

mentare con questi pericolosi commensali. Le perdite che gli insetti fitofagi causano al sistema produttivo agricolo mondiale sono certamente molto rilevanti, tanto che la stima più accreditata le valuta attorno al 10%.

Oltre al danno dovuto alle perdite di derrate, gli insetti costituiscono anche un pericolo diretto per gli animali domestici e per l'uomo, in quanto possono essere parassiti diretti o vettori di malattie, anche molto gravi. Se da un lato molti insetti possono essere un ostacolo per le produzioni vegetali, dall'altro non bisogna dimenticare l'indispensabile ruolo delle specie impollinatrici nell'ambito dell'ecosistema agrario e l'importanza di certi insetti che l'uomo sfrutta a proprio vantaggio (api, baco da seta, ecc.); va rilevata infine l'azione positiva svolta, negli agroecosistemi e negli ecosistemi in genere, dagli insetti entomofagi in grado di controllare naturalmente molti fitofagi contribuendo all'equilibrio delle biocenosi.

Lo studio degli insetti e del rapporto tra loro e l'agricoltura, gli animali e l'uomo, è la finalità del corso di entomologia agraria; per opportunità didattica e per convenzione ormai consolidata, si aggrega al corso di entomologia agraria anche lo studio degli acari e dei nematodi.

### 3.1 Tegumento

Ad un'accurata osservazione il corpo degli insetti, come peraltro quello di tutti gli Artropodi e di alcuni altri invertebrati come i nematodi, è racchiuso entro una capsula piuttosto rigida, che sostiene il

corpo stesso, detta **tegumento**. Essa costituisce un rivestimento ininterrotto ed impermeabile dell'intero organismo, introflettendosi a livello dell'apertura boccale, dell'apertura anale, di quelle degli orifici genitali e nelle trachee per consentire la comunicazione con l'ambiente esterno.

Il tegumento, sebbene rigido, è dotato di una certa flessibilità a livello delle articolazioni che permette il movimento.

Le funzioni fondamentali del tegumento sono:

- **funzione portante statica e dinamica** che rappresenta lo scheletro di sostegno di tutti gli organi interni (statica) e consente i movimenti fisiologici dell'insetto ed il suo movimento nello spazio (dinamica);
- **funzione di rivestimento** che permette un controllo sulla evaporazione dell'acqua e diviene fondamentale in considerazione del rapporto tra la superficie totale e il volume del corpo; infatti piccoli volumi con grandi superfici disperdenti (es. ali) evaporano grandi quantità di acqua; inoltre rappresenta un'efficiente barriera che limita l'ingresso dei microrganismi patogeni o di sostanze nocive costituendo una protezione dalle avversità.

L'analisi strutturale del tegumento permette di distinguere tre strati con differente funzione; dall'esterno verso l'interno troviamo:

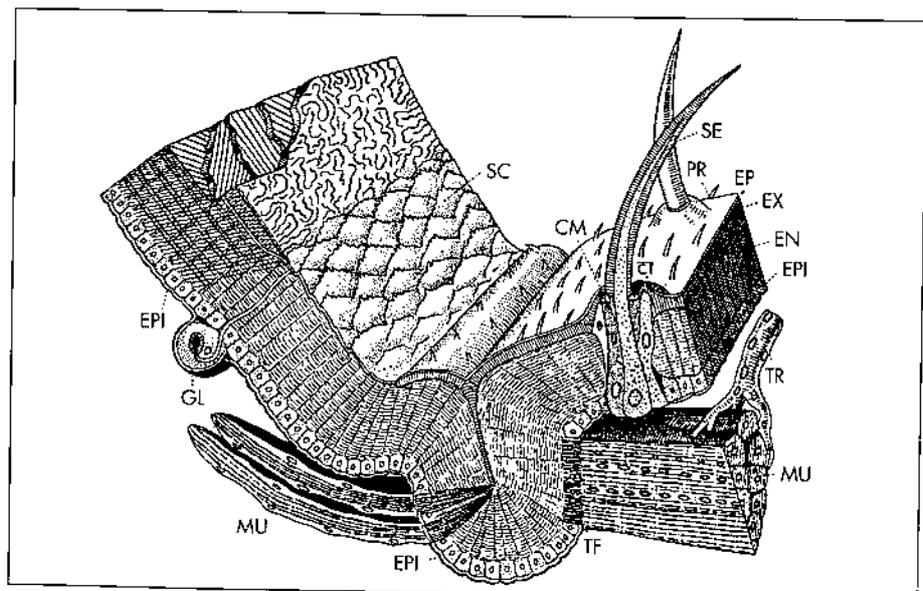
- cuticola;
- epidermide;
- membrana basale.

#### Cuticola o esoscheletro

La **cuticola** che rappresenta il rivestimento più esterno è costituita da tre strati:

**Fig. 3.2** Schema rappresentante la struttura tipica del tegumento degli insetti (da Weber):

CM, cellula membranogena;  
CT, cellula tricogena;  
EN, endocuticola;  
EP, epicuticola;  
EPI, epidermide;  
EX, esocuticola;  
GL, glandola;  
MU, muscoli;  
PR, processi cuticolari;  
SC, scultura;  
SE, setola;  
TF, tonofibrille;  
TR, trachea.



- **epicuticola**, la cui componente chimica più importante è una sostanza grassa (cuticolina) che impermeabilizza il tegumento; a sua volta è pluristratificata ed è costituita da uno strato lipoproteico, detto *cemento* con funzione protettiva, da uno strato *ceroso* impermeabile e da uno strato *cuticolinico* dove la cuticolina può subire un indurimento per sclerotizzazione (trasformazione in sclerotina);

- **esocuticola**, la cui componente chimica più importante è rappresentata da una sostanza proteica (sclerotina) che ha la funzione di irrigidire il tegumento, divenendo il sostegno statico dell'esoscheletro; in questo strato la poca chitina si mescola a proteine tannizzate, come la sclerotina, e a cuticolina indurita;

- **endocuticola**, le cui componenti chimiche più importanti sono la chitina (più abbondante) e la resilina; quest'ultima è una sostanza proteica dotata di plasticità; la chitina (normalacetilglucosammina), costituisce la parte del tegumento che ne permette la deformazione e quando si rende necessaria una flessibilità maggiore si combina con la resilina.

L'esocuticola e l'endocuticola costituiscono, nel loro insieme, uno strato definito *procuticola*.

La cuticola è prodotta dallo strato più interno, l'epidermide, che a volte la compenetra attraverso i porocanali.

La cuticola è altresì attraversata da una rete di terminazioni nervose che seguono sia i porocanali sia gli sbocchi ghiandolari raggiungendo le parti più esterne del tegumento.

I **porocanali** sono dei microscopici tubicini ramificati che permettono il trasferimento delle varie sostanze sia nel normale metabolismo sia durante le mute.

## **Epidermide**

L'**epidermide** è lo strato secernente del sistema tegumentale; essa è rappresentata da cellule che hanno il compito di produrre la sovrastante cuticola, e, sotto il controllo ormonale, di regolare il susseguirsi delle varie fasi dell'accrescimento.

L'**epidermide** produce sostanze proteiche (chitoproteine), grasse (cuticolina e cere) ed i rispettivi enzimi di disfacimento (chitinasi e diastasi), con l'evidente scopo di favorire le mute; l'epidermide è pertanto da ritenersi di vitale importanza durante gli stadi preimmaginali permettendo le mute; mentre diviene di secondaria importanza nell'insetto adulto dove, a volte, degenera.

## **Membrana basale**

La **membrana basale**, di natura connettivale, è molto sottile e si ritiene abbia funzione di isolamento tra l'epidermide e la cavità interna del corpo (emocele) costituendo una membrana protettiva dello stesso emocle.

Il tegumento degli insetti si presenta solo raramente liscio e levigato mentre molto spesso la superficie è sagomata da solchi, scabrosità o carene con la funzione di rendere più resistente la struttura portante dell'esoscheletro formando delle modanature di rinforzo; a volte queste scabrosità nascondono introflessioni del tegumento che sono supporti di organi o punti di attacco di muscoli. Queste ultime formazioni nel loro insieme costituiscono l'endoscheletro.

Le formazioni che costituiscono le estroflessioni del tegumento si distinguono, a seconda della loro entità, in:

- **processi** quando le scabrosità sono piuttosto vistose (spine, corni) e costituite da estroflessione o della sola esocuticola oppure di tutto il tegumento;
- **appendici** quando le scabrosità non sono semplici deformazioni del tegumento ma entità sclerificate provviste di una articolazione basale completa di cercine membranoso; tra le appendici ricordiamo i peli, le setole e le squame.

## **Endoscheletro**

L'**endoscheletro** è formato da protuberanze (*processi*) rigide e rivolte verso l'interno del corpo dell'insetto (*apodemi*); la funzione è quella di fornire punti di attacco ad organi e muscoli e nel contempo di rinforzare la resistenza meccanica dello scheletro in generale.

Nel capo l'endoscheletro è principalmente costituito, nella generalità degli insetti ad eccezione di alcuni Atterigoti, da una formazione chiamata *tentorio* che sostiene il cervello e lo stomodeo e a cui si attaccano i muscoli del capo.

Nel torace l'endoscheletro è formato da vari processi tra cui quelli più sviluppati sono gli apodemi dorsali (endotergiti o fragmi), gli apodemi laterali (endopleuriti) e quelli ventrali (endosterniti) a cui si attaccano gli organi del torace; di particolare rilevanza sono i *fragmi*, formazioni trasverse, di solito laminari, che forniscono l'attacco ai muscoli delle ali.

Nell'addome il sistema endoscheletrico è formato da apodemi dorsali e da apodemi ventrali che servono da attacco ai muscoli e da speciali apodemi annessi ai genitali esterni.

# Morfologia degli insetti

L'osservazione del corpo degli insetti consente di evidenziare la loro struttura complessa formata da segmenti o metameri diversi tra loro (*metameria eteronoma*) e raggruppati in tre regioni distinte: capo, torace e addome.

## 3.2.1 Capo

Il **capo** è una capsula rigida costituita da sei metameri di varia forma e dimensione, generalmente fusi insieme; esso è fornito di un'apertura inferiore (*apertura boccale*) dove sono articolate le appendici boccali (*gnatiti*) e una posteriore o occipitale articolata al primo segmento toracico mediante una membrana o collo.

Sul capo si riconoscono diverse regioni delimitate da sutture che possono, raramente, essere articolate tra di loro; spesso è evidente una sutura mediana (*metopica*) che si biforca anteriormente in due sutture divergenti che delimitano la regione della fronte e del clipeo terminando ai bordi dell'apertura boccale (*peristoma*).

La posizione dell'apparato boccale in relazione all'asse longitudinale del corpo distingue diversi tipi di capo:

- **capo prognato** quando le appendici boccali sono davanti e l'asse longitudinale del capo è il prolungamento di quello del corpo;
- **capo ipognato** quando le appendici boccali sono poste ventralmente e l'asse longitudinale del capo è ortogonale a quello del corpo;
- **capo metagnato** quando le appendici boccali

sono rivolte caudalmente e l'asse longitudinale è obliquo rispetto a quello del corpo;

- **capo epignato** quando le appendici boccali sono rivolte verso l'alto e caudalmente.

Sul capo si distinguono gli organi della vista, antenne e gli organi boccali.

Gli **organi della vista** sono rappresentati da una coppia di occhi composti situati ai lati del capo, spesso, da occhi semplici (*ocelli*). Gli occhi composti mancano in alcuni insetti ciechi per il particolare ambiente in cui vivono e nelle larve degli insetti Olometaboli.

Le **antenne**, presenti in tutti gli insetti ad eccezione dei Proturi, sono inserite nella regione frontale in varie posizioni ed articolate in **fossette (toruli)**; l'antenna è costituita da articoli o **antere** in numero vario. Si distinguono tre parti:

- **lo scapo** è il segmento basale che è di norma più lungo ed è inserito nel torulo;
- **il pedicello** è il secondo segmento di dimensioni ridotte;
- **il flagello** è costituito da una serie di segmenti tra loro simili; nella parte terminale si può osservare in certi insetti un ingrossamento di segmenti (*clava*).

Le antenne presentano varietà di forma e si differenziano a seconda della specie, dello stadio dello sviluppo e del sesso; possono essere filiformi, moniliformi, genicolate, lamellate, clavate, ecc. Le antenne sono sede di organi recettori chimici, tattili e termici. Per questo motivo esse sono percorse da una rete di nervi, da trachee e da emolinfa per permettere l'elevata sensibilità chimica, meccanica e termica che le caratterizza.

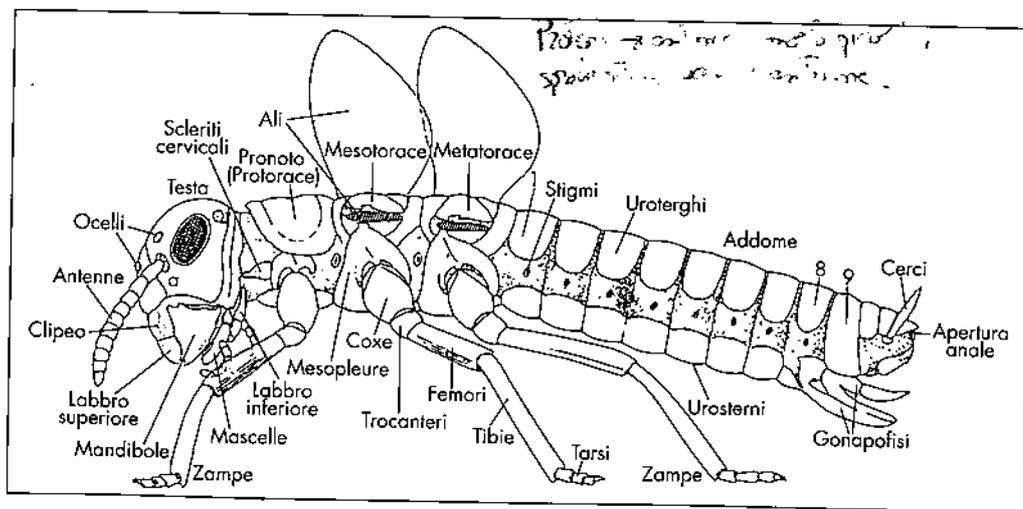


Fig. 3.3 Schema dell'organizzazione esterna di una femmina di insetto alato (da Weber).

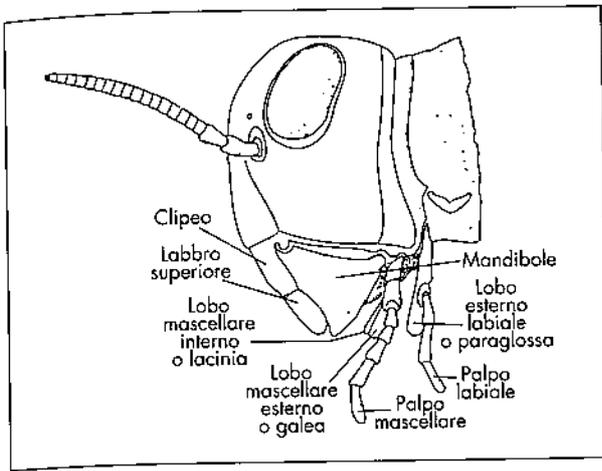


Fig. 3.4 Disegno schematico, a maggior ingrandimento, del capo di un insetto ad apparato boccale masticatore.

In alcuni casi esse hanno subito modificazioni morfologiche e funzionali tali da divenire organi di presa, di allacciamento precopula e di ausilio alla respirazione in ambiente acquatico.

Gli **organi boccali** comprendono i seguenti pezzi o **gnatifi**:

- le **appendici boccali** (due mandibole, due mascelle ed il labbro inferiore);
- il **labbro superiore**.

Il labbro superiore morfologicamente è una regione del capo e non del complesso degli organi boccali, tuttavia esso concorre in modo determinante alla presa del cibo costituendo la volta dell'apertura boccale; pertanto viene considerato parte integrante dello stesso.

L'apparato boccale, data l'estrema varietà di abitudini alimentari che gli insetti hanno differenziato nel corso della loro evoluzione, ha subito significative modificazioni a partire da quello masticatore, considerato il più primitivo.

Esistono quindi diversi apparati boccali tra gli insetti e in particolare si evidenziano i seguenti principali tipi:

- masticatore tipico;
- masticatore-lambente degli Imenotteri Vespoidei e dei Coleotteri Cerambicidi;
- masticatore-lambente-succhiante delle Api;
- succhiatore non perforante dei Lepidotteri adulti;
- succhiatore-perforante dei Rincoti;
- pungente-succhiante dei Ditteri Culicidi;
- pungente-succhiante-lambente dei Ditteri Tabanidi;
- lambente-succhiante dei Ditteri Muscidi;
- apparato boccale dei Ditteri allo stato larvale.

## Apparato boccale masticatore tipico, ortoteroide

L'apparato boccale masticatore è presente in un gran numero di insetti ed in particolare:

- nella prevalenza degli insetti Ametaboli e nella maggior parte degli ordini degli Eterometaboli (stadi giovanili e adulti hanno stesso apparato boccale, come per es. nelle cavallette);
- nello stadio adulto di certi Olometaboli come i Coleotteri (e con modificazioni in altri Olometaboli come i Neurotteri);
- in quasi tutte le larve degli Olometaboli anche se con diverse variazioni.

Questo apparato boccale è formato da:

- il **labbro superiore** che è una lamina ricurva priva di funzione masticatoria che chiude sul davanti la cavità intergnatale;
- le **mandibole** che sono in numero di due con forma subpiramidale; sono formate da un unico pezzo integro, sclerificato e dentellato, articolato mediante un condilo, con rispettivo acetabulo, al cranio; esse sono azionate da muscoli adduttori ed abduttori;
- le **mascelle** che sono in numero di due e sono costituite da:
  - un *cardine*, parte basale che le articola al cranio;
  - uno *stipite*, parte mediana che distalmente differenzia due lobi, *lacinia* (lobo interno) e *galea* (lobo esterno).

In alcuni casi le mascelle presentano un prolungamento digitiforme chiamato *palpo mascellare*;

- il **labbro inferiore** è costituito dalla fusione, sul piano mediano, di un secondo paio di mascelle e chiude la cavità boccale sul piano ventrale; è pertanto un'appendice impari.

Nel labbro inferiore si distinguono inoltre le seguenti zone:

- *mento*;
- *premento*;
- *glosse* (i due lobi interni);
- *paraglosse* (i due lobi esterni).

In alcuni casi il labbro inferiore presenta due prolungamenti digitiformi chiamati *palpi labiali*.

Nel retro bocca si trova la **prefaringe**, una sorta di lingua che divide la cavità in due parti: quella anteriore detta *cibario* e quella posteriore detta *salivario*; in quest'ultima sboccano i dotti salivari. L'apparato masticatore permette di prendere il cibo (mandibole) e di tritularlo (una prima tritu-

razione ad opera dell'area molare delle mandibole ed una seconda ad opera delle lacinie). La masticazione viene completata a livello del canale alimentare da un organo detto *ventriglio* che rende in poltiglia il bolo alimentare.

### Apparato boccale masticatore-lambente

In questo apparato boccale tipico degli stadi adulti di Coleotteri Cerambicidi e Imenotteri Vespoidei si notano differenze sostanziali rispetto al modello masticatore:

- il **labbro superiore** può essere libero o fuso con il clipeo; a volte ha funzione di presa;
- le **mandibole** sono presenti e funzionali come per l'apparato masticatore ortoteroide e spes-

so sono denticolate e servono per lacerare tessuti vegetali da cui esce la linfa da lambire; - il **complesso maxillo-labiale** è costituito dalla modificazione funzionale delle **mascelle** e del **labbro inferiore**; in dettaglio:

- le **mascelle** hanno differenziato delle galee notevolmente allungate a formare una lingua per leccare;
- nel labbro inferiore le due glosse sono allungate e fuse alla base a formare un organo adatto a leccare, chiamato **ligula**.

Negli Imenotteri Vespoidei l'apparato boccale masticatore-lambente è presente negli adulti mentre nelle larve è masticatore variamente modificato e semplificato, mentre è fondamentalmente masticatore quello delle larve dei Cerambicidi.

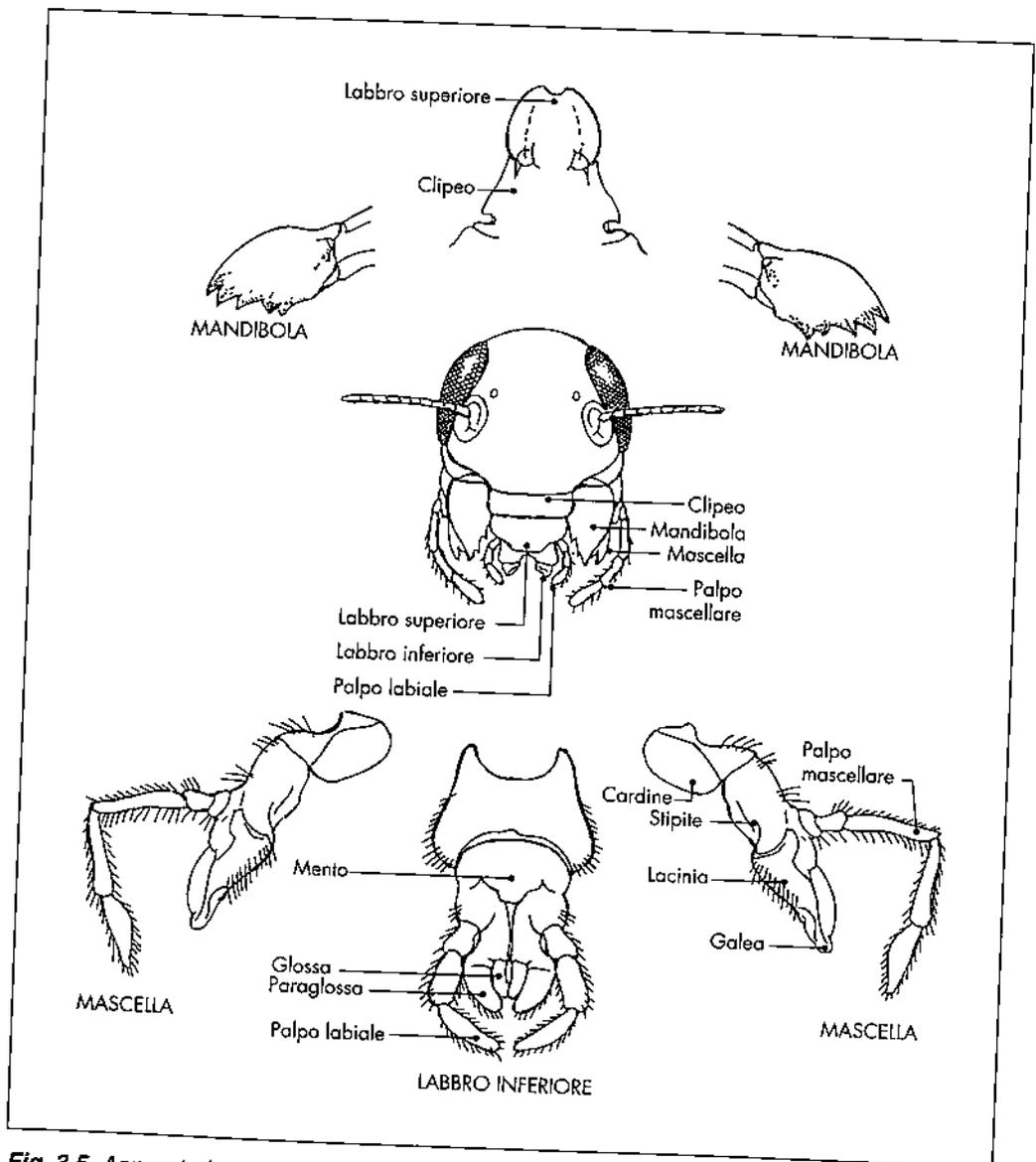


Fig. 3.5 Apparato boccale masticatore.

## Apparato boccale masticatore-lambente-succhiante

L'apparato boccale degli Imenotteri Apoidei ha modificato la funzione masticatoria in una più complessa che può essere masticatoria-lambente, oppure masticatoria-lambente-succhiante ed infine, nelle api, solo lambente-succhiante. L'apparato boccale lambente-succhiante è costituito da:

- il **labbro superiore** che non riveste una particolare importanza;
- le **mandibole** che si presentano prive di denti;

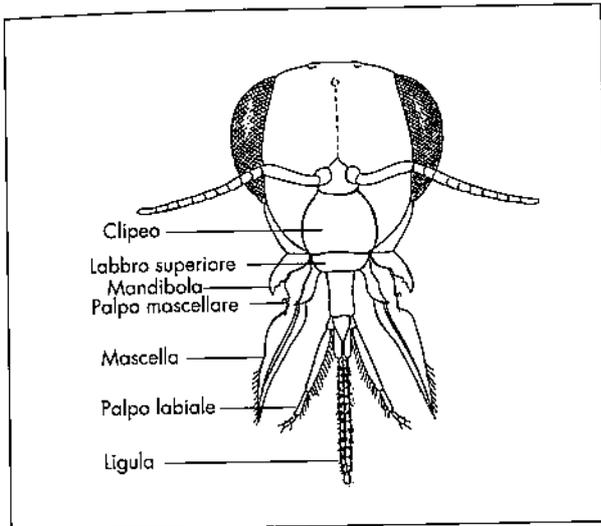


Fig. 3.6 Apparato boccale lambente-succhiante di ape operaia.

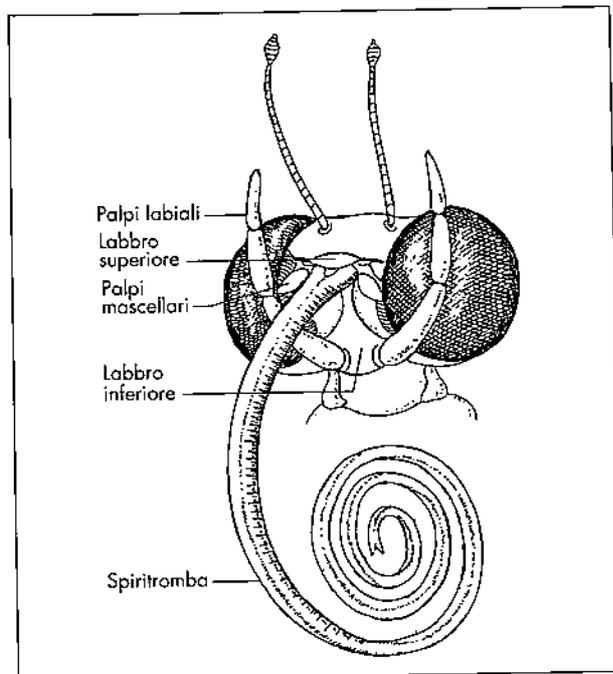


Fig. 3.7 Apparato boccale succhiatore non perforante dei Lepidotteri.

tellature e svolgono la funzione di spatole per modellare le strutture degli alveari;

- le **mascelle** che presentano la galea molto sviluppata ed allungata, mentre i palpi sono ridotti;
- il **labbro inferiore** che presenta le glosse fuse insieme per tutta la lunghezza in modo da formare la ligula; i palpi possono essere sub-cilindrici oppure, nelle api, laminari.

Al momento della suzione del nettare, l'apparato boccale forma un tubicino accostando alla ligula sia le galee sia i palpi labiali; questa struttura entra nel fiore e funziona da pompa aspirante. Nelle larve l'apparato boccale è masticatore modificato e semplificato.

## Apparato boccale succhiatore non perforante

Nei Lepidotteri adulti l'apparato boccale ha assunto una funzione succhiante, nella quasi totalità degli appartenenti quando l'insetto è adulto, mentre conserva un apparato masticatore modificato rispetto a quello ortoteroide descritto, negli stadi preimmaginali.

Salendo la scala evolutiva della classe degli insetti gli apparati boccali tendono a ridurre le parti masticatrici (mandibole e lacinie) e a sviluppare quelle lambenti (glosse e galee).

L'apparato boccale succhiatore è costituito da:

- il **labbro superiore** che non ha nessuna importanza funzionale;

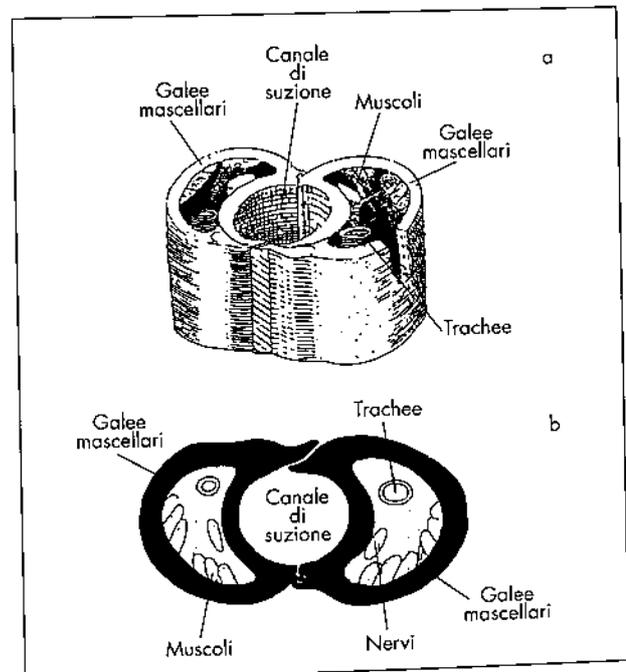


Fig. 3.8 a) Sezione di spiritromba; b) sezione schematica di una spiritromba (da Weber).

- le **mandibole** che sono presenti ma ridotte di dimensioni e a volte atrofiche;

- le **mascelle** che presentano le **galee** enormemente sviluppate in lunghezza e i palpi mascellari ridotti; le galee si uniscono insieme a formare un tubo, il quale rappresenta un organo tipico dei Lepidotteri che si chiama *spiritromba* (o *spirotrombà*) che assume due posizioni:

- riposo quando è avvolta a spirale ed alloggia ventralmente al capo;
- attiva quando il tubo che costituisce le due galee viene srotolato da un'azione sinergica di muscoli e pressione sanguigna. I muscoli durante la suzione funzionano come pompa aspirante;

- il **labbro inferiore** che chiude ventralmente la cavità intergnatale e porta i palpi formati da 1-3 articoli.

In alcuni Lepidotteri Nottuidi e Sfingidi la *spiritromba* è molto breve e non avvolta a spirale; questi insetti possono pungere i frutti maturi determinando danno. A parte questa eccezione i Lepidotteri allo stato adulto non sono agenti di danno per i prodotti agricoli; in questo ordine il danno è tipico dello stadio larvale dove l'apparato boccale è masticatore modificato.

Quest'ultimo è così modificato rispetto a quello ortoteroide:

- il **complesso maxillo-labiale** in cui le galee e le lacinie sono fuse insieme a formare il **lobario**;
- il **labbro inferiore** in cui le ghiandole salivari sono state trasformate in papille sericipare; la prefaringe è fusa con il labbro inferiore e i doti salivari si trasformano in papille sericipare per la produzione della seta.

## Apparato boccale succhiatore-perforante o pungente-succhiante dei Rincoti

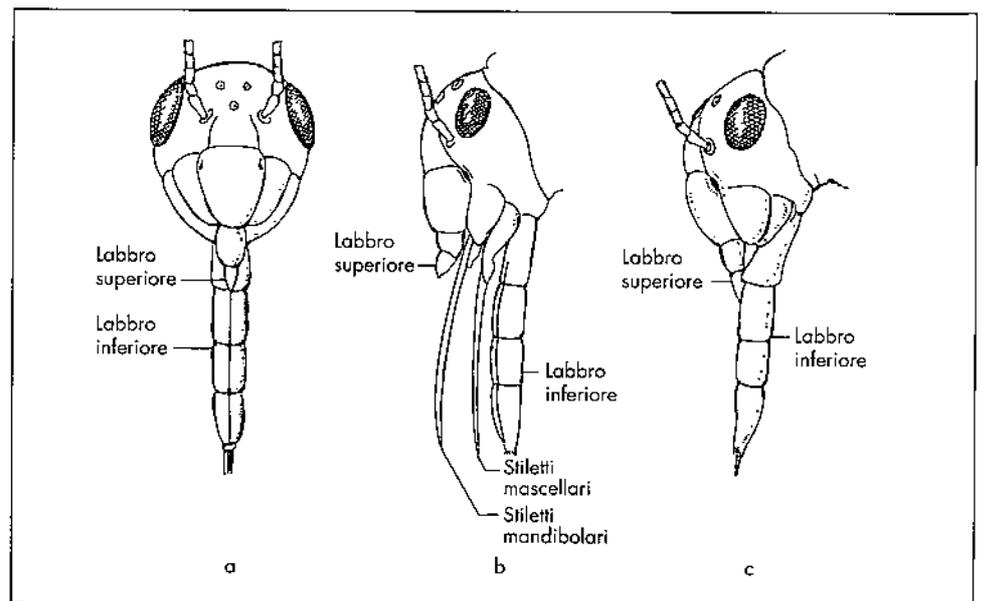
Nei Rincoti, che sono insetti eterometaboli, l'apparato boccale ha la stessa struttura sia negli stadi giovanili sia in quelli adulti ed è costituito da:

- il **labbro superiore** che ha la forma di una breve lancetta con la funzione di guida per gli altri gnatiti; non ha importanza funzionale nella perforazione;
- le **mandibole** sono notevolmente allungate e trasformate in **stiletti** con la parte distale seghettata;
- le **mascelle** sono trasformate in stiletti internamente solcati e carenati, per cui unendosi fra loro delimitano due canali, uno dorsale ed uno ventrale; il primo ha la funzione di assumere i liquidi nutritivi (canale di suzione), il secondo di emettere la saliva (canale salivare); mancano i palpi mascellari;
- il **labbro inferiore** che è una struttura membranosa, grossa e scanalata che forma un alloggiamento per gli stiletti boccali; mancano i palpi labiali.

L'azione pungente-succhiante si svolge in due momenti:

- **pungente**: l'insetto appoggia l'estremità del labbro inferiore (rostro) sul tessuto vegetale, quindi fa penetrare singolarmente le due mandibole e successivamente le mascelle unite. Il labbro inferiore che non entra nel tessuto vegetale si ripiega a gomito;
- **succhiante**: penetrati gli stiletti, dapprima vie-

**Fig. 3.9** Apparato boccale succhiatore-perforante o pungente-succhiante dei Rincoti.  
a) Di fronte;  
b) di lato: sono messi in evidenza gli stiletti mascellari e mandibolari; durante l'atto trofico essi vengono riuniti e gli stiletti mandibolari avvolgono in parte quelli mascellari;  
c) quando l'insetto non si nutre, gli stiletti vengono riposti in una sorta di astuccio, formato dal labbro inferiore.



ne emessa saliva con funzione predigerente, quindi si attiva la pompa aspirante a pistone che si viene a formare nella prefaringe e che aspira la linfa negli stiletti; successivamente, a livello stomodeale, si attiva una seconda pompa che richiama i liquidi nutritivi.

In alcuni Rincoti sono presenti nella saliva sostanze tossiche o irritanti che provocano deformazioni o irritazioni nel punto di penetrazione (Afidì galligeni).

Nei Rincoti Diaspini si ha un allungamento e un irrobustimento (maggiore sclerificazione) degli stiletti; questa trasformazione si è evoluta perché le femmine adulte, catametabole, si fissano ai tessuti vegetali per tutta la loro vita mediante gli stiletti boccali.

### Apparato boccale pungente-succhiante delle femmine adulte di zanzare

L'apparato boccale pungente-succhiante nelle femmine adulte dei Ditteri Culicidi (zanzare) è molto allungato e con alcune differenze da quello dei Rincoti prima descritto; esiste inoltre un difagismo sessuale per cui i maschi sono glicifagi e le femmine ematofaghe, quindi i maschi sono capaci solo di succhiare mentre le femmine pungono e succhiano (sangue).

L'apparato boccale delle femmine è costituito da:

- il labbro superiore che è trasformato in uno stiletto allungato che forma una doccia con concavità ventrale;

- le mandibole e le mascelle trasformato in stiletti boccali allungati;
- la prefaringe allungata e trasformata in stiletto;
- il labbro inferiore allungato, stiliforme e ripiegato anteriormente a doccia per raccogliere gli stiletti (come nei Rincoti). I palpi, quando sono presenti, sono trasformati in labelli espansi nella parte terminale.

L'azione pungente-succhiante si svolge in due momenti:

- pungente: l'insetto appoggia i labelli e perfora la pelle con le mandibole e le mascelle, insieme al labbro superiore ed alla prefaringe. Il labbro inferiore si ripiega a gomito;
- succhiante: dapprima viene emessa la saliva attraverso la prefaringe; la saliva ha funzione anticoagulante e predigestiva. Successivamente con un meccanismo simile a quello dei Rincoti vengono assunti i liquidi nutritivi.

### Apparato boccale pungente-succhiante-lambente delle femmine dei Ditteri Tabanidi

La differenza fondamentale tra i Ditteri Tabanidi ed i Ditteri Culicidi sta sia nella diversa dimensione degli stiletti, più tozzi nei Tabanidi, sia nella funzionalità dell'assunzione dei liquidi.

Nei Tabanidi, dove è presente un difagismo sessuale simile a quello dei Culicidi, l'apparato boccale delle femmine è notevolmente più robusto di quello dei maschi glicifagi, che a differenza delle femmine non pungono.

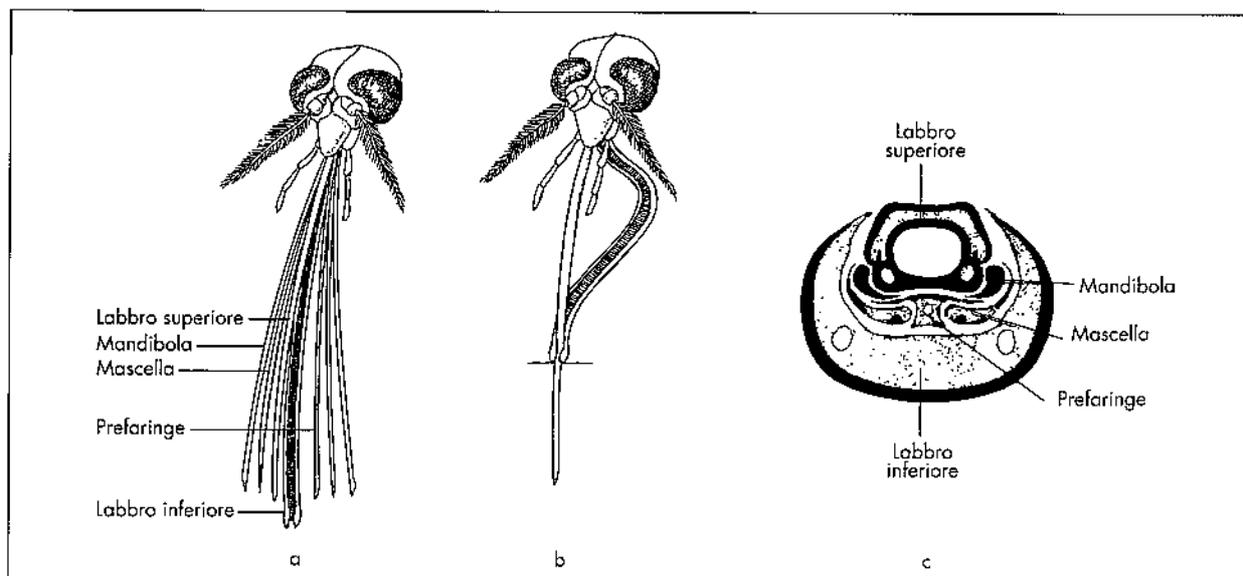


Fig. 3.10 Apparato boccale pungente succhiante di zanzara: a) stiletti boccali divaricati ad arte; b) stiletti in atto di pungere e succhiare; c) sezione trasversale (ridisegnato da Weber).

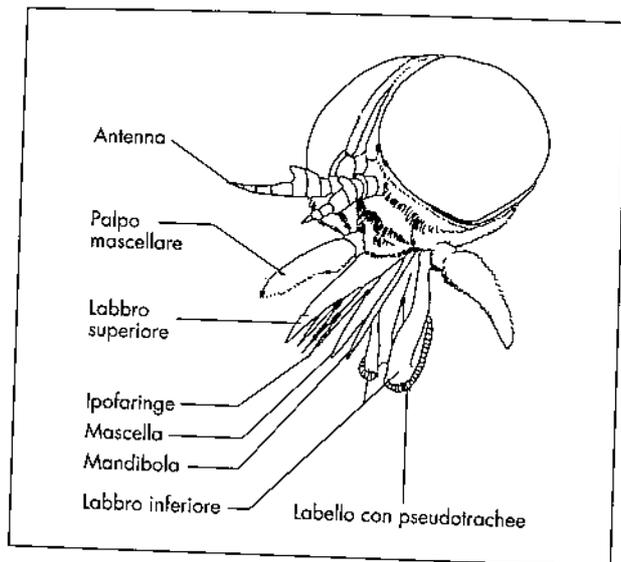


Fig. 3.11 Apparato boccale pungente-succhiante-lambente di *Tabanide* adulto.

L'apparato boccale è costituito da:

- il **labbro superiore** che è uno stiletto con funzione succhiante;
- le **mandibole** e le **mascelle**, stilette con funzione pungente;
- il **labbro inferiore** e i **labelli**, stilette grossi ed allungati con funzione succhiante;
- la **prefaringe**, stiletto con funzione succhiante.

L'assunzione dei liquidi avviene mediante il taglio della cute dell'animale, per far fuoriuscire il sangue; quindi si ha la suzione appoggiando i labelli, e i gnatiti con funzione succhiante.

## Apparato boccale lambente-succhiante dei Muscidi

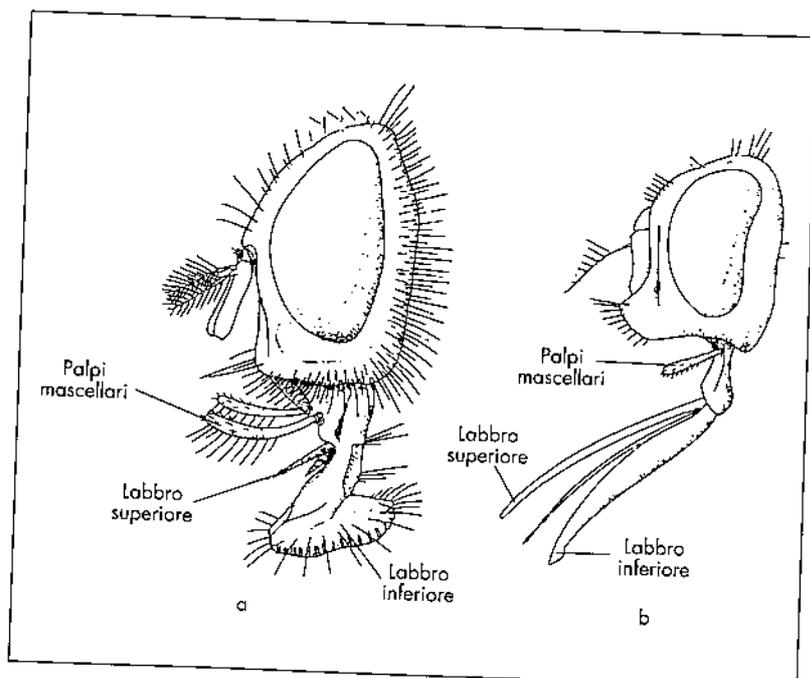
Nei Ditteri Muscidi l'apparato boccale svolge, nella generalità delle specie, una funzione lambente-succhiante e pertanto alcuni gnatiti sono scomparsi (mandibole e mascelle) mentre gli altri si sono trasformati. Esso risulta costituito essenzialmente dalla **proboscide**, cioè dal labbro inferiore molto sviluppato e che nella parte terminale si dilata in due espansioni dette **labelli**. I labelli sono percorsi da canalicoli capillari o pseudotrachee che confluiscono in due canali longitudinali che terminano nel retrobocca.

L'atto trofico si attua nel modo seguente:

- **identificazione del substrato alimentare:** la mosca si appoggia alla sostanza, quindi attraverso i sensilli posti nelle zampe, identifica il substrato (liquido/solido). In quest'ultimo caso secerne saliva con funzione solvente;
- **assunzione del liquido:** vengono appoggiati i labelli e, per capillarità, i liquidi risalgono le pseudotrachee, i canali longitudinali e finiscono nella bocca; questa è provvista di una pompa che confluisce il cibo nello stomodeo.

Vi sono alcune specie di Muscidi che hanno trasformato il labbro inferiore in un organo sclerificato e tagliente atto ad incidere per fare fuoriuscire i liquidi. Tra le specie di Muscidi che hanno trasformato il loro apparato boccale in succhiatore-perforante ricordiamo la *Stomoxys calcitrans*, specie ematofaga che ha il labbro inferiore sclerificato e tagliente.

Fig. 3.12 a) L'apparato boccale della mosca domestica, disegnato schematicamente a destra, si può considerare derivato da quello della zanzara per scomparsa di mandibole e stilette mascellari (i palpi, PM, sono rimasti), per accorciamento di tutte le parti e irrobustimento e dilatazione distale del labbro inferiore (LI). Questo apparato non è capace di perforare tessuti ma solo di suggerire goccioline di liquido; b) l'apparato boccale della Mosca cavallina (*Stomoxys calcitrans* L.) invece è divenuto nuovamente capace di perforare la pelle degli animali perché il labbro inferiore (LI), irrobustito e appuntito, ha acquistato la funzione di un pugnale.



## Apparato boccale dei Ditteri allo stadio larvale

L'apparato boccale dei Ditteri allo stadio larvale è di diverso tipo. Nel sottordine dei **Nematoceri**, in cui le larve hanno capo sviluppato, l'apparato boccale è **masticatore** più o meno modificato per la tendenza alla fusione tra mascelle e labbro inferiore; le appendici boccali si muovono lateralmente, orizzontalmente o obliquamente. Nel sottordine dei **Brachiceri**, in cui le larve presentano capo più o meno ridotto e retratto nel torace, l'apparato boccale può essere **masticatore** oppure, nei Ditteri Ciclorafi (come i Muscidi) trasformato in uno **scheletro cefalo-faringeo**. Questo particolare apparato boccale, detto anche dilaniante, è costituito da una serie di pezzi sclerificati incassati nel capo tra i quali due uncini boccali; gli uncini boccali, sporgenti dal capo, si muovono verticalmente ed hanno la funzione di ridurre in poltiglia l'alimento che poi viene aspirato da una pompa stomodeale.

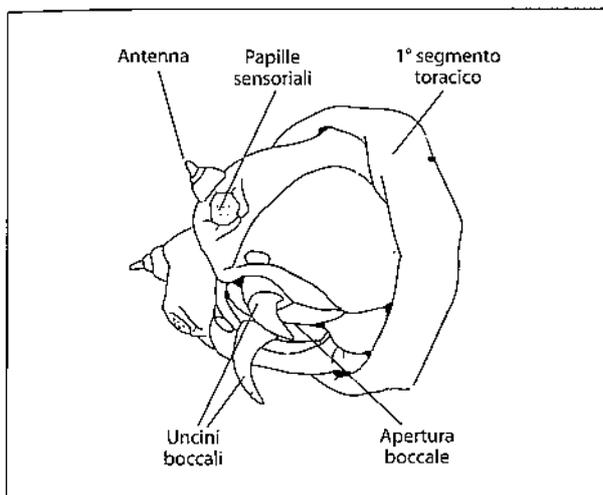


Fig. 3.13 Apparato boccale dilaniante delle larve dei Ditteri Brachiceri.

### 3.2.2 Torace

Il **torace** è la regione mediana del corpo degli insetti. È sempre costituito da tre metameri che, procedendo cranio-caudalmente, si chiamano: **protorace**, **mesotorace** e **metatorace**.

Morfologicamente ogni **metamero toracico** ha una forma anulare e viene suddiviso in tre parti:

- **noto** o tergo o scuto (parte dorsale sclerificata);
- **sterno** (parte ventrale sclerificata);
- **pleure** (due parti laterali membranose).

La regione toracica è la regione che porta le **zampe** e le **ali**.

## Zampe

Le **zampe** degli insetti sono tipicamente sei. Esse sono inserite tra la pleura e lo sterno del segmento toracico sul quale sono articolate. Le zampe, a seconda di dove sono inserite, prendono il nome di:

- **zampe protoraciche;**
- **zampe mesotoraciche;**
- **zampe metatoraciche.**

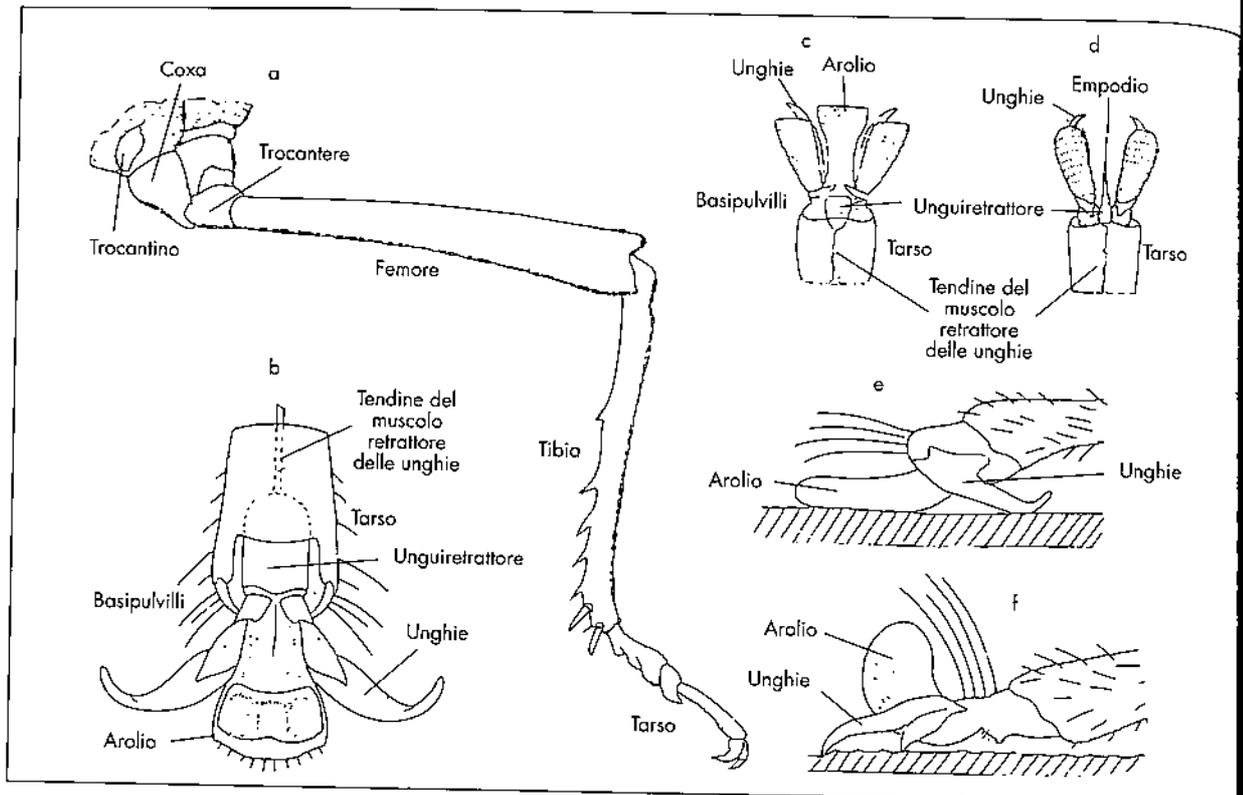
Le zampe sono presenti nella quasi totalità degli insetti adulti mentre possono mancare nelle larve di alcuni ordini; esse possono subire variazioni sia di numero (atrofizzazioni tali da comportare individui tetrapodi, bipedi o apodi) sia di forma. Inoltre esse possono svolgere funzioni diverse da quelle di movimento quali il trasporto di prede, la costruzione di nidi, la facilitazione della copula e la produzione di suoni.

Vista l'estrema variabilità dei tipi di zampe, per semplicità didattica, viene descritta dettagliatamente la zampa tipica ambulatoria mentre per le altre si evidenzieranno solo le differenze funzionali. La zampa è costituita da cinque parti:

- **coxa o anca** che serve da articolazione della zampa al torace;
- **trocantere** che è una parte di dimensioni molto ridotte e a volte fusa con il femore;
- **femore** che è normalmente la parte più sviluppata della zampa;
- **tibia** che è la parte allungata e spesso provvista di appendici od organi con varie funzioni (spine o sensilli);
- **tarso** che è la parte distale della zampa che a volte può mancare e che si presenta suddivisa in articoli, normalmente cinque. L'ultimo articolo viene chiamato *pretarso* e porta diversi organi con funzione di adesione alle varie superfici.

I più frequenti e importanti sono:

- **le unghie**, due organi pari, posti dorsalmente, con funzione di attacco a substrati scabrosi;
- **l'arolio**, organo impari a cuscinetto, posto medialmente alle unghie, con funzione di adesione a superfici lisce;
- **i pulvilli**, organi pari, posti ventralmente alle unghie, con funzioni adesive; in essi sono presenti dei peli ghiandolari, a forma di trombetta, che emettono un secreto umettante e agiscono da ventosa permettendo movimenti acrobatici;
- **l'empodio**, organo impari mediano a forma di spina.



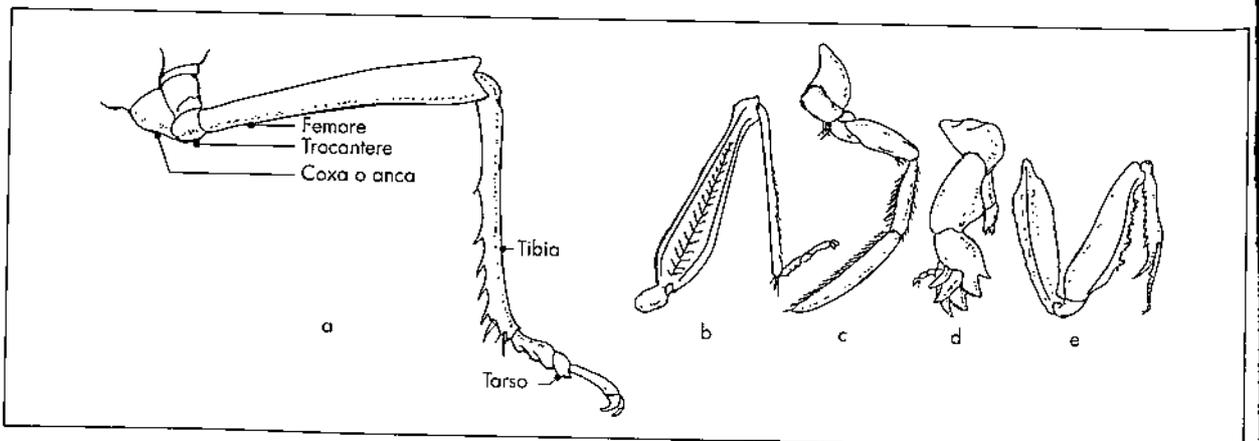
**Fig. 3.14** In alto a) è stata disegnata la zampa di un Ortottero per mostrare le sue varie parti, cioè trocantino (pezzo che consideriamo facente parte della pleura toracica e non dell'arto libero); coxa o anca; trocantere; femore; tibia; tarso. Nelle figure b) c) d) sono raffigurati alcuni tipi di estremità di tarsi (basipulvilli; arolio; empodio; unghie; tendine del muscolo retrattore delle unghie; unguiretratore). Nelle figure e) f) viene mostrata la diversa posizione di alcune parti della estremità di una zampa di ape quando l'insetto cammina su superficie liscia o su superficie rugosa (da Grandi).

L'osservazione delle diverse zampe degli insetti pone in evidenza, oltre a quelli descritti in precedenza, alcuni grandi raggruppamenti funzionali a cui fare riferimento. In modo particolare ricordiamo:

- le **zampe saltatorie** che si diversificano per il grande sviluppo del femore e della tibia delle zampe metatoraciche che divengono grandi leve per il salto (es. Ortotteri);
- le **zampe fossorie** che si diversificano per la

trasformazione delle zampe protoraciche (tibia e tarso) in organi di scavo (es. Grillotalpa);

- le **zampe natatorie** che si diversificano per la trasformazione del femore e della tibia in organi appiattiti adatti al nuoto (es. Coleotteri Dytiscidi);
- le **zampe raptatorie** che si diversificano per la trasformazione delle zampe protoraciche in organi adatti ad afferrare e trattenere la preda (es. Mantoidei).



**Fig. 3.15** a) Zampa ambulatoria tipica; b) zampa saltatoria; c) zampa natatoria; d) zampa fossoria; e) zampa raptatoria.

## Ali

Le ali sono presenti solo negli insetti adulti e sono inserite nel mesotorace e nel metatorace a livello del noto e delle pleure. La loro presenza distingue gli insetti in:

- **Atterigoti** (privi di ali);
- **Pterigoti** (provvisti di ali).

Gli Atterigoti sono insetti che nel corso della loro evoluzione non hanno mai avuto le ali (*atterismo primitivo*). Gli Pterigoti comprendono non solo forme alate ma anche diverse specie (ed interi ordini) di insetti che nel corso della loro evoluzione hanno perso le ali per adattamenti successivi. La scomparsa delle ali nelle pulci (Afanitteri) e nei pidocchi dell'uomo e degli animali (Anopluri e Mallofagi), per esempio, sembra essere imputabile all'adattamento alla vita parassitaria. In certi insetti sociali (Formiche e Termiti) l'assenza delle ali è invece legata alla casta: la casta sterile è sempre attera; in altri insetti ancora come gli afidi (Rincoti) la mancanza delle ali è collegata al ciclo biologico: nel corso dell'anno, infatti, si possono alternare generazioni attere e generazioni alate (in questi casi si parla di atterismo secondario).

Negli insetti Pterigoti il numero delle ali è normalmente di due paia; in alcuni ordini si ha la perdita o la trasformazione di un paio determinando la sola presenza di ali mesotoraciche (Ditteri e Rincoti Coccidi) o metatoraciche (Strepsitteri). Fondamentalmente le ali sono costituite da due estroflessioni laterali delle pareti del corpo a

forma di doppia lamina. In ognuna delle due lamine si distinguono tre strati: la cuticola all'esterno, lo strato epiteliale ed infine la membrana basale all'interno.

Tra le due lamine vi è una cavità, colma di sangue, in comunicazione con l'emocele del corpo. Le due lamine, durante il processo di formazione, tendono a fondersi: dapprima si ha una atrofia delle membrane basali e delle epidermidi, poi scompare la cavità interna e le due cuticole vengono a contatto, saldandosi insieme.

Le ali sono percorse da un fitto reticolo di nervature; queste sono dei tubuli sclerificati che svolgono funzione meccanica di sostegno delle lamine e di trasporto di emolinfa ed aria. Nelle nervature sono incluse anche ramificazioni del sistema nervoso, *trachee ed emolinfa*.

Il *reticolo delle nervature* è caratteristico per ogni specie e viene usato come parametro di classificazione.

Le ali di numerosi insetti sono entrambe membranose (Imenotteri, Odonati, ecc.) e atte al volo; quelle dei Lepidotteri sono ricoperte di squame variamente colorate. Nell'ambito di diversi ordini di insetti si riscontrano però variazioni della morfologia delle ali che possono comportare anche una funzione diversa da quella del volo. In particolare si possono distinguere i seguenti principali tipi di ali.

**BILANCIERI.** Nei Ditteri le ali posteriori sono trasformate in bastoncini a clava che hanno perso la funzione di volo ed acquisito quella di organi di stabilizzazione del volo stesso.

Fig. 3.16

Differenti tipi di ali:

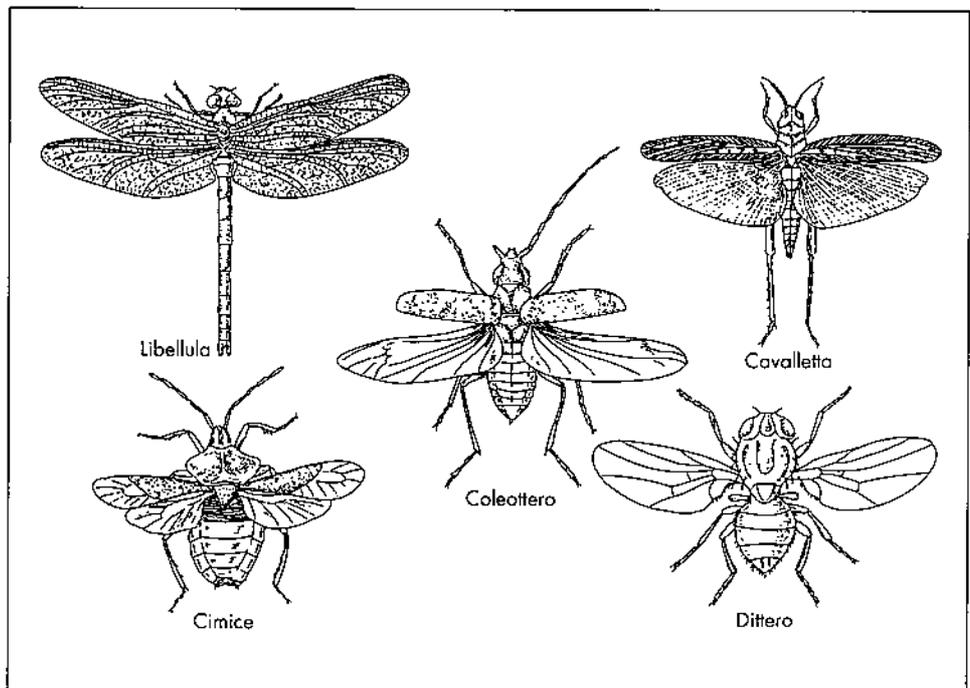
**Libellula:** ali entrambe membranose;

**Cavalletta:** 1° paio di ali trasformato in tegmine;

**Coleottero:** 1° paio di ali trasformato in elitre;

**Cimice delle piante:** 1° paio di ali trasformato in emielitre;

**Dittero (es. mosca):** 2° paio di ali trasformato in bilancieri.



**TEGMINE.** Negli Ortoteri e in certi altri insetti, le ali anteriori sono parzialmente sclerificate e svolgono oltre alla funzione di volo anche quella di protezione del corpo dell'insetto.

**EMIELITRE.** In alcuni Rincoti le ali anteriori sono sclerificate solo nella parte prossimale e conservano la funzione di volo.

**ELITRE.** Nei Coleotteri le ali anteriori sono fortemente sclerificate e molto indurite (perdono la funzione di volo) formando un astuccio che ricopre le ali posteriori membranose, proteggendo il corpo dell'insetto.

- **pregenitale** che comprende i primi sette uriti
- **genitale** che comprende l'ottavo ed il nono urite
- **postgenitale** che comprende i rimanenti uriti

L'addome può essere distinto in:

- **addome sessile** quando i segmenti toracici e addominali sono di dimensioni simili;
- **addome peduncolato** quando i segmenti di collegamento dell'addome (il primo o i primi due) sono notevolmente più piccoli di diametro (Vespidi) di quello del metatorace; la parte ristretta viene chiamata **peduncolo**.

In rapporto alle altre regioni del corpo, quella **dominante** è la più grande, essa contiene l'apparato digerente e l'apparato genitale; in alcuni casi (femmine fertili delle Termiti) assume dimensioni talmente sproporzionate da determinare l'immobilità dell'insetto. Queste modificazioni (**fisogastrici**) sono dovute ad **abnorme sviluppo di alcuni organi (ovari)** contenuti nell'addome e nell'accumulo di sostanze grasse, come nel caso indicato; in altri casi si tratta di **orme sviluppo dello stomodeo o dell'ingluvie**, tipico di insetti sociali a scopo di nutrizione della comunità. Questo fenomeno è tipico degli adulti.

All'addome hanno sede particolari **appendici** a funzioni di carattere ecologico ed etologico.

**PENDICI ANCESTRALI.** Sono presenti negli insetti terigotri; sono di due tipi:

- **arti che sono appendici costituite da due articolazioni** possono servire alla deambulazione, al salto e a tenere alto l'addome; si trovano generalmente nei primi uriti;
- **acculi** che sono piccole vescicole membranose fornite di muscolatura (Tisanuri), situate nella parte sternale, con funzione di **sostentamento dell'addome**;

Collembola

**ADDOME**

costituito da 10-11 segmenti detti uriti, l'addome degli insetti è suddiviso in tre regioni:

- **pregenitale** Num. 7 uriti
- **genitale** 8 e nono urite
- **postgenitale** tutti i restanti uriti

Rispetto troviamo due tipi di addome:

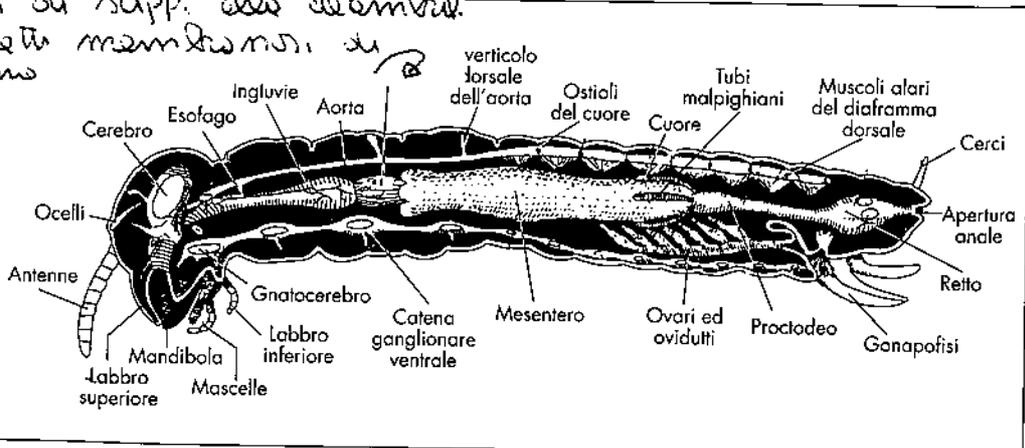
- **add. sessile** quando i segm. toracici sono di simile grandezza e forma
- **add. peduncolato** nel caso in cui i primi uriti sono notevolmente più piccoli, parte detta **peduncolo**.

L'addome è la parte più voluminosa nel corpo degli insetti e in alcuni casi particolari una porzione dello epitelio è specializzata:

- **APPEND. ANCESTRALI.** Presenti negli insetti eterogoti (senza ali) e sono di 2 tipi.

- stili, appendici di supp. alla deambul.
- succuli, sacchetti membranosi di sostegno all'addome

Fig. 3.17 Schema dell'organizzazione interna della femmina di un insetto (da Weber).



**APPENDICI PREIMMAGINALI TRANSITORIE.** Sono presenti solo negli stadi giovanili di alcuni insetti e sono:

- **pseudozampe** (zampe addominate) che sono sporgenze cilindriche e membranose; presentano distalmente una plantula a cui si attacca un muscolo deambulatorio oppure, in caso di presenza di uncini, di attacco; le pseudozampe sono tipiche di molti insetti Olometaboli;
- **pigopodio** che è una struttura impari dell'ultimo urite, serve in modo particolare per l'arraggio al substrato ma anche come organo di propulsione e di pulizia;
- **tracheobranchie** che sono tipici organi respiratori degli stadi preimmaginali degli insetti acquatici; sono costituite da laminette di tegumento estroflesse poste ai lati dell'addome. Queste lamine sono provviste di piccole trachee per "succhiare" l'ossigeno dall'acqua;
- **urogonfi** che sono appendici membranose tipiche di alcuni Coleotteri, la cui funzione non è ancora ben chiara.

**GERCI.** Sono appendici uni o pluri-articolate nell'ultimo urite, hanno funzione sensoriale (climioriceptrice, fonorecptrice, ecc.); in alcuni insetti (Forficula) hanno assunto funzione di difesa/offesa.

**GONAPOFISI.** Sono le appendici genitali che si differenziano nell'ottavo e nono urite (nelle femmine 8° e 9°, nei maschi 9°). Nelle femmine gonapofisi si differenzia fondamentalmente in ovopositore che viene definito morfologico.

L'**ovopositore morfologico** è un'appendice che serve alla deposizione delle uova di solito all'interno di vari substrati (nel terreno, dentro i tessuti delle piante, compreso il legno, o degli animali). L'ovopositore prende origine nell'ottavo nono segmento addominale, può avere forme di dimensione diversa ed è costituito di solito da un insieme di tre paia di valve. È particolarmente sviluppato ed evidente negli Ortotteri (es. cavallette) che se ne servono per introdurre le uova nel terreno e in certi Imenotteri parassitoidi (Terbranti); in questi ultimi prende il nome di **terbra**. La **terebra** è un'appendice molto sottile e lunga; per esempio, in *Rhyssa persuasoria* (Icneumonide) supera di molto la lunghezza dell'insetto ed è in grado di perforare il legno per deporre le uova dentro le larve degli insetti che si nutrono del legno. Negli Imenotteri Aculeati (api, vespe, bombi), l'ovopositore ha perso la funzione di ovideporre e ha assunto quella di difesa/offesa, modificandosi in un **aculeo**, connesso con una

ghiandola velenifera; in questi insetti le uova escono alla base dell'aculeo.

In molti insetti (Coleotteri, Lepidotteri, Ditteri) manca un vero ovopositore; la deposizione delle uova in questi casi è operata dall'**ovopositore di sostituzione**. Esso deriva dalla trasformazione degli ultimi segmenti addominali, di minore diametro e più allungati rispetto agli altri, che vengono estroflessi telescopicamente all'atto di deporre le uova. In alcuni insetti è sclerificato e assume la funzione di organo perforante i tessuti o adatto ad interrare in profondità le uova. In altri insetti è membranoso, in alcuni Coleotteri Curculionidi come il Balanino la femmina dapprima scava un pozzetto nei frutti con le mandibole e quindi con l'ovopositore di sostituzione depone le uova all'interno degli organi vegetali (frutti). Nella generalità dei casi si può affermare che la funzione dell'ovopositore morfologico è quella di ovideporre dentro i tessuti mentre quella dell'ovopositore di sostituzione è quella di depositare le uova all'esterno dei tessuti.

**SISTEMA MUSCOLARE**

Il sistema muscolare è di tipo mesocelomico, molto sviluppato con una simmetria bilaterale. Il sistema scheletrico è molto sviluppato e presenta un vasto apparato per il libero movimento. I muscoli sono divisi in due grandi categorie: **MUSCOLI VISCERALI** nel quale rientrano i muscoli della parete del corpo e quelli del canale alimentare (m. uscu); **MUSCOLI SCHELETRICI** si distinguono in riferimento al loro rapporto con il movimento dell'insetto (muscoli striati) e **MUSCOLI SCHELETRICI** si distinguono in riferimento al loro rapporto con il movimento dell'insetto (muscoli striati) e **MUSCOLI SCHELETRICI** si distinguono in riferimento al loro rapporto con il movimento dell'insetto (muscoli striati).  
 I muscoli striati sono quelli che si contraggono per produrre il movimento dell'insetto. Sono costituiti da miofibrille che si contraggono e si rilassano. I muscoli striati sono di colore giallo-avorio (il sangue degli insetti non contiene emoglobine); esse sono costituite da miofibrille (unità contrattili).

20  
C-H-EMO

elementari) e da una membrana (sarcolemma) che le avvolge a formare il muscolo.

L'attacco dei muscoli al tegumento avviene in modo particolare: il muscolo termina a livello della membrana basale ed è collegato, mediante le **tonofibrille** che attraversano epidermide e cuticola, agli scleriti, punti di attacco esterni del tegumento. Durante le mute l'insetto perde anche le tonofibrille che se ne vanno con il tegumento determinando un momento di immobilità fisiologica, in quanto le fibre muscolari non hanno punti di leva nel nuovo tegumento in formazione.

Il grande numero dei muscoli non consente, in questa sede, il loro esame dettagliato, si ricorda solamente che essi prendono il nome dal loro punto di attacco e dalla loro funzione; tra i complessi muscolari di importanza rilevante ricordiamo: i muscoli motori delle ali e quelli della deambulazione, i muscoli dell'apparato boccale e quelli addominali.

La funzionalità dei muscoli (contrattilità e rapidità di movimento) è in relazione all'organo e alla funzione che essi svolgono; abbiamo pertanto muscoli con elevata rapidità di movimento (le ali della mosca domestica battono fino a 330 colpi al secondo), muscoli lenti con la contrazione di notevole potenza relativa, rispetto al peso dell'insetto (le formiche sono in grado di portare carichi superiori decine di volte al proprio peso corporeo) e muscoli in grado di sviluppare potenza e rapidità contemporaneamente (i muscoli saltatori delle cavallette). Le eccezionali performance dei muscoli degli insetti sono dovute alla grande ossigenazione del sistema, ricchissimo di tracheole ossigenanti, e dei biochimismi che consentono l'utilizzo dei metaboliti senza formazione di acido lattico, il cui accumulo determina affaticamento. Infine in termini di forza relativa gli insetti sono decisamente avvantaggiati rispetto agli altri animali sia per le suddette ragioni metaboliche, sia per il maggiore numero di muscoli e di conseguenza al favorevole rapporto tra sezione dei muscoli e peso del corpo per la presenza dell'esoscheletro.

Dal momento che la forza muscolare è direttamente proporzionale alla sezione dei muscoli, mentre il peso di un organismo è proporzionale al cubo delle sue dimensioni, più un animale aumenta di dimensioni più il peso del suo corpo aumenta, ma diminuisce la sua forza muscolare.

### 3.3.2 Sistema nervoso

Gli insetti hanno evoluto un'intensa vita di relazione che presuppone la capacità di ricevere e trasmettere messaggi, oltre che di adeguare il pro-

prio metabolismo alle condizioni esterne; essi possiedono quindi un efficace sistema di controllo e di trasmissione degli impulsi nervosi e cioè un sistema nervoso sviluppato.

In particolare il sistema nervoso è composto dal **sistema nervoso centrale**, dal **sistema nervoso viscerale** e da quello **periferico**.

L'unità strutturale e funzionale del sistema nervoso è la cellula nervosa o **neurone**.

I neuroni sono costituiti da un **corpo cellulare** che contiene il nucleo e la gran parte del citoplasma; dal corpo cellulare si dipartono numerosi prolungamenti citoplasmatici ramificati detti **dendriti** ed un lungo e sottile filamento, ramificato all'estremità, chiamato **neurite** o **assone**; il neurite con i suoi involucri costituisce una fibra nervosa ed i fasci di fibre provenienti da più neuroni costituiscono insieme i nervi.

La cellula nervosa riceve gli stimoli mediante i dendriti; si genera quindi un impulso nervoso nel neurone che si propaga lungo il neurite e viene da questi trasmesso.

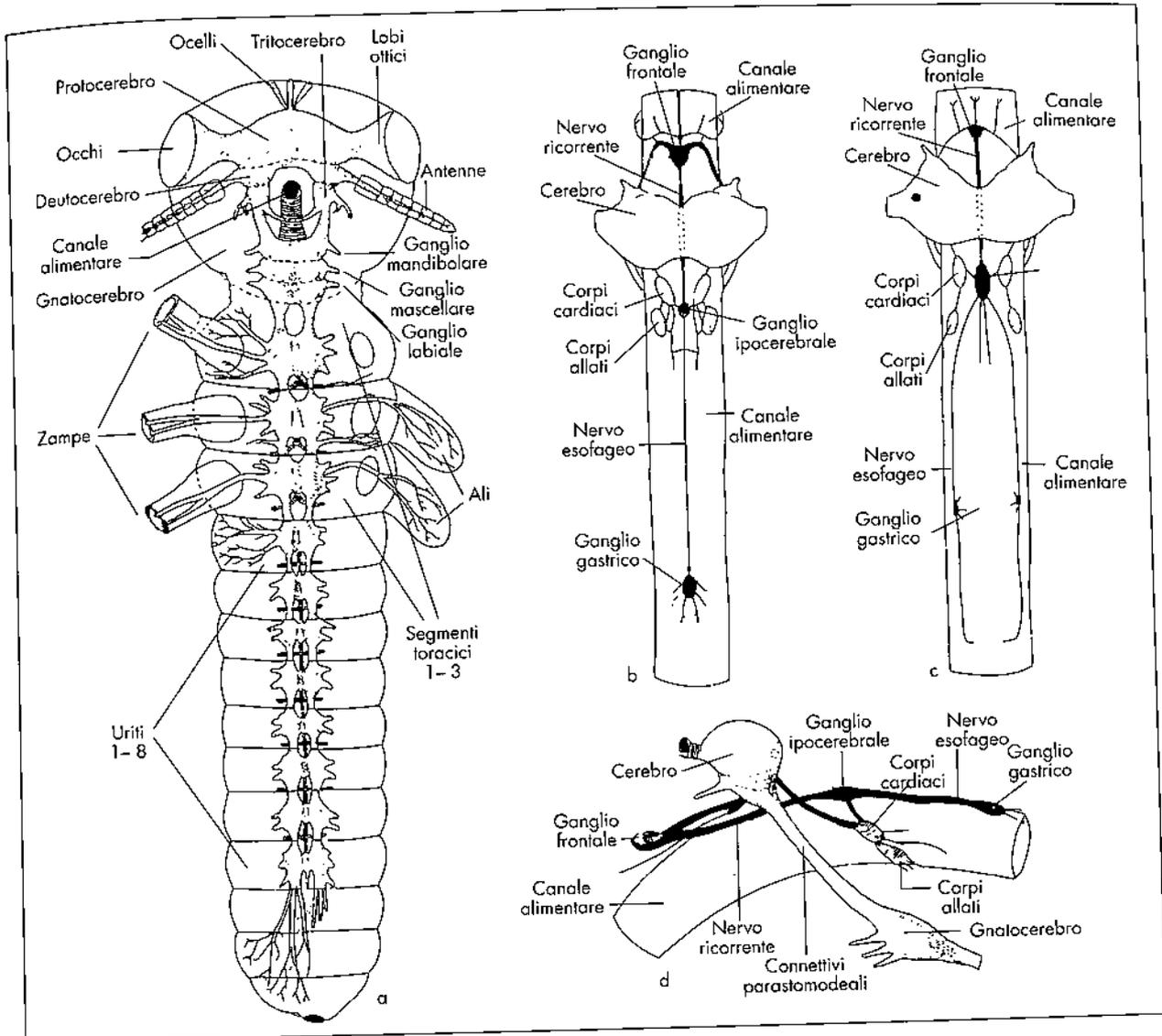
La trasmissione degli impulsi nervosi da un neurone all'altro o da un neurone ad altri tipi di cellule avviene non per contatto tra gli stessi (esiste sempre un minimo spazio tra le cellule e la congiunzione tra le terminazioni del neurite e la struttura con cui è connesso è detta sinapsi), ma per liberazione di sostanze eccitanti (acetilcolina e adrenalina); il neurite di una cellula libera acetilcolina che stimola il dendrite della cellula seguente.

Lo stimolo cessa per l'inattivazione di queste sostanze da parte dell'enzima colinesterasi; l'enzima scinde l'acetilcolina in acido acetico e quindi nell'aminoalcol colina. L'ultimo stimolo trasmesso ai muscoli dai neuroni motori non avviene con l'acetilcolina ma mediante una sostanza non ancora individuata.

La scoperta dell'azione della colinesterasi ha permesso l'uso di insetticidi ad azione anticolinesterasica (fosfororganici, carbammati); questi insetticidi bloccano l'enzima, conseguentemente si ha un accumulo di acetilcolina che provoca la morte dell'insetto.

I neuroni sono di tre tipi:

1. i **neuroni sensoriali** sono i neuroni che ricevono gli stimoli dall'ambiente esterno o interno del corpo e li trasmettono al sistema nervoso centrale;
2. i **neuroni motori** sono i neuroni, ubicati nei gangli (masse di neuroni), che attraverso i loro neuriti trasmettono l'impulso, ricevuto dai neuroni sensoriali, ai muscoli (o alle ghiandole);
3. i **neuroni associativi** sono i neuroni situati nei gangli (ammassi di cellule nervose del sistema



**Fig. 3.18** a) Schema dell'apparato nervoso centrale di un insetto veduto ventralmente (da Weber); b) schema dell'apparato nervoso stomatogastrico o simpatico dorsale e delle glandole retrocerebrali di un Blattodeo veduto dorsalmente (da Hofer); c) schema del medesimo sistema di un Ortottero (da Imms); d) schema del sistema nervoso stomatogastrico e delle glandole retrocerebrali di un bruco (da Berlese).

nervoso centrale) che portano l'informazione da un neurone all'altro e che collegando i vari gangli ampliano l'area interessata allo stimolo assicurando un'adeguata risposta, come per esempio un perfetto coordinamento dei movimenti corporei.

La risposta automatica ad uno stimolo, come per esempio la semplice risposta ad uno stimolo doloroso, è detta **arco riflesso**: la sensazione di dolore avvertita da una zampa determina immediatamente una contrazione della zampa stessa; in questo caso un neurone sensoriale si collega con un neurone associativo che a sua volta invia l'impulso al neurone motore; quest'ultimo infine stimola il muscolo della gamba facendola contrarre.

**Tab. 3.1**

Sistema nervoso		
CENTRALE	cervello gnatocerebro catena ganglionare ventrale	protocerebro deutocerebro tritocerebro
VISCERALE	simpatico dorsale simpatico ventrale simpatico caudale simpatico cardio-aortico	
PERIFERICO	meccanorecettori chemiorecettori igrorecettori termorecettori fotorecettori (ocelli, occhi composti)	

## Sistema nervoso centrale

Il sistema nervoso centrale ha il compito di coordinare e produrre una risposta a tutti gli stimoli che provengono all'insetto sia dall'esterno (sistema nervoso periferico) sia dall'interno (sistema nervoso viscerale); esso è formato da ammassi di cellule nervose detti **gangli**.

I gangli sono organizzati a formare una coppia per segmento unita mediante commessure trasversive; le coppie sono collegate longitudinalmente insieme a formare una catena. Da ogni ganglio prendono origine i nervi che vanno ad innervare gli organi interni e le varie appendici del corpo (ali, zampe, ecc.). Molto spesso i gangli non sono tra loro distinguibili perché tendono a fondersi in un unico ammasso di cellule che può essere formato anche da più coppie fuse insieme.

Nel complesso del sistema nervoso centrale si distinguono tre zone: il cervello o cerebro, il gnatocerebro e la catena ganglionare ventrale.

Il **cerebro** è costituito dalla fusione delle prime tre coppie di gangli ed è situato generalmente nel cranio, dorsalmente allo stomodeo; a volte può essere posto più verso la parte caudale e occupare parte del torace. Esso innerva gli organi della vista, le antenne ed il labbro superiore.

Il cervello è il complesso più voluminoso del sistema e si divide in tre parti:

1. il **protocerebro** è la parte più voluminosa del cervello ed è costituita dai lobi protocerebrali da cui si dipartono i due lobi ottici che innervano gli occhi composti; i lobi protocerebrali comprendono inoltre i corpi ocellari che innervano gli ocelli, i due corpi pedunculati e gruppi di cellule nervose dette cellule neuricrine. I corpi pedunculati, molto sviluppati negli Imenotteri sociali, secernono sostanze ormonali e funzionano da centri associativi. Le cellule neuricrine sono cellule neurosecretrici, in grado cioè di secernere ormoni, il più importante dei quali è l'ormone cerebrale che regola tutto il sistema endocrino dell'insetto ed influisce sui processi di sviluppo;
2. il **deutocerebro** è la sede dei centri olfattivi e innerva le antenne;
3. il **tritocerebro** è la sede da cui partono i nervi parastomodeali che connettono il cervello con il gnatocerebro che agisce sull'attività degli apparati boccali.

Il **gnatocerebro** è costituito dalla fusione di tre coppie di gangli, è situato nel cranio ventralmente allo stomodeo. Il gnatocerebro è collegato al cervello mediante il cingolo parastomodeale ed è sede dell'innervamento dell'apparato boccale.

La **catena ganglionare ventrale** è costituita dalla fusione delle tre coppie di gangli toracici e dalle coppie addominali (normalmente otto coppie per la tendenza alla fusione longitudinale degli ultimi gangli). È situata nel torace e nell'addome, posta ventralmente al canale alimentare. Controlla il movimento delle zampe e delle ali, nella parte toracica, mentre quella addominale innerva l'apparato genitale esterno; in genere controlla la muscolatura somatica.

## Sistema nervoso viscerale

Il sistema nervoso viscerale presiede all'attività vegetativa dell'insetto.

Si compone di quattro parti:

1. il **simpatico dorsale** è formato da un ganglio frontale, unito al tritocerebro mediante due nervi, da cui parte un nervo ricorrente che termina in un secondo ganglio ipocerebrale; da questa parte il nervo esofageo che termina in un ganglio gastrico. Il simpatico dorsale innerva lo stomodeo, parte del mesentero ed il vaso dorsale;
2. il **simpatico ventrale** prende origine dai gangli della catena ventrale e dal gnatocerebro; serve a formare un cordone di innervamento delle trachee;
3. il **simpatico caudale** prende origine dalla fusione degli ultimi gangli ventrali ed innerva i gonadi e la parte finale del canale alimentare;
4. il **simpatico cardio-aortico** è formato da sei nervi uniti in coppie: paracardiaco mediali, allato-cardiaci e paracardiaco laterali. La coppia dei paracardiaco mediali, che hanno origine dalle cellule neuricrine, si collegano con i corpi cardiaci dove mediante i nervi allato-cardiaci si ha la congiunzione ai corpi allati; questi ultimi funzionano come ghiandole endocrine. In pratica è formato da nervi che collegano il cervello con i corpi cardiaci e i corpi cardiaci o faringei con i corpi allati.

## Sistema nervoso periferico o sensoriale

Il sistema nervoso periferico è l'insieme delle strutture nervose in grado di ricevere gli stimoli che provengono dall'ambiente esterno e interno del corpo e di trasmettere gli ultimi comandi ai muscoli; esso è costituito da due tipi di cellule nervose: i neuroni motori e i neuroni sensoriali. Di particolare interesse è il centro di ricezione dello stimolo (*sensillo*) che si può diversificare a seconda del segnale ricevuto; abbiamo pertanto sensilli meccanorecettori, chemiorecettori, fotorecettori, igrorecettori, termorecettori. Tutti i sensilli, tranne lo *scolopidio* che si presenta come un neurone a contatto con la cuticola sono riconducibili alla seguente struttura:

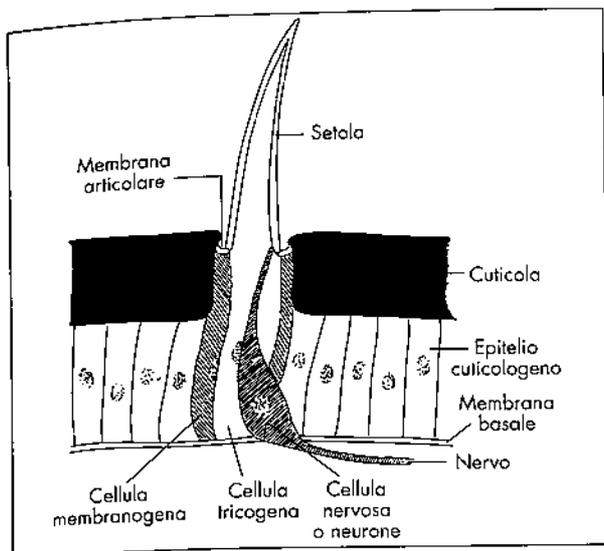


Fig. 3.19 Schema illustrante la struttura di un sensillo chemiorecettore di tipo tricoideo.

- **cellula tricogena:** cellula dell'epidermide generatrice dell'apparato esterno;
- **apparato esterno:** struttura esterna che assume diverse forme; nella maggioranza dei casi l'apparato esterno può avere forma di pelo o di aculeo, talora può essere di piccole dimensioni ed infossato;
- **cellula membranogena:** cellula dell'epidermide generatrice della membrana di articolazione del sensillo;
- **neuroni sensoriali:** una o più cellule nervose sensoriali con due o più neuriti.

I **sensilli** vengono suddivisi, a seconda della funzione che svolgono, nei seguenti raggruppamenti.

**SENSILLI MECCANORECETTORI.** Sono quegli organi sensori in grado di ricevere stimoli di natura meccanica (tatto, onde sonore, pressione atmosferica e movimento dell'aria); oltre a stimoli di natura esterna percepiscono anche segnali di posizione tra parti del corpo e tra il corpo ed il mezzo in cui si trova.

I sensilli meccanorecettori si suddividono in:

- **tangorecettori** che ricevono stimoli di natura tattile; si trovano diffusi in tutto il tegumento con particolare concentrazione nelle antenne;
- **fonorecettori** che ricevono stimoli di natura sonora; possono essere di due tipi:
  - **peli acustici** a forma di pelo che reagiscono solo a suoni di bassa frequenza; sono diffusi su tutto il corpo;
  - **sensilli scolopali-timpanali** che sono organi uditivi formati da una serie di scolopidi inseriti su una membrana vibratile detta timpano, quest'ultimo al momento del suono vibra e trasmette la vibrazione allo scolopidio che

provvede alla trasmissione al sistema nervoso centrale; i sensilli scolopali-timpanali sono diffusi in tutto il corpo ad eccezione del capo (i grilli li hanno nelle tibie delle zampe anteriori; le cavallette ai lati dell'addome; le cicale nel secondo segmento addominale).

**SENSILLI CHEMIORCETTORI.** Sono quegli organi sensori in grado di ricevere stimoli di natura chimica; essi possono essere *gustativi* od *olfattivi*. Il loro apparato esterno ha pareti sottili e porose per permettere il passaggio dei fluidi (gas o liquidi) che portano le molecole dei sapori e degli odori.

I sensilli olfattivi sono diffusi nel corpo con particolare concentrazione nelle antenne; i sensilli gustativi sono concentrati nei palpi, labiali e mascellari, o in alcuni punti particolari, come ad esempio il pretarso delle zampe nella mosca domestica.

Questi sensilli sono di rilevante importanza nella vita dell'insetto in quanto gli consentono di orientarsi nella ricerca del cibo e nella vita di relazione con i conspecifici.

**SENSILLI IGRORECEPTEORI.** Sono quegli organi sensori in grado di reagire alla variazione della concentrazione dell'umidità atmosferica; generalmente si trovano nella parte terminale delle antenne.

**SENSILLI TERMORECETTORI.** Sono quegli organi sensori in grado di reagire alle variazioni della temperatura ambientale; sono situati in alcune parti del corpo e, per alcuni insetti, nelle antenne.

**SENSILLI FOTORECETTORI.** Sono quegli organi sensori in grado di reagire alle radiazioni luminose; sono situati negli organi della vista che per gli insetti sono gli *occhi composti* e gli *ocelli*. I neuroni fotorecettori non hanno apparato esterno ma sono posti sotto la cuticola che in loro corrispondenza diviene trasparente; la luce che traspare colpisce il **rabdmero** che è la zona sensibile del neurone fotorecettore.

Negli insetti notturni è particolarmente sviluppata una struttura riflettente, il **tapetum**, che ha il compito di far riattraversare la luce nel **rabdoma** (insieme dei rabdomeri dei neuroni fotorecettori) consentendone una migliore utilizzazione; il tapetum è costituito da trachee e tracheole intrecciate tra loro e poste alla base dell'occhio (negli occhi composti), o da tessuto connettivo contenente sostanze riflettenti (negli ocelli).

Gli **occhi composti** sono gli organi visivi più frequenti nella classe degli insetti; sono posti generalmente ai lati del capo. In alcuni insetti adulti sono sostituiti da occhi semplici (occhi atipici) oppure, in relazione a particolari adattamenti ecologici (insetti di ambienti privi di luce) possono mancare (insetti anoftalmi).

Generalmente l'occhio composto è formato da tanti organi fotorecettori, di forma esagonale, chiamati **ommatidi**; in ogni ommatidio vengono distinte tre parti funzionali:

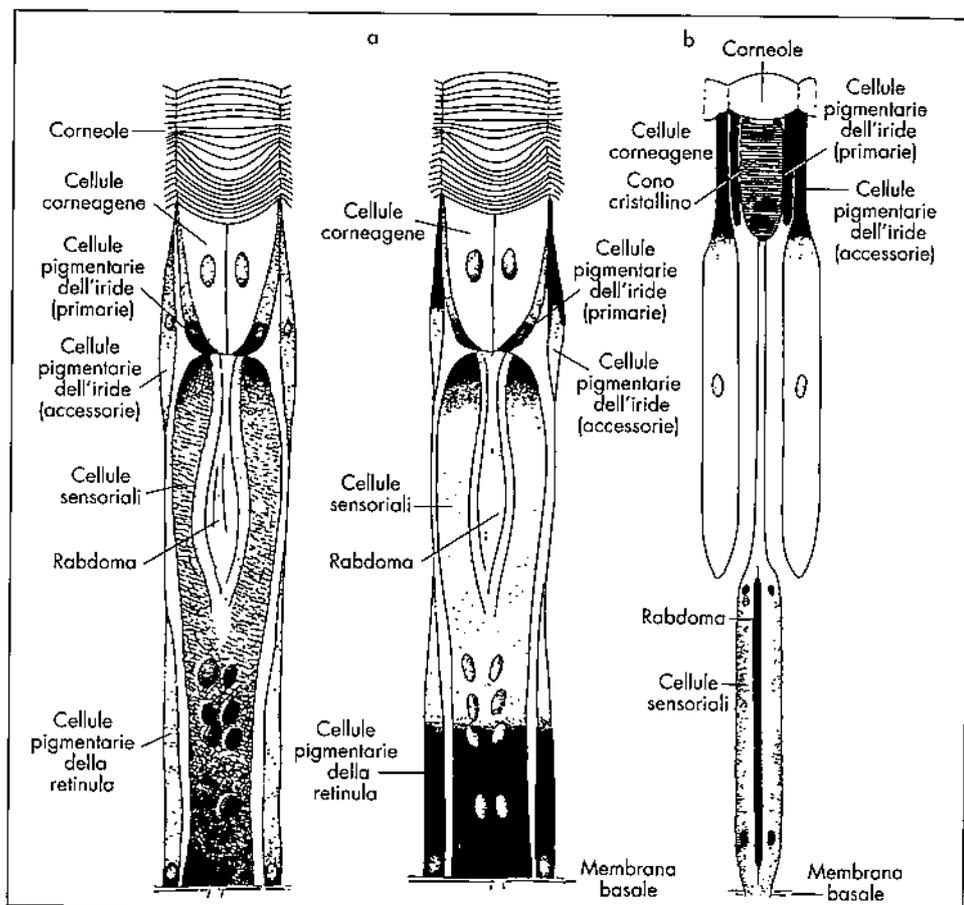
1. l'**apparato diottrico** che costituisce la parte esterna e trasparente dell'ommatidio; in esso si distinguono due lenti: la corneola ed il cono cristallino. La corneola, secreta dalle cellule epidermiche o corneogene, ha forma di lente biconvessa ed è posta più esternamente. Il cono cristallino è costituito da quattro cellule dette cristallogene che hanno il compito di far convergere i raggi luminosi sulla retinula;
2. la **retinula** che costituisce la parte sensitiva dell'ommatidio è formata, quasi sempre, da otto neuroni sensoriali monopolari il cui prolungamento è rivolto verso l'interno. Esternamente la retinula presenta una serie di striature che costituiscono il raddoma (insieme dei raddomeri delle otto cellule sensitive). Alla base dell'ommatidio vi è una membrana fenestrata in cui si connettono i neuroni visivi con i nervi del sistema nervoso centrale (membrana basale del tegumento);
3. l'**apparato catottrico** che costituisce la parte opaca dell'ommatidio e consente di isolare otti-

camente gli ommatidi tra loro; esso è costituito da cellule pigmentate dell'iride, poste attorno al cristallino e cellule pigmentate della retinula.

La posizione reciproca tra cono cristallino e retinula distingue due tipi di occhi:

- *occhi di apposizione* dove il cristallino e la retinula sono a diretto contatto; ogni ommatidio perfettamente isolato dagli altri, funziona come occhio singolo e percepisce un'immagine parziale e nitida. La visione è la somma delle immagini parziali dei singoli ommatidi (visione a mosaico). Questo tipo di occhio è presente negli insetti diurni;
- *occhi di sovrapposizione* dove il cristallino e la retinula sono tra loro distanziati e gli ommatidi non sono perfettamente isolati; in questo tipo di occhi i raddomi sono colpiti da luce proveniente da corneole vicine. La visione avviene per sovrapposizione di più immagini parziali e non per somma di immagini parziali. Questo tipo di occhio è presente negli insetti notturni.

La nitidezza della visione è legata alla quantità degli ommatidi; più grande è il loro numero maggiore è la nitidezza dell'immagine.



**Fig. 3.20** a) Due ommatidi di un occhio di apposizione (da Bedau); b) un ommatidio di un occhio di sovrapposizione (da Weber).

La percezione dei colori è diversa dalla nostra ed alcuni insetti sono sensibili alla luce ultravioletta. Gli **ocelli** sono organi visivi che si differenziano dagli occhi composti per la presenza di una sola cornea per tutti i neuroni sensoriali presenti nell'ocello; si distinguono due tipi di ocelli: ocelli dorsali e laterali.

Gli **ocelli dorsali**, propri degli insetti adulti, sono posti dorsalmente al cranio e generalmente in numero di due o tre.

L'apparato diottrico è formato dalla cornea mentre manca il cristallino; le cellule nervose sono riunite a formare la retinula che percepisce le variazioni di luminosità ma non distingue le immagini. Gli **ocelli laterali** sono presenti ai lati del cranio delle larve di insetti Olometaboli; il loro numero è variabile da uno a sette per lato e sostituiscono gli occhi composti.

Il loro apparato diottrico è completo (cornea e cristallino) e permette loro una visione non perfetta specialmente nella distinzione delle forme.

### Organi produttori di suoni e luci

La vita di relazione intraspecifica e interspecifica è caratterizzata, anche per gli insetti, da segnali di varia natura chimica (feromoni), sonora e luminosa che provvedono a determinare comportamenti adeguati alla vita stessa dell'insetto (rapporto trofico) e a continuare la specie (riproduzione e cure parentali). Gli insetti hanno differenziato diversi organi per produrre questi segnali; in questo capitolo parleremo solo degli *organi produttori di suoni* e di *luce*, rimandando ad altro capitolo la discussione sui segnali chimici.

#### Organi produttori di suoni

La produzione di suoni caratterizza molti ordini di insetti che hanno differenziato organi in grado

di riprodurre varie frequenze anche non udibili dall'uomo (infrasuoni e ultrasuoni). Il significato etologico di questi segnali può ricondursi a manifestazioni di benessere, a comunicazione tra individui a scopo riproduttivo, a segnali di allarme o di aggregazione.

I suoni possono essere prodotti essenzialmente o da organi funzionali oppure da comportamenti dell'attività dell'insetto.

Possiamo ricordare:

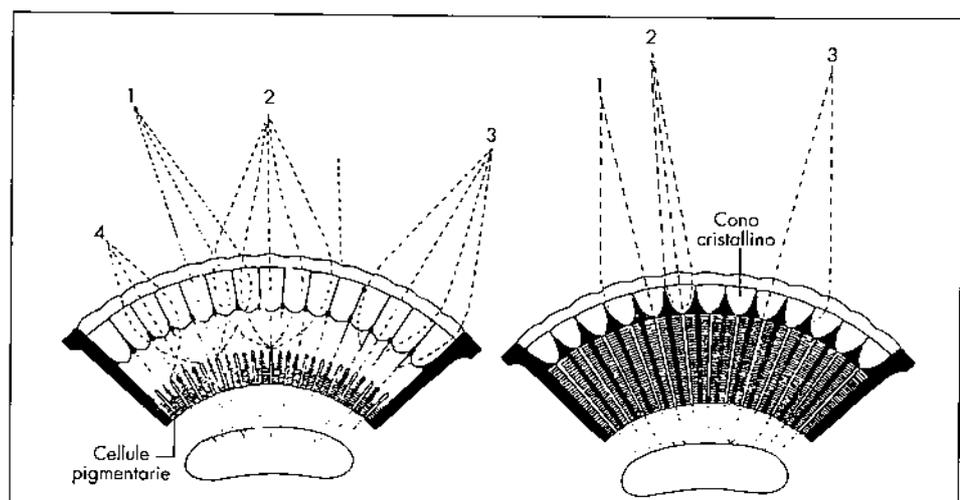
- suoni ottenuti mediante strofinii o percussioni di parte del corpo su un supporto esterno all'insetto (ad esempio il richiamo sessuale dei tarli del legno che battono il capo sclerificato sulla parete delle gallerie);
- suoni ottenuti mediante sfregamento di due parti del corpo dell'insetto (ad esempio le cavallette ottengono suoni strofinando la parte interna del femore, provvista di striature, contro il margine costale dell'ala, oppure i grilli che ottengono il suono strofinando tra loro le tegmine);
- suoni ottenuti da organi sonori veri e propri (membrane vibranti); è il caso delle cicale che hanno differenziato una membrana detta *timballo*; questa membrana, rinforzata e convessa, viene attivata da un muscolo che contraendosi determina la deformazione della stessa producendo il suono.

#### Organi produttori di luce

La produzione di luce è caratteristica di pochi ordini di insetti ed è dovuta o a simbiosi con batteri fosforescenti oppure a organi luminescenti veri e propri.

La presenza dei batteri simbiotici è limitata ad un gruppo ristretto di specie negli ordini dei Colemboli, Efemerotteri, Rincoti Omotteri, Lepidotteri e Ditteri.

Fig. 3.21 Schema della penetrazione dei raggi luminosi in un occhio di sovrapposizione (a sinistra) ed in uno di apposizione (a destra) (da Weber). I raddomi sono in bianco.



Gli organi produttori di luce sono presenti in alcuni Coleotteri (Lampiridi, Elateridi e Cantaridi) ed in alcune larve di Ditteri; normalmente gli organi luminosi sono propri dello stato adulto dell'insetto. Gli organi luminosi sono di norma costituiti da:

- una membrana trasparente esterna;
- uno strato fotogeno;
- uno strato riflettente interno.

Lo strato fotogeno (produttore della luce) è formato da grandi cellule adipose riunite a gruppi e percorse da trachee.

Lo strato riflettente è costituito da piccole cellule adipose e da cristallini che riflettono la luce prodotta facendola passare attraverso la cuticola trasparente. Il fenomeno della riproduzione di luce avviene per la presenza di due sostanze: la **luciferina** e l'**enzima luciferasi**.

La luciferina, prodotta a livello delle cellule adipose partendo da albuminoidi di riserva, viene ossidata dall'enzima luciferasi in ossiluciferina; questa genera energia luminosa.

### 3.3.3 Apparato digerente

L'insieme degli organi di presa ed ingestione del cibo (apparati boccali) e del canale alimentare costituisce l'**apparato digerente** degli insetti.

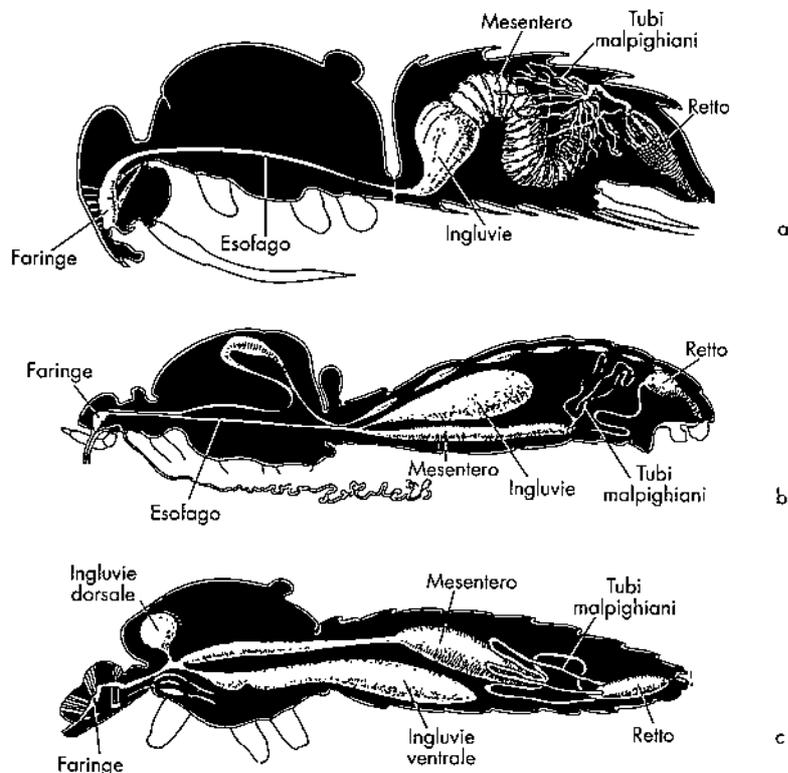
Il canale alimentare o intestino inizia dalla cavità intergnatale o boccale e termina all'apertura anale; è posizionato dapprima ventralmente al cervello quindi dorsalmente alla catena ganglionare ventrale. Dal punto di vista morfologico il canale alimentare si divide in tre parti ben distinte:

1. il **stomodeo** che costituisce la parte anteriore dell'intestino, inizia dall'apertura boccale e termina alla valvola cardiaca; si origina per invaginazione cuticolare (origine ectodermica);
2. il **mesentero** che costituisce la parte mediana dell'intestino, inizia dalla valvola cardiaca e termina con il piloro (valvola pilorica); è di origine endodermica;
3. il **proctodeo** che costituisce la parte posteriore dell'intestino, inizia dal piloro e termina con l'apertura anale; si origina per invaginazione cuticolare (origine ectodermica).

#### Stomodeo

Dal punto di vista istologico la **parete dello stomodeo** è stratificata e così costituita:

- *intima cuticolare* che è lo strato di natura non cellulare (cuticola), rappresenta la continuazione dell'invaginazione interna della cuticola esterna tegumentale;
- *epitelio* che è lo strato cellulare corrispondente all'epidermide;



**Fig. 3.22** In queste tre sezioni - sempre longitudinali e verticali - di insetti a) un'ape; b) una farfalla; c) una zanzara sono stati disegnati i tubi digerenti e gli organi annessi.

- *membrana propria* che rappresenta la continuazione dell'invaginazione interna della membrana basale tegumentale;
- *componente mesodermica* che è un rivestimento muscolare costituito da due strati di muscoli: uno longitudinale (interno) ed uno circolare (esterno);
- *peritoneo splancnico* che è una tunica sierosa che riveste il canale alimentare.

L'analisi anatomo-funzionale dello stomodeo suddivide il canale in quattro parti, e precisamente:

- *faringe* che è il primo tratto ed è costituito da una muscolatura sviluppata, specialmente negli insetti con apparato boccale succhiatore, dove svolge la funzione di pompa aspirante;
- *esofago* che segue la faringe, è un tubo di collegamento privo di significato funzionale;
- *ingluvie* che essenzialmente è rappresentata da una dilatazione o da estroflessioni laterali dell'esofago; la sua funzione è varia, di norma è deposito temporaneo di cibo, ma può svolgere anche una funzione predigestiva ad opera degli enzimi salivari. Nelle api viene chiamata borsa melaria per la specifica funzione di trasformare il nettare in miele; nelle formiche assume il significato di stomaco sociale;
- *ventriglio* che è l'ultima parte dello stomodeo e svolge la funzione di ultimare la triturazione del cibo; presenta delle pliche molto sviluppate ed un apparato muscolare adatto a determinare, mediante contrazione, lo sbattimento del cibo sulle asperità riducendolo in poltiglia. Il ventriglio è particolarmente sviluppato negli insetti con apparato boccale masticatore.

### Mesentero

Dal punto di vista istologico la **parete del mesentero** si differenzia da quella stomodeale per la mancanza della intima cuticolare; questa è sostituita dalla membrana peritrofica anista (di natura non cellulare); pertanto la parete è così formata:

- *membrana peritrofica anista* che è costituita da proteine chitinizzate e a seconda dell'origine può essere monostratificata, se secreta dalle cellule della valvola cardiaca, o pluristratificata, se prodotta per delaminazione delle cellule dell'epitelio mesenterico.
- La membrana peritrofica svolge due funzioni: protettiva e dializzante. La prima si manifesta nel determinare un involucro in cui viene avvolto il bolo impedendo possibili abrasioni del mesentero; la seconda permettendo il passaggio in modo selettivo degli enzimi digestivi

coadiuvando la digestione. Questa membrana viene prodotta continuamente perché normalmente persa quale rivestimento degli escrementi;

- *strato epiteliale* che è uno strato che si rinnova molto velocemente ed ha principalmente funzione secernente; le cellule possono essere di due tipi: cellule cilindriche, la cui funzione è quella di produrre enzimi digestivi, e cellule caliciformi, la cui funzione è quella di assorbire le sostanze digerite ed inviarle alla periferia;
- *membrana propria* che corrisponde alla membrana basale del rivestimento esterno tegumentale;
- *tunica muscolare* che è il rivestimento muscolare costituito da due strati: longitudinale (esterno) e circolare (interno), contrariamente allo stomodeo;
- *peritoneo splancnico* che riveste il canale alimentare ed è in pratica una tunica sierosa con funzione protettiva.

Nel complesso il tratto mesenterico svolge nella prima parte una funzione essenzialmente di tipo digestivo e nell'ultima una funzione in prevalenza assorbente; in alcuni insetti questa funzione è favorita dalla presenza di sacchi cecali (diverticoli chiamati ciechi gastrici).

### Proctodeo

Dal punto di vista istologico la **parete del proctodeo** è simile a quella dello stomodeo; differisce solamente per avere un'intima cuticolare permeabile e per un epitelio le cui cellule, più sviluppate e simili a quelle del mesentero, svolgono anche una parziale e residua funzione digestiva. L'analisi anatomo-funzionale del proctodeo suddivide il canale in tre parti:

- *ileo* che inizia dalla valvola pilorica e rappresenta la prima parte del proctodeo; l'estrema porzione anteriore della parte iniziale dell'ileo può essere a volte distinta e prendere il nome di piloro;
- *colon* che spesso si presenta dilatato a formare una tasca; in alcuni casi il colon, insieme all'ileo, subisce una notevole riduzione fino a scomparire;
- *retto* che è la parte finale del tubo digerente, terminante con l'apertura anale; in esso sono presenti le papille rettali, la cui funzione sembra essere quella di riassorbire acqua e sali minerali dalle feci e dalle urine (negli insetti i tubi malpighiani non sfociano all'esterno ma nel retto). In alcuni casi (insetti lignicoli) il retto presenta delle dilatazioni, dette ampolle rettali, che ospitano

delle endosimbiosi rappresentate soprattutto da protozoi a loro volta in ipersimbiosi con batteri. Tale complesso rapporto simbiotico permette alle termiti di nutrirsi di legno. Nel complesso, comunque, il proctodeo ospita in molte specie di insetti, vari microrganismi simbiotici che coadiuvano la digestione di diverse sostanze.

### Diversità morfo-funzionali dell'apparato digerente degli insetti

La grande variabilità dei regimi alimentari degli insetti ha determinato un notevole adattamento alle più diverse situazioni trofiche e pertanto molte sono le differenze che si possono riscontrare dall'apparato digerente descritto, considerato come tipico della classe.

Le variazioni possono riguardare ad esempio la *membrana peritrofica*. Nelle larve degli Imenotteri Terebranti la membrana peritrofica si trasforma in un diaframma che impedisce la fuoriuscita delle deiezioni. Questa trasformazione è importante in quanto tali larve sono endoparassitoidi di altri insetti e di conseguenza se la larva defecasse all'interno dell'ospite provocherebbe delle infezioni con morte anticipata dell'ospite stesso e l'impossibilità, per la larva dell'Imenottero, di completare il ciclo biologico.

Negli Efemerotteri, insetti a breve vita immaginale (alcune ore) l'intestino (mesentero) ha perso la funzione digerente per assumere quella di organo aerostatico coadiuvante il volo.

I Fillosseridi (Rincoti Afidoidei), afidi a regime alimentare esclusivamente liquido, hanno l'ultimo tratto dell'intestino atrofico e non funzionale.

Nei Rincoti Diaspini l'intestino è interrotto; il mesentero è collegato al proctodeo mediante quattro filamenti che non permettono passaggio di sostanze, dall'ano esce solamente urina prodotta dai tubi malpighiani che serve anche per la costruzione dello scudetto protettivo.

In altri Rincoti il mesentero è modificato a formare la **camera filtrante**: in questo caso il mesentero è lungo ed arcuato, in modo che la parte anteriore sia a contatto con la parte posteriore; questo dispositivo consentirebbe la concentrazione delle sostanze nutritive che nella linfa delle piante sono molto diluite.

Nei Cercopidi e negli Afroforidi gli escrementi vengono gonfiati con aria allo scopo di proteggere gli stadi preimmaginali.

Infine altri insetti (Termiti) utilizzano i loro escrementi sia come alimento (le deiezioni contengono protozoi riutilizzabili a livello digestivo) sia come materiali cementanti; nei Coccidi le feci possono essere utilizzate per produrre lo scudetto protettivo.

### Regimi dietetici degli insetti

Gli insetti presentano una grande varietà di regimi alimentari e fundamentalmente possono essere distinti in eterofagi (onnivori), fitofagi (erbivori) e zoofagi (carnivori).

Gli **eterofagi** si nutrono di sostanze diverse (animali e vegetali).

I **fitofagi** si nutrono di vegetali. Vari fitofagi possono pertanto rendersi responsabili di danni ai raccolti. Molti attaccano più parti della pianta (es. foglie, fiori, frutti, ecc.), altri invece sono specializzati verso determinati organi:

- *antofagi* si nutrono di fiori;
- *carpofagi* si nutrono di frutti;
- *fillofagi* si nutrono di foglie;
- *rizofagi* si nutrono di radici;
- *xilofagi* si nutrono di organi legnosi;
- *glicifagi* si nutrono di liquidi zuccherini di superficie;
- *fitomizi* si nutrono di linfa dei vegetali mediante un apparato boccale pungente-succhiante.

Gli insetti fitofagi hanno evoluto regimi alimentari indirizzati ad una o più specie vegetali; pertanto essi possono essere distinti in:

- *monofagi* quando si nutrono di un solo genere di piante (es. la Tignola della vite, piccolo Lepidottero che attacca i fiori e gli acini della vite);
- *oligofagi* quando si nutrono di poche specie di piante (es. la Dorifora della patata, Coleottero che attacca in particolare modo la patata ma anche il pomodoro e altre Solanacee);
- *polifagi* quando si nutrono di svariate specie di piante (es. la Cimice verde che attacca varie piante erbacee come il pomodoro, ma anche diverse specie arbustive ed arboree come il nocciolo). Esistono tuttavia possibili mutamenti nel regime alimentare: la Piralide del mais, Lepidottero normalmente monofago, in presenza di coltivazioni frutticole (melo, pero, actinidia) o di peperone diviene oligofago.

Gli insetti **zoofagi** si nutrono di animali. Alcuni insetti zoofagi si sono specializzati verso gli animali morti (*necrofagi*), altri si cibano di animali vivi, sia invertebrati sia vertebrati; vengono chiamati *ematofagi*, in particolare, quelli che succhiano il sangue dell'ospite (es. le zanzare).

Tra gli insetti zoofagi assumono particolare importanza nel controllo naturale degli insetti fitofagi i cosiddetti *entomofagi*, insetti che predano (predatori) oppure parassitizzano (conducendo sempre a morte) altri insetti (parassitoidi).

Sono frequenti casi di **allotrofia**, cioè di mutamenti del regime dietetico durante la vita dell'in-

dividuo; tali cambiamenti possono essere volontari, forzati o evolutivi. Ad esempio le larve di alcuni Lepidotteri Tortricidi, in presenza di alte densità di popolazione, divengono zoofaghe; contrariamente in alcuni Coleotteri Coccinellidi, insetti predatori, in assenza di prede il regime alimentare può divenire fitofago. Infine la Piralide del mais in presenza di coltivazioni frutticole (melo e pero) o di peperone diviene oligofaga. Occorre infine ricordare che vari insetti si nutrono di materiali derivati dalle piante o dagli animali: farine e varie derrate alimentari, stoffa, carta, pelle, lana, ecc.; anche questi possono quindi arrecare danno all'attività dell'uomo.

Molti altri insetti, invece, sono indispensabili per la degradazione dei resti di animali e di piante nel terreno, entrando a far parte, insieme ad altri invertebrati ed ai microrganismi decompositori, della catena del detrito.

### Digestione intra ed extra-intestinale

La digestione degli insetti avviene di norma all'interno del tubo digerente, in modo particolare nel mesentero dove le cellule dell'epitelio producono gli enzimi digestivi; questi sono le *emicellulasi*, le *amilasi*, le *proteasi* e le *lipasi*.

Negli insetti xilofagi la digestione della cellulosa è effettuata in simbiosi con microrganismi (protozoi, funghi, batteri) presenti nell'ultima parte del tubo digerente (proctodeo).

In alcuni ordini di insetti, specialmente quelli con apparato boccale pungente-succhiante, la digestione può essere esterna al corpo dell'insetto: durante l'atto trofico l'insetto (Afiti, Ditteri Culicidi) emette all'esterno liquidi contenenti enzimi digestivi.

Le larve dei Coleotteri Lampiridi che posseggono un apparato masticatore modificato mettono, all'interno delle lumache di cui si nutrono, degli enzimi digestivi che provocano un disfacimento

del corpo all'interno del guscio dal quale poi esce un liquido denso che viene ingerito lentamente. Alcuni insetti xilofagi (alcune specie di Coleotteri Scolitidi e Imenotteri) non si nutrono direttamente del legno, ma del micelio fungino di alcuni miceti che inoculano e diffondono nelle gallerie legnose in cui vivono o sul substrato vegetale. In questi insetti sono presenti particolari tasche, sul loro tegumento, nelle quali conservano e trasportano il micelio fungino da inoculare in nuove piante e nuovi substrati quando si spostano.

### 3.3.4 Apparato respiratorio

L'apparato respiratorio degli insetti è costituito dall'insieme dei tubuli (*trachee* e *tracheole*) che trasportano l'ossigeno, all'interno del corpo, permettendo lo scambio diretto del gas tra atmosfera e cellule; gli scambi gassosi avvengono senza l'intermediazione di legami chimici del tipo ossigeno-emoglobina del sangue (negli insetti non troviamo quasi mai pigmenti respiratori: l'ossigeno viene portato agli organi interni per capillarità e per diffusione).

Anche l'anidride carbonica, prodotta dal metabolismo, viene scambiata con l'atmosfera, seguendo lo stesso percorso in senso inverso.

L'analisi anatomica dell'apparato respiratorio mette in evidenza una fitta rete di tubuli che raggiunge ogni organo e tessuto del corpo dell'insetto; questa rete, chiamata **apparato tracheale**, è costituita da:

- stigmi o spiracoli tracheali;
- trachee;
- tracheole;
- sacchi aerei.

Negli insetti acquatici troviamo le *pseudobranchie*.

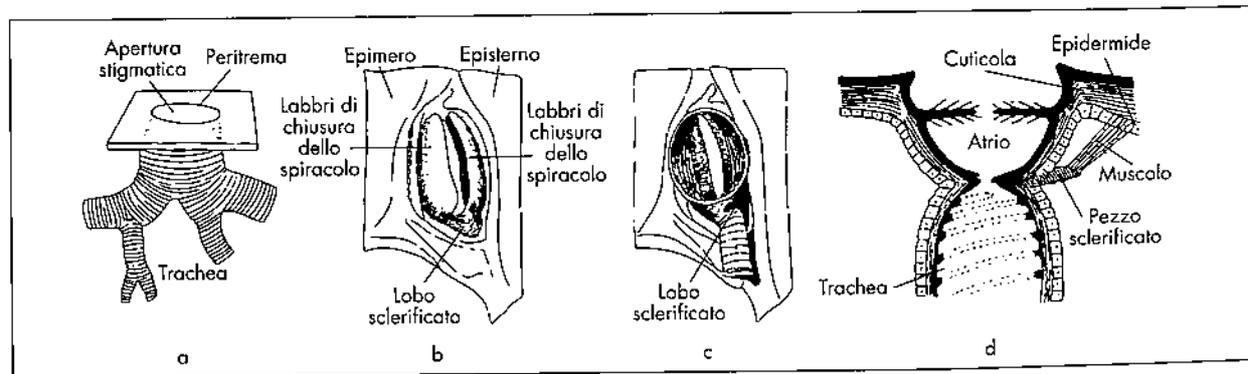


Fig. 3.23 Varii tipi di spiracoli tracheali. a) Schema di uno spiracolo senza atrio; b) secondo spiracolo toracico di *Dissosteira carolina* veduto esternamente; c) lo stesso veduto internamente (da Snodgrass); d) schema di uno spiracolo fornito di atrio (da Weber).

## Stigmi

Gli **stigmi** sono le aperture esterne delle trachee e corrispondono ai pori di inflessione del tegumento; generalmente occupano la zona pleurale dei segmenti toracici e addominali, in numero di due per segmento. Tuttavia il loro numero varia secondo gli ordini.

Alcuni insetti non hanno stigmi aperti e funzionanti per cui l'assunzione di ossigeno avviene per osmosi attraverso il tegumento. Lo scambio osmotico può avvenire su tutto il tegumento o solamente in alcune parti di esso.

Lo stigma presenta un'apertura generalmente ovale e circondata da un cerchio sclerificato detto **peritrema**; quest'ultimo manca in alcuni insetti primitivi.

Procedendo verso l'interno troviamo, subito sotto lo stigma, la camera stigmatica o atrio; questa è una dilatazione del tubulo attrezzata da formazioni cuticolari, di vario sviluppo, atte a formare un **apparato filtrante** che trattiene i corpi estranei presenti in atmosfera.

Nell'atrio inoltre può essere presente un **apparato di chiusura** con lo scopo di impedire ogni scambio gassoso, isolando l'insetto dall'ambiente atmosferico; questo apparato è costituito generalmente da membrane o pezzi sclerificati della cuticola, azionati da muscoli.

Il sistema di chiusura è stagno e permette all'insetto di vivere in ambiente atmosferico sfavorevole, anche per giorni, in virtù sia della presenza di sacchi aerei, con funzione di riserva gassosa, sia per la sua natura eteroterma (l'insetto non

consuma ossigeno per la termoregolazione). molto importante tenere presente questa capacità di resistere in ambiente atmosferico sfavorevole nella pratica attuazione di lotte con insetticidi gassosi (fumiganti in ambienti chiusi).

## Trachee

Le **trachee** sono tubi originati per inflessione ectodermica, esse si diramano all'interno del corpo dell'insetto a formare un albero tracheale.

L'albero tracheale può essere molto semplice come negli insetti Atterigoti in cui ogni trachea ha una sua diramazione e non è in comunicazione con le altre; negli insetti più evoluti il sistema diviene più complesso e le trachee principali sono unite da trachee trasverse.

Le trachee presentano di norma una sezione circolare e sono tenute aperte da una serie di formazioni anulari (chiusure, aperte o spiralate) chiamate **tenidi**.

Le pareti di tutto l'albero tracheale sono permeabili ai gas e presentano una struttura stratificata simile al tegumento, pertanto avremo:

- *endotrachea* o *intima cuticolare* che corrisponde alla cuticola tegumentale ed è sottile e permeabile; presenta i rilievi sclerificati chiamati **tenidi**;
- *epitelio* che corrisponde allo strato epiteliale del tegumento, presenta una sola fila di cellule sottili; ha il compito di generare l'intima cuticolare;
- *ectotrachea* che corrisponde alla membrana basale del tegumento.

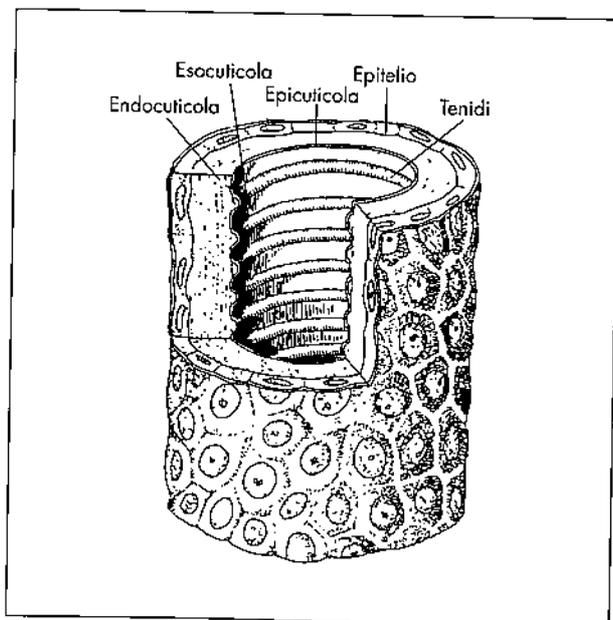


Fig. 3.24 Trachea di larva di *Celerio euphorbiae* aperta ad arte (da Weber).

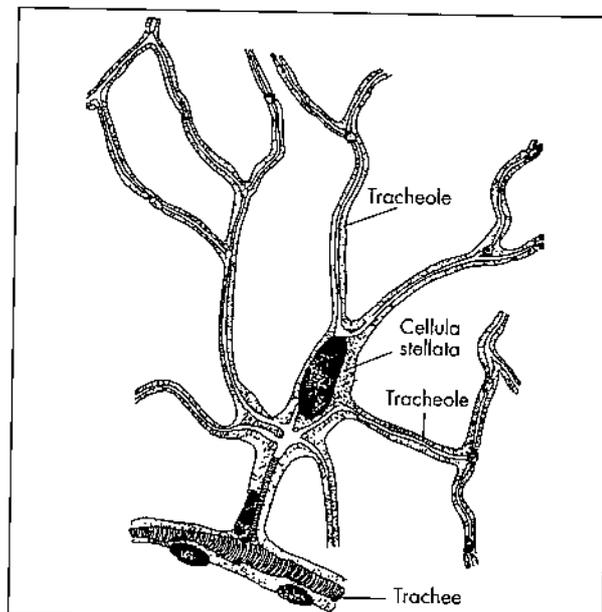


Fig. 3.25 Terminazione di una trachea, cellula stellata e tracheole di larva di *Phalera bucephala* (da Holmgren).

## Tracheole

Le **tracheole** sono la risultante dell'estrema diramazione dell'albero tracheale; sono esilissime avendo un diametro non superiore al micron.

La parete, costituita da una cellula epiteliale detta tracheoblasto o cellula stellata, è permeabile, oltre che ai gas, anche ai liquidi. Le tracheole globalmente, o il loro tratto terminale, sono piene di un liquido il cui livello tende ad abbassarsi, per un riassorbimento da parte delle loro pareti, quando gli organi in cui esse si trovano hanno bisogno di ossigeno e quindi di aria.

Le tracheole costituiscono una rete capillare che circonda e penetra tutti gli organi interni portando ossigeno.

## Sacchi aerei

I **sacchi aerei** sono delle dilatazioni delle trachee; rivestono particolare importanza nella respirazione, permettendo una migliore ventilazione dell'albero tracheale costituendo una riserva d'aria. Sono presenti in maggior numero e con maggiori dimensioni negli insetti volatori, dove svolgono anche una funzione regolatrice del volo (diminuiscono il peso specifico) e negli insetti acquatici dove costituiscono una essenziale riserva di ossigeno.

## Organi respiratori degli insetti acquatici

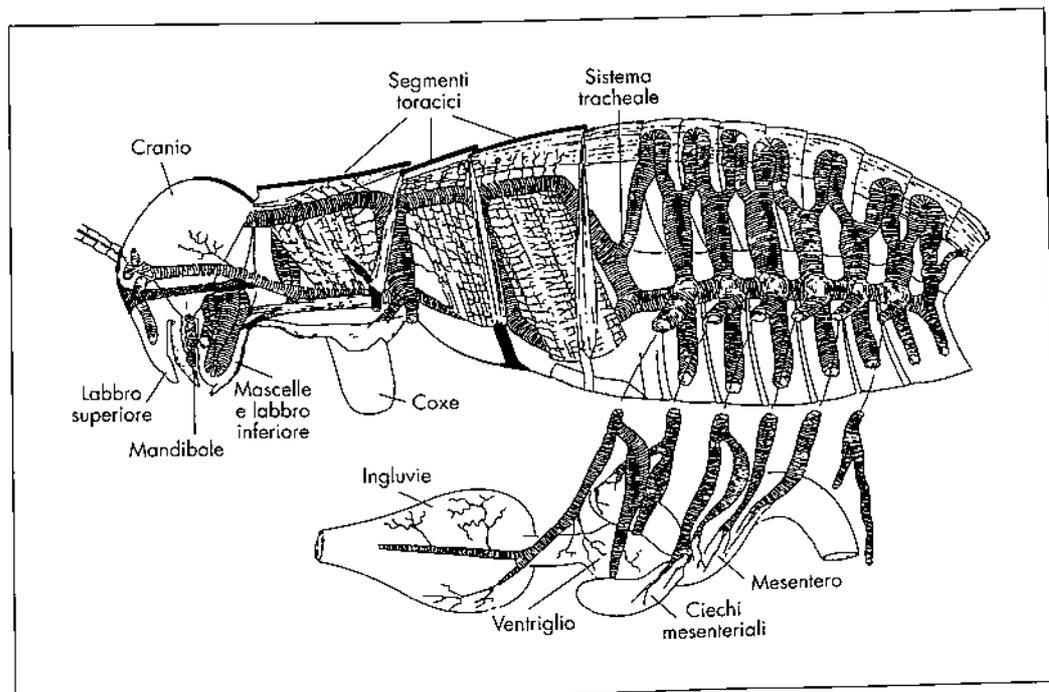
Negli insetti acquatici il sistema respiratorio è fornito di organi in grado di utilizzare l'ossigeno disciolto nell'acqua; questi organi sono essenzial-

mente delle estroflessioni del tegumento con parete molto sottile che consente il passaggio dell'ossigeno dall'acqua alle trachee.

A seconda del tipo di formazione che le distinguono possiamo avere:

- *branchie tracheali* o tracheobranchie o pseudobranchie che sono estroflessioni laterali del corpo che presentano una cuticola esilissima; all'interno di queste lamine vi sono delle trachee; lo scambio di ossigeno tra acqua e trachee avviene direttamente;
- *branchie sanguigne* che sono delle formazioni tubolari e laminari non contenenti trachee ma emolinfa; la loro funzione respiratoria non è bene accertata e comunque è da considerarsi marginale;
- *branchie cuticolari* o *spiracolari* che sono formazioni derivate da evaginazione degli stigmi, con propria cavità non comunicante con la cavità del corpo, prive di emolinfa ed in comunicazione diretta con le trachee;
- *branchie fisiche* che non sono vere e proprie strutture branchiali ma formazioni di peli idrofughi che mantengono un sottile velo di aria tra il corpo dell'insetto e l'acqua; sono tipiche degli insetti acquaioli che vengono in superficie a respirare e a fare provvista di aria, che viene trattenuta in bolle dai suddetti peli idrofughi concentrati in regione addominale; l'ossigeno contenuto nelle bolle d'aria viene consumato quando l'insetto è immerso nell'acqua consentendogli di rimanere a lungo sott'acqua.

**Fig. 3.26** Sezione sagittale di *Gryllus campestris*, con il canale alimentare spostato e senza gli ultimi uriti, per mostrare il sistema tracheale (da Berlese).



## Fisiologia della respirazione

La respirazione degli insetti non è vincolata ad un ritmo respiratorio specifico ma risente dell'attività svolta dall'insetto stesso.

Quando l'insetto è in riposo il consumo di ossigeno è molto basso, in questo caso è sufficiente la diffusione dei gas che avviene all'interno delle trachee senza movimenti respiratori.

La diffusione è regolata dal consumo dell'ossigeno; venendo a mancare ossigeno si provoca una depressione nell'albero tracheale che richiama nuovo ossigeno dall'esterno.

Negli insetti in attività il consumo di ossigeno è molto elevato e pertanto occorre una ventilazione più cospicua, attiva e determinata da movimenti respiratori. Il movimento attivo, cioè determinato dalla contrazione muscolare è quello della espirazione; l'inspirazione è passiva ed è conseguente al rilassamento delle muscolature che richiamano aria all'interno delle trachee. Normalmente dopo l'inspirazione vengono chiusi gli stigmi che si riapriranno al momento dell'espirazione; questi atti respiratori, come già accennato, non sono ritmici ma dipendono dal consumo di ossigeno.

Lo scambio di ossigeno, tra l'ambiente atmosferico del lume delle tracheole e le cellule, avviene in ossequio ai fenomeni fisici della pressione osmotica e della tensione superficiale.

L'insetto in debito di ossigeno libera nell'emolinfa dei cataboliti che fanno aumentare la pressione osmotica dei liquidi che circondano la tracheola, determinando il richiamo all'esterno del liquido contenuto nelle tracheole; la parte distale delle tracheole liberatasi del liquido si riempie di aria che può così arrivare in profondità ai tessuti per diffusione diretta.

### Respirazione degli insetti che vivono in ambiente acquatico

Gli insetti che hanno adattato la loro vita all'ambiente acquatico possono essere distinti in due grandi categorie analizzate qui di seguito.

**INSETTI ACQUAIOLI.** Vivono in ambiente acquatico ma conservano una respirazione atmosferica. Alcuni hanno stigmi funzionanti e spesso concentrati in parti del corpo (parte anteriore); gli stigmi sono protetti da peli idrofughi, da secrezioni di sostanze idrofughe o da altri accorgimenti adatti a conservare aria anche in immersione (branchie fisiche). Sono costretti alla emersione periodica per rifornirsi di aria.

Altri insetti acquaioli hanno differenziato organi in grado di utilizzare l'ossigeno delle piante acquatiche incidendole o utilizzando le bolle di ossigeno che escono dalle piante stesse.

**INSETTI ACQUATICI.** Vivono in ambiente acquatico e hanno differenziato una respirazione che utilizza l'ossigeno disciolto nell'acqua. Questi insetti sono provvisti delle pseudobranchie e vivono costantemente in immersione.

### Respirazione degli insetti parassitoidi

Gli insetti che vivono da **parassiti endofagi**, cioè all'interno di un ospite, hanno differenziato diversi sistemi di respirazione che tuttavia si possono ricondurre a due fondamentali:

- **respirazione tegumentale** durante la quale viene utilizzato l'ossigeno presente nella emolinfa dell'insetto ospite e lo scambio avviene per differenza di pressione osmotica;
- **respirazione tracheale** durante la quale viene utilizzato l'ossigeno presente nelle trachee dell'ospite mediante incisione delle stesse; gli stigmi posteriori sono messi a contatto con le trachee mediante trombe o imbuti respiratori.

## 3.3.5 Apparato circolatorio

L'**apparato circolatorio** degli insetti è costituito dall'insieme dei vasi sanguigni e della cavità (*emocele*) entro cui scorre il sangue (*emolinfa*); le sue funzioni sono di natura trofica e meccanica, svolge inoltre la funzione di veicolo ormonale e fagocitaria.

La funzione respiratoria è svolta, quasi totalmente, dall'apparato tracheale e non grava sul sistema circolatorio che, pertanto, è molto semplice e consta essenzialmente di un **apparato vascolare** ed un **sistema di lacune** (interstizi tra i vari organi) che costituisce la cavità interna del corpo (*emocele*). Quest'ultima parte è di gran lunga più importante e pertanto il sistema nel suo complesso viene definito lacunare.

### Apparato vascolare

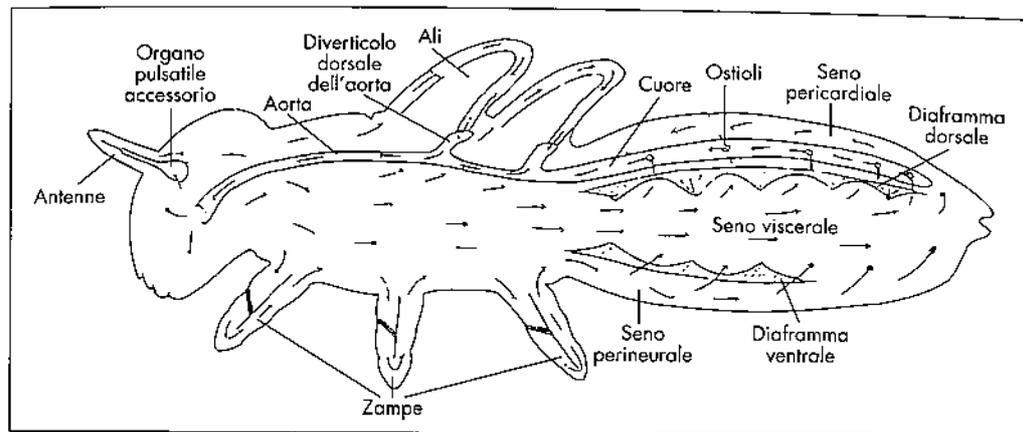
L'apparato vascolare è costituito dal vaso dorsale e dai vasi o organi pulsatili accessori. Le pareti di questi vasi sono costituite da una tunica muscolare, con muscoli longitudinali e circolari, e da una tunica avventizia.

Il **vaso dorsale** si presenta come un tubo che percorre in senso longitudinale tutto il corpo; è chiuso posteriormente mentre è aperto, nel capo, in corrispondenza del cervello.

Nel vaso dorsale si distinguono due parti:

1. la **parte posteriore addominale** o **cuore** rappresenta la parte più pulsatile e di maggiore dimensione; presenta delle invaginature della parete che lo suddividono in camere, chiamate

**Fig. 3.27**  
Rappresentazione  
schematica della  
circolazione  
del sangue  
in un insetto  
(da Weber).



**ventricoliti**, ognuna delle quali possiede due **ostioli**. Questi sono delle aperture che consentono al sangue di diffondere nell'emocele (alcuni ostioli posteriori o efferenti), ma soprattutto dall'emocele (la maggior parte degli ostioli detti, in questo caso, afferenti);

2. la **parte anteriore** o **aorta** è situata nella regione toracica e nel capo; si presenta di minore dimensione, poco pulsatile e molto spesso divisa in due o più rami chiamati aorte cefaliche che si aprono sotto il cervello.

I **vasi pulsatili accessori** si presentano di varia forma (ampolle, tubuli, sacchi) e sono normalmente posti alla base o dentro alle appendici del corpo (ali, zampe e antenne). La loro funzione è di coadiuvare il movimento della emolinfa dentro le appendici.

### Sistema lacunare

Il sistema lacunare è essenzialmente costituito dall'emocele in cui viene riversata l'emolinfa e in cui sono immersi tutti gli organi; in questa cavità il sangue circola liberamente.

L'emocele è suddiviso, mediante due diaframmi fenestrati di natura muscolare, in tre seni:

- il **seno cardiaco** è la cavità che contiene il cuore;
- il **seno periviscerale** è la cavità che contiene il canale alimentare;
- il **seno perineurale** è la cavità che contiene la catena ganglionare ventrale.

Oltre ai diaframmi citati ve ne possono essere altri (trasversi o longitudinali) che individuano i corrispondenti seni.

### Emolinfa e sue funzioni

Il fluido che circola nell'apparato circolatorio degli insetti viene chiamato **emolinfa** in quanto la sua composizione presenta caratteristiche intermedie

tra il sangue e i liquidi intercellulari dei vertebrati; l'emolinfa è formata da una fase liquida, il plasma, ed una fase corpuscolare, gli emociti.

Il **plasma** è un liquido formato da acqua (92% circa) e da sostanze inorganiche ed organiche (sali minerali, carboidrati, amminoacidi, proteine, pigmenti, ecc.); il suo pH varia da 6 a 7; si presenta vischioso e opaco oppure trasparente con una colorazione giallo-verdastra. I pigmenti coloranti non sono pigmenti respiratori e solo molto raramente può essere presente dell'emoglobina o della emocianina. Nell'emolinfa possono essere presenti anche sostanze con funzione difensive, tossiche o velenose.

Gli **emociti** sono cellule di diversa grandezza, in grado di cambiare forma (ameboidi); sono presenti nell'emolinfa in numero molto variabile (30.000-50.000 per mm<sup>3</sup>) e svolgono varie funzioni tra cui la fagocitosi e la coagulazione dell'emolinfa. L'emolinfa svolge svariate funzioni anche se la più rilevante è quella trofica.

Per semplicità didattica distinguiamo le seguenti.

**FUNZIONE TROFICA.** Questa funzione consiste nel trasporto sia delle sostanze nutritive, sia dei cataboliti; questi ultimi saranno eliminati dal sistema escretore.

**FUNZIONE RESPIRATORIA.** Questa funzione, presente prevalentemente negli insetti apneustici, ha un significato marginale per la respirazione e comunque i gas trasportati sono in soluzione e non legati a proteine come nel sangue dei vertebrati.

**FUNZIONE DI VEICOLO PER GLI ORMONI.** Le sostanze ormonali prodotte dalle ghiandole endocrine raggiungono i vari organi trasportate dall'emolinfa che è in grado di raggiungere ogni cellula del corpo.

**FUNZIONE DI DIFESA DELL'ORGANISMO.** Questa funzione di fondamentale importanza è svolta dalla fase "figurata" dell'emolinfa; infatti gli emociti sono in grado di esercitare un'azione fagocitaria

nei confronti di possibili aggressori (microrganismi e parassiti).

**FUNZIONE MECCANICA.** Questa funzione ha notevole importanza nelle varie fasi delle mute e della metamorfosi; in queste occasioni il sangue viene spinto nella parte dorsale del corpo formando una specie di "ernia" che provoca l'iniziale cedimento del tegumento.

### Fisiologia della circolazione

Il movimento dell'emolinfa nel sistema circolatorio è attivo ed avviene per opera della contrazione della tunica muscolare del cuore e di particolari muscoli estrinseci; il verso del movimento è caudo-craniale e la velocità del sangue è varia.

Si possono distinguere due tipi di circolazione:

- la circolazione rapida del cuore;
- la circolazione lenta dei seni.

La **circolazione rapida del cuore** avviene secondo la seguente sequenza:

- *diastole del cuore*, il cuore per contrazione di particolari muscoli estrinseci, si dilata richiamando emolinfa dall'emocele attraverso gli ostioli afferenti;
- *sistole del cuore*, per contrazione dei muscoli della tunica muscolare si ha la compressione del cuore, l'emolinfa viene spinta nell'aorta e quindi fuoriesce nel seno craniale e da qui nella cavità corporea (emocele).

L'alternarsi ritmico sistole/diastole determina le pulsazioni che possono essere di numero variabile (es. nei Lepidotteri Sfingidi sono 40-50 al minuto negli adulti, mentre nelle larve sono 80).

La **circolazione lenta dei seni** avviene per contrazione ritmica dei diaframmi; la velocità della emolinfa è molto bassa e a volte, specialmente nelle appendici, si può verificare una stasi del liquido.

### Fenomeni comportamentali legati alla circolazione

In alcuni insetti compaiono particolari comportamenti, di natura riflessa o volontaria, che hanno quasi sempre un significato di difesa/offesa ricordiamo:

- *autoemorrea*, emorragia provocata in modo volontario e dovuta a dei riflessi del sistema nervoso che determinano una fuoriuscita di sangue contenente sostanze velenose; la fuoriuscita avviene in punti particolari chiamati pori emocelici;
- *emafrorrea*, emissione di sangue misto ad aria ed a secreti ghiandolari; si forma una bolla schiumosa di vario colore;
- *pseudoautoemorrea*, emissione attraverso organi particolari (sifoni) di sostanze diverse dall'emolinfa e che hanno funzione protettiva del corpo; ad esempio gli afidi presentano nel sesto/settimo urite due formazioni (sifoni o nettari) da dove escono sostanze cerose di protezione.

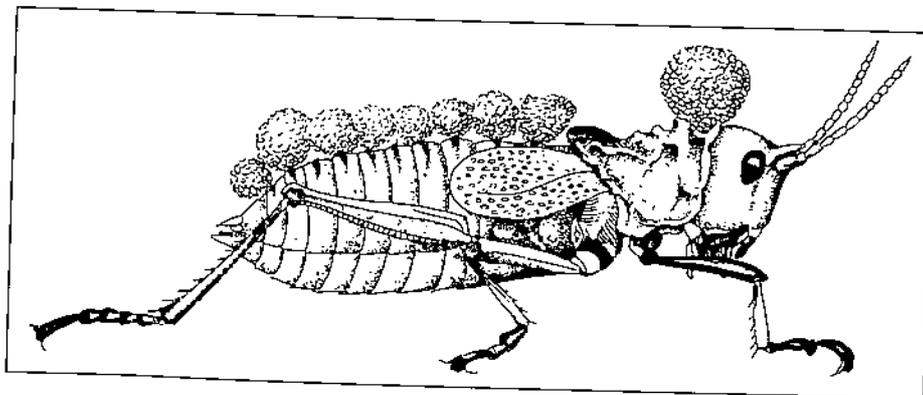
### 3.3.6 Apparato escretore

L'apparato escretore degli insetti è costituito dall'insieme degli organi che presiedono all'eliminazione delle sostanze di rifiuto originate dal metabolismo. Gli organi che costituiscono questo complesso sono di varia natura e possono essere localizzati (tubi malpighiani) oppure diffusi nel corpo dell'insetto (nefrociti, cellule uriche).

La funzione di organo escretore suppletivo può essere svolta dal tegumento e da altri organi.

**TUBI MALPIGHIANI.** I tubi malpighiani, scoperti dal Malpighi, rappresentano la parte più importante del sistema escretore; si trovano in tutti gli ordini di insetti tranne qualche eccezione in alcuni insetti primitivi ed in alcuni Rincoti. Derivano dalla invaginazione dell'ectoderma che ha originato il proctodeo.

**Fig. 3.28**  
Dictyophorus  
oberthüri.  
Ortottero  
Celifero  
emafroroico  
(da Grassé).



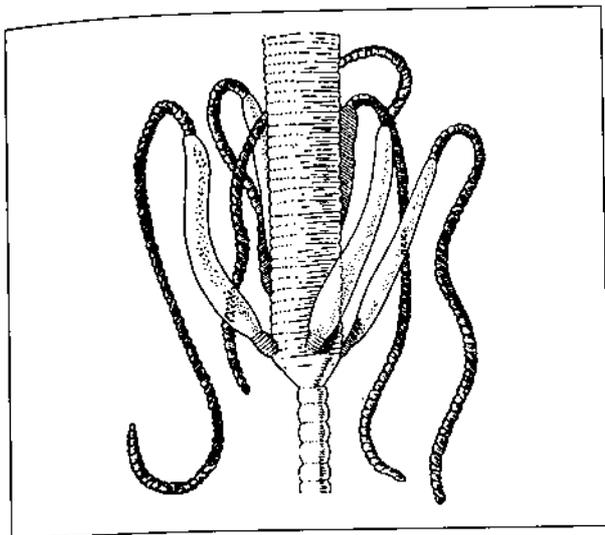


Fig. 3.29 Tubi malpighiani di *Psychola alternata* (da Hövener).

I tubi malpighiani sfociano nel proctodeo a livello della valvola pilorica; essi sono degli involucri cilindrici di varia lunghezza con pareti verrucose o digitate. Sono aperti prossimalmente (verso la valvola pilorica) mentre sono a fondo cieco, distalmente.

La loro funzione principale è quella escrettrice ed essi la svolgono eliminando, in modo continuo, i cataboliti dall'emolinfa; sono posti, nella generalità dei casi, nel seno periviscerale, liberi di fluttuare nella cavità.

I prodotti catabolici, sotto forma cristalloide, vengono assorbiti dalle cellule distali del tubo e riversati nel lume interno che contiene un liquido, di varia densità, chiamato urina.

L'urina, composta da acqua, sali minerali, acido urico e altri cataboliti, viene riversata nel proctodeo e quindi fatta defluire all'esterno con le feci. Normalmente sono presenti 6 tubi malpighiani, tuttavia vi sono insetti che ne sono privi (es. Afidi, Collemboli, ecc.) e altri che ne posseggono un numero diverso. In base al numero di tubi malpighiani distinguiamo insetti:

- *polinefrici* che possono averne anche duecento;
- *oligonefrici* che ne posseggono solamente due (Rincoti Diaspini).

In alcuni insetti (Coleotteri, larve di Lepidotteri) si presenta il fenomeno del *criptonefridismo*; in questi casi i tubi non sono liberi di fluttuare nella cavità emocelica ma sono addossati al proctodeo. Questa peculiarità, dovuta ad un particolare regime alimentare povero di acqua, fa sembrare l'insetto privo delle formazioni malpighiane, infatti esse funzionano come organi di presa dell'acqua dagli escrementi.

**NEFROCITI.** I nefrociti sono cellule sparse con funzione renale; si distinguono nefrociti *dorsali* o *ventrali* a seconda della loro collocazione. I dorsali sono nel torace e nell'addome, mentre i ventrali circondano l'esofago (cellule periesofagee). I nefrociti prelevano le sostanze colloidali dall'emolinfa, le elaborano e le riversano, come cristalloidi, nell'emolinfa stessa; inoltre hanno la funzione di neutralizzare le sostanze alcaline in eccesso nell'emolinfa. La loro funzione è complementare ai tubi malpighiani i quali non sono in grado di assorbire le sostanze colloidali.

**CELLULE URICHE.** Le cellule uriche sono sparse all'interno del **corpo adiposo**; questo è un tessuto formato da grosse cellule chiamate **trofociti** che accumulano glucidi, lipidi e proteine in modo da costituire materiale di riserva. Questo tipo di tessuto è presente in grande quantità nelle larve per far fronte alle enormi quantità di energia richiesta per le mute, la metamorfosi e la diapausa.

Le cellule uriche sono molto piccole ed hanno il compito di immagazzinare le sostanze di rifiuto (specie acido urico e urati), per tutta la vita dell'insetto, senza mai poterle eliminare. Le cellule uriche hanno una fondamentale funzione escrettrice negli insetti privi di tubi malpighiani.

**TEGUMENTO.** Il tegumento svolge la funzione escrettrice in modo indiretto durante la fase della muta. La *muta* avviene per distacco della cuticola dall'epidermide ad opera di processi di natura ormonale, meccanica e chimico-enzimatica; questi ultimi si verificano per la presenza di un liquido che svolge, oltre alla funzione digestiva (riassorbimento delle parti riutilizzabili) e umettante (favorisce lo scorrere del vecchio tegumento), anche quella escrettrice in quanto contiene molti cataboliti che vengono così espulsi. Secondo alcuni autori, infine, l'epidermide del tegumento accumulerebbe dei cataboliti che vengono poi in seguito eliminati dai tubi malpighiani.

### 3.3.7 Apparato secretore

L'**apparato secretore** degli insetti è costituito dall'insieme degli organi (*ghiandole*) che producono sostanze di varia natura, la cui funzione può essere di regolazione fisiologica e biologica oppure di regolazione della vita di relazione dell'insetto. Per quanto riguarda il primo aspetto si tratta di sostanze con funzione ormonale che vengono riversate nell'emolinfa e prodotte da ghiandole a secrezione interna (**ghiandole endocrine**). Per quanto riguarda la vita di relazione dell'in-

setto le sostanze prodotte svolgono funzione di protezione, difesa, aggressione, comunicazione e sono secrete da ghiandole a secrezione esterna (**ghiandole esocrine** e **ghiandole a feromoni**). Possiamo quindi suddividere il sistema secretore in due grandi comparti:

- sistema endocrino;
- sistema esocrino.

### Sistema endocrino

Il **sistema endocrino** nel suo complesso svolge la funzione di regolazione fisiologica dell'individuo in stretta connessione con l'apparato nervoso; esso regola e coordina in una rete di reciproche interazioni l'accrescimento, lo sviluppo, la riproduzione, i ritmi biologici e, in una visione più ampia, il metabolismo generale dell'insetto. L'analisi anatomico-funzionale del sistema endocrino evidenzia tre raggruppamenti di ghiandole:

- cellule neuricrine;
- organi neuroemali (corpi cardiaci o faringei);
- ghiandole endocrine (corpi allati e ghiandole toraciche).

Le **cellule neuricrine** sono gruppi di cellule del sistema nervoso che svolgono prevalentemente una funzione secernente; sono incluse nel protocerebro e si collegano, mediante due nervi, ai corpi cardiaci. L'ormone secreto (*ormone cerebrale*) può essere ritenuto l'ormone attivatore e regolatore di tutto il sistema endocrino.

I **corpi cardiaci** sono due organuli situati ai lati dell'aorta intimamente connessi ad essa e ai corpi allati; sono inoltre collegati al protocerebro, mediante due nervi. Insieme ai corpi allati possono costituire le **ghiandole retrocerebrali** che divengono serbatoio dell'ormone cerebrale; i corpi cardiaci (organi neuroemali) hanno il compito di liberare questo ormone nel sangue dopo averne modificata la struttura chimica.

Il complesso ormonale così formato influisce su diverse funzioni tra le quali ricordiamo: contrazioni cardiache, contrazioni muscolari, stimolazione delle ghiandole toraciche.

Il complesso delle **ghiandole endocrine** è costituito dai corpi allati e dalle ghiandole toraciche o protoraciche.

I **corpi allati** sono piccoli organuli di varia forma e dimensione situati ventralmente ai corpi cardiaci. I corpi allati, dopo aver ricevuto l'impulso dall'ormone cerebrale, secernono la **neotenenina**, ritenuta l'**ormone della giovinezza**.

La presenza nell'emolinfa dell'ormone neotenenina mantiene l'insetto allo stadio giovanile; quando la neotenenina è presente impedisce all'ecdisione di

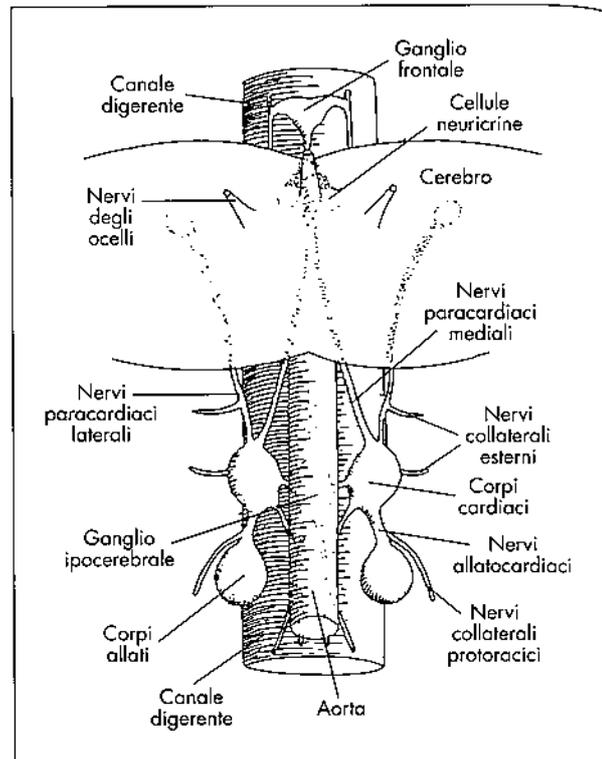


Fig. 3.30 Schema sintetico delle ghiandole retrocerebrali di tipo lateralizzato semplice (da Casal).

attuare le profonde trasformazioni metamorfiche che portano all'insetto adulto, consentendo solo le mute.

Allo stadio di insetto adulto i corpi allati elaborano un altro ormone (**ormone gonadotropo**) che determina la maturazione degli oociti.

Le **ghiandole toraciche** o **protoraciche** sono ghiandole che possono essere situate o nel capo o nel torace degli insetti, nello stadio giovanile; normalmente nelle prime fasi della vita immaginale scompaiono. Queste ghiandole, che si connettono con i corpi cardiaci ed i corpi allati, producono, su stimolo dell'ormone cerebrale, l'**ecdisione**; questo ormone, detto **ormone della muta**, consente il susseguirsi delle mute e, in antitesi alla neotenenina quando quest'ultima scompare, induce alla differenziazione e alla metamorfosi determinando lo sviluppo dell'insetto adulto.

Lo sviluppo dell'insetto è infatti il risultato dell'equilibrio fra l'ormone della giovinezza e l'ormone delle mute: il primo tende a far accrescere in volume l'insetto mantenendone le strutture, il secondo tende a mutare le strutture. Nella metamorfosi diretta i due ormoni si bilanciano continuamente tranne in brevi momenti prestabiliti in cui prevale l'ecdisione e quindi si hanno le mute; la neotenenina scompare al penultimo stadio, cioè all'atto della trasformazione in insetto adulto.

Nella metamorfosi indiretta la neotenina inizialmente domina costringendo a mantenere le forme larvali, poi la sua presenza tende a diluirsi e quindi si differenzia immediatamente la pupa e si ha la metamorfosi vera e propria, con la comparsa dell'adulto, per il sopravvento dell'eccidione e la scomparsa della neotenina.

### Sistema esocrino

Il sistema esocrino è caratterizzato dalla presenza di ghiandole che producono un secreto che viene sempre riversato all'esterno dell'organismo dell'insetto. La funzione dei secreti ghiandolari è legata alla vita di relazione dell'insetto con altri insetti (messaggi chimici) oppure con l'ambiente in cui vive (protezione delle ovature, costruzione di nidi, ecc.).

Nella maggioranza dei casi si tratta di ghiandole tegumentarie derivate da cellule epidermiche differenziate e specializzate a produrre un secreto; queste ghiandole possono essere unicellulari o pluricellulari.

Le **ghiandole esocrine** a seconda della secrezione che producono sono distinte in base alla loro funzione.

**GHIANDOLE CERIPARE.** Il secreto di queste ghiandole, uni o pluricellulari, è la cera; questa sostanza ha la funzione di proteggere il corpo o le uova dell'insetto (scudetti o follicoli dei Coccidi) oppure serve come materiale da costruzione dei nidi (api). La cera può essere emessa sotto forma polverulenta o in lamine. Gli insetti che tipicamente producono cere appartengono agli ordini degli Imenotteri e dei Rincoti.

**GHIANDOLE SERICIPARE.** Il secreto di queste ghiandole, uni o pluricellulari, è la seta; questa è una sostanza formata da proteine filamentose e gelatinose che al contatto con l'aria divengono seta. Le ghiandole sericipare sono dislocate in varie parti del corpo: nell'apparato boccale (ghiandole labiali, tipico delle larve del baco da seta), nell'apparato genitale, nelle zampe. In alcuni Coleotteri la seta è prodotta dai tubi malpighiani.

La seta viene utilizzata, dagli insetti che la producono, in vario modo ma principalmente per costruire nidi, protezioni, ooteche, bozzoli e follicoli.

Gli insetti che tipicamente producono la seta appartengono agli ordini dei Lepidotteri, Rincoti, Diapini, Tricotteri, Imenotteri, Ditteri e Coleotteri.

**GHIANDOLE URTICANTI.** Il secreto di queste ghiandole, normalmente unicellulari e collegate ad un pelo o a setole cave, ha funzione difensiva/offen-

siva ed è proprio di alcuni Lepidotteri Taumetopeidi (processionarie); in alcuni Imenotteri il secreto, prodotto da ghiandole annesse collegate all'ovopositore, viene utilizzato per immobilizzare la preda. Le sostanze che costituiscono il secreto sono irritanti o repellenti e contengono istamina, acetilcolina oppure, negli Imenotteri Formicidi, acido formico.

**GHIANDOLE LACCIPARE.** Il secreto di queste ghiandole, normalmente tegumentali, è la lacca; questa è una sostanza con funzione protettiva; in alcuni Coccidi (*Laccifer lacca*) la lacca viene prodotta in tale quantità da ricoprire interi organi vegetali. Queste ghiandole sono tipiche dell'ordine dei Rincoti Coccidi (Laciferini).

**GHIANDOLE SALIVARI.** Il secreto di queste ghiandole, normalmente collegate all'apparato boccale, è la saliva; questa è una sostanza, composta da enzimi di varia natura, la cui funzione è legata alla digestione extracorporea di alcuni insetti appartenenti agli ordini dei Rincoti, Ditteri Culicidi e altri.

**GHIANDOLE SOPRACEREBRALI.** Il secreto di queste ghiandole è la pappa reale; le ghiandole sopracerebrali sono particolarmente sviluppate nell'ape domestica. La pappa reale serve come nutrimento per differenziare le caste nell'ambito degli insetti sociali; è il nutrimento delle larve che diverranno regine.

Il panorama delle ghiandole a secrezione esterna è molto più ampio e complesso di quello descritto e per rendere conto della grande varietà ricordiamo anche: le *ghiandole della muta* che facilitano lo scivolamento della cuticola durante la muta; le *ghiandole colleteriche* il cui secreto serve a costruire delle ooteche; le *ghiandole velenifere* del pungiglione di alcuni Imenotteri; le *ghiandole a secrezione difensiva ed inebriante*.

Tra le ghiandole a secrezione esterna rivestono particolare importanza le **ghiandole a feromoni**; queste, pur appartenendo alle ghiandole a secrezione esterna, ne differiscono per la finalità che riveste il loro secreto. Esse producono sostanze che funzionano da messaggeri chimici e quindi non utili solamente all'insetto che le produce, come nel caso delle normali ghiandole esocrine, ma anche ad altri insetti, normalmente conspecifici.

Il **feromone\*** è la sostanza deputata a trasmettere un segnale da un organismo trasmittente ad uno ricevente; la sostanza, molto volatile e spesso non avvertibile dai nostri sensi, diffonde in un mezzo - aria o acqua - e viene ricevuta dai sensilli dell'organismo ricevente, di norma collocati sulle anten-

\* Feromone: significa portatore di stimolo (dal greco *phero* = porto e *hormao* = stimolo).

ne. In pratica queste sostanze possono essere definite un mezzo di comunicazione chimica fra gli insetti. Alla ricezione dello stimolo l'insetto manifesta alcuni comportamenti che consentono di individuare la funzione svolta dal feromone, per cui distinguiamo le seguenti categorie (classificazione secondo Shorey, 1977):

- feromoni di aggregazione;
- feromoni di dispersione;
- feromoni di richiamo sessuale.

**I feromoni di aggregazione** determinano, nei riceventi, lo stimolo:

- ad avvicinarsi alla fonte di emissione (f. gregarizzante delle locuste);
- di seguire una pista alla ricerca del cibo (f. traccia delle formiche);
- di aggressione collettiva contro un invasore (f. di allarme degli insetti sociali).

**I feromoni di dispersione** determinano, nei riceventi, lo stimolo:

- ad allontanarsi dalla fonte di emissione (f. allarme, f. territoriali e antiaggreganti);
- a non ovideporre (f. antiovideposizione delle femmine di Imenotteri parassitoidi o di altre specie. Ad esempio la Mosca delle ciliegie che depone un solo uovo per frutticino e quindi lo marca per impedire che eventuali altre larve possano determinare fenomeni di cannibalismo);
- a non fecondare (f. antiafrodisiaco emesso dai maschi di alcune specie per evitare una doppia fecondazione).

**I feromoni sessuali**, prodotti da ghiandole localizzate a livello del gonotrema e costituiti da un pool di sostanze, determinano nei riceventi lo stimolo dapprima ad avvicinarsi e successivamente ad accoppiarsi; tali sostanze sono emesse dalle femmine vergini ed hanno lo scopo ben preciso di attrarre i maschi della stessa specie. Infatti questi feromoni sono altamente specializzati e consentono la perfetta identificazione dei conspecifici in un raggio d'azione di qualche chilometro.

L'identificazione e successiva sintesi in laboratorio di feromoni sessuali ha permesso il loro utilizzo nell'ambito della lotta integrata (lotta biologica-biotecnologica e guidata) mediante due metodologie che già da tempo si attuano con successo.

**ATTRAZIONE E CATTURA.** Questo metodo consente di poter censire la popolazione di una specie dannosa mediante trappole sessuali di monitoraggio o di ridurre gli accoppiamenti mediante la cattura massiva dei maschi riproduttori.



Fig. 3.31 Ghiandola a feromoni in femmina di *Bombix mori*.



Fig. 3.32 Ghiandola a feromoni di femmina di *Zeugera pyrina*.

**DISORIENTAMENTO E CONFUSIONE SESSUALE.** Questo metodo consente di ridurre il numero degli accoppiamenti e quindi delle generazioni mediante erogazione artificiale di elevate concentrazioni di feromone, provocando disorientamento nei maschi riproduttori che non riconoscono le femmine da fecondare. L'argomento sarà approfondito, in sede più opportuna, nei capitoli dedicati alla lotta contro gli insetti.

Si possono infine ricordare i **feromoni inibitori** lo sviluppo delle **gonadi** ed i **feromoni afrodisiaci**. I primi, emessi dalla casta fertile di alcuni insetti sociali (più frequentemente la regina) sono prodotti da ghiandole mandibolari e, contaminando il cibo destinato alle caste sterili, ne provocano un'inibizione dello sviluppo sessuale. I feromoni afrodisiaci vengono emessi nell'ambiente dal maschio ed hanno lo scopo di attirare ed eccitare la femmina alla copula.

### 3.3.8 Apparato riproduttore

Gli insetti presentano normalmente individui a sessi separati (**gonocorismo**); raro è l'**ermafroditismo** (es. in *Icerya purchasi*, Rincote Margarodide), cioè la presenza sia di organi riproduttori maschili sia femminili funzionanti nello stesso individuo di aspetto femminile.

Negli insetti ermafroditi le gonadi producono sia gameti maschili sia femminili che si autofecondano; il maschio compare saltuariamente e feconda l'individuo ermafrodita.

L'apparato riproduttore degli insetti è posto nell'addome al di sopra della catena ganglionare, sbocca generalmente nel nono urite, nei maschi, e nell'ottavo o nono urite, nelle femmine.

Gli **organi della riproduzione** sono:

- le **gonadi** (in numero di due) nel maschio sono i **testicoli**, mentre nelle femmine sono gli **ovari**;
- i **gonodotti pari** (in numero di due) nel maschio sono chiamati **vasi deferenti**, mentre nella femmina sono chiamati **ovidutti laterali**;
- il **gonodotto impari** (organo singolo) nel maschio è il **canale eiaculatore**, mentre nella femmina è l'**ovidutto comune**;
- i **genitali esterni** nel maschio sono costituiti dall'**organo copulatore** mentre nella femmina sono costituiti dall'**ovopositore**.

Agli organi descritti si aggiungono altri organi chiamati **organi accessori** che coadiuvano la funzionalità dell'apparato riproduttore; questi possono essere nel maschio vescicole seminali, ampolle eiaculatrici e ghiandole accessorie, mentre nella femmina calici ovarici, ghiandole accessorie, spermateca e borsa copulatrice.

#### Apparato genitale maschile

Le **gonadi** sono costituite da tanti **tubuli spermatici** in cui si differenziano i gameti maschili (**spermatozoi**); i tubuli negli insetti più primitivi sono liberi mentre in quelli più evoluti sono riuniti e contenuti dalla tunica peritoneale a formare i **testicoli**. In alcuni Lepidotteri si trovano più testicoli (6°, 7° e 8° urotergo) riuniti a formare lo scroto.

I **vasi deferenti** sono dei vasi di varia lunghezza che normalmente confluiscono nel gonadotto impari o dotto eiaculatore; a volte essi sboccano autonomamente all'esterno. In molti casi i tubi deferenti presentano delle dilatazioni chiamate **vescicole spermatiche** che hanno la funzione di accumulare temporaneamente gli spermatozoi che provengono dalle gonadi.

Il **gonodotto impari** nell'apparato maschile si chiama **canale eiaculatore** e sbocca all'esterno nell'organo copulatore; le pareti possiedono una tunica muscolare che contraendosi consente l'eiaculazione. A volte all'estremità del canale eiaculatore si forma una dilatazione chiamata **ampolla eiaculatrice**, che ha la funzione di risucchiare il liquido spermatico, dalle vescicole spermatiche, e quindi espellerlo.

Le **ghiandole accessorie**, quando sono presenti, affiancano il canale eiaculatore ed in esso immettono un secreto che ha la funzione di attivare e nutrire gli spermatozoi.

I **genitali esterni** si trovano nella maggioranza dei casi nel nono urite addominale.

L'organo copulatore è il proseguimento del dotto eiaculatore e si presenta in modo assai vario; normalmente la sua funzione è eiaculatoria e inseminante, ma spesso svolge anche altri compiti inerenti al comportamento copulatorio (afferrare e trattenere la femmina durante il coito, formare spermatofori - involucri contenenti gli spermatozoi - ed introdurli nell'ovidutto femminile). In generale nell'organo copulatorio possiamo distinguere due parti: una parte basale, a volte ridotta, ed una distale (edeago) che rappresenta l'organo copulatorio vero e proprio; la grande specificità delle forme permette ai tassonomi di classificare alcuni insetti mediante il riconoscimento dell'organo copulatore. Gli **spermatozoi** sono i gameti maschili e, nella generalità dei casi, non differiscono dagli spermatozoi degli altri animali; sostanzialmente sono formati da:

- **testa** contenente il nucleo;
- **collo** parte mediana;
- **coda** parte terminale di varia forma con funzione locomotoria.

Il complesso degli organi riproduttori maschili produce un fluido che viene chiamato **liquido seminale** o **sperma**, in esso sono contenuti gli spermatozoi dispersi nel plasma seminale, prodotto dalle ghiandole accessorie.

Il trasferimento degli spermatozoi dal maschio alla femmina non sempre avviene direttamente (copula) ma in alcuni casi si rende necessaria la formazione di spermatofori di varia forma e dimensione (ampolle, vescicole, ecc.).

#### Apparato genitale femminile

Le **gonadi** dell'apparato femminile si chiamano **ovari** e sono formate da uno o più tubuli ovarici - migliaia nelle termiti - detti **ovarioli**; in questi tubuli si differenziano le cellule germinali - **uova** - che, a volte, sono accompagnate da altre cellule con funzione trofica (trofociti).