeo, con zampe fossorie per neanidi e ninfe; negli Aleirodidi, lo sviluppo normale delle appendici cefaliche ed ambulacrali limitatamente alle neanidi della prima età, cui è affidata la dispersione sulla pianta ospite, mentre risultano ridotte antenne e zampe nelle età successive che sono immobili; così pure avviene nella grande maggioranza dei Coccoidei; mentre una condizione estrema è rappresentata dallo sviluppo regressivo (catametabolia, *sensu* GRANDI, *l.c.*) delle femmine dei Diaspidi; anche questo strettamente legato al regime di vita delle forme giovanili, che cambia nelle varie fasi dello sviluppo postembrionale, passando dalla mobilità richiesta alle neanidi della prima età per la dispersione e l'insediamento sulla pianta ospite, alla immobilità definitiva degli stadi successivi (adulti compresi).

E veniamo agli olometaboli (p.d.), e in particolare agli ipermetaboli (*sensu* Grandi, *l.c.*), con qualche esempio, anche in questo gruppo, di metamorfosi regressiva.

Qui incontriamo per primi i Neuroterri, e tra questi, particolare attenzione meritano i rinomati (per l'aspetto facilmente confondibile coi Mantodei) Mantispidi: ipermetabolici, con larva di prima e di seconda età campodeiforme (tipica dell'Ordine), cui è affidata la ricerca delle vittime (ovature di Ragni Licosidi) ma che, una volta penetrata nel sacco ovi-gero dell'ospite, si ciba di uova e di pulli fino a rigonfiarsi mostruosamente, diventando sedentaria; quindi essa compie una muta trasformandosi (3^a età) in una larva di tipo diverso, pseudoeruciforme, con appendici cefaliche e zampe ridotte, la quale compie una ulteriore muta e infine s'impupa, rimanendo sempre all'interno del sacco sericeo dell'ospite.

Per i Lepidotteri mi sembra particolarmente opportuno, e più che sufficiente per le finalità del mio discorso, riportare testualmente quanto riferisce in merito Guido Grandi ai Lincei nella conferenza sopra menzionata. A commento conclusivo di un'ampia e dettagliata illustrazione dei comportamenti morfologici adattativi esibiti durante lo sviluppo da larve endofite appartenenti a famiglie primitive come Eriocraniidi, Nepticulidi e Tischeriidi, e ad altre più evolute come Fillocnistidi e Gracilariidi, egli afferma: «ad un determinato momento del loro sviluppo postembrionale, (le larve) col mutare di sede, di attività, o di modalità di assunzione del cibo si trovano in condizioni di ricostruire alcuni organi precedentemente perduti, e di perderne, per converso, altri che per lo avanti erano presenti e funzionanti; ovvero di trasformarsi integralmente, riprendendo attraverso una semplice muta, l'abito classico di larve eruciformi; in condizioni cioè di realizzare una sorta di reversione, sia pure adattativa della loro evoluzione ontogenetica» (p. 33).

Nei Ditteri Nematoceri possiamo ricordare i Cecidomiidi, le cui larve neonate sono metapneu-

stiche, mentre con la prima muta diventano normalmente peripneustiche, e inoltre con la seconda muta (terza ed ultima età) compare di regola la cosiddetta *spatola sternale*. La condizione metapneustica agevola sicuramente la respirazione aerea della larva neonata che, particolarmente nelle forme fitofaghe (le più primitive), vive immersa in una miscela della propria saliva e degli umori che questa osmoticamente estrae dalle cellule vegetali circostanti («tessuto di nutrizione») e dei quali unicamente la larva si alimenta; e la spatola sternale risulta palesemente utile, come minuscola vanga, per una larva apoda che deve scavare nel terreno per andare ad impuparsi o a ripararsi in diapausa.

Tra i Brachiceri meritano particolare menzione i Bombiliidi, oofagi di Ortotteri Celiferi, ipermetabolici, con due diversi tipi di larva: la prima, cui è affidata la ricerca dei cannelli ovigeri, è agile, allungata, sub cilindrica; ma, penetrata nel cannello, si trasforma con la muta in un secondo tipo: tozza, fusiforme, cirtosomatica, destinata alla vita sedentaria. Negli Agromizidi e nei Gastrofilidi, analogamente ai sopra menzionati Cecidomiidi, le larve della prima età sono metapneustiche, mentre nelle età successive risultano anfipneustiche.

Ai Coleotteri spetta decisamente il primato della biodiversità ecomorfologica relativa alle metamorfosi, come e forse ancor più di quella tassonomica.

Seguendo l'ordine del GRANDI (1951), troviamo degni di attenzione i Girinidi: con adulti acquaioli e larve acquatiche regolarmente provviste di tracheobranchie; ma che infine escono dall'acqua per impuparsi, e pertanto acquistano nell'ultima età con la muta un paio di spiracoli tracheali per ciascuno dei primi 3 uriti.

Poi vengono gli Stafilinidi, dai comportamenti più svariati (forme mirmecofile comprese) ed ipermetabolici. Possiamo ricordare, ad esempio, due generi tra loro relativamente vicini, *Aleochara* Grav. e *Maseochara* Sharp., entrambi parassitoidi di Ditteri Ciclorrafi, i quali presentano larve neonate di 1° tipo, campodeiformi, cui è affidata la ricerca e la penetrazione nel pupario della vittima; ma con la prima muta emergono larve di 2° tipo che continuano a svilupparsi comodamente da endofaghe nella pupa ospite, e che pertanto presentano appendici cefaliche e zampe ridotte; poi, con la muta successiva, si verificano due comportamenti diversi: in *Aleochara* l'impupamento avviene nella stessa sede (il pupario dell'ospite) e la larva rimane esteriormente simile a sé stessa; mentre in *Maseochara* le larve riacquistano con la muta la forma del 1° tipo (campodeiforme) per andare ad impuparsi nel terreno.

Seguono i Drilidi, con maschi normali e femmine neoteniche e pseudoipermetaboliche; con larve di 1° tipo esapode ed agili, provviste di mandibole

forti e appuntite, che attaccano chiocciole vive (anche per 2-3 anni), compiono una muta nella conchiglia dell'ospite, trasformandosi in una larva di 2° tipo, con appendici cefaliche ed ambulacrali notevolmente ridotte, la quale rimane quiescente anche 4-5 anni, per impupare infine nella medesima conchiglia dell'ospite.

Molto noti per le loro metamorfosi sono i Meloidi: parassitoidi protelici e ipermetabolici, con larve di 1° tipo, il caratteristico «triungolino», cui è affidata la ricerca dell'ospite (anche per via foretica) e che, giunte a destinazione e a contatto con le vittime, iniziano ad alimentarsi, si trasformano con la muta in larve di 2° tipo, tozze e cirtosomatiche, attraversano ancora varie età, delle quali la penultima rimane quiescente (ipoteca) anche per anni, mentre l'ultima età può in alcuni casi ritornare attiva (es. *Zonabris variabilis* Pall.).

Altrettanto noti sotto questi aspetti sono i Ripiforidi, pure ipermetabolici e parassitoidi protelici. Come per i Lepidotteri, mi sembra opportuno riportare come esempio, anche per i Ripiforidi, un caso particolarmente illustrativo ed emblematico, quello riferito da Grandi nella celebre conferenza sopra menzionata (GRANDI, 1955). Si tratta del comportamento postembrionale di *Macrosiagon ferrugineum flabellatum* F., un piccolo coleottero che si evolve a spese del grosso Eumenide *Rhynchium oculatum* Spin., a sua volta parassitoide protelico di larve di Lepidotteri. Le uova del *Macrosiagon* vengono deposte in gran numero e schiudono sulle piante frequentate dalla femmina del *Rhynchium* per alimentarsi e/o per catturare i bruchi da paralizzare e portare al proprio nido pedotrofico. A detta femmina si aggrappa la larva neonata di *Macrosiagon*, di tipo «triungolino», per farsi trasportare fino all'interno del nido pedotrofico, dove raggiunge e presto attacca la larva quiescente del *Rhynchium*, vi penetra nell'emocele e si alimenta degli umori, gonfiandosi, fino alla prima muta con cui si trasforma in larva di 2° tipo: pseudoeruciforme, pseudopolipoda e mostruosamente bitorzoluta, con apparato boccale modificato in dilaniante-succhiatore, antenne ridotte a semplici cupole e ocelli scomparsi; la quale larva fuoriesce per diventare ectofaga fino a consumazione della vittima. Lo stesso Autore aggiunge che tutte le modificazioni strutturali menzionate risultano utili ma non necessarie al regime di vita della larva di 2° tipo; come starebbero a dimostrare l'esistenza di altri Ripiforidi (Ripidiini) parassitoidi di Blattodei, con larva di 1° tipo a «triungolino» ma con quella di 2° tipo completamente diversa da quella di *Macrosiagon*; nonché i Cleridi del genere *Trichodes* Herbst., i quali in condizioni di vita analoghe a quelle di *Macrosiagon* ottengono gli stessi risultati in maniera più semplice, ossia con un unico tipo di larva.

Nei Cerambicidi troviamo un esempio interessante nel *Vesperus luridus*, con due forme larvali: la prima agile e con 3 ocelli per parte, alla quale è affidata la ricerca e il reperimento della risorsa alimentare; la seconda è sedentaria, radicolata, tozza e cieca.

I Bruchidi sono una famiglia relativamente modesta e con costumi di vita piuttosto omogenei, tuttavia, alcuni presentano una certa ipermetabolìa, con larve di 1° tipo piuttosto slanciate e provviste di zampe toraciche bene sviluppate, alle quali spetta la localizzazione di un seme e la successiva colonizzare nel legume della pianta ospite; e larve di 2° tipo: tozze, cirtosomatiche, sedentarie, con zampe rudimentali od atrofiche, come ad esempio, in *Acanthoscelides obtectus* Say e in vari *Bruchus* L.; mentre in altri *Bruchus* e in alcuni *Spermophagus* Stev. sono presenti esclusivamente larve apode fin dalla nascita.

E veniamo agli Strepsitteri, anch'essi particolarmente rinomati per le metamorfosi:

vivipari, ipermetabolici, parassitoidi endofagi, con larve di 1° tipo a «triungolino» (analogamente ai Coleotteri Meloidi e Ripiforidi), che nascono nell'ospite materno, fuoriescono per cercarne uno nuovo, vi penetrano attraverso una membrana intersegmentale o articolare per evolversi nel lacunoma, dove con una muta si trasformano in larve di 2° tipo; il comportamento delle quali differisce notevolmente nelle due superfamiglie Mengeoidei e Stilopoidei, in cui viene diviso l'Ordine. Nei primi, endofagi di Tisanuri, la larva di 2° tipo appare biancastra, inizialmente con appendici cefaliche e toraciche appena abbozzate, ma che in seguito vanno gradualmente allungandosi e differenziandosi; quindi la larva della terza età fuoriesce dall'ospite, compie un'altra muta (impupamento) senza abbandonare l'esuvia precedente che formerà il pupario, nel quale si troverà la pupa del maschio o la pseudopupa della femmina neotenica. Negli Stilopoidei, endofagi di insetti appartenenti agli Ordini più diversi (Ortotteri, Mantodei, Rincoti Eterotteri ed Omotteri, Ditteri ed Imenotteri), già la larva di 2° tipo (seconda e terza età) si comporta diversamente secondo il sesso: nella femmina si verifica uno sviluppo regressivo (catabolìa), particolarmente intenso a carico delle appendici cefaliche e ambulacrali; mentre nel maschio, la larva della seconda età, inizialmente simile a quella della femmina, segue poi un percorso normalmente progressivo.

Gli Imenotteri, e particolarmente i Terebranti parassitoidi, presentano i casi più radicali di ipermetabolìa: larve neonate di 1° tipo (endofaghe specializzate: protopode, ciclopiformi, microtipiche, sacciformi, ecc.) e larve delle età successive (dalla 2ª all'ultima, secondo le specie) di tipo normale apodo terebrante, quasi sempre ectofaghe (ad esempio, in

Ichneumonidi, Braconidi, Cinipidi, Mimaridi); accanto ad altri casi non ipermetabolici o subipermetabolici (es., in Torimidi, Euritomidi, Afelinidi, Pteromalidi, Platigasteridi, Eulofidi).

Tra gli Aculeati, un caso analogo a quelli precedenti è rappresentato dai Drinidi: parassitoidi ipermetabolici con larva primaria endofaga specializzata (sacciforme) e larva matura apoda normale.

Ma trattando degli Imenotteri, e a conclusione della surriportata rassegna, sembra particolarmente opportuno richiamare la celebre interpretazione di BERLESE (1913) delle metamorfosi degli insetti, ed in particolare della ipermetabolìa degli Imenotteri endofagi.

Berlese, rifacendosi alla «geniale ipotesi di Aristotile» (come egli scrive), afferma che: «la ragione della metamorfosi completa sta nella schiusura precoce dell'embrione, il quale viene all'aperto del tutto immaturo, costretto a ciò dalla scarsità del tuorlo di nutrizione contenuto nell'uovo. La larva è, dunque, un embrione libero, destinato a procurarsi quelle riserve nutritive che permettano il suo ulteriore sviluppo fino all'adulto. Come embrione esso nasce molto diverso dallo stato che dovrà raggiungere finalmente e da ciò la necessità di uno stadio immobile, la ninfa olometabolica e quindi le metamorfosi complete». Queste ultime, secondo lo stesso Autore, si sono originate a partire da forme ancestrali eterometaboliche del Paleozoico, e si sono poi evolute nel senso che «la nascita prematura (Progenesi) aumenta la sua precocità con progresso continuo, traverso le epoche geologiche, dalla sua apparsa (Trias) fino alla condizione in cui si trova attualmente ed è massima coi Lepidotteri e colle larve ciclopiformi degli Imenotteri endofagi, in epoche prossime alla cenozoica». I Terebranti endofagi sarebbero gli unici veri ipermetabolici, in quanto che solamente in essi la larva deve attraversare uno stadio embrionale in più (quello «protopodo», *sensu* BERLESE, *l.c.*) rispetto a quella degli altri ipermetaboli degli aa., nei quali infatti, sempre secondo Berlese, non si dovrebbe parlare di ipermetamorfosi vera ma di trasformazioni adattative all'interno del medesimo stadio di sviluppo (quello larvale), in relazione a variazioni (eterocroniche) del regime di vita della larva, e che pertanto non dovrebbero essere considerate ipermetamorfosi, bensì «polimorfosi».

Ed EREZYILMAZ (*l.c.*), trattando della maggiore o minore somiglianza tra loro delle forme giovanili di taxa affini (ma il discorso potrebbe calzare anche a sostegno della citata polimorfosi e relative possibili implicazioni), riporta una frase di Charles DARWIN tratta da *On the origin of Species* (1859): «...when an animal during any part of its embryonic career is active, and has to provide for itself. The period of activity may come on earlier or later in life; but whenever it comes on, the adaptation of the larva to its con-

ditions of life is just as perfect and as beautiful as in the adult animal. From such special adaptations, the similarity of the larvae or active embryos of allied animals is sometimes obscured».

In definitiva, sembrerebbero dunque le circostanze ambientali ed i particolari regimi di vita a determinare/indurre le modificazioni morfo-fisiologiche che emergono durante lo sviluppo postembrionale. Ciò concorderebbe anche con quanto afferma Guido GRANDI (1955) al primo punto delle «*conclusioni generali*» della più volte citata conferenza sull'adattamento morfologico: «*Le modificazioni subite dagli organismi da me studiati (Insetti di svariate famiglie appartenenti a tre ordini di olometaboli ed in stadi immaginali e preimmaginali) risultano sempre connesse con la funzione che l'organo od i gruppi di organi interessati devono compiere, e, nell'insieme, col lavoro che l'organismo medesimo deve eseguire nel particolare ambiente che lo ospita.*».

Ma il contenuto di queste citazioni, mi sembra anche concordi, sostanzialmente, con un'affermazione di carattere più generale del celebre biologo americano KAUFFMAN (1993), nell'*Epilogue* del suo intrigante libro «*The Origins of Order*», la quale recita: «*Evolution is not just 'chance caught on the wing'. It is not a tinkering of the ad hoc, of bricolage, of contraption. It is emergent order honored and honed by selection.*».

E con questo, mi sembra di poter chiudere riaffermando, sia pure in base a una limitata rassegna ragionata di esempi, che lo studio delle trasformazioni eterocroniche legate a mute e metamorfosi degli insetti, con tutte le possibili implicazioni sull'evoluzione e sull'ecologia dei medesimi, può dare un contributo importante all'identificazione del significato naturale (la *raison d'être*) della biodiversità.

RIASSUNTO

Un contributo essenziale all'identificazione del significato naturale (la *raison d'être*) della Biodiversità, può venire dallo studio delle metamorfosi degli insetti; fenomeno biologico che ha affascinato insigni entomologi e naturalisti per secoli, e ancora oggi rappresenta una sfida culturale per la scienza biologica. Le più o meno complesse e differenti vie/strategie seguite dagli insetti nello sviluppo postembrionale, chiamano in causa allo stesso tempo meccanismi evolutivi (morfogenesi/selezione naturale e filogenesi) ed ecologici (adattamento ecomorfologico e successioni ecologiche) fondamentali, i quali distintamente ma inseparabilmente costruiscono e conservano ciò che vediamo e chiamiamo biodiversità. Una rassegna ragionata di esempi, tratti da insetti ametabolici, eterometabolici e, soprattutto, olometabolici, viene presentata nell'intento di giustificare queste asserzioni.

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI

- BERLESE A., 1913 – *Intorno alle metamorfosi degli insetti*. Redia 9: 121-36.
- DARWIN C., 1859 – *On the origin of species* (facsimile). 13th edizione [reprint, 1994]. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- EREZYILMAZ DENIZ F., 2006 – *Imperfect eggs and oviform nymphs: a history of ideas about the origins of insect metamorphosis*. Symposium «Metamorphosis: A Multikingdom Approach», Annual meeting of the Society for Integrative and Comparative Biology, January 4-8, 2006, Orlando, Florida.
- EREZYILMAZ DENIZ F., RIDDIFORD LYNN M., TRUMAN JAMES W. 2006 – *The pupal specifier broad directs progressive morphogenesis in a direct-developing insect*. Proc Natl Acad Sci U S A. 2006 May 2; 103 (18): 6925-6930.
- GRANDI G., 1951 – *Introduzione allo studio dell'Entomologia*. 2 Voll., Edizioni Agricole, Bologna.
- GRANDI G., 1955 – *Gli insetti a regime specializzato ed i loro «adattamenti morfologici»*. Atti Acc. Naz. Lincei, Memorie, Classe Sc. fis. mat. e nat., Serie VIII, Vol. V, Sez. III, Fasc. I: 1-57 (+ 25 tavole).
- HAMMOND P., 1992 – *Species inventory*. In: Groombridge B, editor. Global biodiversity. London:Chapman and Hall., p 17-39.
- HENSON H., 1946 – *The theoretical aspect of insect metamorphosis*. Biol. Rev., 21: 1-14.
- KAUFFMAN S.A., 1993 – *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*. New York - Oxford, Oxford University Press.
- KONOPOVA B., ZRZAVY J., 2005 – *Ultrastructure, Development, and Homology of Insect Embryonic Cuticles*. Journal Morphology, 264: 339-362 (2005).
- KUKALOVA-PECK J., 1991 – *The Insects of Australia: A Textbook for Students and Research Workers*. 2nd Ed. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, editor. Ithaca, NY: Cornell Univ. Press, pp. 141-179.
- LABANDEIRA C.C., EBLE J.G. 2000 – *The fossil record of insect diversity and disparity*. In Anderson J., Thackerai F., Van Wyk B., De Wit M., (Eds.), Gondwana Alive: Biodiversity and the Evolving Biosphere. Witwatersr University Press, Johannesburg.
- LABANDEIRA C.C., PHILLIPS TL., 1996 – *A Carboniferous insect gall: insight into the early ecological history of the Holometabola*. Proc Natl Acad Sci USA, 93: 8470-4.
- MINELLI A., BRENA C., DEFLORIAN G., MARUZZO D., FUSCO G., 2006 – *From embryo to adult – beyond the conventional periodization of arthropod development*. Dev Genes Evol. 216: 373-383.
- POYARKOFF E., 1914 – *Essai d'une theorie de la nymphe des insectes holometaboles*. Arch. Zool. Exp. Gen., 54: 221-65.
- SCHOLTZ G., 2004 – *Baupläne versus ground patterns, phyla versus monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology*. In: Scholtz G. (ed) *Evolutionary developmental biology of Crustacea* (Crustacean Issues 15). Balkema, Lisse, pp. 3-16.
- TRUMAN J.W., RIDDIFORD L.M. 1999 – *The origins of insect metamorphosis*. Nature. 1999 Sep. 30; 401 (6752): 447-52.
- UHLIROVA M., FOY B.D., BEATY B.J., OLSON K.E., RIDDIFORD L.M., JINDRA M. 2003 – *Use of Sindbis virus-mediated RNA interference to demonstrate a conserved role of Broad-Complex in insect metamorphosis*. Proc Natl Acad Sci U S A. 2003 Dec 23;100 (26): 15607-12.

BIODIVERSITÀ E COMPORTAMENTO NEGLI INSETTI

STEFANO TURILLAZZI (*)

(*) Dipartimento di Biologia Evoluzionistica «Leo Pardi», Università degli Studi di Firenze.
Centro Interdipartimentale di Spettrometria di Massa (C.I.S.M.), Università degli Studi di Firenze

Biodiversity and behaviour in insects

It is well known that the behaviour has an active role in speciation. Nuptial parades, behavioural patterns moulded by locally differentiated selective pressures, the choice of particular ecological niches are only some examples of intraspecific differentiation processes which can lead in a very short time to the reproductive isolation of some populations. Alternative behavioural strategies present in the same species as well can generate micro-evolutionary processes. The concept of extended phenotype (*sensu* Dawkins 1982) is particularly suitable to illustrate the effects that the behaviour of the individuals of a certain species can have on the biotic environment in which they live; in this general sense the behaviour, as the most important factor of the extended phenotype of an organism, influences biodiversity. Various examples taken from observations and experiments, mainly on social insects, can illustrate the ways in which communication, parasite manipulation of hosts and nest construction can determine an increase in biodiversity.

KEY WORDS: Biodiversity, behaviour, Extended phenotype, social insects, communication, nest construction.

Quando Mario Solinas mi ha invitato a questa Tavola Rotonda per introdurre l'argomento «biodiversità e comportamento» sono stato in dubbio se accettare o no. In primo luogo perché questo non rientra nelle mie linee di ricerca e, secondariamente, perché ritenevo che la biodiversità fosse ormai un soggetto ampiamente trattato in congressi, workshops ecc. Adesso devo dire che sono contento di aver accettato perché questa è stata l'occasione per rivedere una problematica estremamente interessante ed attuale. La presente relazione, tuttavia, non vuole essere nient'altro che una lista di esempi che possono illustrare bene, a mio parere, le connessioni tra quel particolare carattere fenotipico degli organismi che viene detto comportamento e la diversità della vita. Premetto che non porterò nessuna conclusione al termine di questa mia superficiale panoramica (circo-scritta in ogni caso ad esempi presi in particolare dalla biologia degli insetti sociali e a ricerche del mio gruppo di studio), e che mi limiterò a fare alcune considerazioni personali sulla diversità della vita che potranno essere spunto per la discussione finale.

Il Polimorfismo comportamentale inter ed intra-specifico

Il comportamento di un animale può essere visto come un carattere frutto della costante interazione tra l'espressione di complessi genici, che determi-

nano le strutture senso-motorie, e l'ambiente (inteso in senso lato) con cui l'animale stesso è a contatto. In realtà, anche per i pochi moduli comportamentali per cui era stato ipotizzato il controllo da parte di uno o due geni [es. il comportamento igienista in *Apis* (ROTHENBUHLER, 1964)] è stato dimostrato che la base genetica è più complessa (LAPIDGE *et al.*, 2002) ed, in generale, comportamenti assai semplici sono la risultante delle interazioni tra le possibilità espressive di catene di geni diversi e la variabilità ambientale. Il comportamento, in quanto fenotipo sottoposto alla selezione naturale, va perciò considerato un fenomeno «emergente» (CAMPAN e SCAPINI, 2004) la cui duttilità e variabilità superano di gran lunga quella di altri caratteri.

È ben nota l'importanza dei caratteri comportamentali come generatori di biodiversità. Il comportamento può infatti giocare un ruolo attivo nella speciazione assicurando (ad es. con l'isolamento delle specie) sia «innovazione» che «conservazione». I meccanismi meglio studiati, a questo proposito, riguardano i segnali emessi nel corso delle parate nuziali modellati dalla selezione sessuale.

In vari casi sono stati descritti esempi di comportamenti modellati da una particolare pressione ecologica selettiva. Esemplificante è il caso della mosca parassita *Ormia ochracea* che determina con la sua presenza una differenziazione nei periodi di canto del suo ospite, *Gryllus integer*. La mosca, infatti, individua il grillo maschio (sul quale deporrà le uova che si svilupperanno in larve parassite) orientandosi

sul suo canto: questo fatto fa sì che i grilli cantino solo 2 ore al giorno in popolazioni con alto tasso di parassitismo, mentre in popolazioni dove la mosca non è presente il tempo di canto si estende fino a 7 ore al giorno (CADE *et al.*, 1996).

La scelta di una nicchia ecologica particolare è un altro meccanismo che porta gli individui di una certa specie ad incontrarsi ed accoppiarsi con individui che hanno effettuato la stessa scelta. Questa scelta può essere guidata da varie pressioni ecologiche quali la presenza di cibo o altre risorse importanti. Nel caso delle vespe del genere *Polistes*, ad esempio, la fondazione del nido può essere effettuata da una femmina solitaria o da gruppi di femmine. Alcune specie italiane, come *P. gallicus* o *P. biglumis*, presentano quasi esclusivamente una fondazione solitaria mentre in *P. dominulus* è comune la fondazione associativa. Questo fenomeno sembra sia determinato dal luogo scelto per la fondazione del nido e dalla tendenza a ritornare in primavera nel luogo del nido materno da parte delle regine che hanno concluso l'ibernazione e si apprestano alla fondazione. Il fatto che *P. dominulus* nidifichi quasi esclusivamente in siti protetti, mentre le altre specie preferiscano luoghi aperti, fa sì che i suoi nidi resistano alle intemperie autunnali e fungano in primavera da punti di attrazione per le fondatrici filopatriche, favorendone così l'aggregazione (Turillazzi, osservazioni personali; DAPPORTO *et al.*, 2004a) (figura 1).

Il comportamento contribuisce attivamente al mantenimento del polimorfismo e assicura l'eterogeneità dei flussi genici all'interno delle popolazioni fino a produrre isolamento parziale tra sub-popolazioni e separazione totale di specie (microevoluzione). Strategie comportamentali alternative che si originano nella stessa specie possono contribuire

alla speciazione. Il comportamento riproduttivo nei maschi di *Polistes dominulus* rappresenta un esempio di tali comportamenti alternativi. In specie diverse di vespe *Polistes* comuni nel nostro paese i maschi si aggregano nelle ore più calde di agosto attorno a punti salienti del paesaggio (landmarks) tradizionali (pali, alberi o altre *silhouettes* prominenti in un paesaggio piatto) (BEANI *et al.*, 1992). In questi *landmarks* i maschi di *P. dominulus* difendono dagli intrusi 'micro-territori' simbolici, privi di risorse (i cosiddetti «leks») dove per giorni marciano posatoi esclusivi, strusciando addome e zampe (BEANI e TURILLAZZI, 1990a). In altre specie di *Polistes*, invece, i maschi formano sciami unisessuali e si spostano tutti assieme passando dalla cima di un landmark ad un altro (BEANI e TURILLAZZI, 1990b). In un nostro esperimento su *P. dominulus* (BEANI e TURILLAZZI, 1990a) abbiamo messo in evidenza che gli accoppiamenti, ottenuti col sistema di immobilizzare le femmine con plastilina (figura 2), avvengono nei micro-territori e sono sempre a vantaggio del maschio proprietario (a somiglianza di quanto accade nei *lek systems* di altri animali). Trasferendo però il nostro esperimento nell'ambiente confinato di una gabbia ci siamo accorti che esistono due tipi di maschi. Ci sono maschi «residenti», che controllano 1-2 foglie artificiali, e maschi «vaganti» che si posano sui supporti metallici, sulla rete e dietro le foglie (figura 3). I maschi di taglia maggiore hanno più probabilità di assicurarsi un micro-territorio all'interno di un *lek*, mentre i più piccoli si muovono tra i vari *leks* (figura 4). I vaganti non differiscono dai territoriali per frequenza di volo e durata dell'attività, ma marciano raramente e sono meno coinvolti in interazioni aggressive. La strategia è quindi palesemente densità dipendente. Il successo riproduttivo dei due tipi di maschi non è però molto

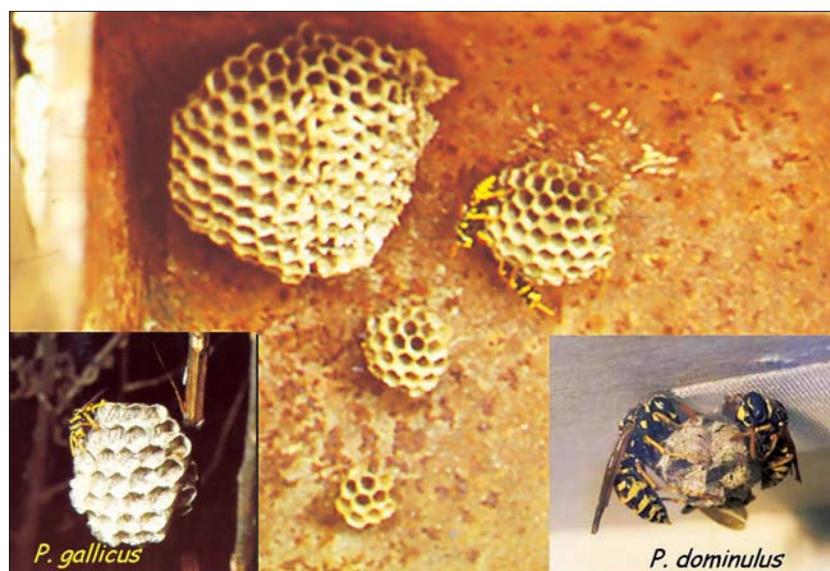


Figura 1
Nidi di *Polistes dominulus* di annate successive in un sito protetto. Nel riquadro una fondatrice di *Polistes gallicus* su un nido costruito su una pianta arbustiva. La fondazione in *P. dominulus* è spesso associativa (più di una fondatrice) mentre in *P. gallicus* è di regola solitaria (una sola fondatrice).



Figura 2

Accoppiamento di *Polistes dominulus* in un territorio controllato da un maschio marcato. La femmina era stata preventivamente bloccata con della plastilina.



Figura 3

Maschi di *Polistes dominulus* stabiliscono territori di accoppiamento («leks») in un ambiente controllato (gabbia di rete). I maschi pattugliano ed usano come posatoi delle «foglie» artificiali in attesa delle visite delle femmine.



Figura 4

Maschi di *Polistes dominulus* di diverse dimensioni. Quelli di taglia più grande sono di preferenza territoriali.

differente e anche i maschi vaganti riescono ad assicurarsi qualche accoppiamento con femmine che volano all'acqua o al miele, o mentre i maschi territoriali sono momentaneamente assenti.

Il «*Cross sexual transfer*» è un fenomeno nel quale tratti originariamente espressi in un sesso vengono secondariamente espressi nell'altro. È una frequente fonte di novità evolutive, in special modo nell'ambito dei comportamenti correlati alle cure parentali, del corteggiamento e delle strategie alternative di accoppiamento. Nei maschi degli insetti sociali, per esempio, questo fenomeno sembra molto comune a causa degli stretti rapporti che essi hanno con la prole immatura all'interno dei nidi. In alcune vespe sociali i maschi nutrono le larve (WEST-EBERHARD 2003). In varie specie del genere di formiche *Cardyocondila* si trovano assieme in una colonia maschi alati normali e maschi ergatomorfi, così detti perché assomigliano molto alle operaie. Gli alati normali sono spesso oggetto di attacchi feroci da parte dei maschi ergatomorfi che tendono in questo modo a limitare

il numero di rivali. In un recente lavoro CREMER *et al.* (2002) hanno scoperto che in questa situazione i maschi alati si camuffano chimicamente da femmine per non essere attaccati da quelli ergatomorfi.

L'origine del fenotipo operaio nelle società degli Imenotteri è vista da WEST-EBERHARD (2003) come un caso di «*alternative phenotype*». L'autrice americana definisce un'operaia come «a behavioural and physiological two-legged goat in being a complex novelty with a severe handicap – complete sterility – yet under kin selection and family group selection it has become a major adaptive innovation in ants, bees and wasps».

Lo stesso apprendimento (qui definito come un comportamento alterato, causato da cambiamenti nel sistema nervoso dovuti all'esperienza) può essere finemente regolato dalla selezione e può imitare la selezione stessa per creare, e diffondere, nuovi tratti adattativi. In questo senso sempre la stessa autrice (WEST-EBERHARD, 2003) porta l'esempio della selezione artificiale di api specializzate a foraggiare su

determinate colture (PAGE *et al.*, 1998). Dato che le api presentano una variabilità genetica alla base della loro acutezza sensoriale e nelle loro risposte a differenti concentrazioni zuccherine, la selezione potrebbe portare all'aumento di particolari specializzazioni di foraggiamento in una popolazione se questo tratto comportamentale si dimostrasse molto più vantaggioso di altre specializzazioni (WEST-EBERHARD, 2003).

Il fenotipo esteso

Vorrei adesso introdurre il concetto di fenotipo esteso. Secondo DAWKINS (1982) per «*Extended Phenotype*» si intendono «*All effects of a gene upon the world. As always, 'effect' of a gene is understood as meaning in comparison with its alleles. The conventional phenotype is a special case in which the effects are regarded as being confined to the individual body in which the gene sits.*» Il concetto di fenotipo esteso è stato recentemente ripreso in ecologia soprattutto per merito di alcuni importanti lavori che hanno sancito la fondazione di quella che viene definita «*Community and ecosystem genetics*». In particolare si riconosce che variazioni genetiche ereditabili in una singola specie, specialmente se dominante in un ecosistema, hanno conseguenze sulle comunità e sull'ecosistema stesso. Queste conseguenze possono essere considerate come dei fenotipi estesi, cioè effetti dei geni a livelli più alti della popolazione. Per esempio gli studi di WHITHAM *et al.* (2003) su tre specie di pioppo delle foreste americane dimostrano le dirette connessioni tra un tratto genetico delle piante (cioè a dire la produzione relativa di tannini da parte delle tre specie) e quello di un «ingegnere ecologico», il castoro, la cui preferenza per alberi con una data quantità di tannini nella corteccia influenza la sopravvivenza dei differenti genotipi arborei.

È chiaro che il comportamento è il carattere che più contribuisce alla costituzione del fenotipo esteso di un organismo in quanto, per sua definizione, è il carattere che si esplica al di là della restrizione fisica dell'organismo che lo presenta. Il binomio «fenotipo esteso-comportamento» si risolve soprattutto attraverso fenomeni comunicativi, con un determinato individuo che influenza il comportamento o la fisiologia di un altro.

Come osserva HOENIGSBERG (1997), «biodiversity becomes even more diverse and variable because it has an extended projection for every variant phenotype». Anche in questo senso generale il comportamento, in quanto aspetto preponderante del fenotipo esteso di un organismo, influenza la biodiversità.

Ci sono vari esempi «estremi» di fenotipo esteso costituiti da particolari comportamenti che possono essere considerati generatori di biodiversità. Prenderò in esame alcuni esempi tratti anche da ricerche del mio gruppo sugli insetti sociali.

La manipolazione del comportamento

La manipolazione del comportamento di un ospite da parte di parassiti è uno degli esempi più eclatanti di fenotipo esteso. Nel suo libro, DAWKINS (1982) evidenzia vari casi di manipolazione incluso quello, molto conosciuto, del trematode *Dicrocoelium dendriticum* che, inserendosi nel tritocerebro di operaie di formiche, le induce ad arrampicarsi sulla cima di fili di erba dove vengono facilmente ingoiate da mammiferi erbivori, ospiti successivi del parassita. Uno dei più recenti esempi attribuibili a questo fenomeno è quello del nematomorfo *Paragordius tricuspidatus* che allo stadio larvale è parassita del grillo *Nemobius sylvestris*. Un gruppo di ricercatori guidato da F. Thomas ha messo in evidenza che il parassita, quando è all'interno del grillo, è capace di influenzarne il comportamento determinando una espressione differenziale di proteine specificatamente legate alla neurogenesi, ai ritmi circadiani e alle attività neurotrasmettitorie (BIRON *et al.*, 2006). In sostanza il grillo, che di solito rifugge l'acqua, ricerca attivamente uno stagno (o nei test sperimentali, una piscina) per gettarvisi, affogando, mentre il parassita ne abbandona il corpo per condurre vita libera acquatica nella fase di adulto.

Un altro esempio di manipolazione del comportamento di un insetto da parte di un parassita è quello da noi descritto recentemente in *Polistes dominulus*, parassitato dallo strepsiptero *Xenos vesparum* (HUGHES *et al.*, 2004). Gli Strepsipteri sono endoparassiti di varie specie di insetti: le larve (triungolini) entrano attivamente negli stadi larvali degli ospiti e maturano seguendo l'ospite nelle sue varie fasi di sviluppo. In *Xenos* la femmina parassita rimane nel gastro della vespa sporgendo con il suo cefalotorace dagli uriti dell'ospite adulto; il maschio del parassita, invece, abbandona il suo pupario e lascia l'ospite (figura 5). È munito di ali e presenta un volo incerto, ma la sua vita libera non dura più di qualche ora. Durante questo tempo il maschio deve cercare un ospite parassitato da una femmina vergine e deve fecondare la compagna che, naturalmente, rimane nel corpo della vespa. È quindi chiaro che per i due sessi del parassita le occasioni di incontro non sono molte. Le future fondatrici delle vespe di alcune specie del genere *Polistes*, d'altra parte, presentano in autunno la curiosa abitudine di aggregarsi in raggruppamenti pre-ibernanti che



Figura 5

Maschio del parassita *Xenos vesparum* al momento del suo farfallamento dall'addome di un *Polistes* parassitato. Il parassita vive solo alcune ore e deve accoppiarsi con una femmina che rimane all'interno dell'addome di un altro ospite. (foto di Laura Beani).

potranno poi trasformarsi in ibernanti. È interessante notare che le vespe parassitate da *Xenos*, siano esse operaie o future fondatrici, presentano lo stesso comportamento iniziandolo però molto prima del periodo normale di aggregazione. D'estate, al picco dell'attività coloniale, gruppi di individui parassitati (talvolta composti da centinaia di animali) si formano in posti freschi ed ombrosi (figura 6), come fronde di alberi, o cespugli o tettoie riparate dal sole:



Figura 6

Agglomerati estivi di individui di *Polistes dominulus* parassitati dallo strepsittero *Xenos vesparum*. All'interno di questi gruppi avviene l'accoppiamento dei parassiti (foto di Jacqueline Beggs).

in questo modo l'incontro tra i due sessi del parassita viene favorito dal grande numero di ospiti che si ritrovano a stretto contatto l'uno con l'altro (HUGHES *et al.*, 2004).

Un altro esempio, tratto dagli insetti sociali, di manipolazione del comportamento è quello messo in atto dai parassiti sociali. Questi parassiti si sono originati da specie a vita libera ma hanno perso la capacità di fondare autonomamente una colonia e utilizzano la struttura sociale di un'altra specie per allevare i propri riproduttori. Nel caso dei *Polistes* sono riportate tre specie di parassiti sociali la cui biologia è stata in particolar modo studiata dal nostro gruppo (CERVO e DANI, 1996). Le femmine fecondate di *P. sulcifer* non costruiscono un nido e non producono una casta operaia; esse attaccano una giovane colonia di *P. dominulus* subito prima o subito dopo lo sfarfallamento delle operaie e, dopo averne sconfitto la femmina dominante, ne prendono il controllo. Per far questo la parassita deve necessariamente evitare che le operaie (o le eventuali fondatrici subordinate rimaste sul nido) la scaccino dalla colonia o si allontanino da questa, e le deve anzi indurre ad allevare le sue larve considerandole come proprie sorelle. In poche parole il parassita deve integrarsi nella colonia ed essere riconosciuto come l'individuo dominante (figura 7). Quello che la femmina di *sulcifer* mette in atto è un vero e proprio camuffamento chimico ottenuto con l'acquisizione dei composti (principalmente idrocarburi a lunga catena) che determinano l'impronta odorosa della colonia ospite e che si ritrovano tanto sul corpo delle vespe che sulla superficie del nido. Il parassita lascia sul nido,

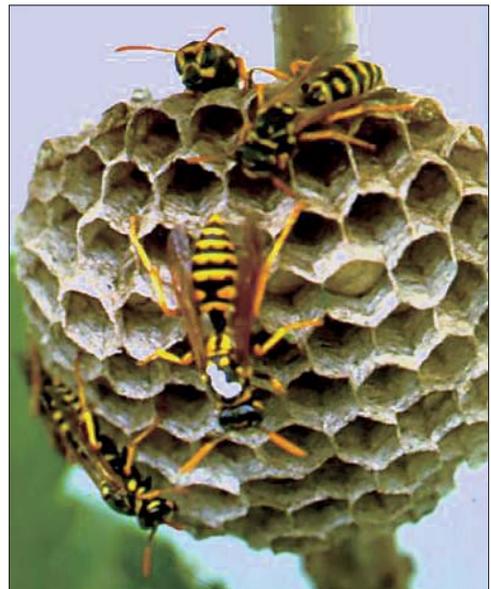


Figura 7

Una femmina del parassita sociale *Polistes sulcifer* (in alto) su un nido di *Polistes dominulus* appena usurpato. La parassita acquisisce l'«odore» della colonia ospite in un processo di camuffamento chimico.

in minima parte, anche composti propri arrivando a generare un nuovo odore di colonia che viene appreso dalle operaie che, a questo punto, riconoscono l'intrusa come una compagna di nido (TURILLAZZI *et al.*, 2000; DAPPORTO *et al.*, 2004b). È possibile che anche le larve del parassita riescano a manipolare il comportamento delle operaie dell'ospite perché sembrano più accudite e nutrite delle larve del *dominulus*: ma su questo stiamo ancora indagando (CERVO *et al.*, 2004)!

L'architettura animale

Un altro esempio di fenotipo esteso di tipo comportamentale consiste nella produzione di strutture con speciale funzione esterne all'organismo. DAWKINS (1982) ricorda nel suo libro le dighe costruite dai castori che possono indurre cambiamenti rilevanti in un ecosistema (vedi anche il lavoro di WHITHAM *et al.*, 2003, a cui accennavo precedentemente); esistono tuttavia vari esempi che dimostrano come il nido, in generale, possa rappresentare un induttore di novità evolutive.

Sempre attingendo alla vasta casistica che si può

ritrovare tra gli insetti sociali, dove il nido rappresenta una componente importante delle colonie; si può per esempio notare come la presenza di un involucro, influenzando sulle condizioni micro-climatiche della prole che viene allevata al suo interno, possa determinare lo sviluppo differenziale e dimensionale degli individui, creando le basi per un accoppiamento preferenziale. I nostri studi sulla vespa stenogastrina *Parischnogaster alternata* della Malesia presero anche in considerazione la differente forma del nido riscontrata in una popolazione sotto osservazione. La diversa architettura è data principalmente dalla diversa struttura del substrato di attacco: filiforme o piatta (vedi figura 8). Nonostante l'appartenenza alla stessa specie degli individui trovati sui nidi delle due forme si accertò tuttavia che quelli dei nidi impiantati su substrato filiforme erano di dimensioni più piccole proprio perché si sviluppavano in celle dal volume minore (COSTER-LONGMAN e TURILLAZZI, 1995).

Il fenotipo comportamentale esteso costituito dalla struttura del nido può ulteriormente rappresentare una fonte di novità se esso serve per influire sul comportamento di altri individui della stessa o di altre specie. In certi casi, ad esempio, il nido può essere



Figura 8

Nidi della vespa stenogastrina *Parischnogaster alternata* studiata in Malesia. I nidi hanno una forma diversa a seconda del substrato di attacco della struttura. Il nido a sinistra è costruito su un sostegno filiforme; le sue cellette, che si aprono in un corridoio laterale, hanno un volume medio inferiore rispetto a quello delle cellette del nido a destra, costruito su una superficie piatta.

utilizzato come un vero e proprio strumento acustico. In *Metischnogaster drewseni*, altra vespa stenogastrina che costruisce un nido estremamente mimetico e costituito da una lunga fila di celle attaccate l'una all'altra su un substrato filiforme, le vespe possono usare tutta la struttura come un amplificatore acustico dei loro movimenti per scacciare o far cadere formiche predatrici (TURILLAZZI, 1990). Nelle specie del genere *Eustenogaster*, invece, l'involucro del nido viene usato come cassa di risonanza per comunicare a conspecifici ed eterospecifici che esso è occupato (FRANCESCATO *et al.*, 2002): questa sua utilizzazione nella comunicazione intraspecifica lo rende una possibile fonte di variabilità e di diversificazione.

Vorrei terminare questa mia relazione non con delle conclusioni ma, piuttosto, con delle considerazioni che forse rispecchiano il mio modo di intendere il concetto di biodiversità. È chiaro che le infinite interazioni che i geni possono avere, attraverso i loro fenotipi estesi, con altri geni, anche al di fuori degli organismi che li ospitano, generano una varietà di combinazioni che va oltre i limiti di ogni comprensione umana. Se la definizione di biodiversità è quella di «varietà della vita a tutti i livelli di organizzazione biologica», il cercare di circoscriverla misurarla o prevederla è un problema forse insolubile, sia per la sua vastità che per la dinamicità imposta dalla selezione naturale in un contesto ambientale in continua modificazione.

RINGRAZIAMENTI

Ringrazio la Dr.ssa Laura Beani e la Dr.ssa Rita Cervo (Dip. di Biologia Evoluzionistica, Università degli Studi di Firenze) per i suggerimenti e la lettura critica del testo.

RIASSUNTO

È ben noto che il comportamento gioca un ruolo attivo nella speciazione. I segnali emessi durante le parate nuziali, i comportamenti modellati da pressioni selettive di tipo locale, la scelta di particolari nicchie ecologiche sono solo alcuni esempi di processi di differenziazione intraspecifica che possono portare in breve tempo all'isolamento riproduttivo di alcune popolazioni rispetto ad altre. Strategie comportamentali alternative che si generano all'interno di una stessa specie possono parimenti contribuire all'isolamento delle popolazioni e alla microevoluzione.

Il concetto di fenotipo esteso (*sensu* Dawkins 1982) evidenzia particolarmente bene gli effetti che il comportamento degli individui di una specie può avere sull'ambiente biotico che gli circonda; in questo senso generale il comportamento, in quanto fattore preponderante del fenotipo esteso di un dato organismo influenza la biodiversità. Esempi tratti da osservazioni ed esperimenti, condotti in massima parte

su insetti sociali, illustrano i modi in cui la comunicazione, la manipolazione dell'ospite da parte di parassiti e la costruzione di nidi possono determinare un aumento della biodiversità.

BIBLIOGRAFIA

- BEANI L., TURILLAZZI S., 1990a – *Overlap at landmarks by lek-territorial and swarming males of two sympatric polistine wasps (Hymenoptera Vespidae)*. Ethol. Ecol. Evol., 4: 419-431.
- BEANI L., TURILLAZZI S., 1990b – *Male swarms at landmarks and scramble competition polygyny in Polistes gallicus (Hymenoptera Vespidae)*. J. Insect. Behav., 3: 545-556.
- BEANI L., CERVO R., LORENZI C.M., TURILLAZZI S., 1992 – *Landmark-based mating systems in four Polistes species (Hymenoptera Vespidae)*. J. Kansas Ent. Soc., 65: 211-217.
- BIRON D. G., PONTON F., MARCHÉ L., GALEOTTI N., RENAULT L., DEMEY-THOMAS E., PONCET J., BROWN S.P., JOUIN P., THOMAS F., 2006 – *'Suicide' of crickets harbouring hairworms: a proteomics investigation*. Insect Mol. Biol., 15 (6), 731-742.
- CADE W.H., CICERAN M., MURRAY A.M., 1996 – *Temporal patterns of parasitoid fly (Ormia ochracea) attraction to field cricket song (Gryllus integer)*. Canadian J. Zool. 74: 393-395.
- CAMPAN R., SCAPINI F., 1995 – *Etologia*. Zanichelli, Bologna.
- CERVO R., DANI F.R., 1996 – *Social parasitism and its evolution in Polistes*. In: Natural history and evolution of the paper-wasp. M.J. West Eberhard & S. Turillazzi Editors. Oxford University press, pp. 98-112.
- CERVO R., MACINAI V., DECHIGI F., TURILLAZZI S., 2004 – *Fast growth of immature brood in a social parasite wasp: a convergent evolution between avian and insects cuckoos*. Am. Naturalist, 164: 814-820.
- CHOUDHARY M., STRASSMANN J.E., QUELLER D.C., TURILLAZZI S., CERVO R., 1994 – *Are social parasites in polistine wasps monophyletic or likely to have speciated sympatrically from their host?* Proc. R. Soc. B, 257: 31-35
- COSTER-LONGMAN C., TURILLAZZI S., 1995 – *Nest architecture in Parischnogaster alternata Sakagami (Vespidae, Stenogastrinae), intra-specific variability in building strategies*. Insectes Soc., 42: 1-16.
- CREMER S., SLEDGE M.F., HEINZE J., 2002 – *Male ants disguised by the queen's bouquet*. Nature, 419: 897.
- DAPPORTO L., PANSOLLI C., TURILLAZZI S., 2004a – *Hibernation clustering and its consequences on associative nest foundation in Polistes dominulus (Hymenoptera Vespidae)*. Behav. Ecol. Sociobiol., 56: 315-321
- DAPPORTO L., CERVO R., SLEDGE M.F., TURILLAZZI S., 2004b – *Rank integration in dominance hierarchies of host colonies by the paper wasp social parasite Polistes sulcifer (Hymenoptera Vespidae)*. J. Insect Physiol., 50: 217-223.
- DAWKINS R., 1982 – *The extended phenotype*. W.H. Freeman, Oxford.
- FRANCESCATO E., MASSOLO A., LANDI M., GERACE L., HASHIM R., TURILLAZZI S., 2002 – *Colony membership, division of labour, and genetic relatedness among females of colonies of Eustenogaster fraterna (Hymenoptera, Vespidae, Stenogastrinae)*. J. Insect Behav., 15: 153-170.
- HOENIGSBERG H.F., 1997 – *Conflicting genomes, the demic theory & biodiversity*. Brazilian J. Genetics., vol. 20 (1).
- HUGHES D., KATHIRITHAMBY J., TURILLAZZI S., BEANI L.,

- 2004 – *Social wasps desert the colony and aggregate outside if parasitized: parasite manipulation?* Behav. Ecol., 15: 1037-1043.
- LAPIDGE K. L., OLDROYD B.P., SPIVAK M., 2002 – *Seven suggestive quantitative trait loci influence hygienic behaviour of honey bees.* Naturwissenschaften, 89: 565-568.
- PAGE R.E., ERBER J., FONDRK M.K., 1998 – *The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (Apis mellifera L.).* J. comp. Physiol. A., 182: 489-500.
- ROTHENBUHLER W.C., 1964 – *Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood.* Am. Zool. 12: 578-583
- TURILLAZZI S., 1990 – *Notes on the biology, social behaviour and nest architecture of Metischnogaster drewseni (Saussure) (Hymenoptera Stenogastrinae).* Boll. Zool., 57: 331-339.
- TURILLAZZI S., SLEDGE F.M., DANI F.R., CERVO R., MASSOLO A., FONDELLI L., 2000 – *Social Hackers: Integration in the host chemical recognition system by a paper wasp social parasite.* Naturwissenschaften., vol. 87, pp. 172-176.
- WEST-EBERHARD M.J., 2003 – *Developmental Plasticity and Evolution* (Oxford Univ. Press, New York).
- WHITHAM T.G., YOUNG W.P., MARTINSEN G.D., GEHRING G.A., SCHWEITZER J.A., SHUSTER S.M., WIMP G.M., FISCHER D.G., BAILEY J.K., LINDROTH R.L., WOOLBRIGHT S., KUSKE C.R., 2003 – *Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype.* Ecology, 84: 559-573.

