

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 gonotremo 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 *Bombyx mori*.



Fig. 3.32 Ghiandola a feromoni di femmina di *Zeuzera 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, ampole 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 gonodotto 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).

In ogni ovario si possono distinguere tre zone:

- **filamento** che è la zona apicale costituita da un legamento che serve come sospenditore dell'ovario ancorandolo all'addome;
- **tubulo ovarico** che costituisce la parte più importante ed è la parte funzionale dell'ovario; in esso possiamo ulteriormente distinguere due parti:
 - il **germario** che è la parte distale che contiene gli oociti in maturazione;
 - il **vitellario** che è la parte prossimale che contiene gli oociti quasi maturi;
- **peduncolo** che costituisce la parte prossimale dell'ovario e lo connette al rispettivo ovidotto laterale.

Gli **ovidotti laterali** sono tubuli in cui la componente muscolare svolge la funzione di fare avanzare l'uovo in maturazione; iniziano dal peduncolo dell'ovario e sboccano nell'ovidotto impari, a volte direttamente all'esterno.

Il **gonodotto impari** comunica con l'esterno e si presenta suddiviso in due porzioni: quella prossimale detta **ovidotto comune** e quella distale chiamata **vagina**; questa può trasformarsi in un rudimentale utero per i pochi insetti vivipari. In alcuni casi la vagina può presentare una **borsa copulatrice** predisposta per facilitare la copula. La **spermateca** è una piccola sacca di varia forma e dimensione, non sempre presente o funzionante, in cui vengono accolti e conservati gli spermatozoi; essa sbocca nell'ovidotto comune mediante un canale fecondatore. La conservazione degli spermatozoi nella spermateca può avvenire anche per un tempo molto lungo (nelle api anche alcuni anni) ed è assicurata dalla presenza delle ghiandole spermatofili che producono secreti con funzione trofica.

Spesso si nota la presenza di un secondo foro genitale comunicante con l'interno: esso si rende necessario poiché un foro è utilizzato per la copula, l'altro per l'ovideposizione.

Le **ghiandole accessorie** sono ghiandole annesse all'apparato genitale; di norma sono ghiandole colleteriche con la funzione di produrre sostanze che consentano di fissare le uova ai vari supporti, che servono a proteggerle oppure a costruire ooteche ed infine a provocare reazioni nelle piante (galle). Sono presenti in vario numero e generalmente sboccano in vagina oppure direttamente all'esterno.

I **genitali esterni** femminili si identificano nell'**ovopositore morfologico**; esso è costituito da sei valve sclerificate, più o meno sviluppate e variamente formate, che hanno il compito di ovi-

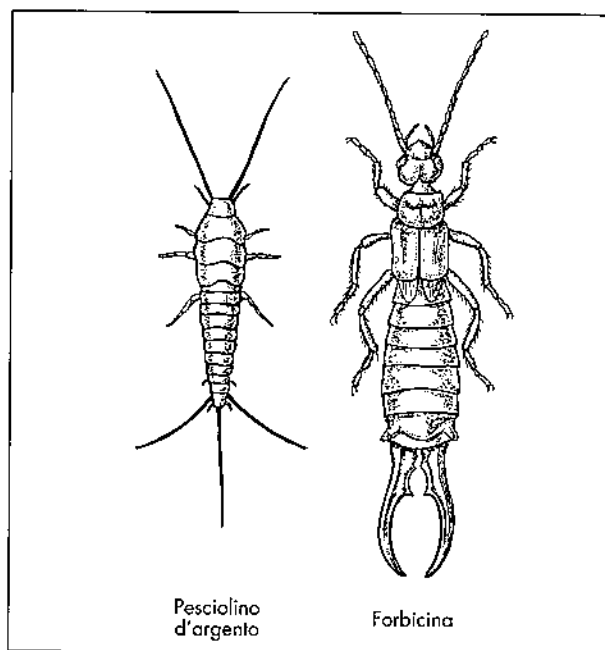


Fig. 3.33 Esempi di cerci.

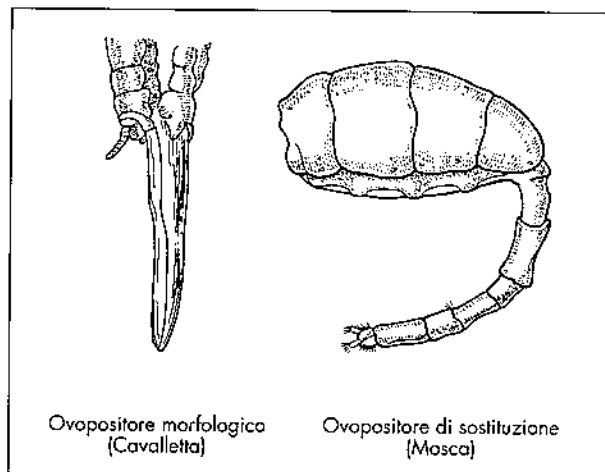


Fig. 3.34 Tipi di ovopositore.

deporre. L'ovideposizione, a seconda dei vari raggruppamenti sistematici, può avvenire su substrati oppure all'interno di tessuti, animali o vegetali. In alcuni ordini di insetti (Lepidotteri, Coleotteri, Ditteri e altri) manca l'ovopositore morfologico, in sua sostituzione si notano delle formazioni, dell'ottavo o nono segmento, o delle trasformazioni degli ultimi urti addominali, che vengono chiamate **ovopositori di sostituzione**. In alcuni casi l'ovopositore perde la sua funzionalità e diviene organo di difesa/offesa (aculeo). La **cellula uovo** è costituita da un nucleo, un protoplasma e da un tuorlo, con funzione nutrizionale; inoltre ogni uovo è provvisto di un corion (involucro esterno) e di una **membrana vitellina** (involucro interno).

Il **corion** è una struttura sufficientemente rigida che consente una certa protezione ed indeformabilità all'uovo, essa tuttavia è fornita di pori, quasi sempre localizzati ad un polo, che consentono l'entrata degli spermatozoi durante la fecondazione (l'uovo viene fecondato dopo la formazione del corion).

Riproduzione degli insetti

La riproduzione degli insetti avviene normalmente quando gli organi sessuali hanno raggiunto la piena funzionalità (maturità sessuale), cioè quando sono in grado di produrre i gameti e di effettuare, secondo le modalità di ogni specie, la inseminazione. Il raggiungimento della maturità sessuale è condizionato dalla presenza di ormoni (fattori intrinseci) e dall'ambiente in cui l'insetto vive (clima, presenza di feromoni, di cibo, ecc.).

Di norma il raggiungimento dello stadio di adulto (maturità somatica) coincide con la maturità sessuale e quindi la riproduzione è tipica dello stato immaginale dell'insetto: questa situazione prende il nome di **adresia**. A volte tuttavia avviene che la maturità sessuale anticipi, rispetto a quella somatica, e le gonadi siano attive in individui con caratteristiche somatiche giovanili: questa situazione viene definita **neotenia**. La **neotenia** è quasi sempre una prerogativa del sesso femminile, pur essendo presente anche nei maschi.

Gli insetti, come già accennato in precedenza, sono nella quasi totalità **gonocorici**; la **riproduzione**, pertanto, è tipicamente **anfigonica** e consiste nella partecipazione di entrambi i sessi nell'ottenimento della generazione filiale.

Tuttavia non è rara la **partenogenesi**, che consiste nell'autonoma capacità riproduttiva (senza l'intervento del gamete maschile) di certe uova virginali.

Anfigonia

La riproduzione anfigonica avviene con modalità molto diverse a seconda della specie e in alcuni casi la fecondazione si verifica anche in assenza dell'accoppiamento; in questi casi è la femmina che raccoglie lo sperma dall'ambiente.

Il comportamento riproduttivo della maggior parte degli insetti consta di una successione di fasi che possiamo raggruppare in tre diversi momenti.

1. AVVICINAMENTO DEI SESSI. Questa fase è caratterizzata dall'emissione di segnali e richiami messi in atto, da entrambi i sessi, allo scopo di permettere dapprima l'avvicinamento e quindi il riconoscimento di appartenenza alla stessa

specie. I segnali e i richiami possono essere di varia natura: feromoni di attrazione sessuale, suoni, luci, vibrazioni e altri. In questa fase normalmente la femmina emette segnali ed il maschio è attivo ricercatore delle compagne; tuttavia si conoscono casi in cui è il maschio ad attirare le femmine.

2. PRELIMINARI ALL'ACCOPIAMENTO. In questa fase si esplicano tutta una variatissima serie di comportamenti, preliminari all'accoppiamento, che vanno dall'emissione di feromoni afrodisiaci, all'esecuzione di danze, canti, voli pre-nunziali e alle offerte, a volte simboliche, di cibo; in alcuni casi la presenza di molti maschi contemporaneamente comporta combattimenti per il possesso della femmina.

3. ACCOPIAMENTO. In questa fase conclusiva si ha la traslazione dello sperma (libero o contenuto in spermatofori) dal maschio nel corpo della femmina; questa normalmente lo conserva nella spermateca. Lo sperma può essere trasferito direttamente nella spermateca oppure arrivare ad essa indirettamente attraverso il tegumento e l'emolinfa (in questi casi la fecondazione avviene mediante l'apparato circolatorio). La copula, che può avvenire in quiete oppure in movimento (locomozione, volo e nuoto), si svolge con modalità molto varie e può essere singola o ripetuta; in alcuni casi (es. ape domestica, Mantodei) è letale per i maschi che, dopo l'accoppiamento, soccombono.

Partenogenesi

La **partenogenesi** negli insetti è abbastanza frequente ed essenzialmente consiste nella capacità di filiazione di femmine non fecondate; in questi casi l'uovo vergine si sviluppa da solo e origina un nuovo individuo.

La partenogenesi si presenta con modalità diverse nei vari ordini in cui compare; per semplicità didattica possiamo fare alcune distinzioni. Se consideriamo il sesso delle filiazioni distinguiamo:

- *partenogenesi arrenotoca* genera solo maschi;
- *partenogenesi telitoca* genera solo femmine;
- *partenogenesi deuterotoca* genera sia maschi sia femmine.

Se consideriamo la frequenza della sua comparsa possiamo distinguere:

- *partenogenesi accidentale*, quando la sua comparsa è saltuaria e non legata a nessuno schema;
- *partenogenesi regolare*, quando la riproduzione partenogenetica avviene a cicli periodici.

Se consideriamo alcune caratteristiche citologiche possiamo distinguere:

- *partenogenesi apomittica*;
- *partenogenesi automittica*;
- *partenogenesi aploide*.

PARTENOGENESI APOMITTICA. Si caratterizza per la mancanza della meiosi e pertanto l'assetto cromosomico delle uova rimane **diploide**. L'uovo è in grado di iniziare la divisione zigotica ed originare un individuo che sarà geneticamente identico alla madre; questa partenogenesi è particolarmente stabile genotipicamente e le variazioni sono imputabili solamente a mutazioni.

Tra gli ordini che attuano questa strategia riproduttiva ricordiamo i Blattodei, gli Ortotteri, i Rincoti, alcuni Imenotteri, ecc.

PARTENOGENESI AUTOMITTICA. Si caratterizza per la presenza di una meiosi che si svolge in modo particolare; dapprima si produce normalmente l'uovo (aploide), successivamente si ristabilisce la situazione diploide mediante una delle seguenti possibilità:

- fusione del nucleo dell'uovo con il secondo globulo polare;
- fusione di due globuli polari;
- fusione dei due primi nuclei derivati dalla segmentazione.

In ogni caso si ottiene il ristabilimento della fase zigotica e la possibilità di produrre un nuovo individuo attraverso un'autofecondazione dell'uovo stesso.

Tra gli ordini che attuano questa strategia riproduttiva ricordiamo gli Ortotteri, i Tisanotteri, i Rincoti, ecc.

PARTENOGENESI APLOIDE. Si presenta come una partenogenesi di tipo facoltativo; infatti le femmine, normalmente fecondate, mantengono lo sperma nella spermateca e, facoltativamente, fecondano oppure non fecondano le uova.

L'uovo, fecondato oppure no, comunque si sviluppa e dà origine:

- dalle uova fecondate si originano delle femmine;
- dalle uova non fecondate (aploidi) si originano dei maschi.

Tra gli ordini che attuano questa strategia ricordiamo gli Imenotteri, per i quali è considerata tipica, i Rincoti, i Coleotteri, ecc.

Partenogenesi ciclica

Consiste in un'alternanza di generazioni partenogenetiche (apomittiche, automittiche o aploidi) con generazioni anfigoniche. L'alternanza può

verificarsi tra una generazione anfigonica e una partenogenetica (Imenotteri Cinipidi) oppure tra una anfigonica e più partenogenetiche.

Negli afidi che attuano quest'ultima strategia riproduttiva le femmine partenogenetiche (sessu-pare) in un certo momento della loro vita originano individui anfigonici; questi si accoppiano e producono uova fecondate destinate a svernare e a riprendere, nella primavera successiva, le generazioni partenogenetiche.

Partenogenesi geografica

Si presenta come una strategia riproduttiva attuata da popolazioni (sottospecie o razze), appartenenti a specie normalmente anfigoniche, che abitano areali sfavorevoli (latitudini molto elevate). Le generazioni partenogenetiche, spesso poliploidi, possono essere: *arrenotoche* (Imenotteri); *telitotoche* (l'uovo non fecondato origina femmine; in questo caso si hanno esplosioni esponenziali della popolazione con gravi danni per l'agricoltura (Rincoti)); *deuterotoche*.

Tra gli ordini che attuano questa strategia riproduttiva ricordiamo: Efemerotteri, Rincoti, Lepidotteri, Ditteri, ecc.

Pedogenesi

Si presenta come una strategia riproduttiva partenogenetica che avviene in individui ancora allo stadio giovanile soprattutto in alcuni ordini di *Olometaboli*. Le larve, ad un determinato momento del loro sviluppo, maturano le gonadi e producono uova da cui schiudono le larve che si nutrono della madre. La pedogenesi determina, quale vantaggio, una notevole accelerazione del ciclo riproduttivo.

La pedogenesi è stata riscontrata in alcuni Ditteri Cecidomidi ed in certi Coleotteri.

Poliembrionia

La poliembrionia è una strategia riproduttiva che può verificarsi sia partendo da uova fecondate sia da uova partenogenetiche e consiste nella possibilità di ottenere da un solo uovo molti individui (fino a 1500 in alcuni Imenotteri endoparassiti di Lepidotteri).

I figli dello stesso uovo sono identici in quanto frutto della segmentazione di un unico patrimonio genetico; di norma se l'uovo è fecondato nasceranno femmine, se invece è un uovo partenogenetico nasceranno maschi. La poliembrionia è stata verificata soprattutto nell'ordine degli Imenotteri.

Le diverse strategie riproduttive adottate nella classe degli insetti mostrano una notevole capacità di adattamento ai diversi ambienti trofici e climatici; i vantaggi della riproduzione anfigonica (grande variabilità del patrimonio genetico, possibilità di diffondere nel tempo e nello spazio la specie) possono essere svantaggi in ambienti in cui il clima, il nutrimento o altre condizioni riducono la possibilità degli incontri fecondanti o riducano drasticamente la popolazione. In questi casi la partenogenesi, la pedogenesi o la poliembriologia divengono strategie di salvataggio del patrimonio genetico, seppur senza variabilità nella popolazione.

Gli insetti sono per la maggior parte **ovipari**; alcuni sono **ovovivipari**, cioè depongono le uova quando l'embrione è ormai prossimo alla maturità; altri ancora sono **vivipari** e partoriscono individui più o meno sviluppati.

Uova e nidi

L'**ovideposizione** può avvenire su svariati substrati: nel terreno (es. cavallette, grillotalpa, ecc.), nell'acqua (le zanzare depongono uova, in grado di galleggiare, sulla superficie dell'acqua), sulle piante e anche internamente ai loro tessuti (legno compreso), nel corpo di vari animali, tra cui molti insetti, nei cadaveri, negli escrementi.

Le uova possono essere deposte singolarmente o riunite in gruppi di diversa forma (**ovature**): in placchette su foglie, tronchi, ecc., a manicotto attorno ad uno stelo, ecc. In entrambi i casi sono presenti sostanze adesivanti oppure strutture di ancoraggio o di supporto.

A volte le uova sono protette entro particolari strutture dette **ootecche**: nelle cavallette, per esempio, le uova sono interrate, mediante l'ovopositore, in astucci formati da particelle di terreno cementate tra loro dal secreto vischioso prodotto da ghiandole connesse con l'apparato riproduttore. Le mantidi depongono le proprie uova in ootecche di consistenza pergamenacea che incolano sui fili d'erba, sui rami di arbusti, sui sassi. Le femmine di certe farfalle (Limantridi) proteggono le uova, riunite in ovature, ricoprendole con le setole del proprio addome. Altri insetti riparano le uova entro grovigli di seta o di cera; le femmine di certe cocciniglie producono le uova entro sacchi cerosi (**ovisacchi**) che restano attaccati al loro corpo.

Gli insetti detti **galligeni**, depongono le uova all'interno dei tessuti vegetali; questi reagiscono alle punture di ovideposizione producendo strutture ipertrofiche dette galle; in esse le larve troveranno protezione e nutrimento. Alcuni Coleotteri

Scarabeidi coprofagi (es. *Geotrupes stercorarius*) depongono le proprie uova in pallottoline di sterco che vengono protette in celle sotterranee: le larve neonate si nutriranno fino a maturità degli escrementi accumulati in queste celle.

Caratteristici sono i nidi (**favi**) dei calabroni e di varie altre vespe sociali, costruiti impastando legno triturato con la saliva, ottenendo un materiale simile al cartone. Essi consistono in uno o più favi composti da celle in cui vengono deposte le uova e si sviluppano le larve.

I nidi di cera delle api, che in natura si ritrovano soprattutto nelle cavità degli alberi, sono formati da più favi di cera; essi constano di celle di covata in cui sono deposte le uova (una per cella) e di altre celle che servono da deposito del miele.

Vari insetti entomoparassiti, come molti Imenotteri, depongono le proprie uova all'interno o in prossimità del corpo di un insetto ospite, in modo che le larve possano trovare adeguato nutrimento.

3.3.9 Sviluppo embrionale

Lo sviluppo embrionale degli insetti inizia con la segmentazione del nucleo dell'uovo, fecondato oppure partenogenetico, e termina con la fuoriuscita della larva o della neanide dall'uovo stesso. Le prime cellule che si formano dalla segmentazione del nucleo migrano verso la periferia, vicino alla membrana vitellina, formando uno strato continuo chiamato **blastoderma**.

Successivamente il blastoderma forma ventralmente un ispessimento allungato che prende il nome di **stria germinativa**: questa è la sede citologica della futura evoluzione delle strutture dell'embrione e dalla quale prendono origine, in modo vario e complesso, i vari tessuti embrionali (ectoderma, mesoderma ed endoderma).

La stria germinativa si introflette nel tuorlo formando una cavità che viene chiamata **amniotica**, racchiusa da una membrana cellulare detta **amnios** e contenente un liquido; l'embrione si svilupperà in questo liquido.

Il complesso embrione ed amnios è racchiuso dalla **membrana sierosa**, derivata dal restante blastoderma; il tutto è contenuto dall'involucro esterno, il **corion**.

Dall'**ectoderma** derivano le seguenti principali strutture: esoscheletro ed endoscheletro, sistema nervoso, intestino anteriore e posteriore (stomodeo e proctodeo) e in certi casi anche parte del mesentero, trachee, condotti genitali, la maggior parte delle ghiandole interne ed esterne e, si ritiene, anche i tubi malpighiani (almeno in certi insetti); dal **mesoderma** si formano il sistema

muscolare, l'apparato circolatorio e la parte interna dell'apparato riproduttore; dall'**endoderma** sembra prendano origine l'intestino medio (mesentero) e, in certi insetti, i tubi malpighiani. Lo sviluppo dell'embrione è caratterizzato da movimenti all'interno del tuorlo (blastocinesi) che assicurano una migliore assunzione del nutrimento costituito dal tuorlo stesso; in questo periodo l'embrione forma i metameri e le varie appendici del capo e del torace.

I cataboliti vengono accumulati nella sierosa e al termine dello sviluppo embrionale la larva (o la neanide) inghiotte sia i cataboliti sia il liquido amniotico – a volte anche la sierosa – e quindi si appresta ad uscire.

Il meccanismo di fuoriuscita è vario e si avvale di organi appositamente approntati (oviruptori), oppure mediante le mandibole o per aumento della pressione sanguigna.

3.3.10 Accrescimento post-embrionale

Lo sviluppo post-embrionale dell'insetto inizia con la schiusa dell'uovo e la fuoriuscita della larva (o neanide) e termina al raggiungimento dello stato di adulto.

Questa fase è caratterizzata da una serie di tappe chiamate **mute**, che comportano il rinnovamento della cuticola e che scandiscono i tempi dell'accrescimento in peso o ponderale (continuo) e dell'accrescimento in lunghezza o volumetrico o lineare (discontinuo, determinato dalla relativa rigidità del tegumento).

L'insieme delle trasformazioni di natura anato-

mica, morfologica e fisiologica che avvengono nel corso delle mute e che caratterizza questa parte della vita dell'insetto – lo sviluppo post-embrionale – viene chiamato **metamorfosi**.

L'accrescimento dell'insetto fino al raggiungimento dello stadio adulto, come già evidenziato, è regolato da una serie di ormoni:

- l'*ormone cerebrale*, secreto dalle cellule neurocrine del protocerebro responsabile della stimolazione dei corpi allati e delle ghiandole toraciche a secernere i rispettivi ormoni;
- la *neotenina* o ormone giovanile prodotto dai corpi allati responsabile dell'accrescimento dell'insetto, mantenendone però inalterate le strutture;
- l'*ecdisione* o ormone della muta prodotto dalle ghiandole toraciche responsabile invece delle trasformazioni delle strutture nel corso dello sviluppo dell'insetto.

In particolare un aumento della concentrazione di ecdisione (in presenza però anche di neotenina) determina il verificarsi della muta (e della metamorfosi). Quando invece nell'insetto prossimo alla maturità viene a mancare la neotenina e si ha sola produzione di ecdisione si verifica la definitiva trasformazione dell'insetto dallo stadio giovanile in quello adulto.

Le mute

Come già è stato evidenziato, il corpo degli insetti, come quello di tutti gli Artropodi, è rivestito di cuticola; questo strato del tegumento essendo piuttosto rigido deve essere periodicamente rinnovato per consentire l'accrescimento dell'insetto: questo fenomeno prende il nome di **muta**.

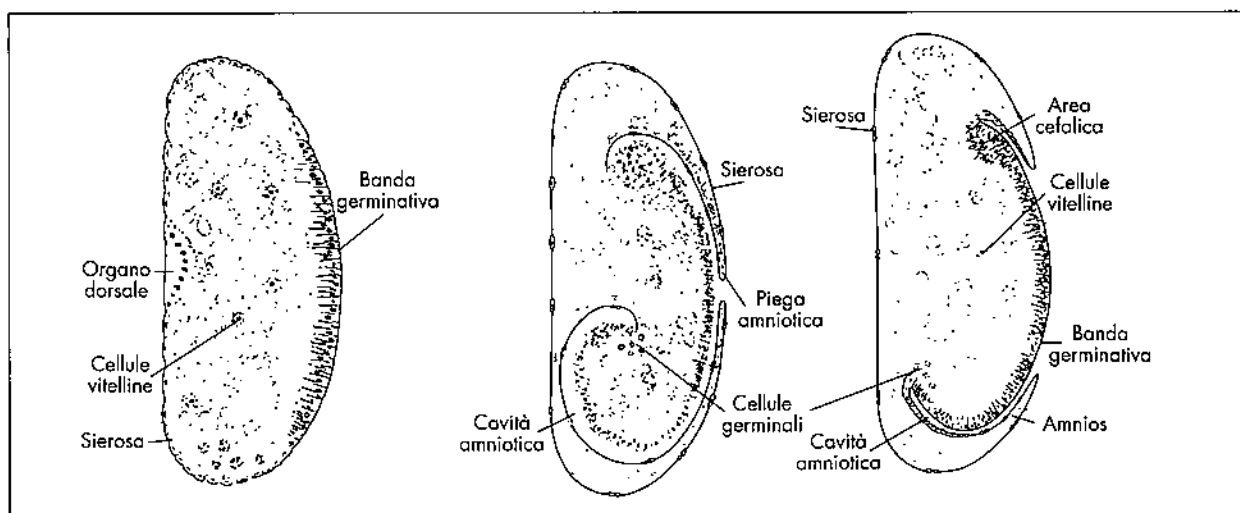


Fig. 3.35 Sviluppo embrionale di un insetto fino alla formazione dei foglietti embrionali e della banda germinativa (da Johannsen e Butt).

Il rinnovamento della cuticola interessa anche tutte le invaginazioni interne del tegumento: intima cuticolare della parte anteriore e posteriore dell'intestino, dei dotti genitali e delle trachee. I processi che avvengono durante la muta possono essere schematizzati come segue:

- le cellule dell'epidermide su stimolo dell'ecdisione ed in presenza di neotenina si moltiplicano ed aumentano di volume determinando il distacco della cuticola dall'epitelio; alcune di queste cellule secernono il **liquido esuviale**, sostanza ricca di enzimi che digeriscono la maggior parte delle sostanze della vecchia cuticola (con esclusione della sclerotina) che diviene molto sottile; le sostanze digerite vengono riassorbite dall'epidermide che le utilizza per la formazione della nuova cuticola;
- la vecchia cuticola quindi si apre lungo le linee di minore resistenza, caratterizzate dall'assenza dell'esocuticola, che generalmente sono situate a livello del capo e del torace. La rottura della cuticola avviene grazie a vari accorgimenti quali contrazione muscolare con conse-

guente aumento della pressione sanguigna, introduzione di aria nelle trachee che determina un maggior turgore del corpo, assunzione di acqua negli insetti acquatici, movimenti peristaltici, ecc. L'insetto quindi fuoriesce abbandonando la vecchia cuticola che viene chiamata **esuvia**.

Tra la fase di distacco della cuticola (detta *apolisi*) e la fase di abbandono dell'esuvia (*ecdisi*) intercorre un periodo di tempo variabile da qualche ora ad alcuni giorni o settimane da larva a pupa o da pupa ad adulto; questa fase dell'insetto, di durata appunto variabile è detta **fase farata**. Durante la muta e nei successivi primi momenti l'insetto attraversa un periodo molto critico per la sua sopravvivenza. L'insetto è costretto ad un'immobilità temporanea dovuta al corpo molle che non permette punti di attacco alle muscolature (tonofibrille); infatti occorre un certo tempo affinché avvenga la reazione tra l'ossigeno atmosferico e i composti proteico-chinonici per formare la sclerotina, parte dura del tegumento.

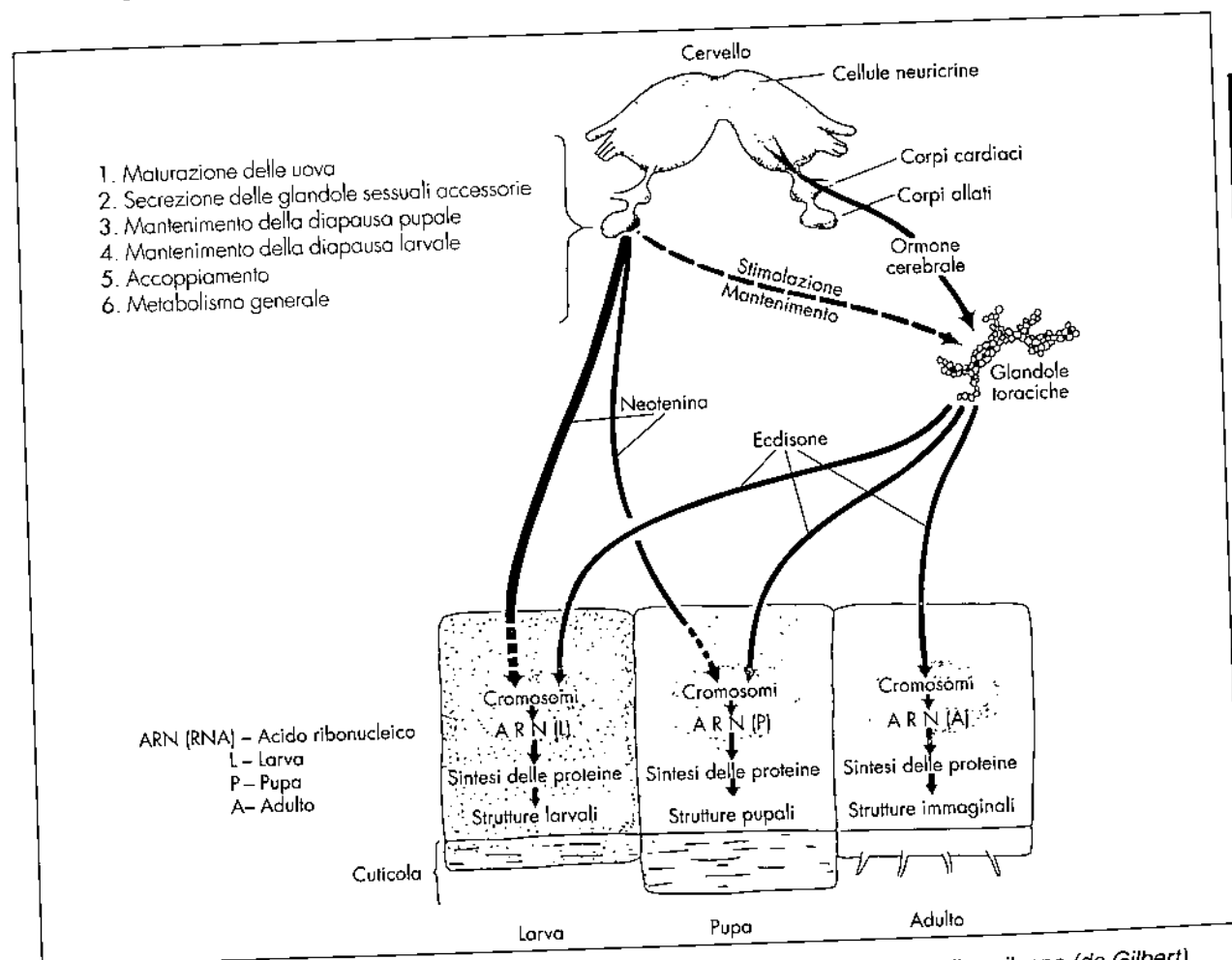


Fig. 3.36 Rappresentazione schematica del controllo endocrino dell'accrescimento e dello sviluppo (da Gilbert).

La muta inoltre rappresenta un momento importante per l'eliminazione dei cataboliti dell'insetto che vengono accumulati nell'esuvia.

Il numero delle mute è molto vario; nella generalità dei casi sono sufficienti 4 o 5 mute per raggiungere lo stato immaginale; in alcuni insetti acquatici (es. Odonati) sono necessarie anche 15 o 20 mute.

Il lasso di tempo tra una muta e l'altra si chiama **età**, mentre ogni tipo di insetto che esce da una muta si chiama **stadio**.

Metamorfosi

Durante lo sviluppo post-embrionale gli insetti sono soggetti a metamorfosi, cioè ad una serie di trasformazioni più o meno consistenti fino al raggiungimento dello stadio adulto.

I tipi di metamorfosi sono alquanto vari e complessi, potendo essere diversi anche tra i due sessi della stessa specie e quindi difficilmente schematizzabili; si possono comunque distinguere tre tipi fondamentali di metamorfosi:

- **ametabolia** caratteristica degli Atterigoti;
- **eterometabolia** o **metamorfosi diretta** o **incompleta** caratteristica degli Esopterigoti, insetti in cui le ali si formano da abbozzi esterni al corpo;
- **olometabolia** o **metamorfosi indiretta** o **completa** caratteristica degli Endopterigoti, insetti in cui le ali si formano da abbozzi interni al corpo.

Ametabolia

Sono considerati ametaboli i Dipluri ed i Tisanuri, insetti Atterigoti che non subiscono trasformazioni rilevanti nel corso dello sviluppo.

Le forme giovanili infatti sono simili all'adulto, primitivamente attero e lo sviluppo procede per mute che non comportano cambiamenti morfologici. In questa categoria vengono di solito inclusi anche gli altri Atterigoti caratterizzati da una limitata metamorfosi: i Collemboli, insetti *oligomorfi*, cioè dotati dalla nascita di un numero ridotto di segmenti addominali rispetto agli altri insetti (solo 6) che si mantiene tale anche nell'adulto (oligometabolia) ed i Proturi, *anamorfici*, cioè che nascono con un numero di segmenti addominali inferiore rispetto alla forma adulta ma che in seguito formano ulteriori uriti durante l'accrescimento post-embrionale (anametabolia). Gli stadi giovanili degli insetti ametaboli sono detti neanidi e lo sviluppo procede quindi secondo il seguente schema:

uovo → neanidi (di varie età) → adulto

Eterometabolia

L'insetto che schiude dall'uovo, detto **neanide**, è simile all'adulto da cui differisce principalmente per le dimensioni ridotte, l'immaturità dell'apparato sessuale e per la mancanza delle ali. La neanide per successive mute si trasforma in **ninfa**, caratterizzata dalla presenza degli abbozzi alari; dopo una serie di stadi ninfali, durante i quali le ali crescono gradualmente, la ninfa si trasforma in adulto.

Il modello di sviluppo è quindi riconducibile alla seguente sequenza:

uovo → neanidi → ninfe → adulto

Nell'ambito dell'**eterometabolia** possono essere fatte ulteriori suddivisioni: *pseudoametabolia*, *paurometabolia*, *emimetabolia*.

Inoltre vengono compresi nell'eterometabolia anche altri tipi di metamorfosi che si discostano però per alcune particolarità dallo schema fondamentale di sviluppo degli eterometaboli (*prometabolia* e *neometabolia*).

La grande varietà delle specie di questa classe ci fornisce la dimensione delle possibili variabili al modello proposto; abbiamo infatti insetti eterometaboli che percorrono altre vie.

PSEUDOAMETABOLIA. Questa metamorfosi è tipica degli insetti atteri per atterismo secondario come gli Anopluri e i Mallofagi, tutti privi di ali per adattamento alla vita parassitaria, e le forme attere di ordini di esopterigoti normalmente alati (Blattoidei, Isotteri, Fasmidi, Psocotteri, Tisanotteri, ecc.). In questo caso lo stadio giovanile è molto simile all'adulto; il modello di sviluppo è riconducibile alla seguente sequenza:

uovo → neanidi → adulto

PAUROMETABOLIA. Questa metamorfosi è tipica degli insetti le cui forme giovanili vivono nello stesso ambiente degli adulti (Ortotteri); dall'uovo nascono individui privi di ali ma simili agli adulti. Lo sviluppo prevede neanidi e ninfe di diverse età. Il modello di sviluppo è riconducibile alla seguente sequenza:

uovo → neanidi di 1ª e 2ª età → ninfe di 1ª e 2ª età → adulto

EMIMETABOLIA. Questa metamorfosi è tipica degli insetti le cui forme giovanili vivono in ambiente diverso dagli adulti (Odonati) e che differiscono notevolmente da questi; lo sviluppo è del tutto simile a quello precedente anche se possono a volte comparire forme sub-immaginali.

PROMETABOLIA. Questa metamorfosi prevede nello sviluppo post-embrionale una fase intermedia tra lo stato ninfale e quello adulto; questo stadio è chiamato **sub-immagine**. Occorre una muta affinché la sub-immagine divenga immagine vera e propria. L'ordine degli Efemerotteri fornisce il tipico esempio del percorso descritto. Il modello di sviluppo è riconducibile alla seguente sequenza:

uovo → neanidi → ninfe → sub-immagine → adulto

NEOMETABOLIA. Questa metamorfosi può essere ritenuta una tappa intermedia tra eterometabolismo e olometabolismo, infatti alcuni degli stadi ninfali sono inattivi, simili alle pupe degli olometaboli. Negli insetti neometaboli (Tisanotteri e Coccidi maschi) le ali non si formano gradatamente ma compaiono nella muta immediatamente prima dell'adulto. Dall'uovo esce una neanide che poi muta negli stadi di pre-ninfa e ninfa, a livello dei quali si hanno profonde modificazioni istologiche; successivamente si forma l'insetto adulto. I due stadi di pre-ninfa e ninfa sono praticamente inattivi. Il modello di sviluppo è riconducibile alla seguente sequenza:

uovo → neanide → pre-ninfa → ninfa → adulto

Olometabolismo

Nella metamorfosi **indiretta** (olometabolismo) l'insetto esce dall'uovo come **larva** con forma completamente diversa dall'adulto che è alato (o secondariamente attero); dopo una serie di mute che le consentono solo un aumento delle dimensioni ponderali e lineari, ma che non ne cambiano la forma, la larva raggiunge la maturità.



Fig. 3.37 Cavalletta in muta.

3.3 Anatomia e fisiologia

Tab. 3.2

Tipi di metamorfosi	
Ametabolismo Prometabolismo	
Eterometabolismo	Pseudoametabolismo Paurometabolismo Emimetabolismo
Neometabolismo	
Olometabolismo	Euolometabolismo Ipermetabolismo Criptometabolismo
Catametabolismo	

Successivamente si trasforma in uno o più stadi (**eopupa e pupa**) caratterizzati da immobilità, afagismo e in cui si attuano le profonde trasformazioni (es.: formazione delle ali) che fanno intravedere la differenziazione immaginale. Dalla pupa sfarfalla l'insetto adulto.

Nell'ambito di questa strategia olometabolica insorgono variabili che possono essere ricondotte a tre percorsi fondamentali.

EUOLOMETABOLIA. Rappresenta l'olometabolismo in senso stretto; la larva schiusa dall'uovo si accresce e per successive mute si ingrossa fino alla sesta età quando raggiunge la maturità. Successivamente si trasforma in eopupa che pur avendo caratteristiche proprie è ancora simile alla larva, quindi in prepupa (indurita e non pigmentata) ed infine in pupa vera e propria. L'adulto rappresenta l'ultimo stadio. Lo sviluppo è riconducibile alla seguente sequenza:

uovo → larve (di più età) → eopupa → prepupa → pupa → adulto

IPERMETABOLIA. Rappresenta una olometabolismo più complessa nel cui percorso post-embrionale compaiono forme larvali morfologicamente diverse, contrariamente alla olometabolismo classica in cui le larve hanno sempre la stessa forma; infatti nella ipermetabolismo assistiamo alla comparsa di due forme larvali:

- *larva di primo tipo* che rappresenta l'insetto appena uscito dall'uovo; questo stadio può dipendere da una funzionale schiusa anticipata delle uova oppure da motivi strettamente biologici del ciclo dell'insetto;
- *larva di secondo tipo* che in questo stadio si presenta diversa dalla larva neonata, si comporta come le larve olometabole.

Un esempio pratico lo si riscontra nel Coleottero Meloide *Macrosclagon ferrugineum* F., parassita di un Imenottero Eumenide (*Rhyngium oculatus* Spin.).

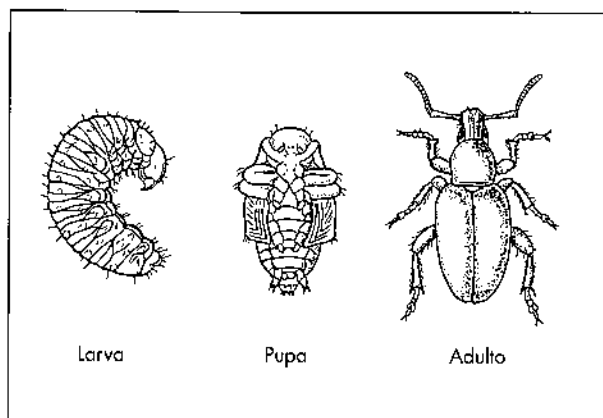


Fig. 3.38 Stadi di sviluppo di un insetto olometabolo (Oziorrinco - Coleottero).

Il *Macrosciagon* invece di deporre le uova direttamente nelle cellette del *Rhynchium*, le depone sui fiori da lui frequentati, per cui quando l'Imenottero passa, la larva del primo tipo del *Macrosciagon* vi si aggancia (grazie a strutture particolari presenti solo in questa età), e con lui va nelle cellette o nei nidi attaccando le sue larve. Successivamente il *Macrosciagon* si trasforma in larve di età successive o di 2° tipo, apode e molli, tipiche larve parassite che, come tali, non avrebbero potuto agganciarsi al *Rhynchium*; da qui la necessità di larve di 1° tipo diverse dalle altre.

Lo sviluppo è riconducibile alla seguente sequenza:

uovo → larva 1° tipo → larva 2° tipo →
eopupa (prepupa) → pupa → adulto

CRIPTOMETABOLIA. Si tratta di una metamorfosi nascosta e che nella maggioranza dei casi avviene all'interno dell'uovo; alla schiusa dell'uovo possiamo avere:

- immediatamente un adulto;
- una larva matura che subito diviene pupa.

Le uova di questi insetti sono di grandi dimensioni allo scopo di contenere le sostanze nutritive per sostenere l'intero sviluppo. È uno sviluppo tipico degli insetti che vivono all'interno di nidi o caverne o comunque in ambienti adatti agli stadi adulti. Lo sviluppo è riconducibile alla seguente sequenza:

uovo → (larva) → (pupa) → adulto

Nel considerare la metamorfosi degli insetti Pterigoti abbiamo affermato che essa si distingue fondamentalmente in due modelli, quello degli eterometaboli e quello degli olometaboli; tuttavia

per alcuni di essi le trasformazioni non terminano con il raggiungimento dello stadio di adulto ma, per motivazioni di natura funzionale, ecologica ed etologica, continuano.

Queste trasformazioni sono normalmente di tipo involutivo per cui alcuni organi (zampe, ali) regrediscono o scompaiono man mano che l'insetto procede verso lo stadio di adulto.

Questa metamorfosi, comune alla etero/olometabolia, è chiamata **catametabolia** per l'inferiore organizzazione corporea degli stadi adulti rispetto a quelli giovanili. In questa metamorfosi la regressione può avvenire attraverso gli stadi postembrionali prima di raggiungere lo stadio adulto, oppure si può verificare anche quando l'insetto ha già raggiunto lo stadio di immagine (adulto involuto), in questo ultimo caso si parla di **pseudocatametabolia**.

3.3.11 Stadi post-embryionali

La descrizione degli avvenimenti che caratterizzano lo sviluppo post-embryonale ha catalogato una serie di **stadi** (intesi come l'individuo che esce da una muta) molto diversificati e con caratteristiche tali da meritare una dettagliata analisi che ne consenta un adeguato riconoscimento morfologico, indispensabile per chi opera nella difesa delle coltivazioni.

La presenza di diverse strategie metamorfiche, con una ben precisa individuazione degli stadi, ci consente di fare una prima discriminazione:

- ametaboli ed eterometaboli sono insetti caratterizzati da stadi simili all'adulto che vengono chiamati neanide e ninfa;
- olometaboli sono insetti caratterizzati dalla predominante presenza della larva, stadio ben diverso dall'adulto, cui seguono stadi preimmaginali come la eopupa e la pupa.

Al termine dello sviluppo, indiretto o diretto, sfarfalla l'insetto **adulto (stadio immaginale)**.

Ametaboli ed eterometaboli

La **neanide** è molto simile all'insetto adulto dal quale differisce solo per la dimensione e per la mancanza di ali, nel caso di adulti alati; negli insetti atteri primitivi e negli atteri secondari rappresenta l'unica forma preimmaginale, praticamente identica all'adulto.

La **ninfa**, presente negli insetti alati, morfologicamente identica all'adulto, differisce da esso solo per la non funzionalità delle ali, del sistema riproduttore e per le ridotte dimensioni.

Olometaboli

La **larva**, stadio tipico degli insetti Endopterigoti, schiude dall'uovo con una forma molto diversa dall'adulto e la mantiene fino al raggiungimento della maturità larvale che di norma avviene dopo alcune mute ed un consistente accrescimento ponderale, volumetrico e lineare.

La vita larvale può essere molto breve (alcuni giorni - zanzare) ma anche molto lunga (alcuni anni - Coleotteri Cerambycidae) ed è caratterizzata da un'intensa attività nutrizionale. Lo stadio larvale rappresenta un'evoluzione innovativa in quanto consente all'insetto di usufruire di due ambienti alimentari: quello larvale, appunto, e quello di adulto.

La diversa morfologia delle larve nei vari ordini ne distingue essenzialmente quattro tipi:

- protopode;
- polipode;
- oligopode;
- apode.

Le larve **protopode** sono caratteristiche per il grande sviluppo del capo e del torace, mentre l'addome è notevolmente più piccolo, sono tipiche di uova con scarso nutrimento. Si presentano negli Imenotteri Terebranti (parassitoidi) ipermetaboli.

Le larve **polipode** si caratterizzano, oltre che per la tipica forma di bruco (eruciforme), per la presenza di zampe toraciche e di pseudozampe addominali. Il corpo delle larve polipode si presenta subcilindrico con tegumenti molli e con apparato boccale masticatore tipico. Sono tipiche dei Lepidotteri, dei Mecotteri e di certi Imenotteri (Sinfiti).

Il riconoscimento delle larve si basa sia sulla presenza di papille sericiformi o della tipologia degli ocelli sia sulla localizzazione delle pseudozampe addominali, e per queste ultime distinguiamo:

- **larva di Mecottero**, le pseudozampe partono dal primo urite;
 - **larva di Imenottero Sinfite**, le pseudozampe partono dal secondo urite;
 - **larva di Lepidottero**, le pseudozampe partono dal terzo o dai successivi uriti.
- Le pseudozampe sono appendici accessorie poco funzionali alla deambulazione.

Le larve **oligopode** si caratterizzano per la presenza delle sole zampe toraciche che spesso sono molto lunghe. Mancano delle pseudozampe che in casi rari sono sostituite da urogonfi (nono urite) o dal pigopodio (o pigopodi) (decimo urite); queste formazioni non hanno funzionalità deambulatoria ma solo di attacco al substrato. Secondo il Berlese rappresentano la massima evoluzione larvale; hanno, nella maggioranza dei casi, apparato masticatore spesso modificato. Sono caratteristiche della maggior parte dei Coleotteri, ma si ritrovano anche in altri ordini tra cui i Neurotteri ed i Tricotteri.

Le larve oligopode assumono varie forme che possono essere raggruppate nei seguenti principali tipi:

- **campodeiformi**, definite così per la rassomiglianza agli insetti del genere *Campodea* (Dipluri). Si presentano allungate, agili e snelle; hanno spesso capo prognato e un regime alimentare zoofago;
- **onisciformi**, definite così per la rassomiglianza ai Crostacei terrestri del genere *Oniscus*

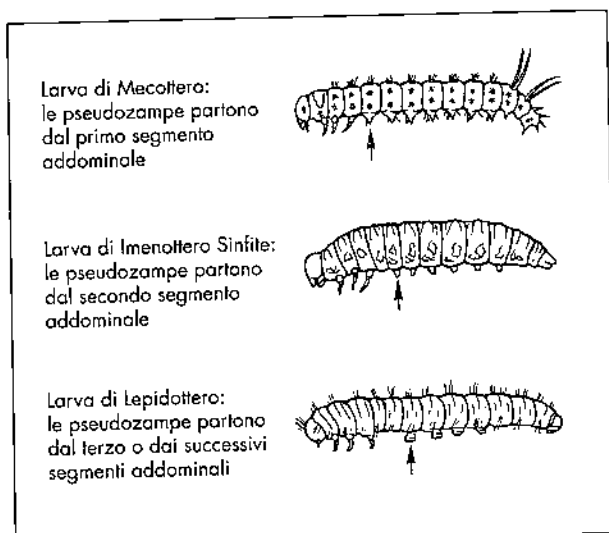
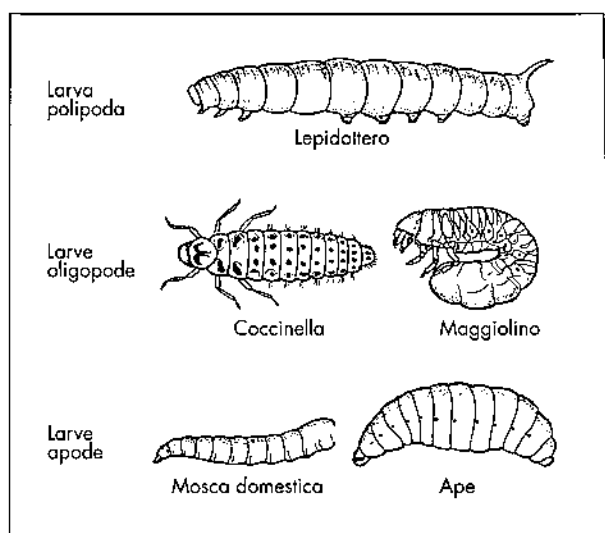


Fig. 3.39 A sinistra: principali tipi di larve; a destra: diversi tipi di larve polipode.

(porcellini di terra); come questi presentano segmenti toracici ed addominali sensibilmente allargati ed hanno la caratteristica di arrotondarsi su se stesse. Sono tipiche di alcuni Coleotteri Stafilinidi;

- **melolontoidi**, definite così per la rassomiglianza allo standard individuato nella larva di *Melolontha melolontha* (Coleottero Scarabeide). Si presentano con il corpo arcuato e con i segmenti addominali (4° e 5° urite) molto ingrossati, contrariamente alle altre larve che normalmente si assottigliano.

Le larve **apode** si caratterizzano per l'assoluta mancanza di zampe e sono presenti in numerosi ordini: Ditteri, Imenotteri, Coleotteri, ecc. La forma varia notevolmente ma può essere rapportata a tre modelli fondamentali: *claviformi*, *vermiformi* e *cirtosomatiche*.

La **pupa** è lo stadio che segue quello larvale e si presenta generalmente immobile ed afago. Rappresenta lo stadio in cui avvengono i cambiamenti metamorfici più eclatanti che trasformano la larva in adulto; un esempio per tutti il bruco e la farfalla. Lo stadio di pupa per le sue caratteristiche di immobilità ed afagia e di grandi trasformazioni citologiche rappresenta un momento molto delicato nella vita dell'insetto che si presenta inerme all'ambiente che lo circonda.

Si riconoscono due tipi fondamentali di pupe:

- *exarate*;
- *obtecte*.

Le **pupe exarate** sono molli e delicate; le varie appendici del futuro adulto sono libere, cioè ricoperte singolarmente dalla cuticola, ed appressate al corpo. Lo sfarfallamento lascia generalmente un

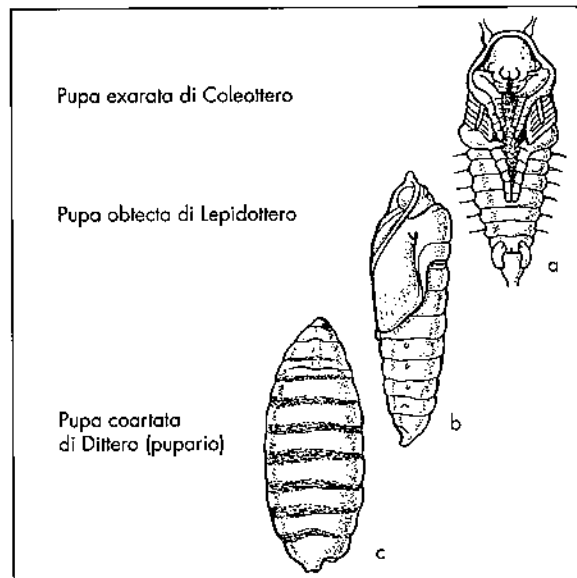


Fig. 3.40 Tipi di pupe. a) Pupa exarata di Coleottero; b) crisalide di Lepidottero (è una pupa oblecta); c) pupario di Dittero Brachicero.

ammasso informe di cuticola (Coleotteri, Imenotteri, Neurotteri, Mecotteri, diversi Ditteri, ecc.). Le **pupe oblecte** sono sclerificate e rigide; varie appendici sono unite al corpo, il tutto è racchiuso da un involucro che lascia intravedere forme del futuro insetto. Lo sfarfallamento lascia in genere, un involucro aperto che conserva ancora la forma della pupa. Sono tipiche della maggior parte dei Lepidotteri, ma si trovano anche diversi Coleotteri, Ditteri e certi Imenotteri.

A seconda del **tipo di protezione** si possono distinguere:

- **pupe anoiche** che sono pupe sprovviste di protezione (nude); a volte sono appese a filamenti o cordoni di seta che le ancorano al substrato (Lepidotteri);

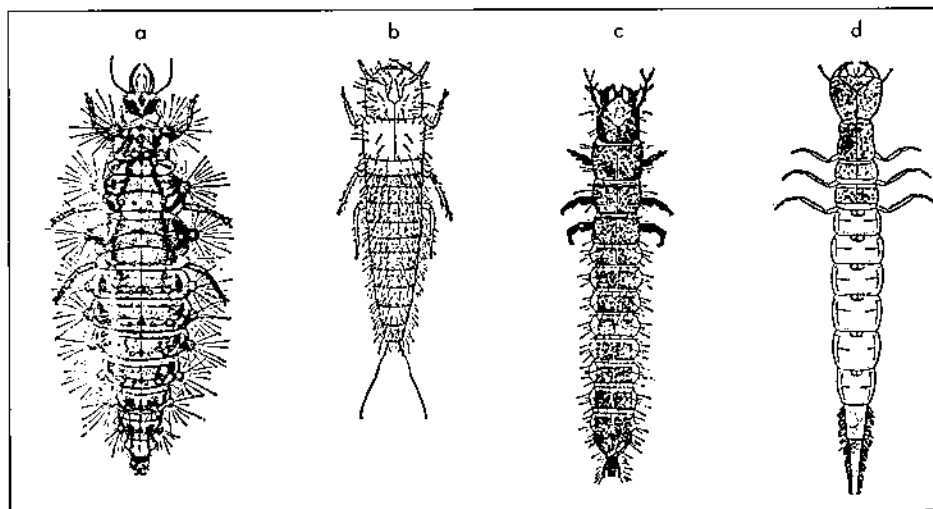


Fig. 3.41 Quattro tipi di larve campodeiformi, cioè agili e mobilissime. a) Larva di Neuroottero; b) larva di Meloide (Coleottero); c) d) larve di Coleotteri dei quali l'ultima vive nell'acqua.

- **pupe emioiche** che sono protette solamente in parte dall'ultima esuvia larvale (Coleotteri);
- **pupe evoiche** che sono interamente protette da materiali vari (seta) a formare un bozzolo vero e proprio; sono tipiche dei Lepidotteri (baco da seta).

In alcuni Ditteri (Ciclorafi) la pupa è racchiusa in un involucro rigido detto *pupario* formato dalla cuticola dell'ultimo stadio larvale. Questo tipo di pupa è detta *coartata*.

Lo stadio di **adulto** viene raggiunto al momento della fuoriuscita dall'ultimo stadio pre-immaginale; questo momento viene chiamato **sfarfallamento**.

Sfarfallamento

Lo sfarfallamento è influenzato dai fattori climatici ambientali ed avviene direttamente o indirettamente a seconda dei meccanismi di apertura del pupario. L'insetto neosfarfallato si presenta molle, depigmentato e deve provvedere alla distensione delle ali mediante un aumento della pressione della emolinfa o per immissione di aria nelle tracheole; successivamente si indurisce la cuticola e quindi l'immagine acquista la sua forma definitiva.

Negli insetti adulti il maschio e la femmina possono essere identici o presentare *dimorfismo sessuale*, cioè i due sessi differiscono per qualche carattere; in particolare si possono distinguere le seguenti differenze principali:

- *dimegetismo sessuale* ossia una differenza di dimensioni; di solito il maschio è più piccolo della femmina;
- *dicromismo sessuale* ossia la differenza di colore tra maschio e femmina;
- *diclagismo sessuale* ossia la capacità di emettere suoni che può essere solo del maschio o solo della femmina;
- *difausismo sessuale* ossia la capacità di emettere luci più o meno intense; di solito la femmina è più luminosa;
- *diosmismo sessuale* ossia la capacità di emettere odori o sostanze attrattive;
- *dioplismo sessuale* ossia la presenza di organi di difesa/offesa presenti nell'uno o nell'altro sesso;
- *difagismo sessuale* ossia il diverso regime alimentare dei due sessi.

Il dimorfismo sessuale si può presentare anche in altri modi più complessi: per esempio in certi insetti la femmina, oltre ad essere più grossa del maschio può presentare anche ali atrofiche; nelle cocciniglie e in particolare tra i Diaspididi, men-

tre i maschi hanno di solito ali, zampe e antenne normalmente sviluppate, le femmine sono attere, prive di zampe e di antenne.

Negli insetti inoltre è noto anche il fenomeno del **polimorfismo**, cioè l'esistenza nell'ambito di una specie di adulti diversi per qualche carattere, in uno dei due sessi o in entrambi i sessi. Negli insetti sociali (es. api, formiche, termiti), per esempio, sono presenti individui differenti appartenenti a caste diverse. Il polimorfismo si registra anche in certi Ortoteri come le locuste in coincidenza con la fase gregaria e quella solitaria; negli afidi si ha la comparsa di femmine differenti a seconda delle generazioni che si susseguono nel corso dell'anno: femmine partenogenetiche, vivipare (primavera-estate) che possono essere inoltre attere o alate e femmine anfigoniche ovipare (autunno). In alcuni insetti ancora, si assiste alla comparsa di forme chiare e di forme scure legata all'alternanza stagionale o alla predazione selettiva, come nel caso del melanismo industriale.

Infine negli adulti di certi insetti (es. Lepidotteri) si verifica occasionalmente un particolare fenomeno detto **ginandromorfismo**. Esso consiste nella presenza nello stesso individuo di zone del corpo dai caratteri maschili e femminili: per esempio la metà sinistra del corpo è di un sesso e l'altra metà dell'altro.

Lo stadio adulto rappresenta il raggiungimento della maturità riproduttiva e quindi è essenzialmente deputato a questa funzione che, a seconda della durata della vita dell'insetto, può essere svolta immediatamente dopo lo sfarfallamento in modo univoco oppure può essere protratta per molto tempo e continuativamente (termiti, api).

3.4 Insetti ed ecosistema

Il ruolo degli insetti nell'ecosistema

Gli insetti appartengono al grande raggruppamento dei consumatori ed in particolare gli insetti fitofagi sono consumatori primari, quelli zoofagi sono consumatori secondari o terziari. Molti si nutrono di resti vegetali e/o animali e rientrano pertanto nella categoria dei detritivori, organismi essenziali nella demolizione della sostanza organica, processo indispensabile al fine del riciclo della materia e dell'energia per il sostentamento degli ecosistemi.

Relazioni con l'ambiente fisico

Le relazioni tra esseri viventi ed ambiente fisico sono importanti perché condizionano la vita e lo sviluppo dei viventi, agendo quindi anche da fattori di contenimento delle specie. Per gli insetti i fattori fisici che rivestono particolare rilevanza sono la temperatura, l'umidità e la luce.

Il tipo di suolo e le sue caratteristiche chimico-fisiche possono inoltre condizionare l'esistenza degli insetti che vivono nel terreno, per tutto o per parte del loro ciclo vitale. I suoli prevalentemente sabbiosi ed aridi, per esempio, ostacolano la vita di diversi insetti fitofagi come gli Elateridi (Coleotteri) e le Nottue (Lepidotteri) che invece proliferano abbondantemente in quelli ricchi di humus.

Temperatura e umidità

La temperatura è un fattore determinante nella vita degli insetti, infatti essi non posseggono una capacità intrinseca di termoregolazione.

La temperatura è quindi un fattore limitante per gli insetti; tutte le loro attività biologiche si svolgono in funzione del livello termico ambientale che peraltro non deve scostarsi molto dai valori ottimali. In ambienti termici al limite del minimo e massimo vitale gli insetti riducono le proprie attività vitali per superare i momenti di crisi. L'effetto limitante della temperatura è altresì legato all'umidità dell'aria; l'eccessiva aridità dell'atmosfera tende a far disidratare il corpo degli insetti, specialmente se allo stadio larvale.

Luce

Al pari degli altri viventi anche gli insetti sono sensibili alla luce, nei confronti della quale manifestano comportamenti legati sia all'intensità luminosa sia al fotoperiodo, cioè alla durata del periodo luminoso (ore di luce al giorno).

Per quanto concerne l'intensità luminosa possiamo distinguere insetti diurni, crepuscolari e notturni; in alcune specie le forme preimmaginali vivono in ambiente privo di luce mentre gli adulti sono diurni. Il fotoperiodo rappresenta un fondamentale regolatore esterno delle attività di sviluppo, riproduzione e adeguamento dei cicli biologici al susseguirsi delle stagioni.

Fenomeno della diapausa

La diapausa è un periodo piuttosto lungo di tempo in cui tutte le attività vitali dell'insetto sono ridotte al minimo. La diapausa rappresenta la

risposta degli insetti alle avverse condizioni ambientali che possono anche essere di natura nutrizionale. Questa sosta è legata alle stagioni: normalmente si tratta di un ibernamento, tuttavia sono possibili anche diapause estive (estivazioni) che consentono all'insetto di superare l'aridità e le alte temperature estive.

La temperatura e soprattutto il fotoperiodo sono i fattori che innescano il processo biochimico ormonale responsabile del fenomeno.

Rapporti con gli altri organismi

I rapporti che si possono instaurare in una biocenosi sono di varia natura e si inseriscono nel contesto generale del *vivere insieme* che comporta interazioni mutualistiche, di commensalismo, di predazione e parassitismo.

Interazioni con i vegetali

Nella classe degli Insetti molte specie intrattengono rapporti con i vegetali; queste relazioni sono fondamentalmente di natura trofica, in questo caso si parla di *fitofagia*. Tuttavia in certi casi si instaura un rapporto ancor più stretto che consente all'insetto di vivere parte o tutta la sua vita all'interno del vegetale ospite (insetti endofiti), trovando in esso rifugio e alimento.

I fitofagi utilizzano i vegetali come fonte di alimento; si distinguono insetti che succhiano la linfa (*fitomizi*) e insetti che asportano i tessuti vegetali. In quest'ultimo caso possono essere ulteriormente distinti insetti che vivono e si nutrono all'interno dei tessuti stessi (*minatori*) e insetti che si nutrono dei tessuti rimanendone all'esterno (es. le larve di defogliatori).

Certe specie con le punture inflitte alle piante per nutrirsi o per deporre le uova provocano alterazioni morfologiche nei tessuti vegetali, dette *galle* o *cecidii*, che consentono all'insetto di trovare contemporaneamente rifugio e nutrimento. Gli insetti che più comunemente producono galle (*insetti galligeni*) appartengono ai Ditteri Cecidomidi (es. galle su lampone, su bosso), agli Imenotteri Cini-pidi (es. galle sulle querce) e a certi Rincoti Afidoidei (es. i Pemfigidi su olmo, pioppo).

Alcune specie di insetti intrattengono rapporti mutualistici con le piante superiori: l'insetto, alla ricerca del nutrimento, visita molti fiori e inconsapevolmente favorisce l'impollinazione incrociata (*insetti pronubi*).

Nella grande varietà di rapporti intercorrenti tra il mondo vegetale e gli insetti, di particolare interesse sono i fenomeni di antibiosi da parte delle piante: essi determinano la morte dell'insetto o

comunque alterazioni del metabolismo che ne compromettono la normale vitalità o la riproduzione. Certe specie vegetali, infatti, possono produrre sostanze tossiche per i fitofagi, oppure sostanze ormonali che interferiscono sul loro sviluppo imitando l'azione dell'ormone della muta (ecdisione) e di quello della giovinezza (neotenia) e chiamate rispettivamente *fitoecdisoni* e *juvenoidi naturali*.

Queste proprietà conferiscono una certa resistenza alla pianta nei confronti dei fitofagi.

Diverse di queste sostanze estratte dalle piante, ma anche da alcuni animali (Celenterati, Anellidi, ecc.), sono state riprodotte per via sintetica e vengono attualmente utilizzate come insetticidi: *ecdisoni* e *juvenoidi sintetici* o IGR (regolatori di crescita, *Insect Growth Regulators*).

Le piante infine possono emettere anche sostanze chimiche (*messaggeri chimici* o *semiochimici*) per difendersi dagli erbivori; queste sostanze possono essere percepite anche da certi insetti fitofagi che in questo modo sono facilitati ad individuare la pianta di cui si nutrono.

Queste sostanze sono identificabili con i *cairomoni*: esse sono infatti utili alla specie che li riceve (insetto fitofago), ma non alla pianta che li emette.

Le stesse sostanze possono essere utilizzate anche dagli entomofagi, che guidati in questo modo verso la pianta possono più facilmente trovare il fitofago.

In questo caso i messaggeri chimici fungono anche da *sinomoni*, cioè da sostanze utili sia alla pianta che li emette, sia alla specie che li riceve (insetto entomofago).

I sinomoni che richiamano gli entomofagi sono costituiti da composti volatili del nettare dei fiori, dei frutti e di altri organi vegetali.

Interazione con altre specie animali

Diversi insetti trovano ospitalità e nutrizione nell'ambito di varie specie animali: in particolare molte sono le specie che si comportano da parassite nei confronti di vertebrati, tra cui diversi animali domestici (es. i vari pidocchi dei suini, dei bovini e degli avicoli).

D'altra parte numerosi vertebrati, soprattutto uccelli e mammiferi insettivori, sono predatori di insetti e contribuiscono così al controllo delle loro popolazioni. I rapporti tra insetti ed altri Artropodi e specialmente le relazioni tra insetti di diversa specie (relazioni interspecifiche) meritano una particolare attenzione perché forniscono le informazioni su cui si basa l'applicazione di alcune forme di lotta biologica per la difesa delle coltivazioni.

Infatti sono numerosi gli insetti entomofagi (parassitoidi e predatori) di grande rilevanza nel controllo degli insetti dannosi in agricoltura; essi costituiscono un patrimonio da salvaguardare e incrementare (vedere Lotta biologica).

Comportamenti

La complessa vita di relazione che scaturisce dall'appartenere ad un ecosistema, in così varia differenziazione, si evidenzia nella classe degli insetti con una notevole varietà di comportamenti e di adattamenti all'ambiente; tra questi meritano particolare attenzione il mimetismo e le varie altre strategie di difesa-offesa che gli insetti hanno evoluto per proteggersi dagli aggressori.

Mimetismo

Molti insetti sono dotati di colori o forme che consentono loro di confondersi con l'ambiente che occupano; altri invece imitano insetti dotati di armi di difesa (sostanze velenose, ecc.) e rifiutati per questo dai predatori.

Le diverse strategie mimetiche sono il risultato della pressione selettiva che l'ambiente ha attuato nel corso dell'evoluzione di una specie.

Un esempio molto recente a riguardo è dato dal famoso caso del **melanismo industriale** del Lepidottero Geometride *Biston betularia* in alcune zone industriali dell'Inghilterra. Esistono due varietà di questa farfalla, una chiara e una scura (forma melanica). Nel giro di poche generazioni nelle aree inquinate le forme chiare sono sparite in favore di quelle scure che ben si mimetizzavano sui tronchi ricoperti di fuliggine prodotta dalle ciminiere. La causa è da ricercare tra i predatori, soprattutto uccelli, che hanno operato un'in-



Fig. 3.42 Esempio di mimetismo batesiano: adulto di Dittero Sirfide.