

GIUSEPPE GARDENGHI\* e EGIDIO MELLINI\*\*

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

\*\*Istituto di Entomologia «Guido Grandi» dell'Università degli Studi di Bologna.

## Note anatomo-istologiche sul canale alimentare delle larve di ultima età del parassitoide *Pseudogonia rufifrons* Wied. (1)

(Ricerche eseguite col contributo del C. N. R.)

### INTRODUZIONE

È opinione comune che le larve endofaghe degli insetti parassitoidi si liberino degli escrementi, tutti in una volta, allorchè hanno raggiunto la maturità, evitando in tal modo di inquinare il substrato a spese del quale si nutrono.

Per le larve degli Imenotteri Terebranti si ritiene che il contenuto del mesentero sia impedito a fuoriuscire, a livello della valvola pilorica, ad opera della membrana peritrofica qui terminante a fondo cieco.

In riguardo ai Ditteri Larvevoridi non disponiamo di notizie precise. A parte il vecchio lavoro di Pantel (1898) su *Thrixion halidayanum* Rond., risalente a circa un secolo fa, non si hanno dati concreti sulla struttura del canale alimentare delle larve dei suddetti parassiti entomofagi. Certo è che anche queste larve non defecano durante tutto il periodo dedicato all'attività trofica, così che il loro mesentero si allunga enormemente causa la grande massa di materiali che si vanno accumulando. Ci è pertanto sembrato opportuno, anche in relazione ai tentativi in atto nel nostro laboratorio di allevare i Larvevoridi su dieta artificiale, di svolgere una ricerca specifica intesa a chiarire attraverso quali dispositivi citologici o anatomo-fisiologici avvenga la ritenzione dei materiali contenuti nel mesentero, nonostante le forti sollecitazioni che essi subiscono in seguito alle contrazioni dei muscoli somatici che inducono vistose, anche se temporanee, deformazioni in questo tratto del canale alimentare.

Le diete da noi impiegate sono liquide, perciò, mentre sono idonee per le larve di I età che respirano l'ossigeno disciolto nel mezzo, esse, sebbene valide dal punto di vista nutrizionale, non consentono l'allevamento delle larve di II e di III età che, dotate di apparato tracheale pneustico, finiscono col morire soffo-

---

(1) Studi sui Ditteri Larvevoridi. XLIX contributo.

cate in seguito alla penetrazione dei liquidi nutritivi entro le trachee attraverso le aperture stigmatiche. È quindi necessario provvedere alla solidificazione della dieta per fornire un substrato fisico idoneo ai suddetti stadi. Tuttavia certe sostanze gelificanti, quali l'usatissimo agar, non vengono digerite dai nostri parassiti e di conseguenza portano ad un incremento, non certo auspicabile, della già cospicua massa di materiali stipati nel mesentero.

#### MATERIALI E METODO

Da crisalidi di *Galleria mellonella* L., morte e palesamente parassitizzate, sono state estratte larve di III età di *Pseudogonia rufifrons* Wied. circa a metà sviluppo nonchè larve prossime alla maturità.

Si è proceduto quindi alla dissezione delle suddette larve in soluzione fisiologica ed all'estrazione dell'intero canale alimentare. Esso risulta variamente circonvoluto per cui, per distenderlo, è stato necessario recidere i numerosi rami tracheali funzionanti da legamento. La sua lunghezza è così risultata pari, mediamente, a mm 53 (cioè circa 6 volte quella dell'intera larva) di cui 2 mm riferibili allo stomodeo, 45 al mesentero e 6 mm al proctodeo (fig. I). Il diametro è oscillato da un minimo di 0,12 mm, a livello dell'esofago, ad un massimo di mm 0,65 in corrispondenza del mesentero.

Ogni tubo digerente è stato suddiviso in 3 parti comprendenti rispettivamente: 1) stomodeo + porzione anteriore del mesentero; 2) mesentero medio; 3) mesentero posteriore + proctodeo.

Il materiale è stato fissato nel liquido di Bouin e sottoposto al trattamento per l'osservazione istologica, ossia: inclusione in paraffina, taglio in sezioni trasversali dello spessore di 8  $\mu$ , colorazione con emallume ed eosina.

#### OSSERVAZIONI

##### A - Larve di III età in fase trofica

##### 1. Stomodeo

##### 1.1 Faringe

Appare notevolmente dilatata, con diametro pari a 2 - 3 volte quello del successivo esofago. Il lume ha contorno ellittico. L'intima è decisamente spessa. Le cellule dell'epitelio, caratterizzate da grossi nuclei, sono prive di vacuoli.

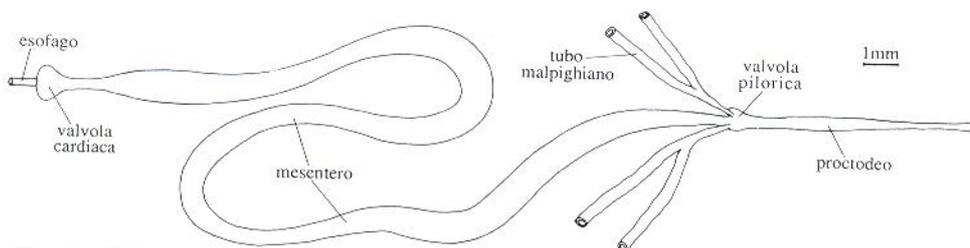


Fig. I - Schema generale del canale alimentare di *Pseudogonia rufifrons* Wied. Alcune anse intestinali e le trachee di ancoraggio non sono state disegnate.

Alle pareti dell'organo sono collegati i robusti muscoli dilatatori che, all'altra estremità, sono fissati all'armatura faringea per costituire la pompa succhiante stomodeale, tipica di tutte le larve dei Ditteri Brachiceri Ciclorrafi.

### 1.2 Esofago

È un tubo relativamente lungo e sottile (figg. II e III) avente diametro pari a mm 0,12 - 0,15. Il lume, nelle sezioni trasversali, appare a forma di stella per la presenza di vistose pliche longitudinali dell'intima, come del resto si verifica nella generalità degli insetti. Tale struttura consente una notevole dilatazione dell'organo all'atto della deglutizione del pabulum, rappresentato dai visceri della vittima fluidificati da una parziale digestione extraintestinale.

Le cellule dell'epitelio, fornite, anche in questo tratto, di grossi nuclei e prive di vacuoli, sono allungate in direzione longitudinale; in ogni sezione trasversale dell'organo ne compaiono 3 - 4 soltanto. Il lume dell'esofago appare parzialmente occluso per la sporgenza, nel medesimo, dei nuclei delle suddette cellule. La tunica muscolare risulta decisamente modesta.

### 2. Valvola cardiaca

È rappresentata, come nella generalità degli Insetti, da una invaginazione dello stomodeo (lunga 0,52 mm) nel mesentero che appare, a questo livello, fortemente dilatato a forma di bulbo, dato che il suo tratto cefalico si introflette a sua volta per raccordarsi con l'estremità invaginata dello stomodeo (fig. II). Questo vistoso organo, indicato da vari Autori come proventricolo, è lungo almeno 1 mm ed ha un diametro massimo di mm 0,7.

L'esofago, rastremandosi caudalmente, fino a ridursi ad un diametro di soli 0,040 mm, finisce con l'aprirsi nel mesentero con una fessura praticamente virtuale. Tale dispositivo, atto a regolare il passaggio degli alimenti nell'intestino medio, ne impedisce eventuali rigurgiti in seguito ai movimenti peristaltici.

Le sezioni trasversali della valvola mostrano, partendo dall'interno e procedendo verso l'esterno, i seguenti strati concentrici (figg. II e III).

a) Intima di sensibile spessore, disposta in pliche longitudinali; b) epitelio stomodeale comprendente circa 3 cellule per sezione; c) corona circolare vuota corrispondente allo spazio compreso fra le invaginazioni stomodeale e mesenterica; d) epitelio del mesentero invaginato comprendente in ogni sezione poche cellule, spesso 4, disposte a croce; e) lunghe cellule colonnari disposte a raggiera situate entro la duplicatura dell'epitelio mesenterico (sono ritenute dagli Autori responsabili della secrezione della membrana peritrofica; cfr. Wigglesworth, 1967); f) epitelio alquanto appiattito del mesentero.

Procedendo oltre l'invaginazione stomodeale, le cellule colonnari scompaiono e il mesentero si restringe (fig. II).

### 3. Mesentero

Il lume del mesentero, nelle larve in attività trofica, presenta una serie irregolare di strozzature successive determinate dall'inturgidimento di fasce circolari

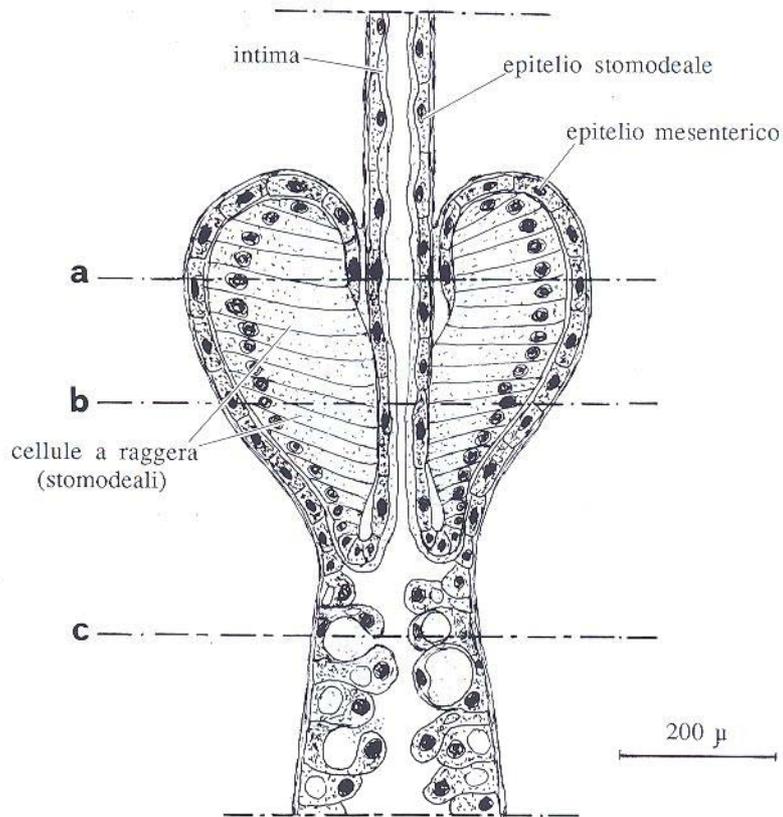


Fig. II - Schema della parte anteriore del canale alimentare per mettere in evidenza la struttura della valvola cardiaca e del tratto iniziale del mesentero.

di cellule epiteliali e dalla intima aderenza di queste con le cellule della vittima ingerite. Queste ultime formano un manicotto pluristratificato che aderisce all'epitelio e che può essere così spesso da occludere completamente o parzialmente il lume intestinale (fig. IV, 2 e 3). Ne deriva pertanto che l'intestino medio è tendenzialmente diviso in parecchi scomparti ove i processi digestivi procedono con ritmo indipendente rispetto agli altri. Di conseguenza mentre in certi tratti, variamente ubicati, cellule e tessuti dell'ospite si trovano in fasi avanzate di disfacimento, in altri, magari situati anche posteriormente, i materiali della vittima conservano la loro struttura cellulare pressochè intatta. Peraltro, nei segmenti in cui il canale non è stipato di cibo, questo aderisce intimamente all'epitelio mesenterico, lasciando libero uno spazio centrale più o meno ampio (fig. IV, 2) lungo il quale è possibile il transito, in direzione posteriore, del materiale ingurgitato. Tuttavia, in relazione al fatto che la larva defeca tutto in una volta dopo avere raggiunto la maturità, non si ha, durante i processi digestivi, una vera e propria progressione del contenuto intestinale in direzione posteriore; pertanto, in pratica, ogni segmento del mesentero provvede a digerire e ad assorbire unicamente i materiali in esso contenuti. Mentre in certi tratti non si nota la

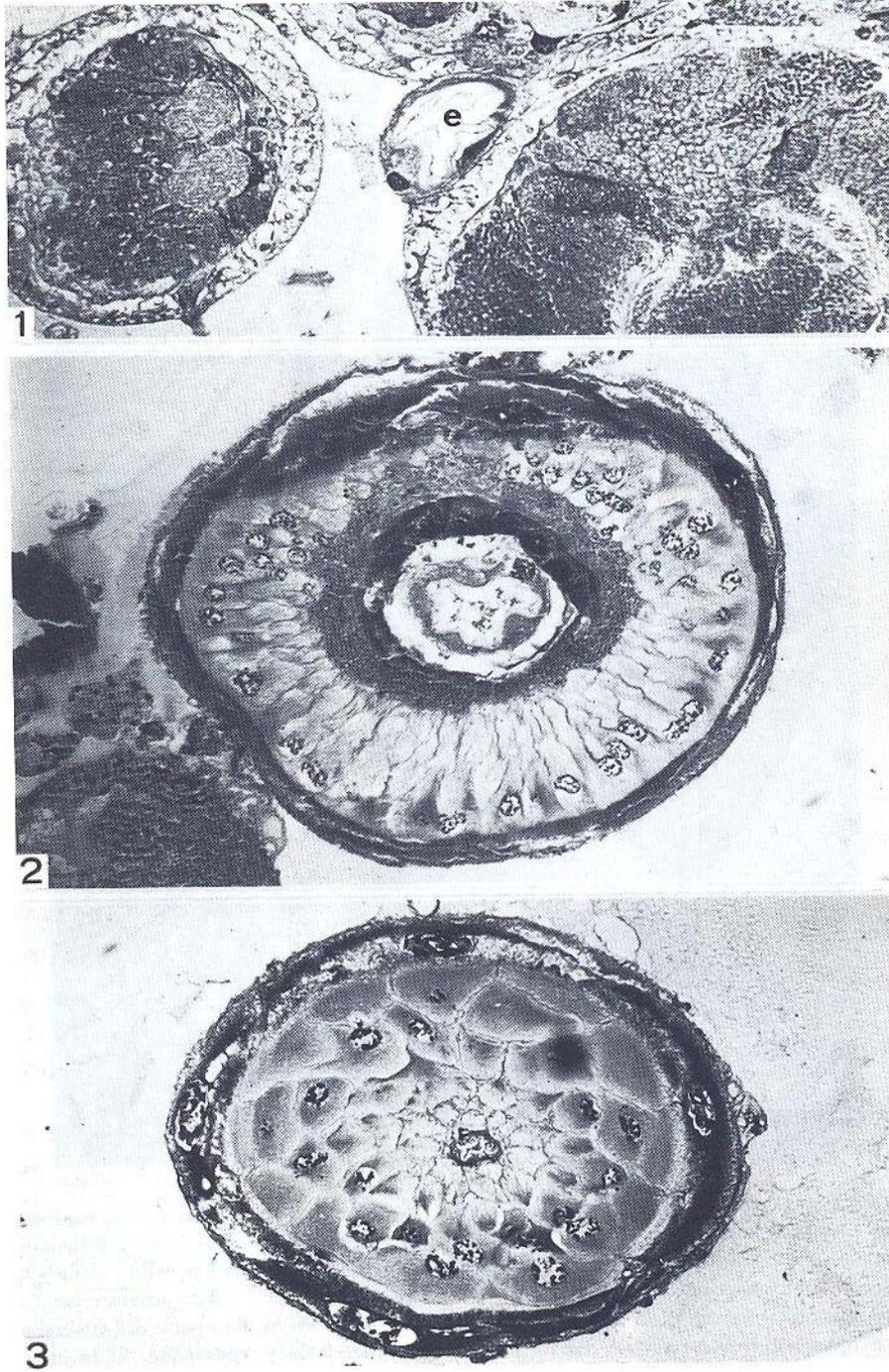


Fig. III - 1) Sezione trasversale dell'esofago (e) che decorre a ridosso di gangli nervosi. 2) sez. trasv. che colpisce la valvola cardiaca nel punto di massima larghezza (livello a della fig. II). 3) la valvola nella parte, dove inizia a rastremarsi e dove il lume è quasi occluso (livello b della fig. II).



Fig. IV - Sezioni trasversali a vari livelli del mesentero. 1) Subito a valle della valvola cardiaca, la sezione è stretta e le cellule hanno grandi vacuoli; sono presenti anche ampie cavità delimitate da cellule colonnari vicine (livello c della fig. II). 2) Parte del mesentero dove le cellule della vittima aderiscono strettamente all'epitelio del parassitoide (riconoscibile per l'orletto striato e per la più intensa cromofilia) formando un manicotto che restringe il lume. 3) In altra parte del mesentero, il lume è ripieno di cellule adipose della vittima ancora discretamente conservate. 4) In un tratto successivo sono evidenti poche enormi cellule epiteliali con vacuoli ripieni di sostanze suddivise in zolle. 5) Parte estrema del mesentero a livello della valvola pilorica, nel punto di innesto dei tubi malpighiani (m); è evidente il tappo di cellule mesenteriche che fanno ernia nel proctodeo (p). Vedi anche fig. VI.

membrana peritrofica, per cui le cellule dell'epitelio quasi si confondono con quelle provenienti dalla vittima, in altri tratti il cibo ingerito appare compattato ed avvolto da un'esilissima membrana.

### 3.1 Segmento anteriore

L'epitelio è costituito da grandi cellule (diametro medio 30 - 40 u), fornite di raddorrio, spesso molto alte, che presentano voluminosi vacuoli talora aperti verso il lume intestinale. Queste cellule si allungano verso il lume come una sorta di digitazione all'apice della quale è contenuto il nucleo. Tale struttura appare piuttosto insolita perché, generalmente, nelle altre parti dell'intestino il nucleo è posto alla base della cellula epiteliale. In certi casi due «digitazioni» vicine si allontanano incurvandosi l'una contro l'altra, così da delimitare una cavità che appare come un vacuolo ma che, in realtà, è fuori dalle cellule e spesso mostra un'apertura di comunicazione con il lume (fig. II e IV, 1).

Abbiamo cercato di mettere in rapporto i diversi aspetti morfo-funzionali dell'epitelio intestinale di *Pseudogonia* con quanto riportato dagli Autori che si sono occupati, anche con studi ultrastrutturali, dell'intestino di vari insetti. Le cellule provviste di ampi vacuoli e quelle, prima descritte, allungate verso il lume intestinale, potrebbero essere riconosciute, rispettivamente, come le cellule «caliciformi» e quelle «colonnari» richiamate da vari Autori e descritte con molti dettagli da Anderson e Harvey (1966).

Procedendo lungo il mesentero si osserva che sovente è incerto il limite fra le cellule epiteliali ed il materiale ingerito, che si presenta sotto forma di sferule, fornite di una membranella, ma generalmente sprovviste di nucleo. In pratica esiste una sorta di continuità tra l'epitelio del parassitoide, le cui cellule sembrano dissolversi verso il lume intestinale diventando meno compatte, e le cellule della vittima.

Qua e là, nell'assise epiteliale, si notano cellule con nuclei picnotici che probabilmente hanno esaurito la loro attività e che sono destinate ad essere riassorbite, nonché gruppetti di 10 - 15 piccole cellule di sostituzione dislocate alla base dell'epitelio stesso e destinate al rimpiazzo di quelle vecchie.

### 3.2 Segmento medio e posteriore

L'aspetto dell'epitelio varia notevolmente, da un tratto all'altro, in relazione alla fase fisiologica che sta attraversando. In certe parti le cellule, pure se di cospicue dimensioni e provviste di vacuoli, non si allungano verso il lume; il contenuto intestinale, loro prospiciente, è ancora compatto, a zolle, con cellule adipose della vittima fornite di membrana (fig. IV, 3). Probabilmente l'epitelio si trova qui all'inizio della fase secernente.

In altre parti le cellule appaiono fornite di un vacuolo enorme, vistosamente proteso verso il lume, diviso in vari scomparti ripieni di sostanze ben colorabili (fig. IV, 4). Ciò fa ritenere che si tratti di cellule in fase fisiologica di assor-

bimento. In queste aree sono localizzate le piccole cellule di sostituzione disposte in nidi formati da una dozzina di elementi. Esse, in certi tratti, si estendono finendo col formare uno strato continuo esterno che va a sostituire quello interno, composto dalle suddette grandi cellule. Alternativamente si notano zone del mesentero in cui le cellule epiteliali sono basse e caratterizzate dalla presenza di vacuoli piccoli ma numerosi.

In generale va precisato che le caratteristiche dell'epitelio non solo variano da un tratto all'altro del mesentero, ma anche sulle pareti opposte dello stesso tratto. Così nelle sezioni trasverse si possono notare, su un lato, poche cellule enormi ma vecchie, e, sull'altro, numerose cellule piccole e nuove.

#### 4. Valvola pilorica

È rappresentata da una strozzatura del canale alimentare, in cui l'epitelio diviene alto fino ad occupare gran parte del lume, accompagnata da una brusca deviazione del decorso intestinale e, in certi casi, dall'invaginazione dell'estremità posteriore assottigliata del mesentero, chiuso da un cospicuo zaffo di piccole cellule epiteliali, dentro il tratto anteriore del proctodeo (figg. IV, 5 e VI, A). Anteriormente a tale strozzatura si ha anche lo sbocco dei tubi malpighiani presenti in numero di 4, ma riuniti in 2 coppie, ciascuna sfociante nel canale alimentare con un unico dotto, come nella generalità delle larve dei Ditteri superiori. La valvola pilorica rappresenta quindi un forte impedimento allo scorrimento del contenuto intestinale che tuttavia, in piccola parte, riesce a passare nell'ileo dove si presenta come una esile trama spugnosa abbastanza coerente (fig. VI, A). Pare logico supporre che il massivo travaso del contenuto mesenterico verso il proctodeo possa avvenire solo allorchè le cellule epiteliali presenti attorno alla valvola si riassestino, perdano il loro turgore o subiscano altri cambiamenti, e che nel contempo il tappo di cellule epiteliali si disgreghi consentendo al lume intestinale di divenire beante.

#### 5. Proctodeo

Partendo dalla valvola pilorica e procedendo verso l'ano il diametro del canale è dapprima ampio (0,6 mm) ma formato da poche e grosse cellule (5 - 6) aventi grandi nuclei (figg. V, 1 e VI, A), poi si restringe gradatamente per diminuzione del numero delle cellule che si riducono a 2 - 3 unità. A questo punto il lume intestinale è praticamente virtuale perchè le poche cellule, grandi e spugnose nella parte interna, occupano tutto il lume intestinale rendendolo impervio (figg. V, 2, 3 e VI, B).

In prossimità dell'apertura anale si ha un modesto allargamento del tubo (riferibile al retto) il quale, nelle sezioni trasversali, appare costituito, partendo dall'interno, dall'intima, poi da uno strato di cellule epiteliali derivate da inva-

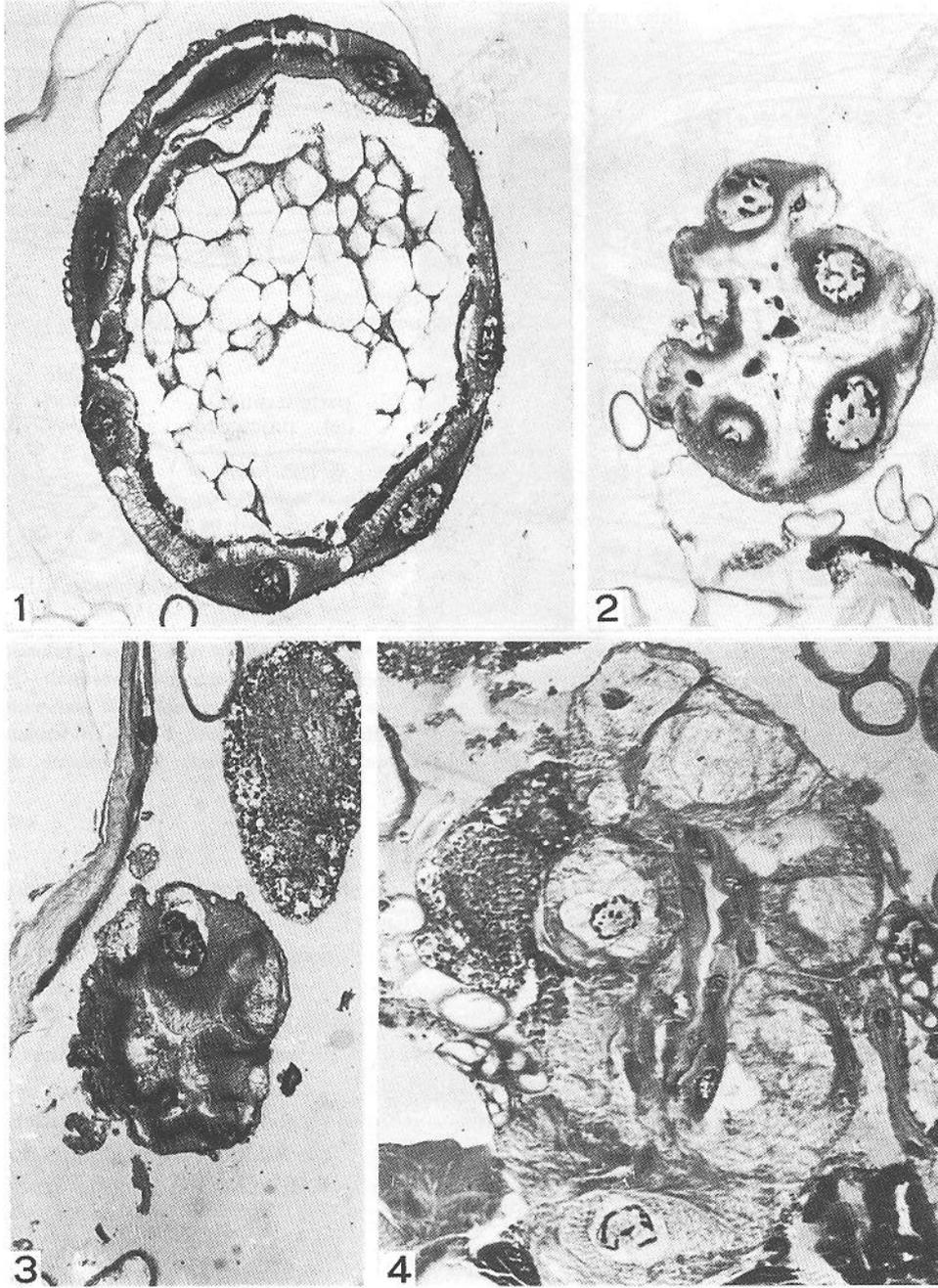


Fig. V - Sezioni trasversali a vari livelli del proctodeo. 1) Subito a valle della valvola pilorica (ileo), dove è presente una trama spugnosa di materiale nella quale è scavato un condotto. 2) e 3) parte posteriore del proctodeo dove si osserva che l'epitelio è costituito solo da 3 - 4 cellule che invadono tutto il lume fino a renderlo virtuale. 4) Regione perianale dove sono presenti grosse cellule spugnose rivestite internamente da elementi dell'epidermide.

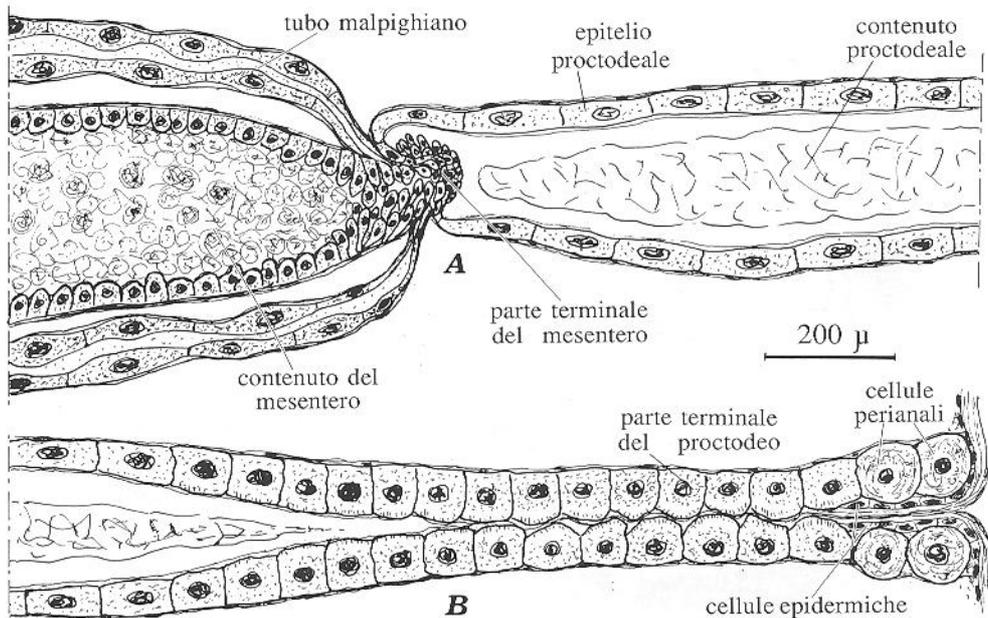


Fig VI - Schema della parte posteriore del canale alimentare. A) Struttura della valvola pilorica che costituisce il primo efficacissimo impedimento alla progressione del contenuto intestinale. B) Parte terminale del proctodeo che rappresenta il secondo ostacolo alla progressione del contenuto intestinale; le cellule epiteliali, poche e grandi, invadono infatti completamente il lume rendendolo virtuale. L'apertura anale è circondata da grosse cellule spugnose e tappezzata, internamente, da cellule epidermiche e dall'intima cuticolare.

ginazione dell'epidermide e infine da un secondo strato di grosse cellule spugnose, che si continua anteriormente con l'epitelio dell'ileo il quale è caratterizzato da cellule di dimensioni minori ma più compatte (figg. V, 4 e VI, B).

In definitiva, affinché avvenga la defecazione, deve aprirsi la valvola pilorica, deve ridursi il volume (forse per perdita di turgore) del tappo di cellule epiteliali, situato poco a monte dell'ano, in modo da rendere beante il lume e infine si devono azionare i muscoli dilatatori dell'apertura anale.

L'intima, pressochè invisibile in prossimità della valvola pilorica, si evidenzia progressivamente procedendo in direzione caudale. La tunica muscolare appare decisamente tenue, eccetto che in vicinanza dell'ano dove risulta molto spessa a costituire il solito sfintere.

### B - Larve di III età prossime alla maturità

#### 1. Stomodeo

La struttura, nel suo complesso, non varia sensibilmente rispetto a quanto già osservato nelle larve della III età in fase trofica e descritto nei paragrafi

precedenti. Quanto detto per faringe, esofago e valvola cardiaca, circa l'aspetto anatomo-istologico, vale anche per la larva matura (figg. II e III).

## 2. Mesentero

### 2.a. Segmento anteriore

La situazione appare del tutto simile a quella osservata nelle larve in piena fase trofica e già descritta precedentemente.

Subito dopo la valvola cardiaca, per una lunghezza di circa 1 mm, l'intestino presenta un calibro ridotto con le cellule epiteliali sporgenti all'interno del lume. Anche qui, come già visto nelle precedenti larve, le cellule mostrano il nucleo posto all'estremità di vistose digitazioni le quali, a volte, si incurvano delimitando una ampia cavità che appare come un vacuolo ma che in realtà è esterna alle cellule. Esistono anche cellule che hanno veri ed ampi vacuoli (figg. II e IV, 1). Nelle sezioni trasversali si contano una decina di siffatte cellule allungate. Sono inoltre presenti piccole cellule di sostituzione isolate.

### 2.b. Segmento medio

Presenta un diametro alquanto variabile potendo passare da un minimo di 0,40 mm ad un massimo di 0,62.

Le cellule dell'epitelio mostrano, in certi tratti, numerosi vacuoli a ridosso del lume così da assumere aspetto spugnoso. In una stessa sezione trasversale si possono notare marcate asimmetrie nell'epitelio che, mentre da un lato si presenta monostratificato, dall'altro appare pluristratificato. Pertanto l'epitelio varia non solo da segmento a segmento, ma addirittura, per lo stesso tratto, da una banda a quella opposta. Le cellule di sostituzione sono diffuse qua e là in piccoli gruppi.

Oltre a possedere un epitelio polimorfo, il mesentero medio si presenta variamente strozzato e dilatato. Pure il suo contenuto varia da segmento a segmento, alternandosi «sacche» di materiale amorfo, e quindi già digerito, ad altre in cui sono ancora riconoscibili le cellule adipose dell'ospite, con tracce di nucleo, in corso di digestione (fig. IV).

In certi tratti le cellule epiteliali si presentano fortemente allungate verso il lume e con il nucleo spostato verso tale estremità. Poichè simile assetto è stato riscontrato anche nella porzione iniziale del mesentero, si ritiene che esso non rappresenti una caratteristica specifica di particolari segmenti, bensì una fase funzionale dell'organo, probabilmente riferibile ad un intenso movimento di materiale verso il lume intestinale o verso l'emocele.

La membrana peritrofica non appare distinta a nessun livello. Il contenuto intestinale in certe aree pare addirittura che si fondi con l'epitelio. Tuttavia, in altre zone, praticando una lacerazione nelle pareti del mesentero, il suo contenuto fuoriesce compatto in forma di esile cilindro come se vi fosse una struttura involucente.

### 2.c. Segmento posteriore e valvola pilorica

Nella parte caudale del mesentero le cellule dell'epitelio sono ad intimo contatto con quelle adipose della vittima che, se in certi segmenti appaiono ancora ben conservate e riunite in un blocco compatto, in altri appaiono disgregate.

La valvola pilorica non presenta differenze significative rispetto a quanto osservato nelle larve in piena attività trofica (figg. IV, 5 e VI, A). L'estremità posteriore del mesentero, infatti, si assottiglia (diametro mm 0,24) e va ad invaginarsi, di lato, nel tratto anteriore del proctodeo che appare notevolmente allargato (mm 0,60). Tale struttura, pur essendo asimmetrica, ricorda vagamente quella della valvola cardiaca.

### 3. Proctodeo

La situazione è simile a quella già descritta in precedenza (figg. V e VI). Posteriormente alla valvola pilorica le cellule dell'epitelio sono grandi, piuttosto basse con nuclei appiattiti. Il lume, relativamente ampio (diametro esterno dell'organo pari a mm 0,61), contiene una trama assai lassa di materiale digerito che si mantiene coerente, anche se non chiaramente delimitato da una membrana continua. L'intima a questo livello è rappresentata da un esile velo.

Posteriormente l'organo si assottiglia fino ad un diametro di mm 0,225, ed il lume, dapprima rotondeggiante, anche se esiguo, diviene addirittura virtuale; le sezioni trasversali interessano da un massimo di 4-5 cellule epiteliali ad un minimo di soli 2 - 3 elementi che sono fortemente espansi, fino a delimitare tutto il lume, e forniti di una parte spugnosa rivolta verso la parte centrale dell'organo (figg. V, 2, 3 e VI, B).

Procedendo in direzione caudale, in prossimità dell'ano, l'intima si ispessisce divenendo nel contempo spugnosa; il suo spessore varia notevolmente da zona a zona fino a raggiungere la metà di quello della cuticola esterna. Le sezioni trasverse interessano 4 - 5 cellule molto espanse e, a questo punto, mostrano anche uno strato di cellule dell'epidermide ivi giunte per invaginazione di quel tessuto. Alla fine il lume proctodeale assume l'aspetto di una fessura; le cellule epiteliali, prive di vacuoli, sono circondate da una stretta fascia di cellule enormi, poco pigmentate e vacuolose forse riferibili a papille rettali (figg V, 4 e VI, B).

### DISCUSSIONE

Diverse specie di insetti, distribuite in vari ordini, presentano una chiusura temporanea o permanente del canale alimentare a livello della valvola pilorica. Tale condizione si riscontra anche in forme che attaccano le piante, quali vari fitomizi compresi fra gli eterometaboli, in particolare Omotteri, con l'eccezionale caso delle Diaspidine, ove si verifica una vera e propria soluzione di continuità tra mesentero e proctodeo.

Negli insetti olometaboli l'interruzione temporanea del lume intestinale, a tale livello, sembra costituire la regola nell'ambito delle larve dei parassitoidi, sia Terebranti che Ditteri, nonchè, con riferimento a questi ultimi, anche nelle forme caratterizzate da viviparità adenotrofica. Fenomeni simili sono stati pure indicati per larve predatrici come quelle di certi Neurotteri (Chapman, 1985).

Più in generale, la discontinuità morfologica o fisiologica del lume dell'apparato digerente si verifica in quei casi in cui le larve si nutrono di sostanze più o meno fluidificate ed in cui una continua defecazione porterebbe a gravi inconvenienti, in relazione al loro ambiente di vita, come succede anche in vari Aculeati quali, ad esempio, Vespoidei ed Apoidei. Per il vero, un ritardo più o meno prolungato nell'emissione delle feci può verificarsi pure negli stadi immaginali; è noto, infatti, che le operaie dell'ape domestica trattengono le feci nel retto fino a quando non iniziano l'attività fuori dall'alveare, come bottinatrici, cioè tre settimane dopo lo sfarfallamento, e che parimenti non defecano per tutto il periodo invernale, ovviamente trascorso, alle nostre latitudini, nell'interno del nido.

Ma, di norma, le vere e proprie occlusioni si manifestano negli stadi larvali che si nutrono di sostanze fluide, per obliterarsi poi nell'imminenza della metamorfosi quando l'insetto, prima di impupare, si libera rapidamente dell'eccessivo ed ingombrante contenuto intestinale.

Il canale alimentare delle larve di III età di *Pseudogonia rufifrons*, qui studiato, non differisce molto, nelle grandi linee, da quello degli altri Ditteri elevati. Del resto, come già Keilin (1915) aveva a suo tempo rilevato, la morfologia e l'anatomia delle larve dei Ciclorrafi sono abbastanza uniformi nonostante la straordinaria varietà di comportamento e di regimi dietetici. La faringe dilatata, a formare una pompa succhiante, e l'esofago stretto ed allungato rientrano nelle caratteristiche generali dei Miodari superiori; pure la valvola cardiaca, denominata da vari Autori proventricolo, ha una struttura del tutto simile a quella descritta per le larve di altre famiglie di Ditteri. Manca invece l'ingluvie che negli affini Calliforidi è vistosa e rappresentata da un diverticolo lungamente peduncolato (Seguy, 1951). Va notato che le larve zoofaghe s. l. su Vertebrati, di questi e di altri Ciclorrafi, operano, al pari di quelle dei Larvevoridi, una digestione extraintestinale.

Il mesentero, che nelle larve dei Ciclorrafi è di solito molto allungato e forma varie anse, come del resto generalmente succede negli insetti che si nutrono di sostanze fluidificate di provenienza sia animale che vegetale (Imms, 1960), appare in *Pseudogonia* ulteriormente sviluppato, raggiungendo una lunghezza pari a circa 6 volte quella dell'intera larva. Non sono differenziati i ciechi gastrici presenti invece, come lunghi e sottili tubi, nelle larve di *Calliphora erythrocephala* Meig. (Seguy, 1951).

Ma ciò che appare peculiare per la specie da noi studiata, e certamente anche per le larve di molti altri rappresentanti della famiglia dei Larvevoridi, è la particolare struttura dell'epitelio mesenterico che, grazie all'eccezionale turgore di strette fasce di cellule, finisce col suddividere tendenzialmente il lume

in tante concamerazioni intercomunicanti, nelle quali i fenomeni di digestione e di assorbimento si svolgono, in certa misura, in modo indipendente l'una dall'altra.

In forme zoonecrofaghe, affini ai Larvevoridi, come in Calliforidi del genere *Lucilia* R.-D., nel lunghissimo mesentero larvale sono distinguibili tre parti (anteriore, medio, posteriore) aventi caratteristiche istologiche e fisiologiche differenti, con conseguente progressiva diversificazione del contenuto intestinale durante il suo avanzamento in direzione posteriore. Per di più nel tratto intermedio, sono state identificate 5 zone istologicamente differenti tra loro (Waterhouse e Wright, 1960). Va inoltre rilevato che sono presenti, come nella generalità delle larve dei Ditteri superiori, 4 ciechi gastrici che non compaiono invece nei pochi Larvevoridi in cui è stata studiata l'anatomia larvale.

Straordinari e multipli sono poi in *Pseudogonia*, e senza dubbio nella generalità delle larve confamigliari, che defecano solo al termine dell'accrescimento, i dispositivi atti ad ostacolare il deflusso del contenuto intestinale verso l'apertura anale. Il primo sbarramento è rappresentato dalla valvola pilorica; a questo livello, infatti, il mesentero, sensibilmente assottigliato, si innesta nel proctodeo lateralmente, formando una stretta ansa, e per di più con il lume occluso da un vistoso zaffo di cellule epiteliali, similmente a quanto si verifica nelle larve di I età di *Hypoderma bovis* L. (Boulard, 1969). Ciò nonostante un po' del contenuto mesenterico riesce a filtrare nell'ileo, la cui lunga e relativamente ampia cavità è in varia misura ingombrata da un materiale molto lasso e trabecolato. Il secondo ostacolo è dato dal notevole restringimento del proctodeo, fra ileo e ampolla rettale, e dal concomitante ingrossamento delle cellule del relativo epitelio, che rendono il lume praticamente virtuale per un «lungo» tratto. L'ultimo sbarramento si trova a livello dell'apertura anale che risulta circondata da un anello di grandi e turgide cellule che occludono il lume.

Con riferimento ad altre specie di Larvevoridi, si hanno notizie dettagliate sull'anatomia e l'istologia del canale alimentare solo, per quanto a nostra conoscenza, di *Thrixion halidayanum* Rond., nemico di Fasmoidei, studiato quasi un secolo fa da Pantel (1898).

Pure in questa specie le larve mancano di ingluvie e di ciechi gastrici, ma sono prive anche di valvola cardiaca piriforme che invece in *Pseudogonia* è bene differenziata come in altri Larvevoridi, quali *Tachina* sp. (Pantel, 1898), in parassiti di Mammiferi come gli Ipodermidi (Simmons, 1939), nonché nei Sarcofagidi zoonecrofagi e zoosaprofagi. Va peraltro precisato che le larve di *Thrixion* hanno regime dietetico plasmofago per tutta la vita, tanto è vero che, a differenza della generalità dei confamigliari, non portano a morte l'ospite. In tale specie i dispositivi di chiusura, a livello del proctodeo, sono rappresentati da due robusti sfinteri posti, rispettivamente, in corrispondenza della valvola pilorica e dell'apertura anale; la contrazione muscolare determina la formazione, nell'epitelio, di numerose pliche longitudinali che, strettamente accostate, occludono efficacemente il lume.

Nelle larve di III età di *Digonichaeta setipennis* Fall. parassita di Dermatteri,

il tubo digerente, descritto sommariamente e solo dal punto di vista anatomico da Thompson (1928), risulta molto più breve rispetto alla generalità dei Ditteri superiori; tuttavia la deficienza in lunghezza viene compensata da una voluminosa dilatazione sacciforme della parte posteriore del mesentero che si estende per quasi tutto l'addome. Una struttura del tutto simile è stata riscontrata dallo stesso Thompson (1923) anche nei planidi del confamigliare *Epalpus signifera* Walk. che, parimenti, mancano di ciechi gastrici.

#### RINGRAZIAMENTI

Si ringraziano vivamente i tecnici Francesco Monte e Giuseppe Morabito per la loro preziosa collaborazione

#### RIASSUNTO

Le larve endofaghe dei Ditteri Larvevoridi, al pari di quelle degli Imenotteri Terebranti, si liberano del contenuto intestinale soltanto dopo avere raggiunto la maturità. Il presente lavoro ha avuto, come scopo principale, quello di illustrare le strutture anatomiche e/o citologiche responsabili della ritenzione dei materiali accumulati nell'intestino di questi Ditteri parassitoidi durante l'intera vita larvale.

Nelle larve mature di *Pseudogonia rufifrons* Wied. il canale alimentare è lungo mediamente mm 53 di cui solo 2 riferibili allo stomodeo, 6 al proctodeo e ben 45 mm al mesentero che forma varie anse, data la modesta lunghezza delle larve (mm 7 - 8).

Il mesentero, che esternamente ha un calibro abbastanza uniforme, all'interno presenta il lume longitudinalmente suddiviso in diverse porzioni, separate da strette fascie circolari di cellule epiteliali particolarmente turgide. In ognuno di tali segmenti i processi di digestione e di assorbimento procedono con ritmo proprio indipendente da quelli vicini; si osserva infatti che tratti contenenti cellule della vittima ancora ben conservate si alternano a tratti (magari ubicati anche anteriormente) in cui le cellule ingerite sono già ampiamente demolite dagli enzimi digestivi. In relazione a ciò e al fatto che la larva defeca solo alla fine della fase trofica, non si ha, durante i processi digestivi, la graduale progressione del contenuto intestinale in direzione posteriore.

Dopo la valvola pilorica che, per il suo diametro esiguo e per la presenza nel lume di un cospicuo tappo di piccole cellule epiteliali, costituisce un forte impedimento alla progressione dei materiali stipati nel mesentero, sono differenziati altri due sbarramenti: il primo è presente nel tratto posteriore dell'ileo, notevolmente assottigliato, ed è costituito da cellule dell'epitelio ingrossate fino a occludere completamente il lume del proctodeo per un discreto tratto a monte dell'ampolla rettale; il secondo è rappresentato da enormi cellule epiteliali poste avanti e intorno all'apertura anale.

In definitiva, perché avvenga l'espulsione dei materiali contenuti nell'intestino, deve aprirsi la valvola pilorica, deve ridursi il volume (forse per perdita di turgore) delle cellule epiteliali, situate a monte dell'ampolla rettale, sì da rendere beante il lume e, infine, devono essere azionati i muscoli dilatatori proctodeali.

#### Anatomical-histological notes on the alimentary canal of the last instar maggots of the parasitoid *Pseudogonia rufifrons* Wied.

#### SUMMARY

The endophagous larvae of Diptera Larvevoridae, like those of the Hymenoptera Terebrantia, evacuate their intestinal canal only after reaching maturity. The principal aim of the present paper

is to describe the anatomical and/or cytological structures that retain the material that accumulates in the intestine of these parasitoid Diptera during their larval development.

The alimentary canal in mature maggots of *P. rufifrons* has an average length of 53 mm: only 2 for the stomodaeum, 6 for the proctodaeum and 45 mm for the mesenteron, which forms several coils as the larvae are of compact (7-8 mm) size. While it is fairly uniform on the outside, the midgut inside is divided lengthwise in sections separated by tight circular bundles of notably swollen epithelial cells. The digestive and assimilation processes occur independently in each of these sections and one from the other. Segments containing well preserved cells of the victim can be found alternating with others (even forward located ones) in which the ingested cells have already been largely broken down by the digestive enzymes. Given this structure and the fact that the maggot defecates only at the end of the trophic stage, there is during the digestion no gradual rearward movement of the intestinal contents.

Beyond the pyloric valve, which because of its small diameter and the marked plug of small epithelial cells within it constitutes an efficient impediment to the movement of intestinal content, are two other barriers. The first, located in the end segment of the markedly tapering ileum, is made up of epithelial cells that are so swollen as completely to obstruct a good part of the intestinal tract before the rectal ampulla. The second is composed of enormous epithelial cells located before and around the anal aperture. Thus, for intestinal evacuation to occur, the pyloric valve must open, the epithelial cells before the rectal ampulla must shrink in size (perhaps loss of swelling) so as to open the lumen, and the proctodeal dilator muscles be activated.

#### BIBLIOGRAFIA CITATA

- ANDERSON E. A. e HARVEY W. R., 1966. - Active transport by the *Cecropia* midgut. II. Fine structure of the midgut epithelium. - *J. Cell Biol.*, 31: 107-134.
- BOULARD C., 1969. - Anatomie et histologie du tube digestif de la larve d'*Hypoderma bovis* (Diptère Oestriiforme). - *Ann. Soc. Ent. Fr.* (N. S.), 5: 371-387.
- CHAPMAN R. F., 1985. - Structure of the digestive system. - In: KERKUT G.A. e GILBERT L. I. - *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. - Vol. IV, pp. 165-205. Pergamon Press.
- IMMS A. D., 1960. - A general textbook of Entomology. - 741 pp. (cfr. pp. 427-495). Methuen, London.
- KEILIN D., 1915. - Recherches sur les larves de Diptères Cyclorhaphes. - *Bull. Sci. France et Belgique*, 49: 15-198.
- PANTEL J., 1898. - Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. - *La Cellule*, 15: 7-290.
- SEGUY E., 1951. - Ordre des Diptères. - In: GRASSÉ P. P., 1951. - *Traité de Zoologie*. - Tome X: (cfr. pp. 449-744). Masson, Paris.
- SIMMONS S. W., 1939. - Digestive enzymes of the larva of the cattle grub *Hypoderma lineatum* (De Villiers). - *Ann. Ent. Soc. America*, 32: 621-627.
- THOMPSON W. R., 1923. - Recherches sur les Diptères parasites. Les larves primaires des Tachinidae du groupe des Echinomyiinae. - *Ann. Epiphyties*, 9: 137-201.
- THOMPSON W. R., 1928. - A contribution to the study of the Dipterous parasites of the european earwig (*Forficula auricularia* L.). - *Parasitology*, 20: 123-158.
- WATERHOUSE D. F., WRIGHT M., 1960. - The fine structure of the mosaic midgut epithelium of blowfly larvae. - *J. Insect Phys.*, 5: 230-239.
- WIGGLESWORTH V. B., 1967. - The principles of Insect physiology. - 741 pp. (cfr. pp. 427-495). Methuen, London.