

LUIGI DE MARZO

Istituto di Entomologia Agraria dell'Università di Bari

STUDI SULLE LARVE DEI COLEOTTERI DITISCIDI

X

Anatomia e funzionamento dell'apparato succhiante cibario-faringeo in alcune forme larvali delle subff. **Dytiscinae**, **Colymbetinae**, **Laccophilinae** e **Hydroporinae**

RIASSUNTO - Prendendo in considerazione le larve mature di 17 specie (4 sottofamiglie) vengono studiati l'anatomia e il funzionamento dell'apparato succhiante cibario-faringeo che presiede all'ingestione del cibo nelle larve dei Dytiscidi. Nelle forme larvali considerate si individuano: *a*) un apparato succhiante relativamente semplice in *Copelatus haemorroidalis*, in relazione all'assenza di canali mandibolari; *b*) un apparato succhiante perfezionato, anche se in diverso grado, nelle specie con mandibole scanalate.

L'apparato succhiante cibario-faringeo presenta il suo aspetto tipico nella larva di *Dytiscus marginalis* L. e consta delle seguenti parti principali: *a*) una camera pompante cibario-faringea; *b*) due meati cibariali; *c*) due dilatazioni della faringe, cioè la camera della faringe anteriore e la camera della faringe posteriore.

Di queste parti vengono annotate le variazioni interspecifiche più significative, dopo averne dettagliatamente esaminato il comportamento nel *Dytiscus*.

Nelle larve con mandibole scanalate, risulta particolarmente interessante il comportamento della chiusura anteriore della camera pompante: tale chiusura può trovarsi realizzata con un incastro più o meno complesso, oppure è semplicemente fisiologica. Di molto interesse è anche il comportamento di una particolare coppia di organi, i lobi premascellari: per lo più questi sono adibiti a completare i meati cibariali, ma in determinate specie (*Cybister* e larve idroporine) sembrano svolgere anche una seconda, imprecisata, funzione.

Vengono studiate comparativamente anche le formazioni tegumentali del cibario, tra le quali spiccano per la loro multiformità le aree spinulose del palato: nelle larve della subf. *Dytiscinae*, a queste aree corrisponde un epitelio di tipo ghiandolare e, nel *Cybister* in particolare, esiste perfino una rete di dotti per convogliare all'esterno un secreto di ignoto significato funzionale.

Nel caso particolare del *Copelatus*, in cui l'apparato succhiante è relativamente poco perfezionato, non si trova una vera e propria camera pompante e sono assenti i meati cibariali. Tuttavia, la muscolatura che presiede all'ingestione del cibo consta degli stessi gruppi di muscoli visti nelle altre forme larvali e si ritrovano anche i lobi premascellari, qui rudimentali. Peculiare, nel *Copelatus*, è anche l'esofago, perché presenta un'ingluvie e un proventricolo triturante, di cui non vi è traccia negli altri casi.

Si riferiscono i risultati di prolungate osservazioni su larve vive del *Dytiscus* e di altre specie e viene proposto un possibile meccanismo di funzionamento dell'apparato succhiante, per spiegare la funzione delle sue diverse parti e il significato delle sue variazioni anatomiche.

Si avanza l'ipotesi che uno dei modelli di partenza, nell'evoluzione dell'apparato succhiante delle larve dei Ditiscidi, sia quello del *Copelatus*. Viene intravista l'esistenza di una proporzionalità diretta fra la complessità dei canali mandibolari e quella della chiusura anteriore della camera pompante. Vengono indicati alcuni degli aspetti anatomici e funzionali più meritevoli di ulteriori ricerche.

PREMESSA

È noto (GRANDI, 1951, vol. II, p. 619) che nelle larve dei Ditiscidi esistono diversi comportamenti per quanto riguarda la maniera di nutrirsi, tanto che, insieme con forme larvali ad apparato boccale masticatore (ben diverso, tuttavia, da quello tipico ortotteroide⁽¹⁾), si trovano forme larvali con apparato boccale succhiatore-perforante variamente perfezionato⁽²⁾. Tra gli organi di presa e ingestione del cibo, quelli che più immediatamente danno testimonianza di questo fatto sono le mandibole, dotate di un solco, o canale, più o meno perfezionato, oppure totalmente prive di esso (cfr. DE MARZO, 1976 c, 1977 a, 1978).

Però, come è ovvio attendersi, e come è già stato visto su qualche specie (cfr. FIORI, 1948-49; SNODGRASS, 1935, p. 287), anche gli organi spettanti al cibario e alla faringe, che insieme compongono un efficiente apparato succhiante, presentano interessanti variazioni interspecifiche.

Un più esteso studio anatomico di questo *apparato succhiante cibario-faringeo* è, perciò, il primo scopo della presente Nota, nella quale esaminerò la situazione nelle larve mature di 17 specie, appartenenti a quattro diverse sottofamiglie.

Molti dei dati anatomici che presenterò provengono dall'esplorazione mediante sezionamento sequenziale del capo di ciascuna specie; metodo, questo, che ha consentito di rilevare con facilità gli aggiustamenti fra i singoli componenti dell'apparato, lo stato della muscolatura, lo spessore e il grado di

(¹) Secondo gli Autori, un apparato boccale di tipo masticatore (molto modificato) si trova nelle larve dei *Copelatus* e dei *Noterini*. Nel caso dei *Copelatus*, o perlomeno in *Copelatus haemorroidalis* (esaminato nella presente Nota), le prede vengono ingerite intere: le mandibole, prive di solco mandibolare, sono utilizzate per spingere la preda verso la faringe, facilitando, così, l'azione dell'apparato succhiante cibario-faringeo. La triturazione della preda avverrebbe perciò a livello del proventricolo, di cui queste forme larvali sono munite.

Per quanto riguarda i *Noterini*, che (almeno in generale) mancano anch'essi di canali mandibolari, posso riferire il risultato di qualche osservazione, fatta su larve neonate di *Noterus clavicornis* De Geer: in questo caso, le mandibole vengono usate per praticare una piccola ferita nel corpo della preda (sono stati offerti Anellidi del genere *Tubifex*) e da questa ferita vengono poi succhiate le parti fluide della preda stessa.

(²) Nelle larve dell'*Eretes* e dell'*Acilius* pur essendovi un apparato boccale fondamentalmente succhiatore-perforante, sembra inevitabile (si veda quanto detto a p. 51) che avvenga anche una rudimentale masticazione della preda.

sclerificazione delle diverse pareti e vari dettagli relativi alle formazioni tegumentali; ha consentito, inoltre, di ottenere un'ampia documentazione fotografica, che propongo quale riferimento per future ricerche sull'argomento.

Secondo scopo di questa Nota è indagare preliminarmente sul significato funzionale delle varie parti dell'apparato, e delle loro variazioni, attraverso una coordinazione fra dati anatomici e osservazioni su larve vive.

Farò, infine, alcune considerazioni sugli aspetti anatomici e funzionali che a me paiono particolarmente meritevoli di ulteriori ricerche.

Inizierò la trattazione con un riesame, più dettagliato, della larva matura di *Dytiscus marginalis* L., cioè la forma larvale che è stata descritta con maggiore attenzione da precedenti Autori circa le parti in argomento (cfr. BERTRAND, 1928; SNODGRASS, 1935) e in cui l'apparato succhiante cibario-faringeo si trova in una condizione tipica, che ben si presta a servire da confronto. Seguirà la descrizione comparata delle altre forme larvali, ordinate in base alla sottofamiglia di appartenenza.

Per la terminologia mi atterrò in linea di massima a SNODGRASS (1935), Autore che riporta dati proprio sulla larva del *Dytiscus*, e FIORI (1948-49), Autore che ha dettagliatamente descritto le larve di altri due Ditiscidi, l'*Acilius sulcatus* L. e il *Cybister lateralimarginalis* De Geer.

CENNI SULLE TECNICHE ADOTTATE

I pezzi sottoposti al sezionamento sequenziale sono stati prelevati da larve conservate in soluzione di Formaldeide, oppure Etanolo, e inclusi in Araldite, dopo completa disidratazione con Etanolo e impregnazione con Ossido di propilene. Le sezioni, dello spessore di 1-2 μm , sono state ottenute con ultramicrotomo a lama di vetro LKB III e colorate con Blu di toluidina.

Le foto sono state riprese con Fotomicroscopio Zeiss III.

Le osservazioni dal vivo sono state condotte attraverso un usuale microscopio binoculare, a diverso ingrandimento, illuminando sia dall'alto che per trasparenza. Allo scopo, le larve erano tenute in capsule di vetro, di diametro 5-10 cm, con bordo basso, sul fondo delle quali vi era una reticella metallica, che forniva un appiglio alle larve stesse durante il pasto. Come cibo venivano offerte, preferibilmente, larve di Ditteri (*Chironomus*, *Dacus*, *Ptrophila*); ma anche adulti e larve di Coleotteri, ninfe di Odonati, Anellidi (*Tubifex*), Crostacei (*Asellus*), e anche pezzetti di carne.

Le specie esaminate con questo metodo sono indicate qui di seguito, insieme con lo stadio, o gli stadi larvali, che hanno fornito un maggior numero di informazioni sul funzionamento dell'apparato succhiante.

- Subf. *Dytiscinae*: *Dytiscus marginalis* L. (I, II e III), *Dytiscus circumflexus* F. (I, II e III), *Hydaticus leander* Rossi (III), *Cybister lateralimarginalis* De Geer (I, II e III).
- Subf. *Colymbetinae*: *Rhantus pulverosus* Steph. (II e III), *Colymbetes fuscus* L. (II e III), *Agabus bipustulatus* L. (II e III).
- Subf. *Laccophilinae*: *Laccophilus testaceus* Aubè (III).
- Subf. *Hydroporinae*: *Hydroporus limbatus* Aubè (III), *Potamonectes cerisyi* Aubè (III), *Hyphydrus aubei* Ganglb. (III).

TERMINOLOGIA E SIMBOLI USATI NELLE FIGURE

- A, B*, confini dorsale e ventrale fra cibario e faringe (dorsal and ventral borders between cibarium and pharynx);
- al*, sbocco laterale dei meati cibariali (lateral outlet of the cibarial meatuses);
- as*, area o banda spinulosa del palato (spinulose epipharyngeal area or band);
- bs*, processo tegumentale subconico (subconic tegumentary process): *Cybister*;
- cfa*, camera della faringe anteriore (enlargement of the anterior pharynx);
- cfp*, camera della faringe posteriore (enlargement of the posterior pharynx);
- cf I e II*, ciuffi di processi setoliformi del palato (tufts with bristle-like spinulae of the epipharynx): *Acilius*;
- Cr*, cervello (brain);
- dfa I e II*, muscoli dilatatori della faringe anteriore (dilator muscles of the anterior pharynx);
- dfpd*, muscoli dilatatori dorsali della faringe posteriore (dorsal dilator muscles of the posterior pharynx);
- dfpv*, muscoli dilatatori ventrali della faringe posteriore (ventral dilator muscles of the posterior pharynx);
- dlb*, muscoli dilatatori boccali (mouth dilator muscles);
- dlc I e II*, muscoli dilatatori del cibario (cibarium dilator muscles);
- dpb*, muscolo depressore boccale (mouth depressor muscle);
- el*, espansioni laterali della camera pompante (lateral diverticula of the pumping chamber);
- Es*, esofago (oesophagus);
- Fa*, faringe anteriore (anterior pharynx);
- Fp*, faringe posteriore (posterior pharynx);

- Gf*, ganglio frontale (frontal ganglion);
Gp, ganglio sottoesofageo (suboesophageal ganglion);
gs, gruppo di spinule del palato (group of spinulae of the epipharynx):
Copelatus e *Hydroporus*;
gt, spinule del soffitto della camera pompante (spinulae of the roof of
the pumping chamber): *Agabus*, *Ilybius* e *Laccophilus*;
Ig, ingluvie (crop): *Copelatus*;
ir, pettine di processi tegumentali della prefaringe (comb with spinulate
villi of the hypopharynx): *Agabus* e *Ilybius*;
it, intima dello stomodeo (stomodeum intima);
L, solco o canale mandibolare (mandibular groove);
la, protuberanza anteriore del lobo premaxillare (anterior production
of the premaxillar lobe): *Cybister*, *Hydroporus*, *Oreodytes* e *Hyphy-*
drus;
lf, lobo frontale del cranio (frontal lobe of the head);
Lm, labbro inferiore (labium);
lp, lobo premaxillare (premaxillar lobe);
M, meato cibariale (cibarial meatus);
Md, *Ms*, mandibole, destra e sinistra (right and left mandibulae);
Me, mesentero (mesenteron);
Mx, mascella (maxilla);
Nc, connettivi del ganglio frontale (frontal ganglion connectives);
P, camera pompante cibario-faringea (cibarial-pharyngeal pumping
chamber);
pc, ciuffo di processi aghiformi delle mandibole (tuft with needle-like
spinulae of the mandibulae): *Acilius*;
pt, piega tegumentale della prefaringe (tegumentary fold of the hypo-
pharynx);
pp, piega tegumentale del palato (tegumentary fold of the epipharynx);
rao I e II, muscoli retrattori degli angoli della bocca (retractor muscles of the
mouth angles);
rl, rinforzo longitudinale della prefaringe (longitudinal strengthening of
the hypopharynx): *Copelatus*;
rt, rinforzo trasversale della prefaringe (transverse strengthening of the
hypopharynx): *Copelatus*;
tm, tunica muscolare dello stomodeo (stomodeum muscular sheath);
ts, sensilli del palato (epipharynx sensilla);
tt, sensilli della prefaringe (hypopharynx sensilla).

Subf. DYTISCINAE

Dytiscus marginalis L.

L'apparato succhiante cibario-faringeo della larva matura di questa specie si presenta, come ho già detto, in una condizione che ben si presta a servire da confronto. In esso si trovano, infatti, ben sviluppate e funzionalmente perfezionate, le parti che interessano il presente studio (e di cui verranno annotate le variazioni di comportamento), e cioè (fig. 1):

- la *camera pompante cibario-faringea* (*P*), di cui verrà studiata con particolare attenzione la chiusura anteriore;
- i *meati cibariali* (*M*), completati, ciascuno, da un organo multiforme, il *lobo premascellare* (*lp*);
- la *camera della faringe anteriore* (*cfa*) e la *camera della faringe posteriore* (*cfp*), due nette dilatazioni della faringe;
- le *aree spinulose* del palato (*as*), curiose formazioni tegumentali dal significato funzionale poco chiaro;
- i sensilli *ts* del palato e i sensilli *tt* della prefaringe, sempre presenti in tutte le specie esaminate.

Va ricordato, prima di iniziare la trattazione, che l'apparato boccale succhiatore-perforante del *Dytiscus* è dotato di mandibole molto specializzate (cfr. DE MARZO, 1977 a), di forma molto allungata, percorse da un canale di calibro relativamente piccolo e costante, che si apre distalmente con un orifizio piccolo e di forma allungata, come in un ago ipodermico.

Cibario e camera pompante cibario-faringea

Come riferisce SNODGRASS (1935, p. 282), nella maggior parte degli Insetti succhiatori, tra cui l'Autore comprende una generica larva di Dytiscide, il cibario presenta notevoli modificazioni nei confronti di quello di un tipico apparato boccale masticatore ortotteroide, nel senso che è trasformato in pompa succhiante dell'apparato di assunzione del cibo. Esso costituisce una *camera preorale*, parzialmente o interamente compresa nella cavità cefalica, la cui apertura all'esterno è, allora, la *bocca funzionale* (distinta dalla *bocca morfologica*, che è, per definizione, l'apertura anteriore dello stomodeo).

Nel *Dytiscus*, come in tutte le altre forme larvali esaminate nella presente Nota, non vi è, in effetti, una camera preorale ben delimitata, ma la modificazione più generale a carico del cibario consiste nella sua fusione con la faringe; fusione che realizza una *camera pompante cibario-faringea* (*P*, figg. 3 e 4).

Questa camera è un elemento fondamentale per l'efficienza dell'apparato

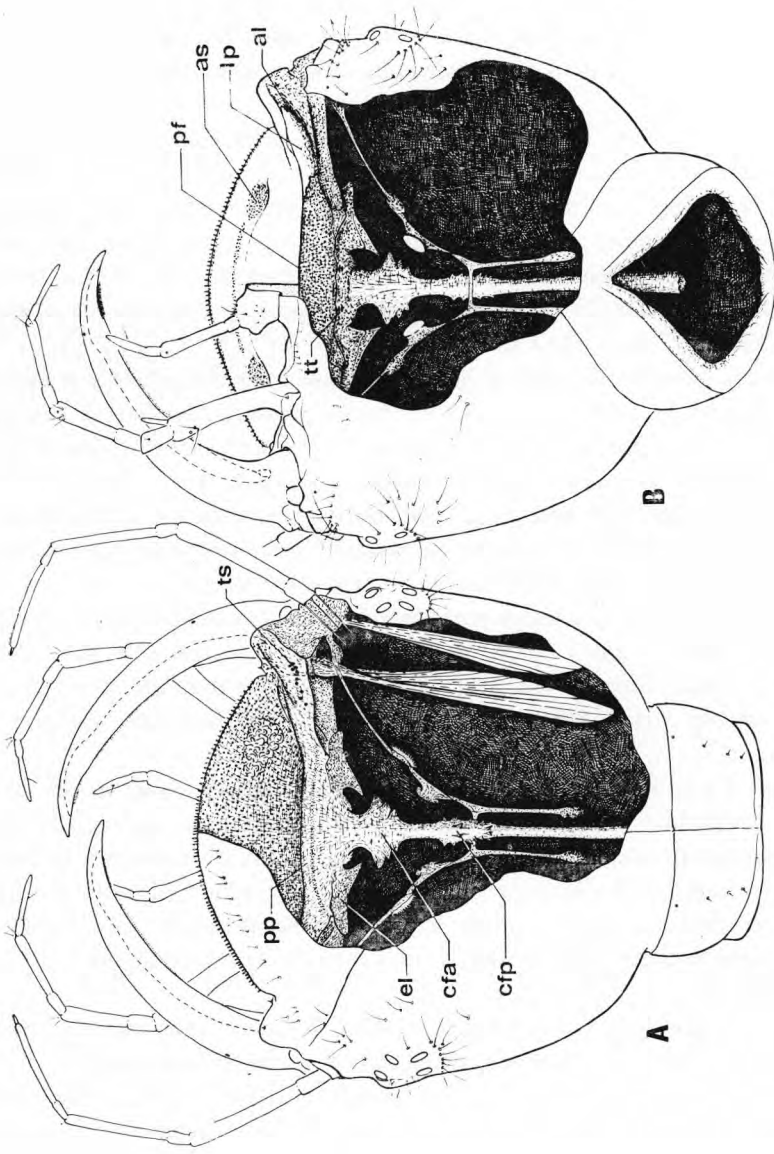


Fig. 1 - *Dytiscus marginalis* L. - Capo di larva matura visto dal dorso e dal ventre. Preparazione che mette in evidenza gli organi di presa e di ingestione del cibo.

succhiante nelle larve con mandibole scanalate, perché ha la funzione di aspirare le parti fluide della preda attraverso i canali mandibolari, e di spingerle verso l'esofago. Allo scopo, essa agisce come un mantice, del quale la parte mobile è la parete dorsale (il funzionamento sarà spiegato con più particolari a p. 33).

Nella fig. 4.A, una sezione sagittale mediale della camera pompante, si possono notare (sono indicati con le frecce A e B) i confini dorsale e ventrale fra cibario e faringe (quest'ultima si distingue, nella sezione sopraindicata, perché presenta la *tunica muscolare*, *tm*): è evidente che, mentre la parete ventrale della camera, ben sclerificata, è data interamente dal cibario (prefaringe), la parete dorsale, in buona parte membranacea, è costruita sia a spese del cibario (palato), sia a spese della faringe.

Diverticoli caratteristici della camera pompante sono due *espansioni laterali* (*el*, fig. 1, sezioni 3.C e 4.C), una per antimero, presenti con diverso sviluppo e forma in tutte le forme larvali esaminate, *Copelatus* escluso. Esse hanno una parete dorsale di evidente origine faringea e una parete ventrale spettante, almeno in gran parte, alla prefaringe. Nel *Dytiscus* le espansioni laterali sono molto ben sviluppate; hanno forma trapezoidale, sono orientate obliquamente verso l'alto e hanno le due pareti entrambe ben sclerificate.

Il collegamento tra la camera pompante e i canali mandibolari (*L*) avviene tramite due condotti, più o meno lunghi nelle diverse specie e assenti nel *Copelatus*: i *meati cibariali* (*M*, figg. 3 e 4). Le *aperture laterali* di questi (*al*, fig. 1, sezioni 3.H e 4.H) corrispondono alla *bocca funzionale* definita da SNODGRASS.

Le figg. 3 e 4 mostrano che, da un certo punto in poi, ciascuno dei meati cibariali è completato ventralmente da un pezzo sclerificato, che appare staccato dal cranio nelle sezioni più laterali. Si tratta di una protuberanza di forma allungata, spettante probabilmente alla prefaringe dal punto di vista morfologico⁽³⁾, la cui base si trova « subito sopra » (in senso morfologico: « subito avanti ») l'articolazione della mascella dell'antimero corrispondente: il *lobo premascellare* (*lp*).

I lobi premascellari sono presenti in tutte le specie esaminate in questa Nota, con variazioni nella forma e nella solidità delle proprie pareti; si trovano, inoltre, incastrati più o meno bene con le adiacenti superfici del cranio, oppure sono completamente liberi (*Copelatus*). Il loro significato funzionale

⁽³⁾ Non si può escludere, tuttavia, che essa derivi dalla mascella; oppure che si tratti — come alcuni Autori hanno implicitamente ammesso, chiamando « maxillula » una parte del lobo premascellare dei *Cybister* (cfr. BERTRAND, 1928, pp. 10 e 18) — di un'appendice cefalica sé stante.

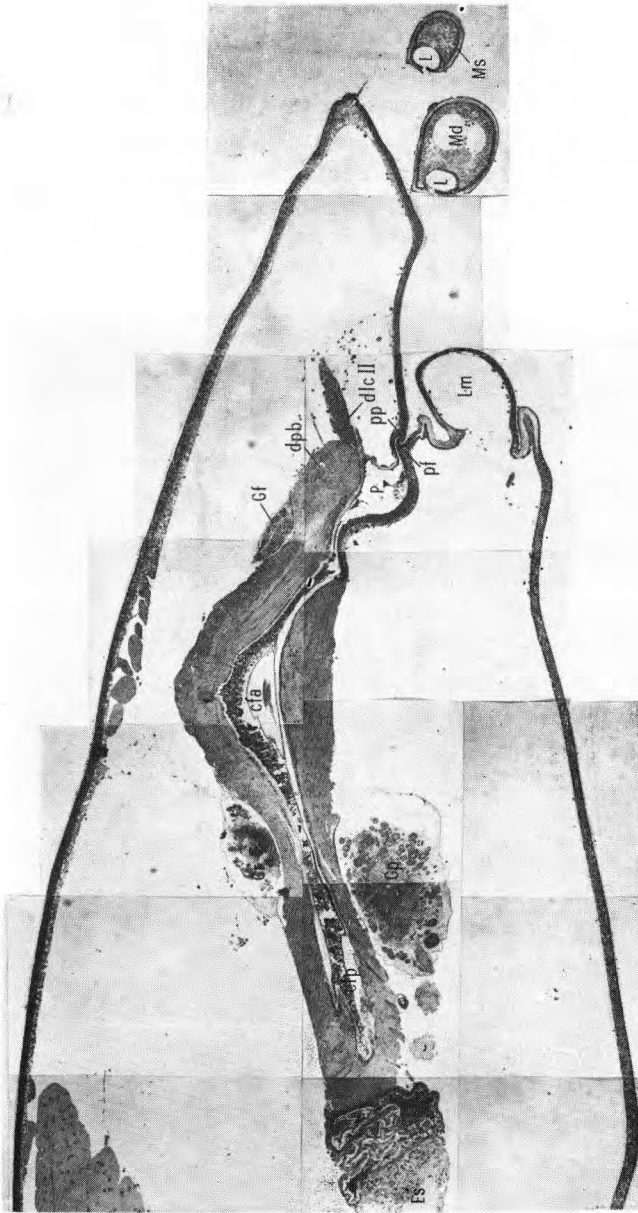


Fig. 2 - *Dytiscus marginalis* L. - Sezione sagittale submediana di parte del capo di una larva di II età (nella larva matura la situazione è pressoché identica).

presenta qualche lato oscuro: in generale essi assolvono l'importante compito di completare i meati cibariali, ma, d'altra parte, li si trova ben sviluppati anche nel *Copelatus*, dove i meati cibariali mancano. Inoltre, nel *Cybister* e nelle larve della subf. *Hydroporinae*, essi presentano una vistosa *lobatura anteriore* (*la*, figg. 13 e 40), la cui funzione è ben poco evidente.

Nel *Dytiscus* la camera pompante e i meati cibariali sono stabilmente chiusi in avanti, per l'esistenza di una perfezionata coaptazione fra una *piega*

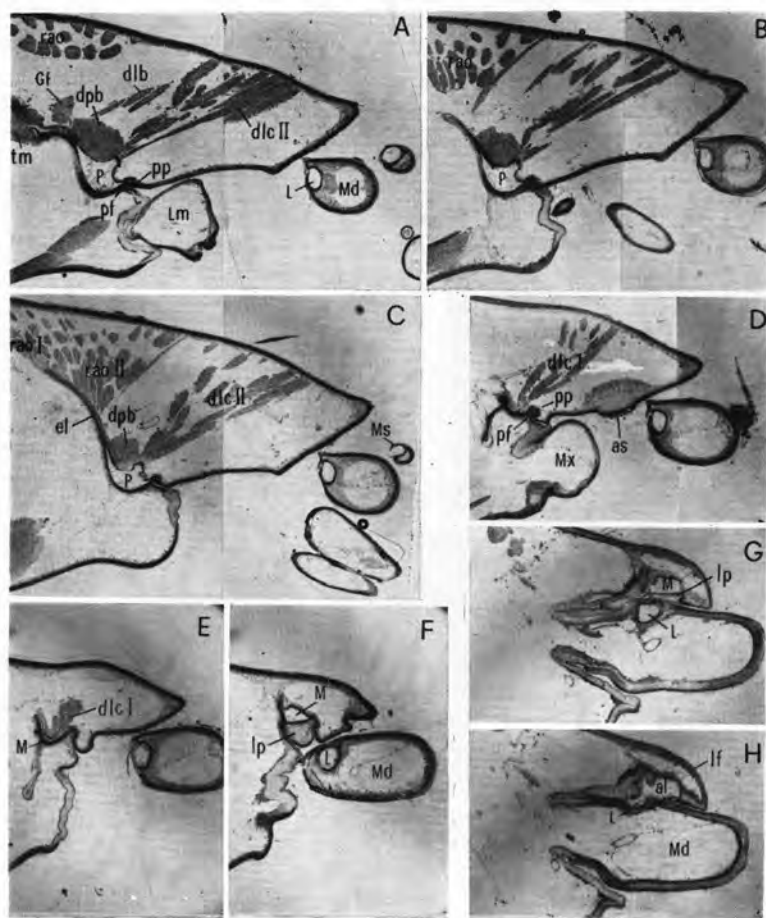


Fig. 3 - *Dytiscus marginalis* L. - Sezioni sagittali di parte del capo di una larva di II età, condotte a distanza progressiva dal piano mediano (nella larva matura la situazione è pressoché identica).

tegumentale del palato (pp) e una *piega tegumentale della prefaringe (pf)*. Quest'ultima è data, più lateralmente (sezioni 3.F, 4.G e 4.H), dai lobi pre-mascellari, che, per di più, coaptano bene anche posteriormente con le adiacenti superfici del cranio. Nella fig. 4 si può osservare che l'aspetto in sezione della suddetta coaptazione è gradualmente variabile: nelle sezioni più vicine

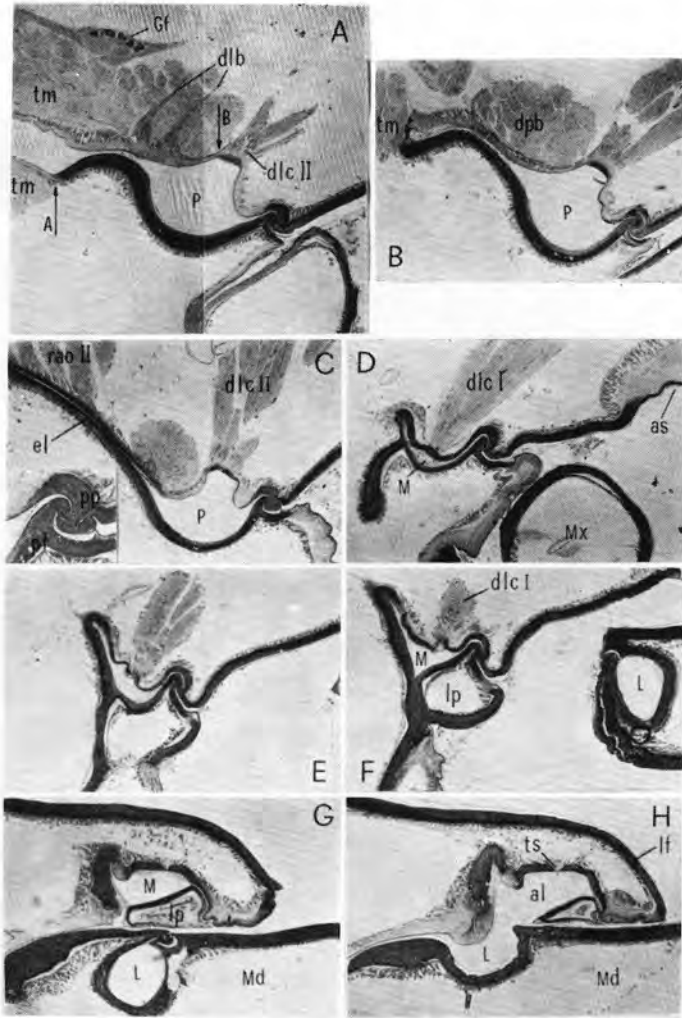


Fig. 4 - *Dytiscus marginalis* L. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibario di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

al piano mediano esso è « a doppio uncino », con il massimo di complessità intorno alla sezione 4.C (si noti il particolare).

La coaptazione fra le pieghe tegumentali *pp* e *pf* si trova in vari gradi di complessità, nell'ambito delle forme larvali con mandibole scanalate: nel caso più semplice (*Ilybius* e *Agabus*, figg. 29 e 30) non vi è alcun accenno d'incastro fra palato e prefaringe, ma solo una chiusura fisiologica della camera pompante e dei meati cibari.

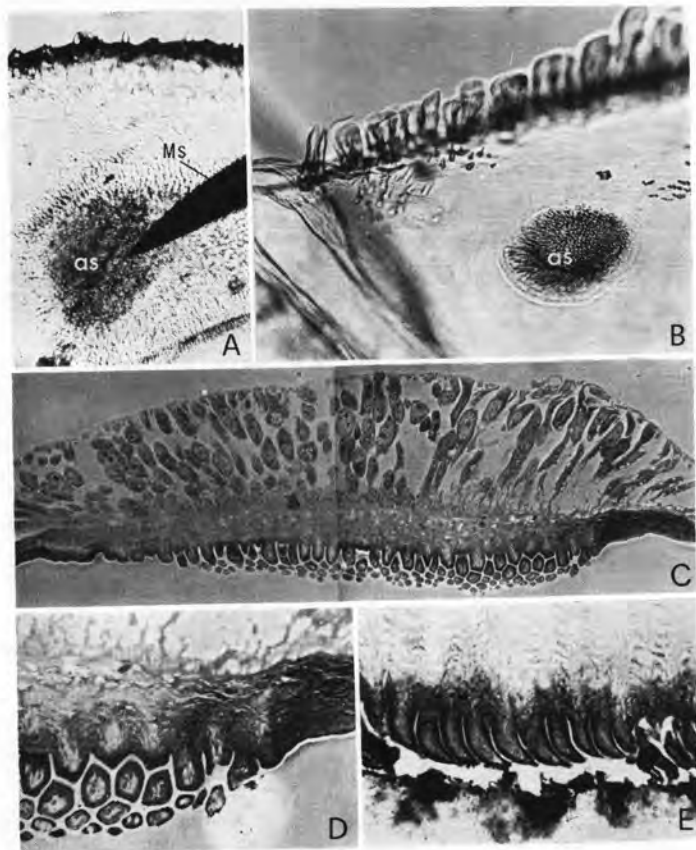


Fig. 5 - A, una delle due aree spinulose del palato in una larva matura di *Dytiscus marginalis*; B, la stessa in una larva matura di *Hydaticus transversalis*; C, l'area spinulosa del *Dytiscus* vista in sezione a contrasto di fase; D, particolare di (C), ripreso a maggiore ingrandimento; E, particolare dell'area spinulosa di una larva di II età di *Dytiscus marginalis*.

Formazioni tegumentali del cibario

Fra le formazioni tegumentali del cibario del *Dytiscus*, particolarmente curiose e interessanti sono le *aree spinulose* (*as*, figg. 1 e 5; sezioni 3.D e 4.D) che si trovano sul palato, anteriormente alla piega *pp*. Si tratta di due formazioni — una per antimero — a contorno subcircolare abbastanza netto, costituite da cuticola inspessita, poco sclerificata e fittamente spinulosa. L'epitelio corrispondente è molto alto (sezione 5.C) e consta di elementi cellulari

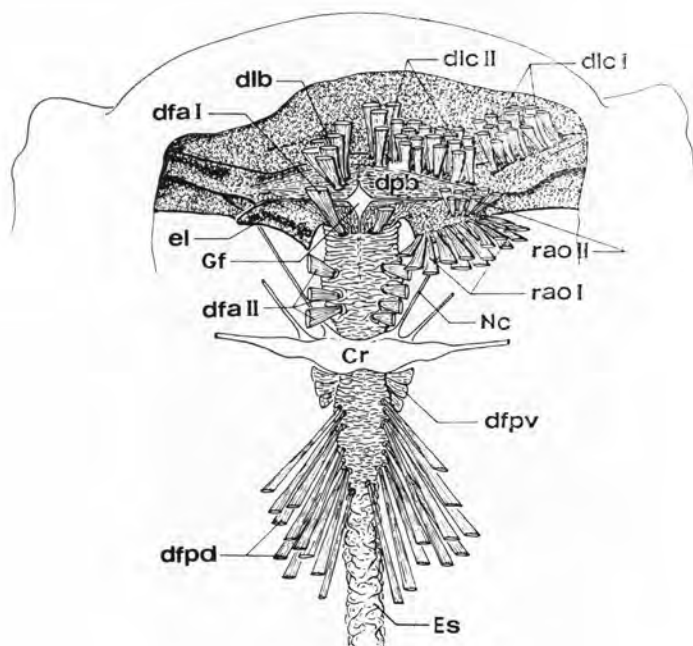


Fig. 6 - *Dytiscus marginalis* L. - Rappresentazione semischematica della muscolatura del cibario e della faringe nella larva matura (alcuni muscoli sono stati disegnati da un solo lato).

voluminosi e con grosso nucleo: tutto lascia presumere che si tratti di un epitelio ghiandolare con funzione secretoria.

Come si può notare nella fig. 5.A, la localizzazione delle due aree è tale ciascuna di esse può venire toccata dalla punta della mandibola dell'antimero opposto (a pag. 37 si discuterà sul possibile significato di quest'ultimo fatto).

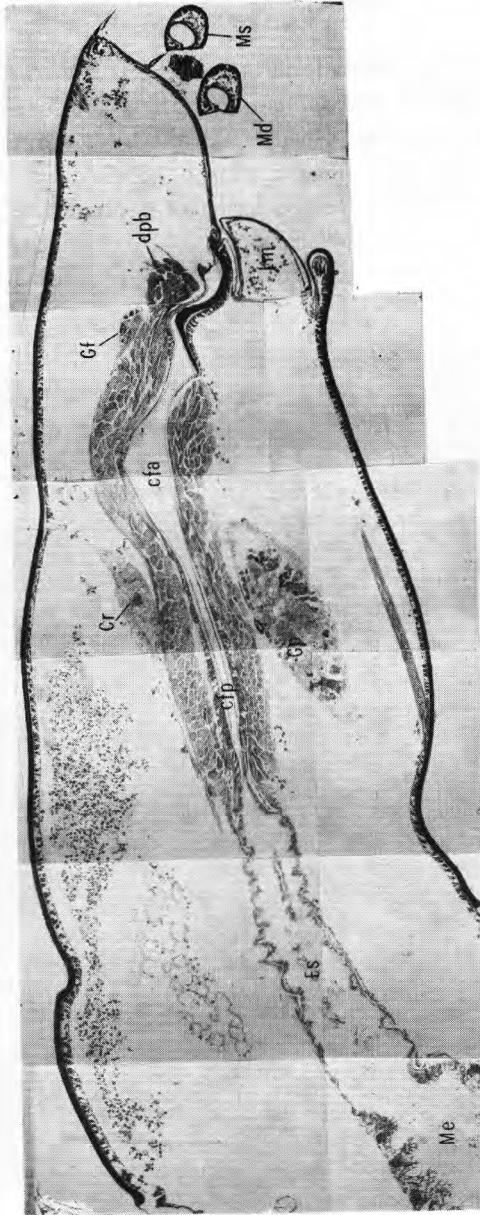


Fig. 7 - *Hydaticus transversalis* Pontopp - Sezione sagittale submediana del capo di una larva matura.

Si vedrà più avanti che aree spinulose con caratteristiche simili a quelle del *Dytiscus*, anche considerando lo stato dell'epitelio, si ritrovano nell'*Hydaticus* (fig. 5.B; sezione 8.C), nell'*Eretes* (sezioni 11.B, 9.C e 9.D) e nell'*Acilius* (sezione 12.B). Nel *Cybister* si trovano, invece, due organi chiaramente omologhi ad esse, ma con caratteristiche morfologiche del tutto particolari (sezione 14.C; fig. 15). Nelle larve della subf. *Colymbetinae*, con esclusione del *Copelatus*, e nel *Laccophilus* vi è, poi, un'unica *banda spinulosa* (figg. 26 e 37), omologabile alle due aree sopradescritte fuse tra loro, a cui non corrisponde un epitelio particolarmente alto. Infine, nel *Copelatus* (fig. 32) e nelle larve della subf.

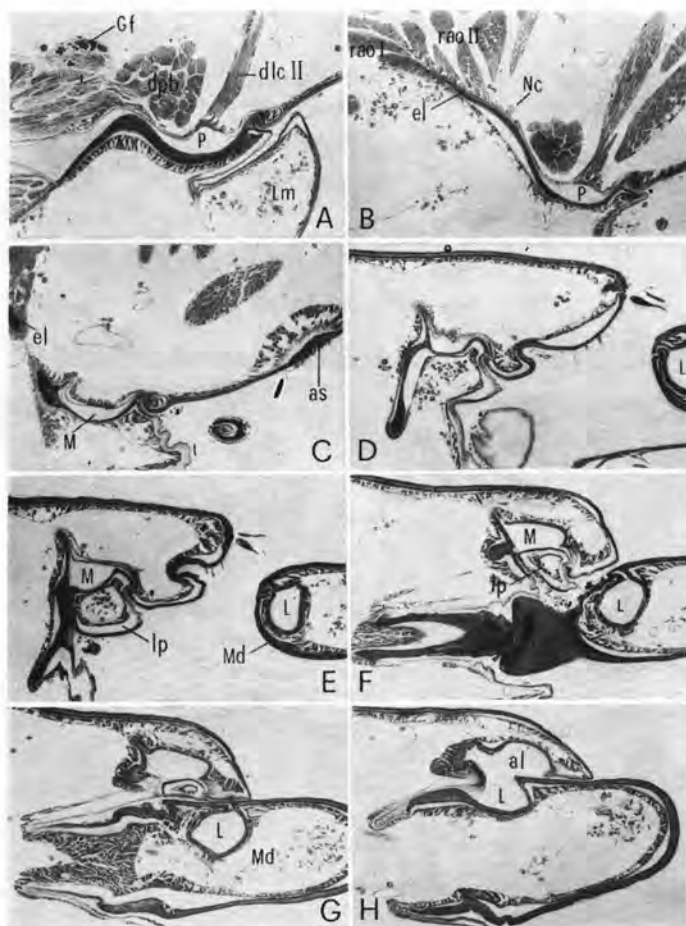


Fig. 8 - *Hydaticus transversalis* Pontopp - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariale di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

Hydroporinae il palato non presenta nulla di chiaramente omologabile alle aree spinulose in questione.

Sempre sul palato, ma questa volta posteriormente alla piega *pp* e presso lo sbocco laterale dei meati cibariali, si trovano due gruppi — uno per ogni antimero — di sensilli di diverso aspetto (*ts*, fig. 1, sezione 4.H), in parte spiniformi o tricoidei e per il resto placoidei, in numero costante (a quanto pare) di 10 per ciascun gruppo. Sensilli omologhi a questi si incontrano in tutte le altre specie esaminate, con un netto cambiamento nella disposizione solo nel caso del *Copelatus* (fig. 32) e delle larve idroporine (fig. 40).

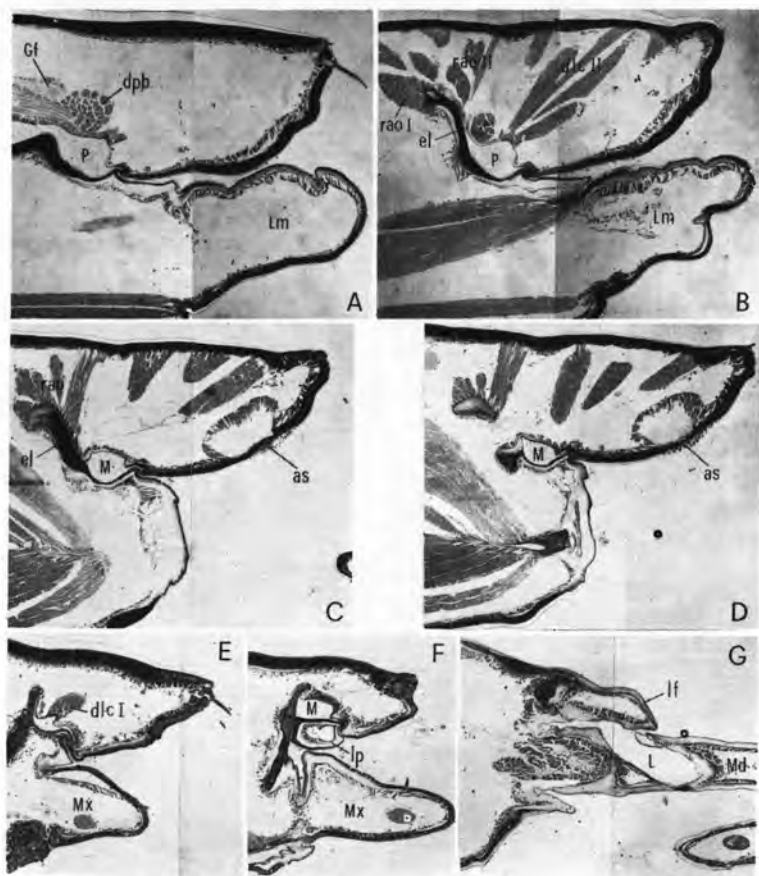


Fig. 9 - *Eretes sticticus* L. - Sezioni sagittali di parte del cranio di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

Sulla prefaringe si trovano i quattro sensilli *tt* (fig. 1), presso il limite posteriore di questa regione. Essi sono presenti in tutte le forme larvali esaminate, solo con qualche lieve differenza nella loro reciproca disposizione. L'aspetto in sezione di uno di questi sensilli si può osservare nella fig. 18.B.

Altre particolari formazioni tegumentali del cibario, che mancano nel *Dytiscus*, verranno indicate più avanti, descrivendo le specie in cui si presentano.

Muscolatura dei meati cibariali e della camera pompante

I meati cibariali e la camera pompante sono dotati di una poderosa muscolatura, nella quale sono facilmente riconoscibili elementi estrinseci ritenuti da SNODGRASS (1935, pp. 285-286) di molto valore per la determinazione

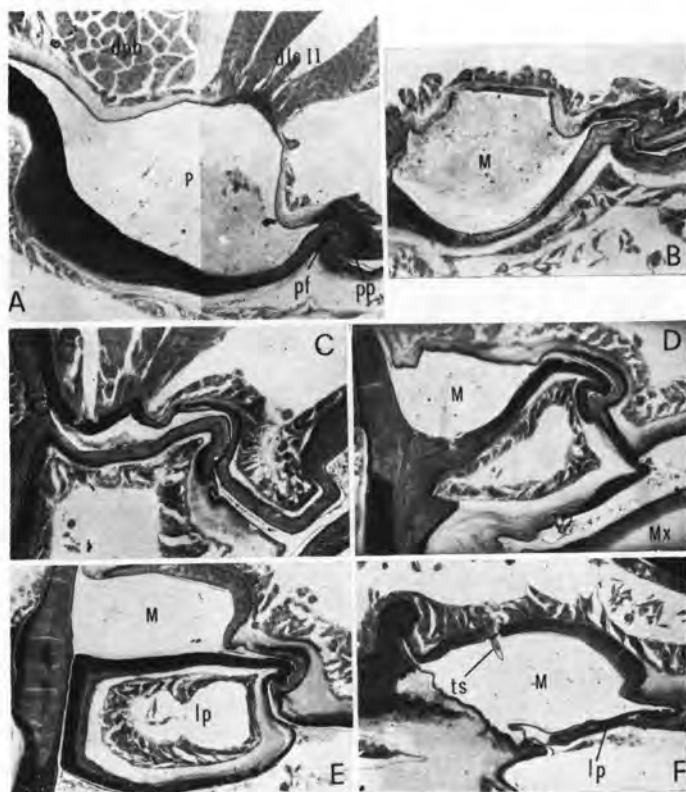


Fig. 10 - *Eretes sticticus* L. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariale di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

delle omologie. La fig. 6 consente di apprezzare la dislocazione dei diversi muscoli nel *Dytiscus*, anche in rapporto alla posizione del *ganglio frontale* (*Gf*) e del *cerebro* (*Cr*).

La muscolatura del cibario consta, per ogni antimero, di due gruppi di fasci *dilatatori del cibario*, ovviamente estrinseci:

- a) un gruppo laterale, *dlc I*, che interessa i meati cibariali (si vedano le sezioni 3.D, 3.E e 4.D);
- b) un gruppo submediale, *dlc II*, che viene a far parte del complesso muscolare della camera pompante (sezioni 3.A, 3.C, 4.A e 4.C).

Al complesso muscolare della camera pompante spettano, ancora, i seguenti muscoli estrinseci faringei:

- c) un gruppo di fasci *dilatatori della bocca morfologica*, *dlb*, dal clipeo alla parete dorsale della camera pompante, anteriormente al *ganglio frontale* (sezioni 3.A e 4.A);
- d) un insieme di fasci *retrattori degli angoli della bocca morfologica*, *rao*, suddivisibili in un primo gruppo, *rao I*, che interessa il margine superiore delle espansioni laterali della camera pompante, e un secondo gruppo, *rao II*, che interessa la parete dorsale di tali espansioni (sezioni 3.C e 4.C); en-

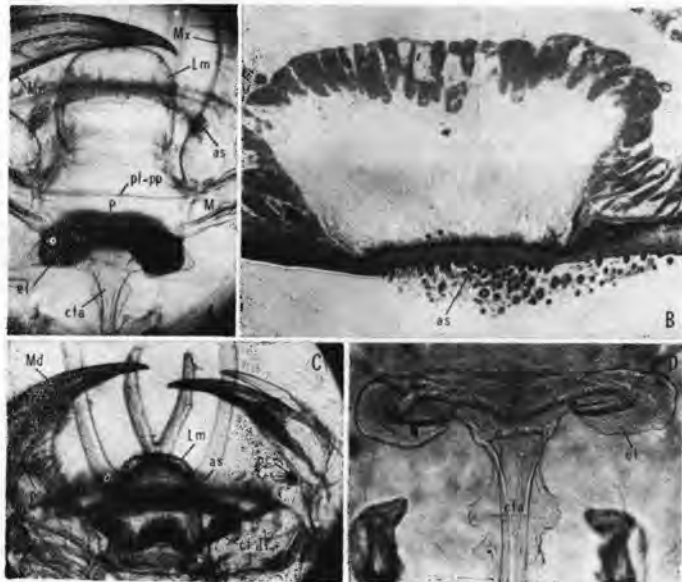


Fig. 11 - A, parte del capo di una larva matura di *Eretes sticticus*, visto dal ventre; B, area spinulosa del palato dell'*Eretes*, vista in sezione; C, parte del capo di una larva matura di *Acilius sulcatus*, visto dal ventre; D, tratto anteriore della faringe in una larva matura di *Acilius*.

trambi i gruppi provengono dalla fronte e si inseriscono posteriormente al ganglio frontale.

Il complesso muscolare della camera pompante comprende, infine,

e) un poderoso muscolo intrinseco, il *depressore della bocca morfologica*, *dpb*, impari e trasverso, tra i fasci del quale passano i fasci dei muscoli dilatatori *dlb* (sezione 4.A).

Il muscolo *dpb* è un componente fondamentale per l'efficienza dell'apparato succhiante. Esso deriva evidentemente da un particolare potenziamento dei fasci circolari della tunica muscolare della faringe, nel tratto anteriore e dorsale della tunica stessa.

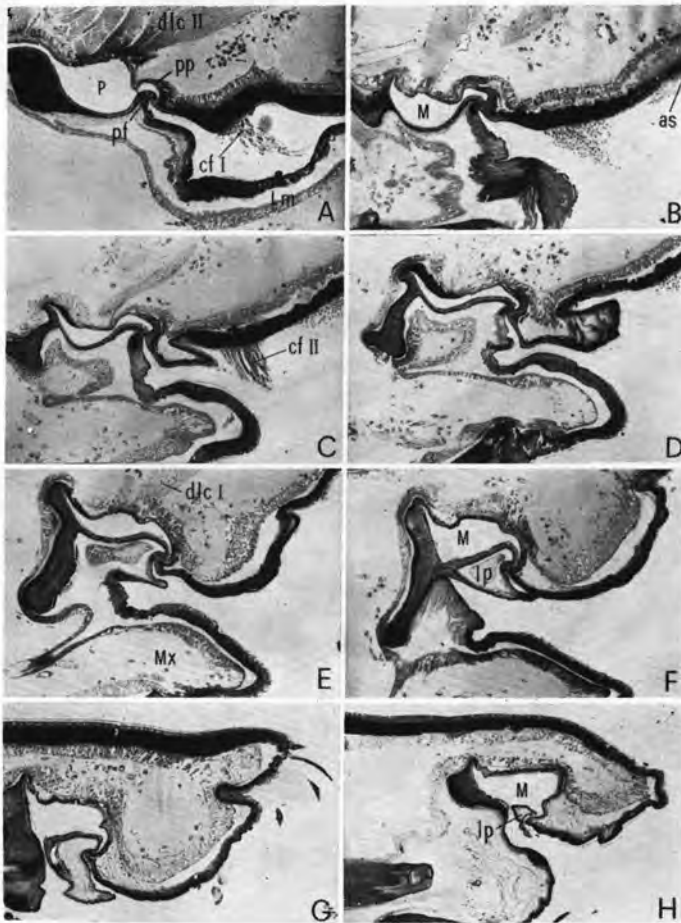


Fig. 12 - *Acilius sulcatus* L. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariale di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

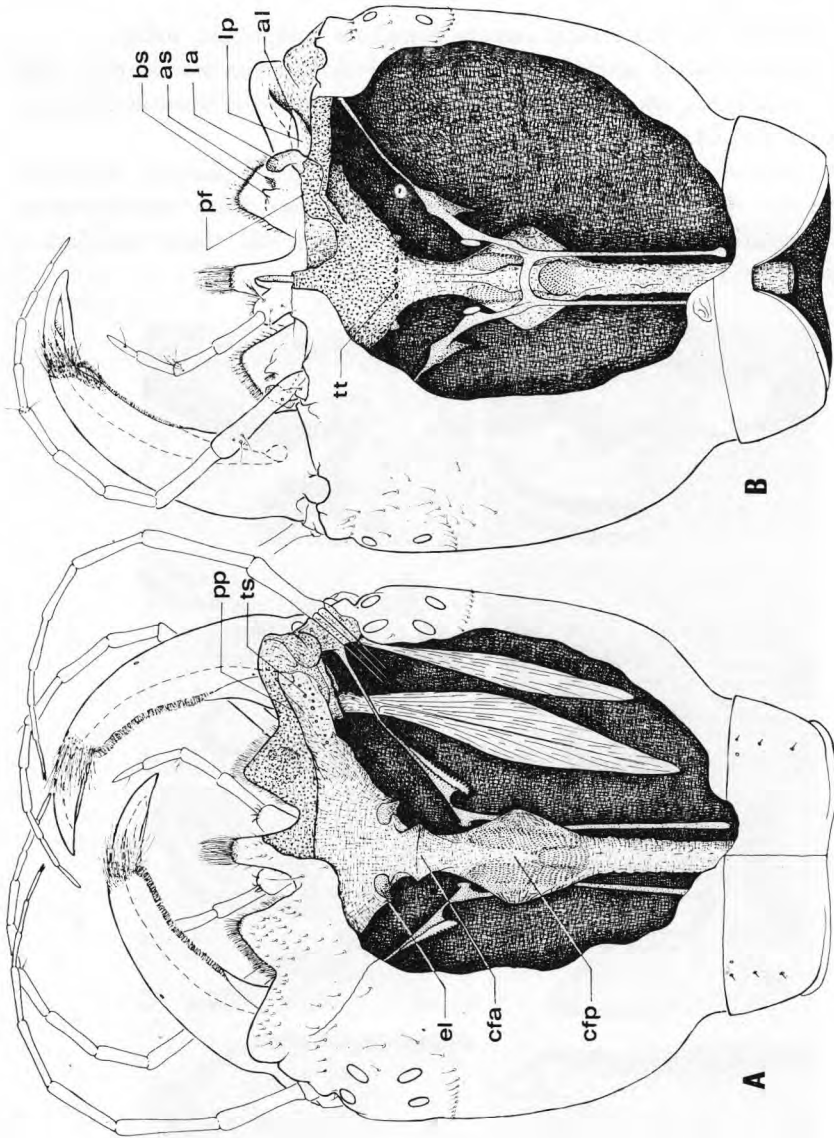


Fig. 13 - *Cybister lateralmarginalis* De Geer - Capo di larva matura visto dal dorso e dal ventre. Preparazione che mette in evidenza gli organi di presa e di ingestione del cibo.

Faringe

È chiaramente suddivisibile in *faringe anteriore* (*Fa*) e *faringe posteriore* (*Fp*) in base alla posizione del *cerebro* (*Cr*) e alla presenza di tipici muscoli estrinseci (cfr. SNODGRASS, 1935, pp. 285-286).

Nel *Dytiscus*, ciascuna di queste due parti presenta un netto slargamento (fig. 1):

- la *camera della faringe anteriore* (*cfa*), in cui l'intima presenta alcune pieghettature che rendono particolarmente dilatabile il corrispondente tratto di faringe;

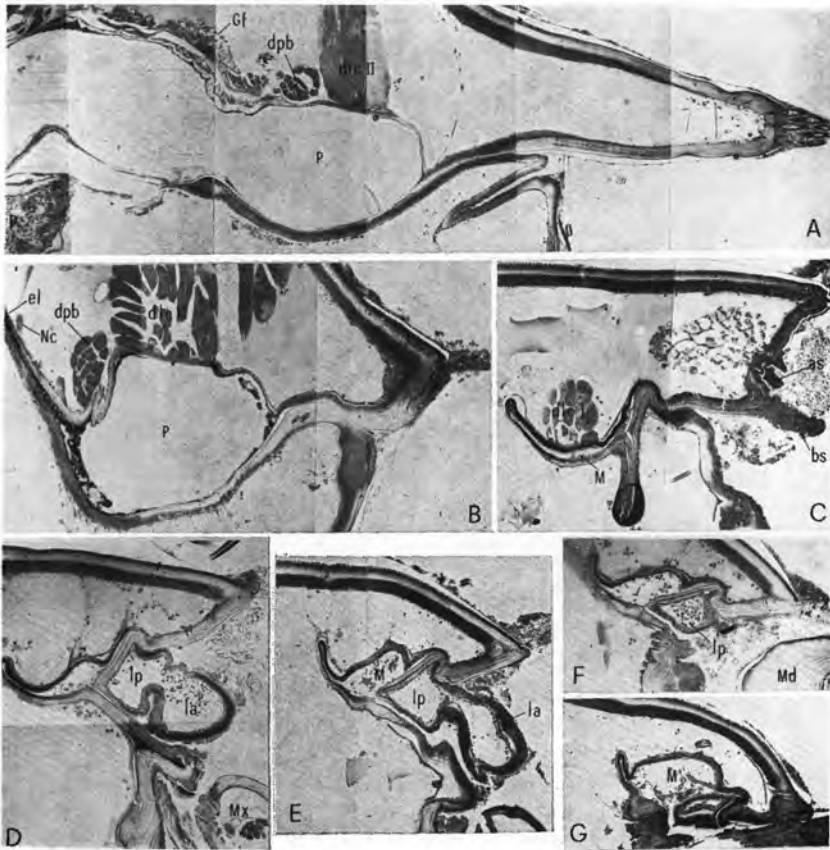


Fig. 14 - *Cybister lateralimarginalis* De Geer - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibario di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

— la camera della faringe posteriore (*cfp*), in cui l'intima, oltre a presentare pieghettature, è costellata di spinule: questa camera ha evidentemente funzione di valvola.

Le due camere sono più o meno sviluppate e distinte fra loro nelle diverse specie. Vistosissima è, per esempio, la camera *cfp* nel *Cybister*, dove la sua funzione di valvola appare molto evidente (figg. 13 e 15.E). Sostanzialmente indistinguibili fra loro sono, invece, le due camere nel caso del *Copelatus* (fig. 33).

La muscolatura intrinseca della faringe consta (fig. 2) di una tunica muscolare (*tm*) fortemente sviluppata. In avanti e dorsalmente questa presenta il poderoso depressore boccale *dpb* (di cui ho detto sopra); posteriormente, essa si attenua quasi bruscamente.

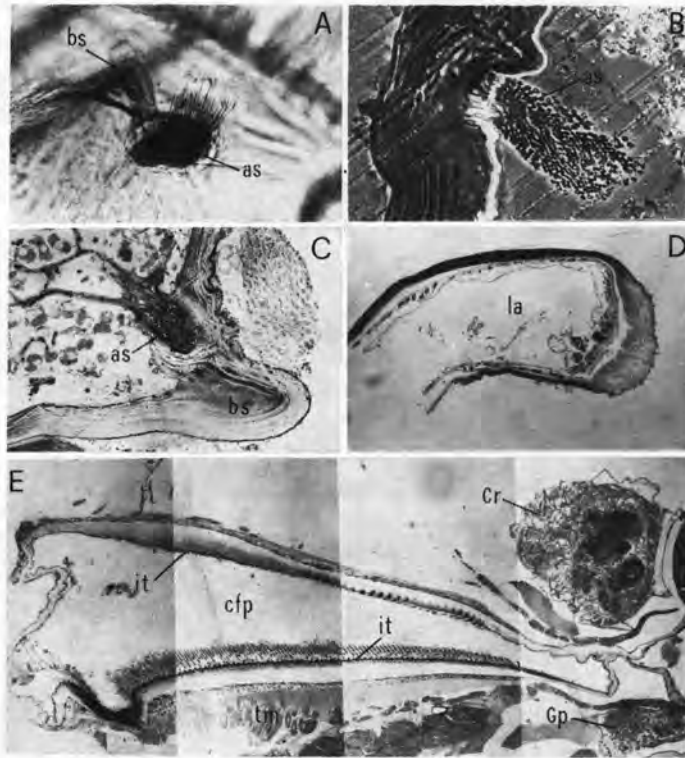


Fig. 15 - *Cybister lateralimarginalis* De Geer - A, una delle aree spinulose del palato di una larva matura; B, la stessa vista in sezione, a contrasto di fase; C, la rete di canali che fa capo ad una delle aree spinulose del palato; D, protuberanza anteriore (*la*) di uno dei due lobi premaxillari in una larva matura, vista in sezione; E, sezione della camera della faringe posteriore di una larva matura.

La muscolatura estrinseca della faringe anteriore, oltre ai dilatatori buccali *dlb* e ai retrattori *rao I* e *II* (di cui ho detto sopra), comprende, per ogni antimero:

- f) 4-5 fasci *dilatatori della faringe anteriore, dfa*, provenienti dalla fronte; uno di essi (*dfa I*) si trova isolato dagli altri, in avanti, subito dietro il ganglio frontale; i rimanenti (*dfa II*) sono disposti più indietro e agiscono sulla camera *cfa*.

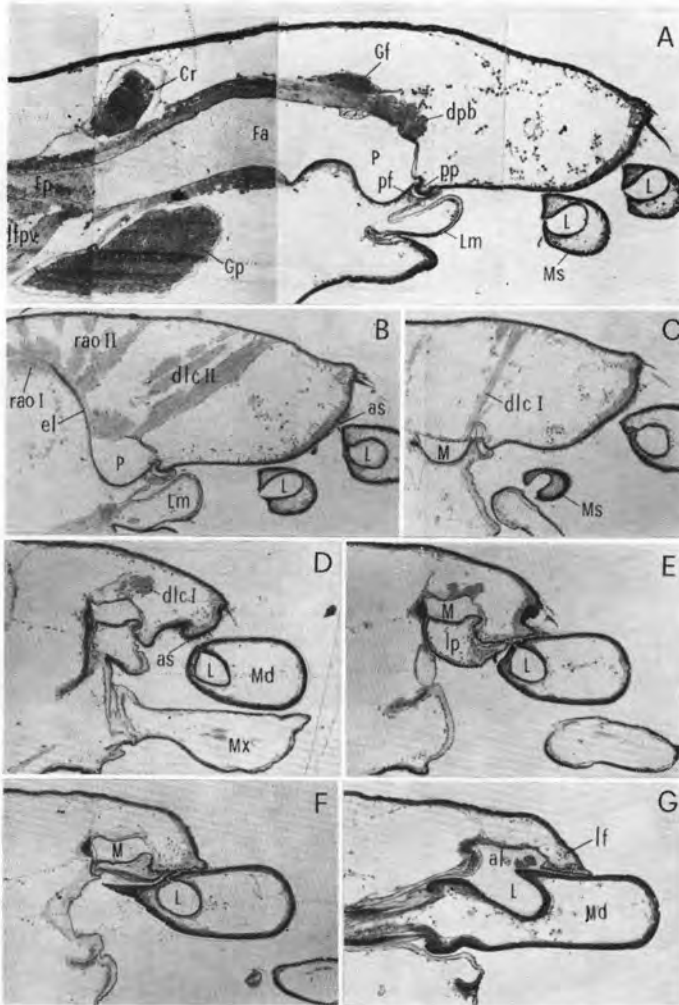


Fig. 16 - *Melanodytes pustulatus* Rossi - Sezioni sagittali di parte del capo di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

La muscolatura estrinseca della faringe posteriore è costituita da:
g) fasci *dilatatori dorsali della faringe posteriore*, *dfpd*;
b) fasci *dilatatori ventrali della faringe posteriore*, *dfpv*.

Esofago

Possiede una tunica muscolare relativamente sottile ed è ben distinguibile, proprio per questa ragione, dalla faringe (fig. 2). Nel *Dytiscus* e in tutte le

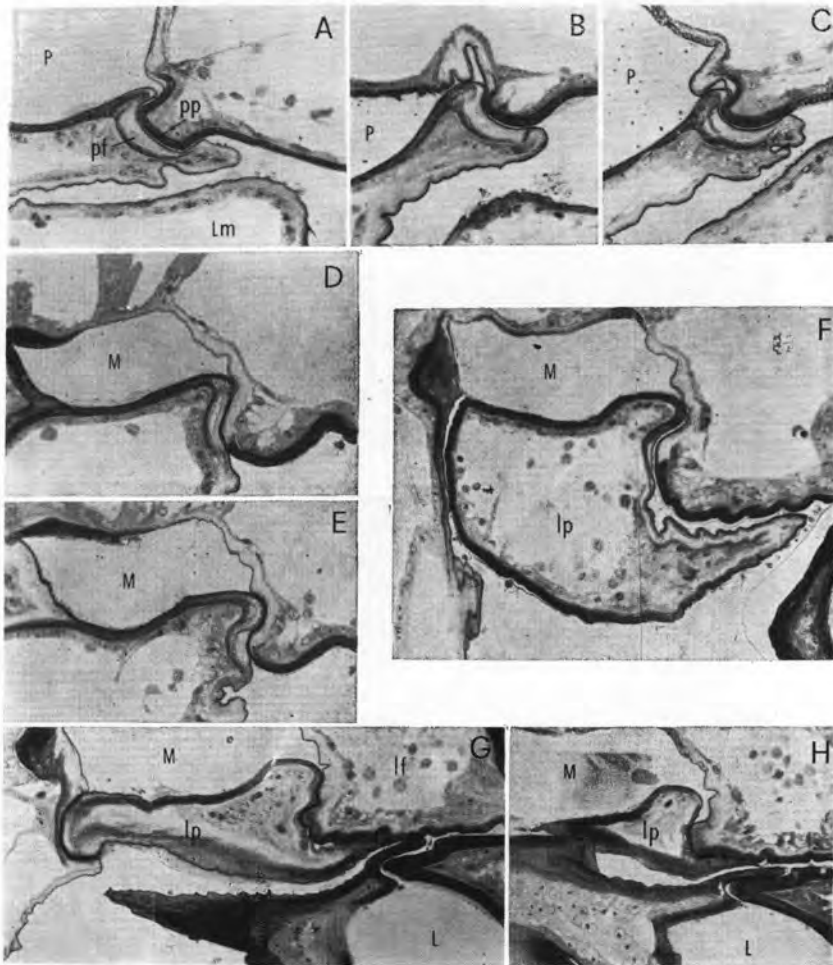


Fig. 17 - *Melanodytes pustulatus* Rossi - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibario di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

altre forme larvali esaminate, con l'eccezione del *Copelatus*, esso costituisce un semplice manicotto di raccordo tra faringe e mesentero, dotato, a quanto pare, di una notevole capacità di contrarsi e distendersi (lo si vede molto contratto nelle figg. 2, 28 e 47, mentre nelle figg. 7, 24 e 38 si trova disteso) e non presenta una vera e propria valvola cardiaca.

Del tutto particolare è, invece, l'esofago del *Copelatus*, per la presenza di un'ingluvie (Ig, figg. 33 e 36) e di un proventricolo (fig. 35).

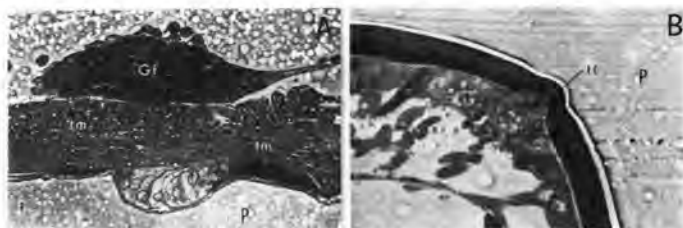


Fig. 18 - *Melanodytes pustulatus* Rossi - A, cordone di cellule epiteliali voluminose della faringe di una larva matura, visto in sezione a contrasto di fase; B, uno dei quattro sensilli tt, visto in sezione a contrasto di fase.

Osservazioni sul funzionamento dell'apparato succhiante

La notevole trasparenza del tegumento delle larve dei *Dytiscus* consente di osservare dal vivo, con un usuale microscopio binoculare, il gioco delle diverse parti dell'apparato succhiante e il passaggio dei liquidi, aspirati e iniettati, durante il pasto. È noto che quest'ultimo prevede un alternarsi fra l'aspirazione delle parti fluide della preda e l'iniezione del liquido contenuto nel mesentero, con conseguente passaggio di liquidi in un senso o nel senso opposto attraverso i canali mandibolari. È noto anche che le iniezioni del contenuto mesenteriale producono una predigestione extraintestinale dei tessuti della preda, che li rende fluidi e in grado, perciò, di attraversare i canali mandibolari stessi. Sull'argomento ci sono, però, diversi punti da precisare e nuove informazioni da aggiungere.

A) Eccitata dai movimenti della preda vicina (i movimenti sono percepiti principalmente attraverso i movimenti dell'acqua), la larva del *Dytiscus* si pone in fase di attacco, divaricando al massimo le mandibole, e poi si lancia di scatto per ghermire la preda con le mandibole stesse. Se il colpo va a segno, si ha inizialmente una serie di suzioni di assaggio (con le quali la larva si ac-

certa della buona qualità di quanto ha catturato) e solo in un secondo tempo avviene la prima iniezione.

Il pasto prosegue, poi, con un alternarsi di altre serie di suzioni e altre iniezioni, con un ritmo irregolare, dipendente, a quanto pare, da fattori esterni: è verosimile che il riflesso all'iniezione sia scatenato da un'eccessiva resistenza incontrata dalla larva durante l'aspirazione. Al limite, durante l'aspirazione può verificarsi (incidente tutt'altro che improbabile!) una temporanea otturazione dei canali mandibolari, da parte di particelle grossolane aspirate dal corpo della preda (frammenti di muscoli, trachee, membrane varie, granuli

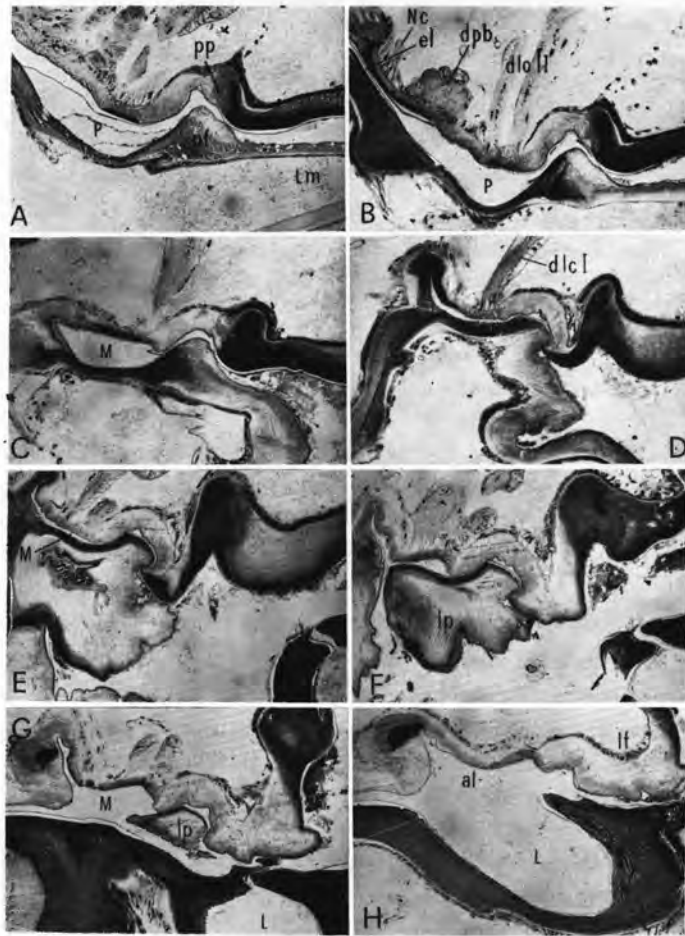


Fig. 19 - *Meladema coriacea* Cast. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibario di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

di fango, ecc.). In tal caso, per sbloccare i canali mandibolari la larva effettuerrebbe un'iniezione.

B) Durante uno stesso pasto, la larva del *Dytiscus* può tenere le mandibole immobili per lungo tempo, l'una avanti all'altra, oppure muoverle in continuazione, alternativamente avanti e indietro, in modo da esplorare il corpo della preda (per cercarvi le parti digeribili). In entrambi i casi è facile notare che iniezioni e suzioni avvengono, in un dato momento, attraverso una sola delle due mandibole: può essere la destra o la sinistra, indifferente-

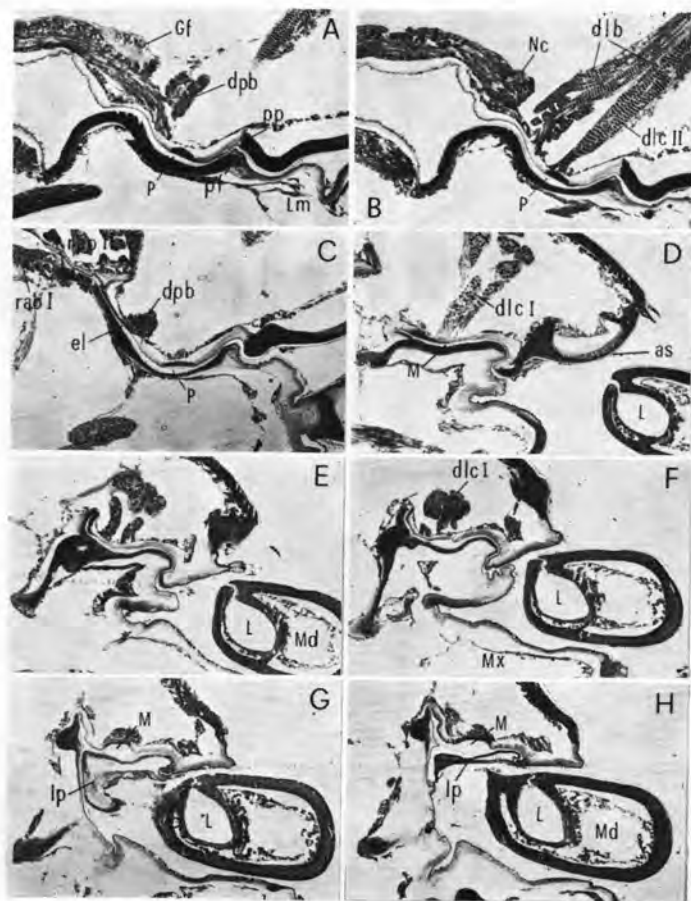


Fig. 20 - *Rbantus bistriatus* Bergstr. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariole di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano

mente, ma è, comunque, la mandibola che in quel momento si trova arretrata rispetto all'altra.

C) La suzione è un processo che implica un complesso coordinamento fra i muscoli del cibario e della faringe. Come è facile notare dal vivo, i liquidi della preda vengono aspirati a fiotti successivi, che percorrono velocemente l'uno o l'altro dei meati cibariali (come ho detto, l'aspirazione procede attraverso una sola mandibola per volta), la camera pompante e il resto della faringe, fino a raccogliersi temporaneamente nell'esofago. Di tanto in tanto, si verifica una brusca contrazione del mesentero, una sorta di deglutizione, che svuota l'esofago stesso del liquido che vi si è accumulato. In alternativa a questa deglutizione, può aversi, sempre per effetto di una contrazione del mesentero, l'iniezione del liquido mesenteriale.

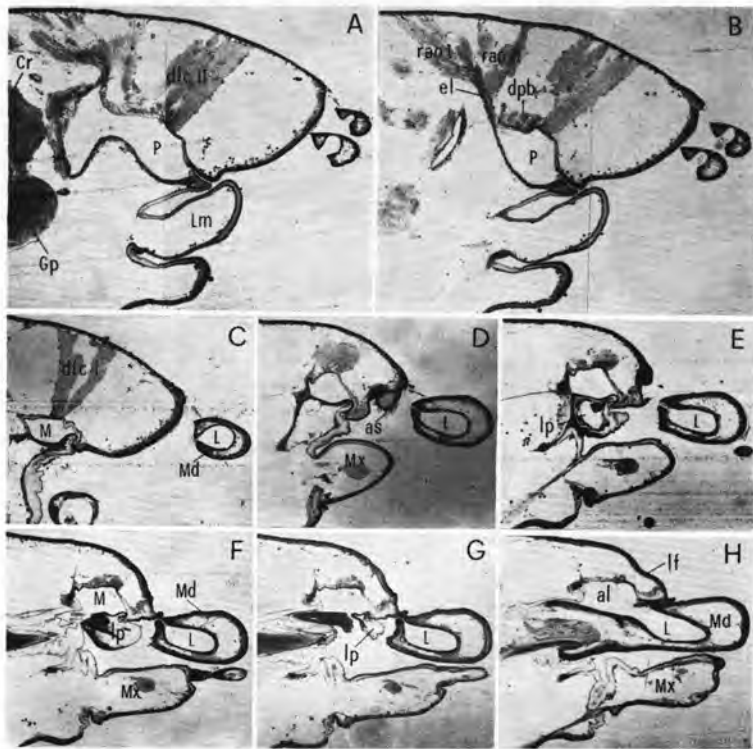


Fig 21 - *Rbantus pulverosus* Steph. - Sezioni sagittali di parte del capo di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

D) Il movimento dei muscoli impegnati nella suzione è molto rapido, tanto che non è possibile individuare, con l'osservazione dal vivo, l'ordine di intervento dei vari gruppi muscolari. Comunque, tutto considerato, ritengo che il processo avvenga in due fasi successive, che si susseguono senza intervallo in una frazione di secondo:

- *prima fase* - si contraggono i dilatatori dei meati cibariali (*dlc I*) e della camera pompante (*dlc II* e *dlb*); la camera pompante si riempie, così, attraverso l'uno o l'altro dei meati cibariali, mentre il richiamo di liquido dell'esofago è impedito dalla chiusura della valvola *cfp* (la camera della faringe posteriore);
- *seconda fase* - si contraggono i dilatatori della faringe anteriore (*dfa I* e *II*) e subito dopo quelli della faringe posteriore (*dfpd* e *dfpv*); in opportuno sincronismo parte un moto peristaltico della tunica muscolare della faringe, dall'avanti all'indietro, a cominciare dal depressore boccale *dpb*; la camera pompante si svuota, mentre il suo contenuto procede lungo la faringe, fino

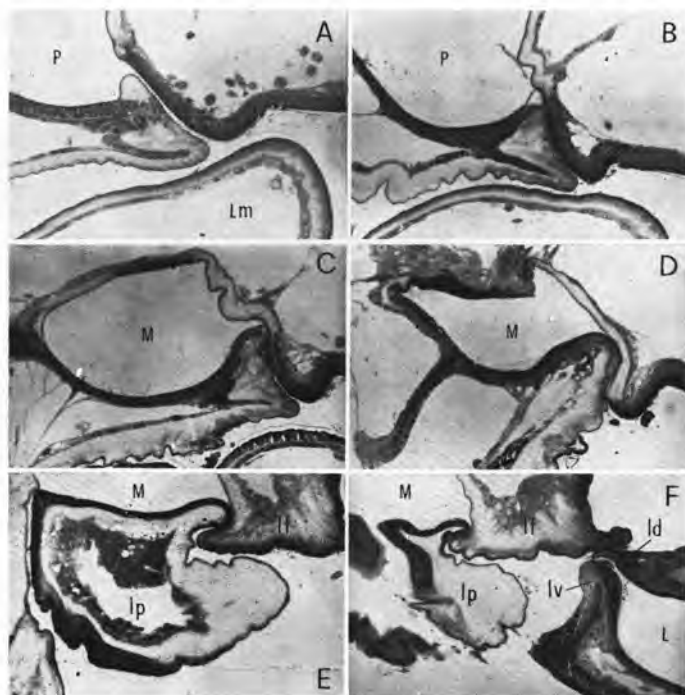


Fig. 22 - *Rbantus pulverosus* Steph. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariale di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

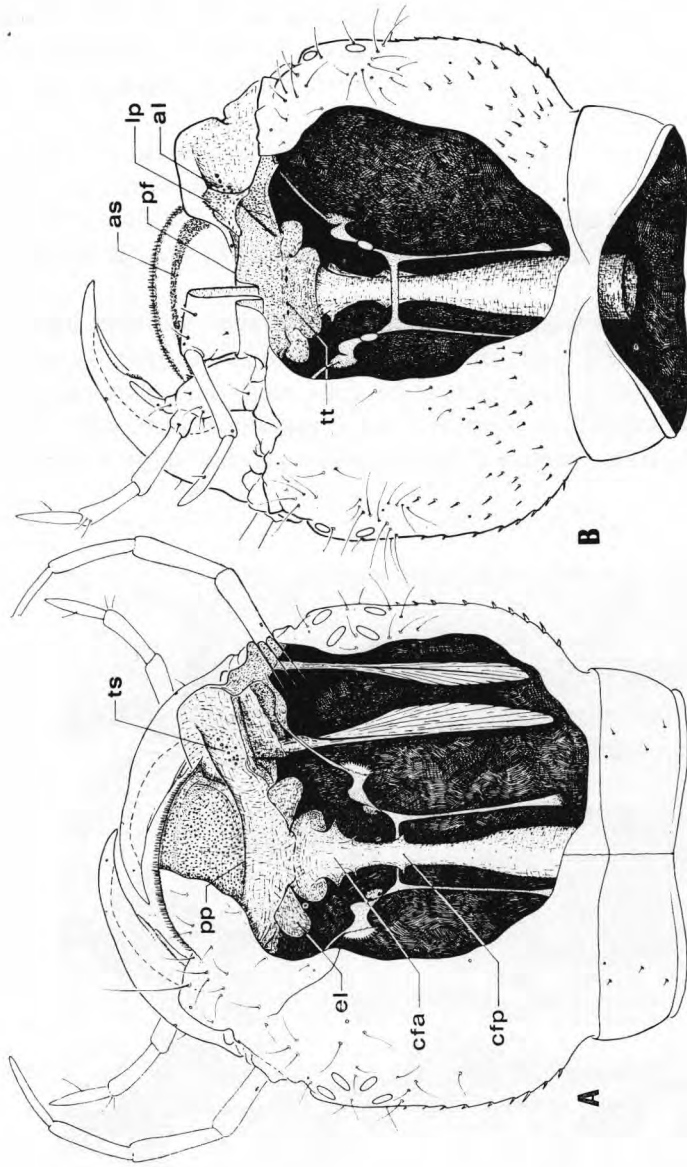


Fig. 23 - *Colymbetes fuscus* L. - Capo di larva matura visto dal dorso e dal ventre. Preparazione che mette in evidenza gli organi di presa e di ingestione del cibo.

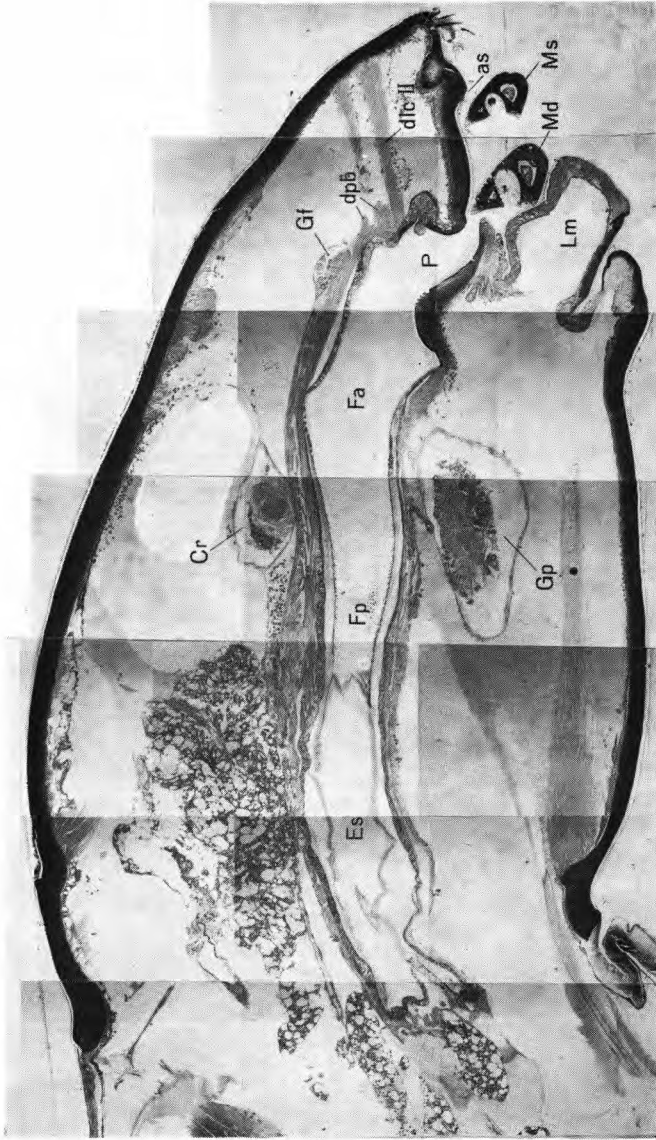


Fig. 24 - *Colymbetes fuscus* L. - Sezione sagittale submediana del capo di una larva matura.

all'esofago; il sincronismo fra la contrazione del depressore *dpb* e quella dei dilatatori evita il reflusso del liquido verso i canali mandibolari.

E) L'insieme delle due fasi sopradescritte porta al passaggio dei singoli fiotti di liquido che si osservano dal vivo. Il numero complessivo dei fiotti fra una iniezione e l'altra risulta variabile durante uno stesso pasto, come variabile è anche il loro numero nell'unità di tempo: da un minimo di 2-4 fiotti al secondo, fino a un massimo non più valutabile ad occhio (in quest'ultimo caso il movimento dei muscoli appare sotto forma di vibrazione).

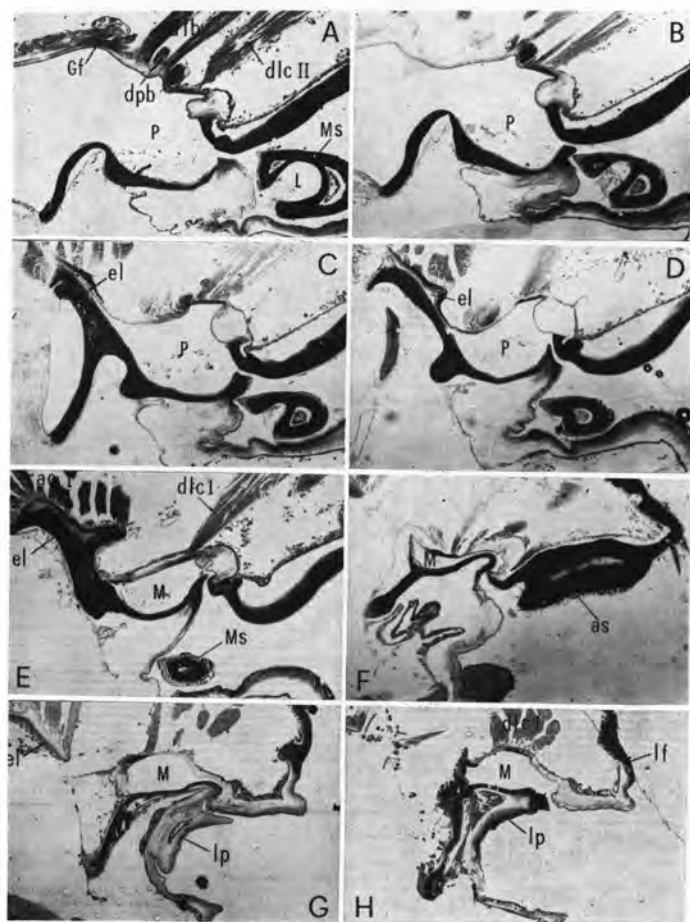


Fig. 25 - *Colymbetes fuscus* L. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariale di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

F) Relativamente più semplice è il processo di iniezione, nel quale la muscolatura del cibario e della faringe interviene, evidentemente, solo per aprire il passaggio al liquido proveniente dal mesentero. Come già detto, in questa fase si osserva una brusca contrazione del mesentero stesso, che da sola fornisce la pressione necessaria per l'iniezione.

G) Un punto importante, che resta da chiarire, è il ruolo delle espansioni *el* della camera pompante, le quali, come si è visto, danno attacco ad una muscolatura molto poderosa. Però, sebbene quest'ultimo fatto rappresenti un chiaro indice dell'importanza funzionale delle espansioni stesse, non è altrettanto chiaro quale sia di preciso la loro funzione.

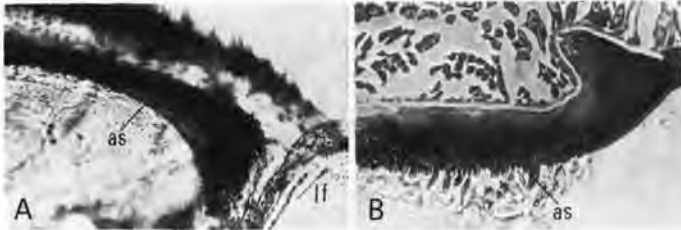


Fig. 26 - *Colymbetes fuscus* L. - A, banda spinulosa del palato di una larva matura; B, la stessa vista in sezione.

Lo studio anatomico ha mostrato che i diversi fasci dei retrattori *rao I* e *rao II* sono orientati a mazzo, di modo che, almeno in teoria, le espansioni *el* possono essere tirate in avanti, indietro, oppure di lato (verso il piano mediano). Dal vivo si osserva che, quando, durante la suzione, la larva tiene le mandibole ferme, il movimento delle espansioni appare sotto forma di piccoli sussulti, apparentemente coincidenti con la contrazione dei dilatatori della camera pompante. Quando, invece, la larva del *Dytiscus* muove le mandibole avanti e indietro per esplorare il corpo della preda, il movimento delle espansioni stesse risulta diverso e più evidente: in tal caso, esse si muovono spostandosi alternativamente verso il piano mediano con lo stesso ritmo del movimento delle mandibole.

Il significato di questi movimenti rimane, comunque, da scoprire.

H) Le aree spinulose *as* del *Dytiscus*, con il loro epitelio di tipo ghiandolare, costituiscono una coppia di organi piuttosto enigmatica dal punto di vista funzionale.

Precedenti Autori (cfr. BERTRAND, 1928, p. 13) le considerano « organi di pulizia » della mandibole; e, in effetti, esiste la possibilità meccanica che la larva, strofinando la punta della mandibola destra sull'area spinulosa di sinistra e viceversa, possa ripulire la punta stessa della sporizia rimastavi eventualmente aderente.

Dal vivo ho osservato questo: le larve dei *Dytiscus* usano toccarsi di tanto in tanto (negli intervalli fra i pasti) le aree spinulose con la punta delle

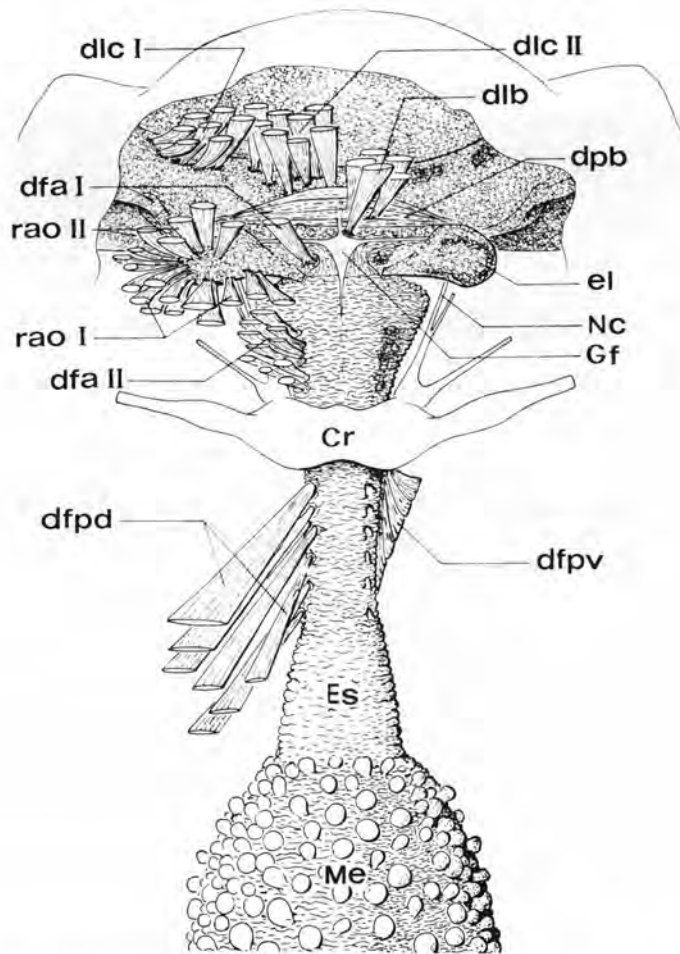


Fig. 27 - *Colymbetes fuscus* L. - Rappresentazione semischematiche della muscolatura del cibario e della faringe nella larva matura (alcuni muscoli sono stati disegnati da un solo lato).



Fig. 28 - *Ilybius fuliginosus* F. - Sezione sagittale submediana del capo di un larva matura.

mandibole, prima l'una e immediatamente dopo l'altra, con decisione, ma solo per un breve istante.

Allo scopo di ottenere altre informazioni, ho offerto a una larva di *Dytiscus* un pezzettino di lardo di maiale (cibo che essa ha accettato), in modo da imbrattarle di grasso le mandibole. È accaduto, così, che al termine del pasto (dopo aver usato le zampe anteriori per asportare le particelle più grossolane di grasso rimaste attaccate alle varie appendici boccali) la larva

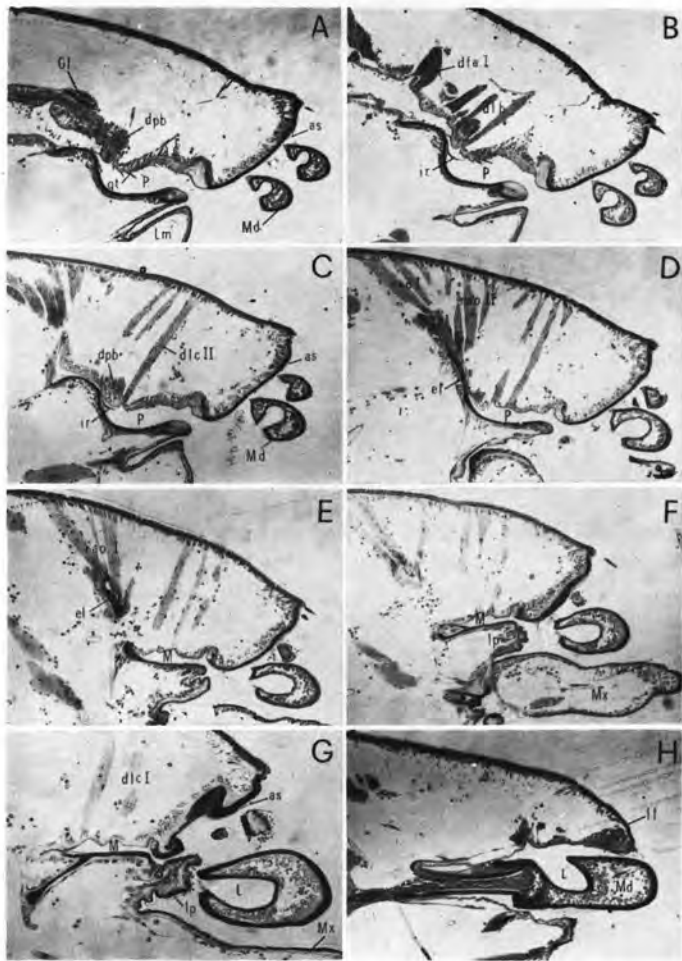


Fig. 29 - *Ilybius fuliginosus* F. - Sezioni sagittali di parte del capo di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

ha ripetuto varie volte, a breve intervallo, l'operazione sopradescritta; come se effettivamente intendesse ripulirsi la punta delle mandibole.

Il risultato dell'esperimento può essere, però, interpretato in altro modo: così facendo, la larva intendeva, al contrario, ripulirsi le aree spinulose usando le mandibole. In quest'ultimo caso, gli « organi di pulizia » sarebbero le mandibole, nei confronti delle aree spinulose!

Un'altra ipotesi che si potrebbe avanzare, e che tiene conto della natura evidentemente secretoria delle aree spinulose, è la seguente: gli organi in

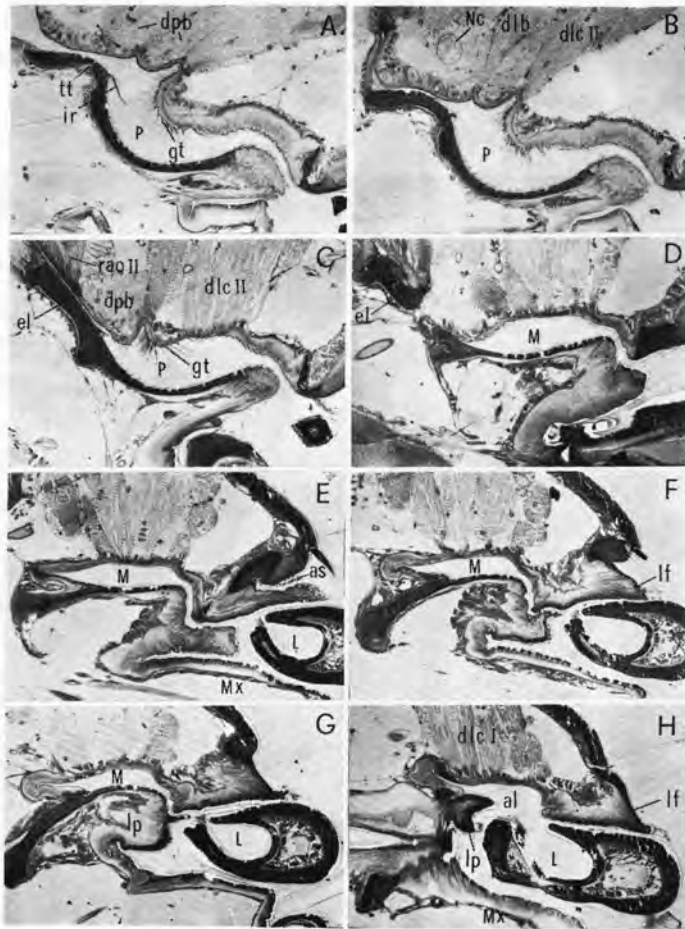


Fig. 30 - *Agabus bipustulatus* L. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibario di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

questione secernono una sostanza venefica in cui viene intinta la punta delle mandibole e che serve per paralizzare le prede.

Vero è, tuttavia, che nelle osservazioni dal vivo non ho mai notato un marcato effetto paralizzante sulle prede, né su Invertebrati (Insetti, Crostacei o Anellidi), né su Vertebrati (girini di Rana).

I) Le osservazioni dal vivo condotte sulle larve di altre specie (indicate a pag. 8) hanno fornito ulteriori informazioni, che sintetizzo qui di seguito, cogliendo l'occasione per precisare alcuni dei punti già discussi.

I) Il fatto che, durante il pasto, suzioni e iniezioni avvengano in un dato momento attraverso una sola delle due mandibole è la regola: la sua eccezione è rappresentata dal *Cybister*, in cui le due mandibole possono succhiare e iniettare contemporaneamente. Anche in quest'ultimo caso, tuttavia, il flusso del liquido aspirato non è sempre uguale attraverso i

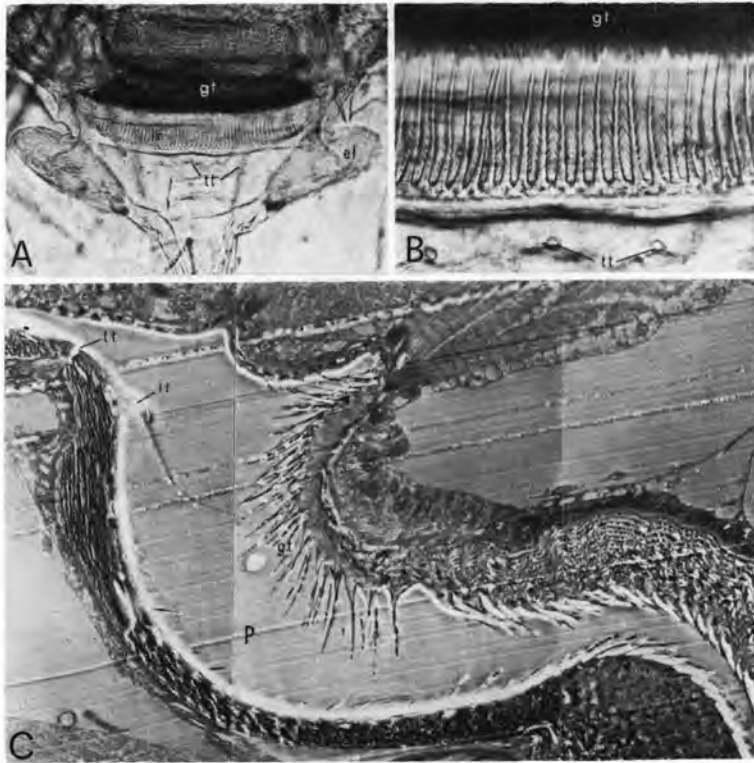


Fig. 31 - *Agabus bipustulatus* L. - A, il pettine *ir* del palato, visto nell'insieme; B, particolare di (A); C, aspetto in sezione della camera pompante in una larva matura.

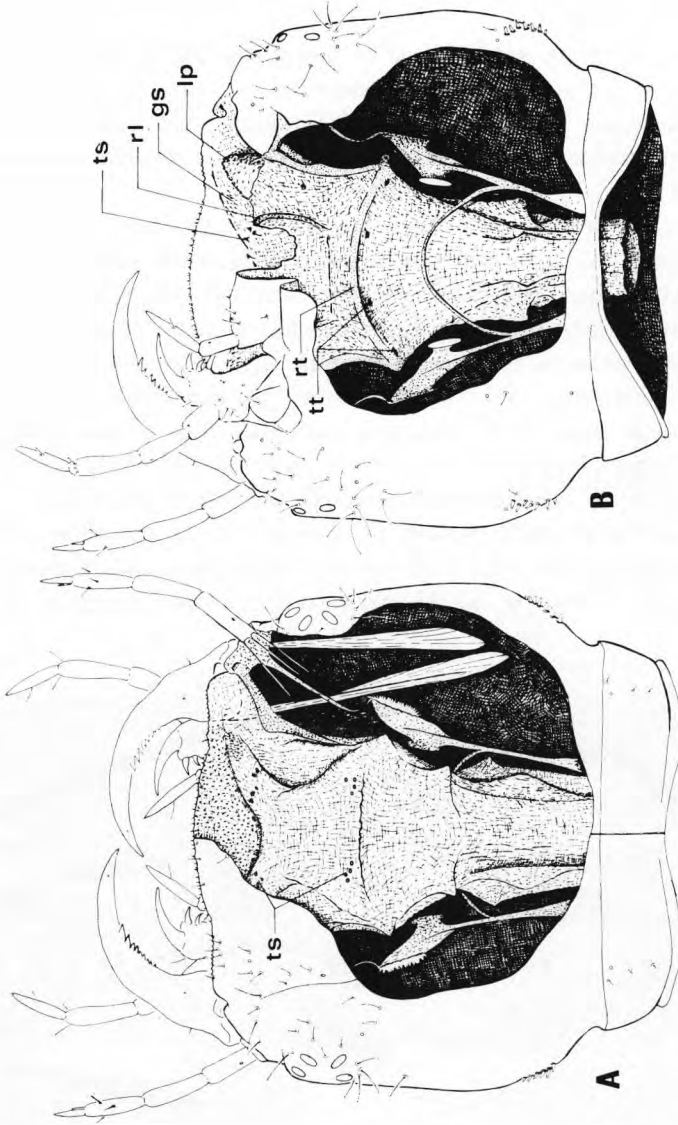


Fig. 32 - *Copelatus baemorroidalis* F. - Capo di larva matura visto dal dorso e dal ventre. Preparazione che mette in evidenza gli organi di presa e di ingestione del cibo.

- due canali mandibolari, ma può essere minore o, al limite, interrompersi in uno di essi (evidentemente a causa di una temporanea otturazione, parziale o totale).
- II) Come ho già detto, nel *Dytiscus* la mandibola che in un dato momento del pasto si trova in funzione è quella che si trova indietro rispetto all'altra: lo stesso fatto si osserva nell'*Hydaticus*, ma nelle larve colimbetine e idroporine, come anche nel *Laccophilus*, avviene esattamente il contrario.
- III) Un'altra abitudine generale delle larve dei Dytiscidi, dalla quale il *Cybister* si discosta, è quella di esplorare il corpo della preda attraverso un movimento alternativo delle mandibole. Nel *Dytiscus*, nelle larve colimbetine e nel *Laccophilus* questo movimento avviene di tanto in tanto, man mano che il pasto procede, ma nelle larve della subf. *Hydroporinae* esso risulta pressoché incessante. Nel *Cybister*, infine, tale movimento non si verifica: le mandibole sono tenute immobili per quasi tutto il pasto e la preda (per le osservazioni sono state offerte ninfe di Odonati) viene svuotata dal punto in cui inizialmente è stata afferrata con le mandibole.
- IV) Circa i movimenti delle espansioni *el* della camera pompante durante il pasto, le osservazioni sulle altre specie confermano sostanzialmente quanto ho detto per il *Dytiscus*. Sicché, nel caso delle larve idroporine, che usano

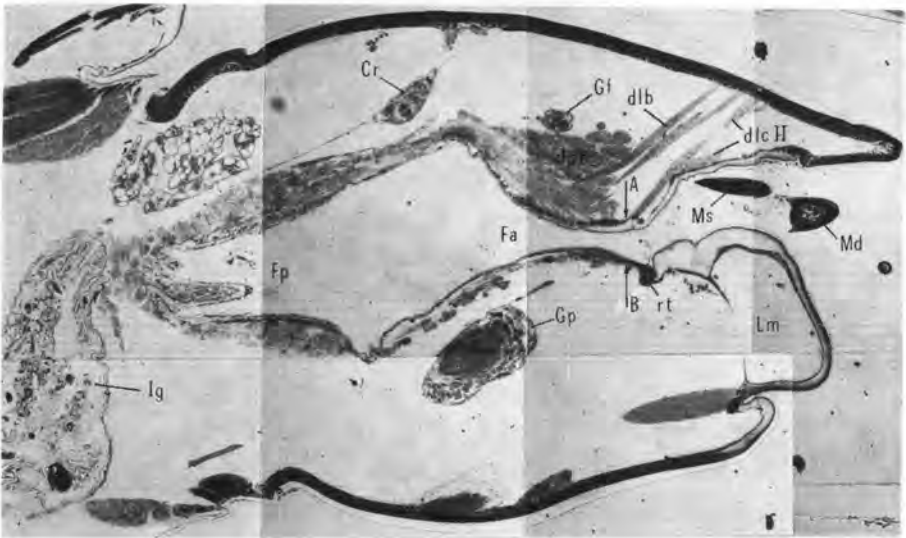


Fig. 33 - *Copelatus haemorrhoidalis* F. - Sezione sagittale submediana del capo di una larva matura.

muovere incessantemente le mandibole durante il pasto, anche il movimento delle espansioni *el* è incessante. Per contro, esse rimangono immobili nel *Cybister*, perché le mandibole, in questo caso, non vengono mosse durante il pasto.

- V) L'uso di iniettare nella preda il contenuto mesenteriale attraverso i canali mandibolari è generale e senza eccezioni. Si è visto, inoltre, che in ogni caso le iniezioni si verificano senza periodicità. Nel complesso, esse sono più frequenti nelle larve della subf. *Hydroporinae*, in cui i canali mandibolari sono molto sottili e perciò più facilmente soggetti a otturazione

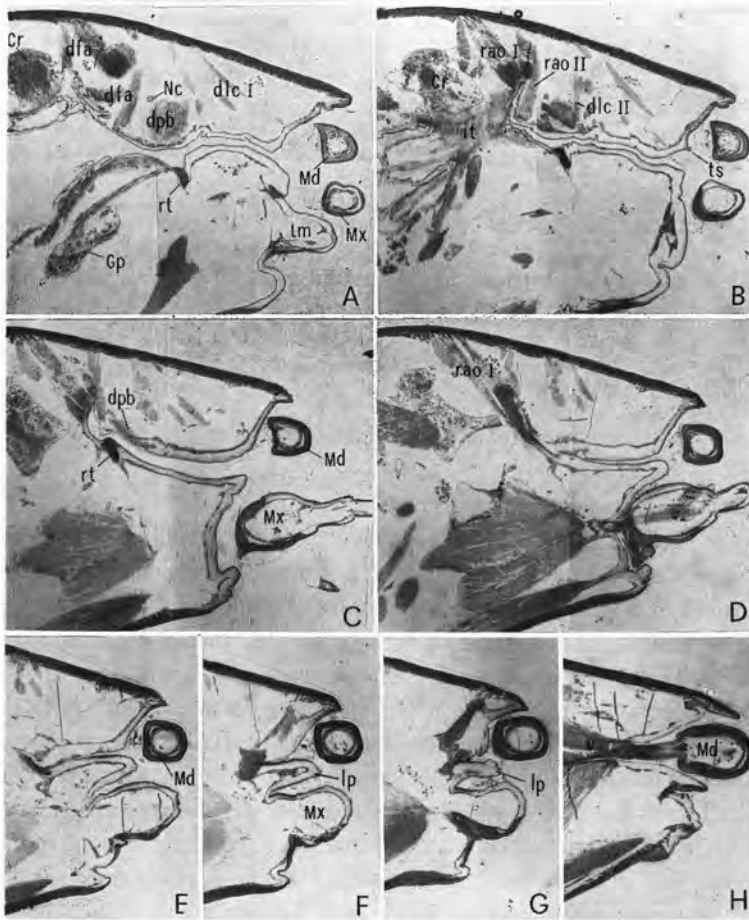


Fig. 34 - *Copelatus haemorroidalis* F. - Sezioni sagittali di parte del capo di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

durante la suzione: ciò avalla l'ipotesi (si veda a pag. 30) che il riflesso all'iniezione sia scatenato da un'eccessiva resistenza incontrata dalla larva nella suzione.

- VI) La frequenza delle contrazioni della camera pompante durante la suzione raggiunge valori elevati (non valutabili ad occhio), oltre che nei *Dytiscus*, anche nell'*Hydaticus*, nel *Cybister* e nelle larve idroporine. Nelle larve della subf. *Colymbetinae* e nel *Laccophilus*, invece, tale frequenza si mantiene piuttosto bassa: da 2 a 4 contrazioni per ogni secondo.



Fig. 35 - *Copelatus haemorroidalis* F. - A, posizione del lobo premaxillare; B, proventricolo di una larva matura.

Hydaticus transversalis De Geer

È questa la forma larvale che più si avvicina al *Dytiscus* per tutto il complesso degli organi di cui si tratta; fatto questo prevedibile, del resto, in considerazione della affinità morfologica fra le mandibole delle due specie (cfr. DE MARZO, 1977 a). Le affinità nell'anatomia dell'apparato succhiante possono ora essere apprezzate con l'esame delle figg. 7 e 8, messe a confronto con le corrispondenti figure del *Dytiscus* (figg. 2 e 4).

A tal proposito, si notino: nella fig. 7 il forte sviluppo della tunica muscolare della faringe; nelle sezioni 8.A, 8.B e B.C l'aspetto « a doppio uncino » della chiusura anteriore della camera pompante, in vicinanza del piano mediano; nelle sezioni 8.A e 8.B il forte sviluppo del muscolo depressore *dpb*; nella sezione 8.B la presenza di vistose espansioni (*el*) della camera pompante; nella sezione 8.C e nella fig. 5.B l'esistenza di aree spinulose (*as*) simili a quelle del *Dytiscus*; nelle sezioni 8.F e 8.G la perfezione dell'incastro anteriore dei lobi premaxillari (*lp*); nella sezione 8.H, infine, come avviene la comunicazione fra meati cibariali e canali mandibolari.

Risulta ovvio, da quanto si vede, che la larva dell'*Hydaticus* può prendere cibo solo attraverso i canali mandibolari. Dalle osservazioni dal vivo, condotte su larve di *Hydaticus leander* Rossi, non risulta nessuna differenza di rilievo nei confronti del *Dytiscus* circa il funzionamento dell'apparato succhiante.

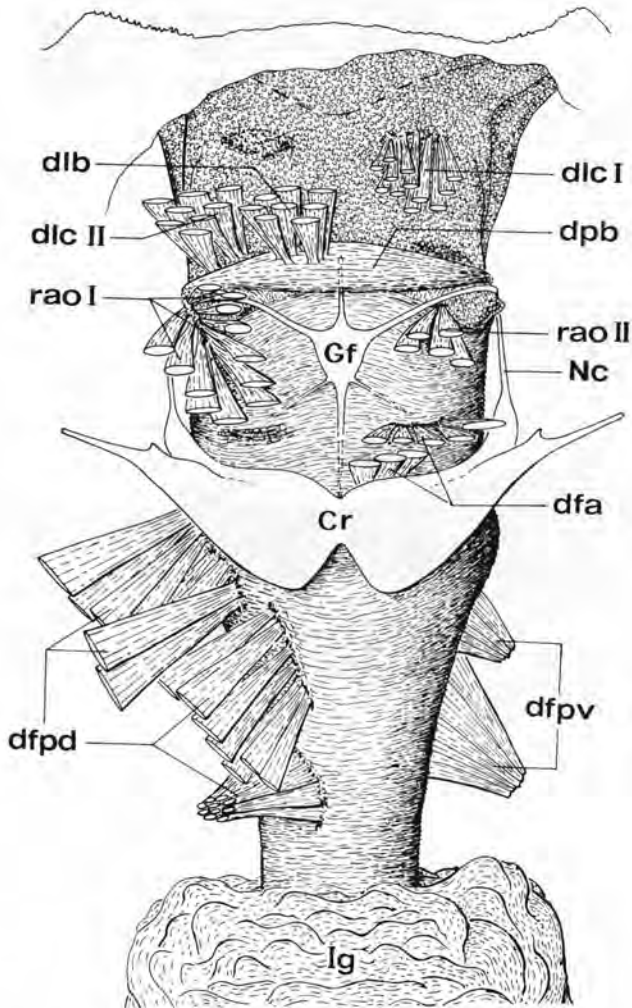


Fig. 36 - *Copelatus haemorroidalis* F. - Rappresentazione semischematiche della muscolatura del cibario e della faringe nella larva matura (alcuni muscoli sono stati disegnati da un solo lato).

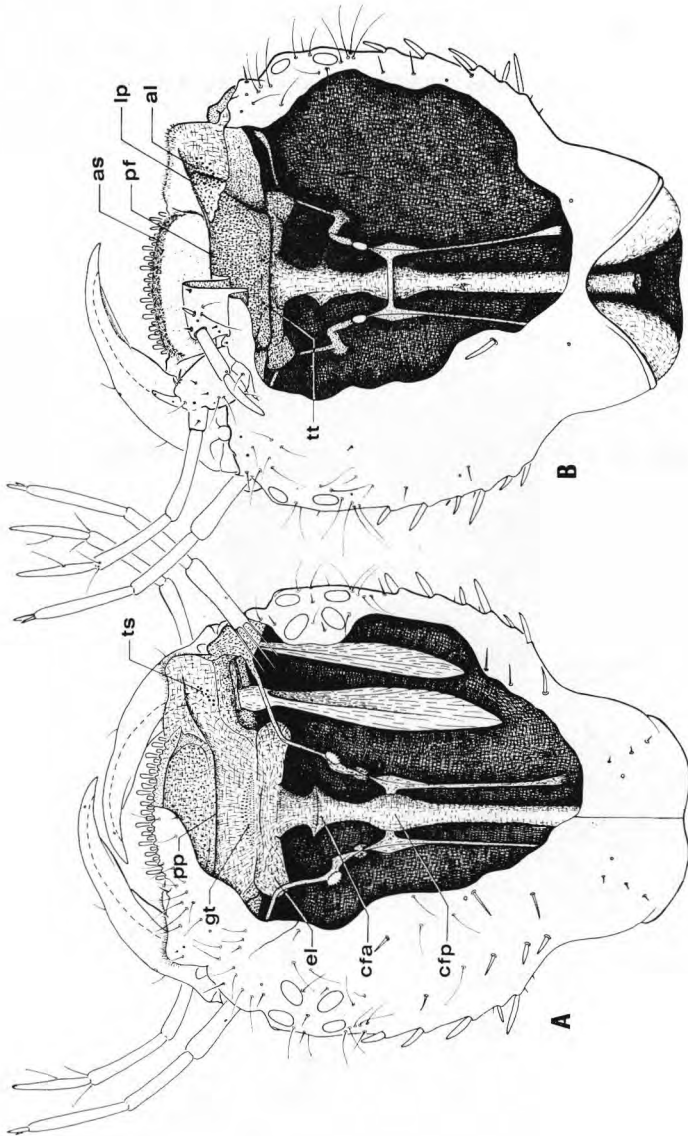


Fig. 37 - *Laccophilus testaceus* Aubè - Capo di larva matura visto dal dorso e dal ventre. Preparazione che mette in evidenza gli organi di presa e di ingestione del cibo.

Eretes sticticus F.

Questa e le due forme larvali descritte subito dopo si distaccano abbastanza nettamente dalle due precedenti, pur appartenendo alla stessa sottofamiglia per vari particolari anatomici dell'apparato succhiante. Il che rispecchia abbastanza fedelmente la situazione trovata studiandone i modelli di mandibola (DE MARZO, 1977 a), che nell'*Eretes*, nell'*Acilius* e nel *Cybister* differiscono da quelli del *Dytiscus* e dell'*Hydaticus* in maniera abbastanza netta. Inoltre, la spiccata somiglianza fra i modelli di mandibola dell'*Eretes* e dell'*Acilius* si trova riflessa, come si vedrà, nell'anatomia del loro apparato succhiante.

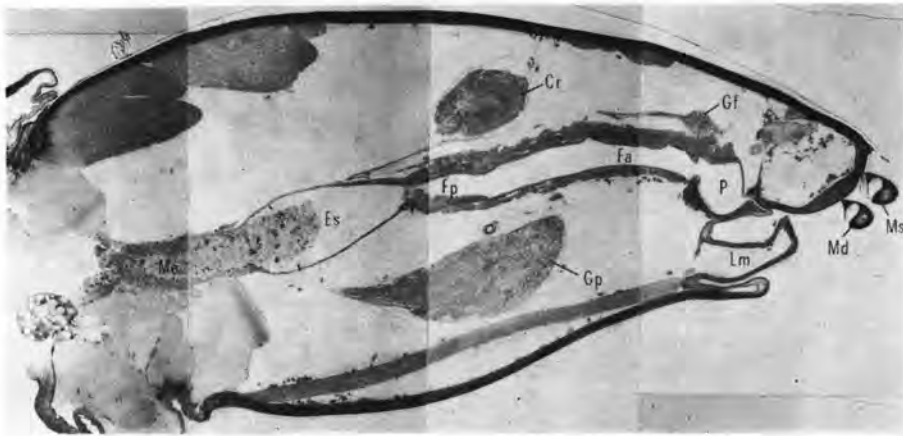


Fig. 38 - *Laccophilus testaceus* Aubè - Sezione sagittale submediana del capo di una larva matura.

Molto caratteristico è nell'*Eretes* l'aspetto della camera pompante (fig. 11.A), il cui pavimento è particolarmente inspessito e fortemente sclerificato (sezioni 9.A, 9.B e 10.A). Molto robusta (e ulteriormente rinforzata da spinule) è anche la parte del palato antistante alla piega tegumentale *pp* (sezioni 9.A e 9.B).

La chiusura anteriore della camera pompante è realizzata (fig. 10) da una complessa coaptazione, il cui aspetto è « a doppio uncino » nelle sezioni vicine al piano mediano (sezione 10.A). Nelle sezioni 10.E e 10.F si può rilevare la complessità dell'incastro anteriore di uno dei lobi premaxillari (*lp*).

Le aree spinulose *as* sono simili a quelle del *Dytiscus* per quanto riguarda

l'epitelio, anche qui di tipo evidentemente ghiandolare (sezioni 9.C, 9.D e 11.B). Le due aree sono, nell'*Eretes*, collegate fra loro da una banda di tegumento ugualmente spinuloso (fig. 11.A), ma con epitelio non particolarmente alto. Come nel *Dytiscus*, esse si trovano in posizione tale da poter essere toccate dalla punta della mandibola dell'opposto antimero.

Altra zona spinulosa del palato è quella che si trova subito avanti alla piega *pp* (fig. 11.A; sezioni 9.B e 9.C), dove le spinule sono rade e corte.

La muscolatura non presenta particolarità di rilievo. Nelle figure sono visibili il ben sviluppato depressore *dpb* (sezioni 9.A, 9.B e 10.A), i fasci

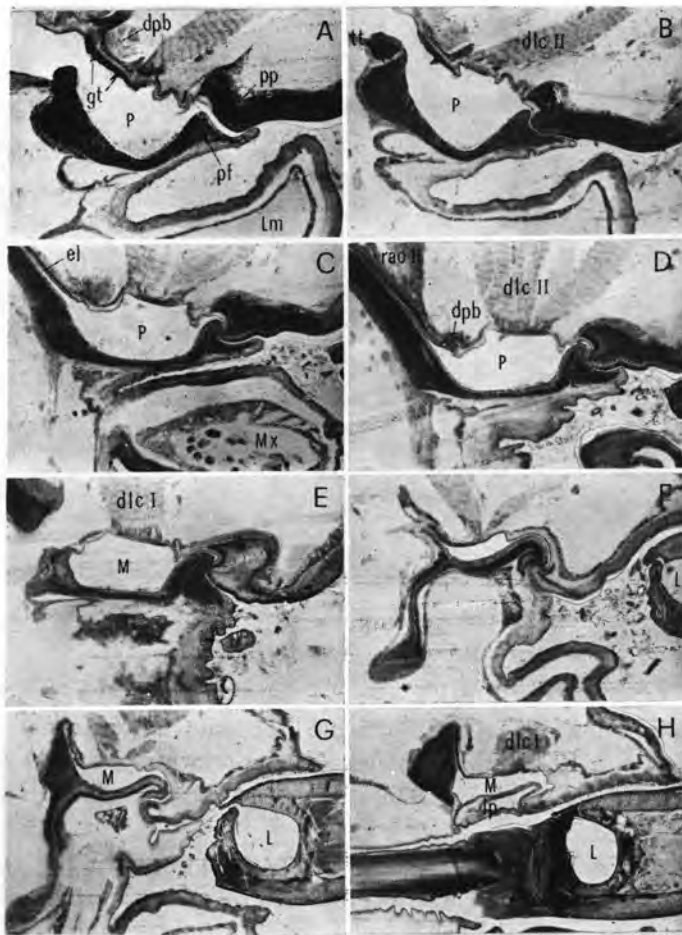


Fig. 39 - *Laccophilus testaceus* Aubè - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariale di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

dilatatori del cibario *dlc I* e *II* (sezioni 9.B, 9.E e 10.A) e i poderosi retrattori *rao I* e *II* (sezioni 9.B e 9.C).

La faringe presenta, come nel *Dytiscus*, due tratti particolarmente dilatabili, cioè la camera della faringe anteriore (*cfa*) e la camera della faringe posteriore (*cfp*). In fig. 11.A si può osservare la camera *cfa*.

Non si hanno notizie dirette su come la larva dell'*Eretes* consumi il proprio pasto, ma è presumibile che, a questo riguardo, essa si comporti come l'*Acilius*, vista la somiglianza fra i modelli di mandibola delle due specie (cfr. DE MARZO, 1977 a, figg. 4 e 5). Su questa base è presumibile, anche, che in entrambe queste forme larvali la preda venga sottoposta ad una sorta di masticazione, da parte delle mandibole e delle mascelle (queste ultime sembrano arnesi molto adatti per trattenere la preda e collaborare alla masticazione). Questa operazione avrebbe luogo nello spazio compreso fra il palato e la superficie dorsale del voluminoso labbro inferiore, di cui sono munite entrambe le specie. Le parti fluide della preda, liberatesi con questa masticazione verrebbero, nel contempo, succhiate attraverso i canali mandibolari.

***Acilius sulcatus* L.**

Come ho già accennato, si tratta di una forma larvale molto vicina all'*Eretes* per varie caratteristiche anatomiche dell'apparato succhiante. Essa presenta, tuttavia, sia sulle mandibole (DE MARZO, 1977 a, fig. 5) che sul palato (FIORI, 1948-49, fig. V), strutture tegumentali molto peculiari.

Si può notare, infatti, nella fig. 11.C la presenza sul palato, innanzi alla piega tegumentale *pp*, di due fasce trasversali arcuate di processi setoliformi. La fascia anteriore corrisponde alle due aree spinulose *as* riunite, anche qui come nell'*Eretes*, da una zona di cuticola ugualmente spinulosa.

Una delle due aree spinulose è visibile nella sezione 12.B, in cui si può osservare, ancora, che l'epitelio corrispondente non ha un aspetto ghiandolare così marcato come nelle specie precedenti⁽⁴⁾. È comunque evidente in questa sezione che anche nell'*Acilius* la cuticola delle aree spinulose è inspessita, poco sclerificata e fittamente spinulosa.

La fascia spinulosa posteriore può considerarsi costituita da tre ciuffi di processi setoliformi: un ciuffo mediale (*cf I*, sezione 12.A) e due laterali (*cf II*, sezione 12.C), confluenti tra loro mediante processi più corti. Va segna-

⁽⁴⁾ Sorge a questo punto il sospetto che l'epitelio delle aree spinulose possa variare d'aspetto per ragioni fisiologiche, sia nella larva dell'*Acilius* che in altre forme larvali.

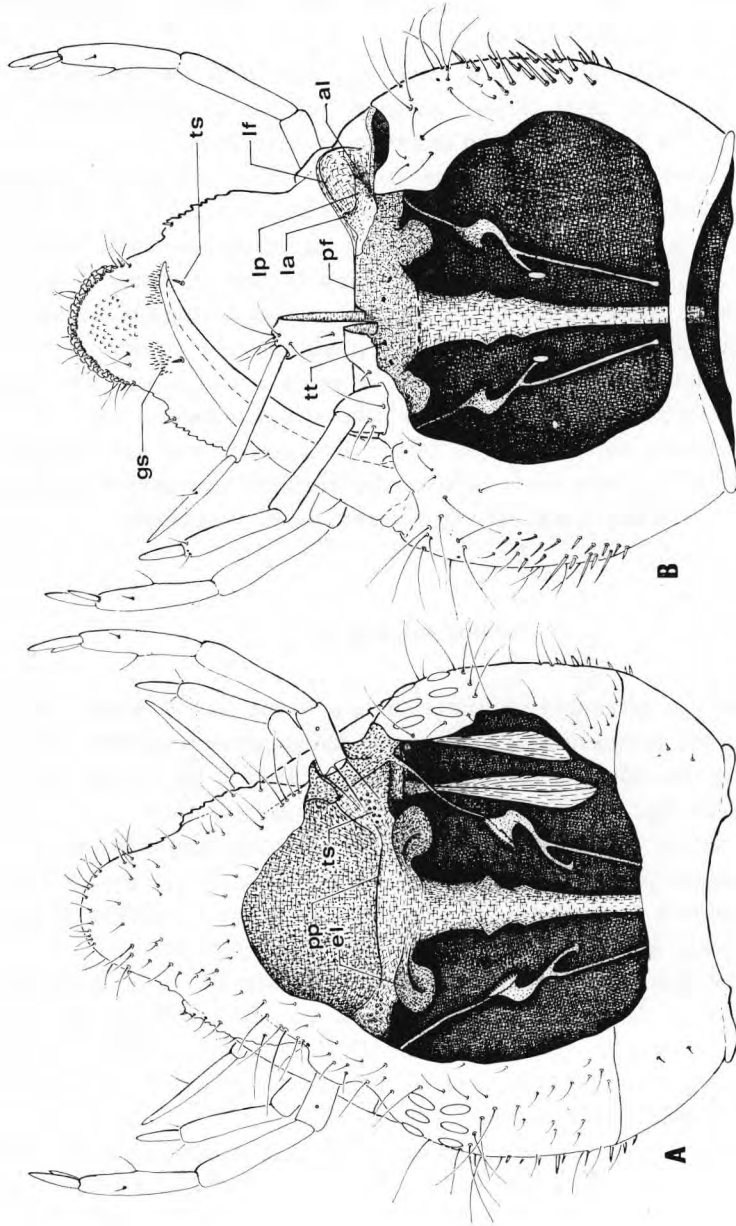


Fig. 40 - *Hydroporus limbatus* Aubè - Capo di larva matura visto dal dorso e dal ventre. Preparazione che mette in evidenza gli organi di presa e di ingestione del cibo.

lato che, quando l'una o l'altra delle mandibole è addotta, il ciuffo di processi aghiformi *pc* della mandibola (DE MARZO, 1977, fig. 5; si veda anche la fig. 11.C) viene a toccare il ciuffo *cf II* dello stesso antimero.

Molto particolare è nell'*Acilius* anche l'aspetto delle espansioni *el* della camera pompante (fig. 11.D).

Altre differenze anatomiche di rilievo nei confronti dell'*Eretes* non ve ne sono. Come in quest'ultima specie, il labbro inferiore è voluminoso, tanto che la sua superficie dorsale costituisce, insieme con la robusta parete del palato ad essa affacciata, una cavità nella quale (secondo l'ipotesi già esposta a pag. 51) verrebbe effettuata una sorta di masticazione della preda.

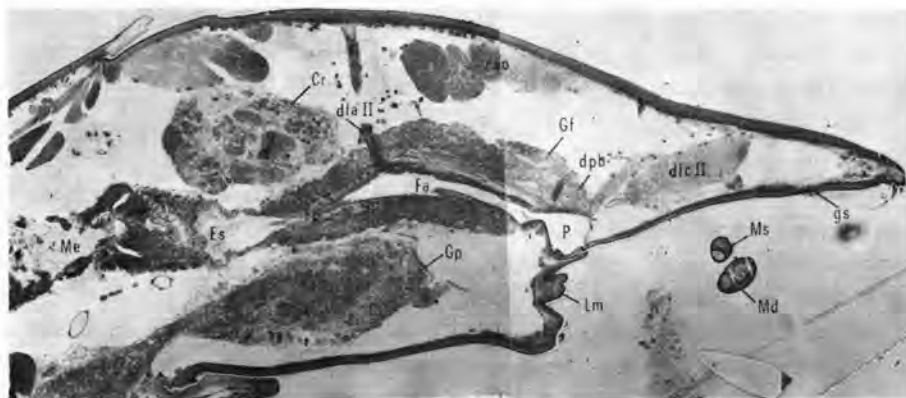


Fig. 41 - *Hydroporus limbatus* Aubè - Sezione sagittale submediana del capo di una larva matura.

Brevi osservazioni dal vivo sono state effettuate su larve di *Acilius*, alle quali venivano offerti piccoli Crostacei acquatici (*Asellus*). Si è notato, così, che durante il pasto le larve muovono le mandibole alternativamente avanti e indietro, come fanno, del resto, molte altre larve di Ditiscidi. È chiaro, però, che in questo caso, data la particolare morfologia delle mandibole, è inevitabile che la preda venga, almeno parzialmente, masticata.

Riguardo all'ingestione del cibo, è da ricordare l'opinione di FIORI (1948-1949): questo Autore considera la possibilità che le larve dell'*Acilius sulcatus* possano assumere il cibo frontalmente oltre che attraverso i canali mandibolari; e ciò in considerazione del fatto che la piega tegumentale *pf* sembra potersi facilmente sganciare dalla piega *pp*, lasciando, così, aperta in avanti la camera pompante.

Cybister lateralimarginalis De Geer

Vistose peculiarità mostra questa forma larvale nell'anatomia dell'apparato succhiante cibario-faringeo, come anche nella morfologia delle mandibole (DE MARZO, 1977 a).

Nel confronto con le specie precedenti si rileva innanzitutto che, nell'insieme, la coaptazione fra palato e prefaringe è più semplice. Infatti, in vicinanza del piano mediano (sezione 14.A) essa è data da un semplice contatto fra due superfici quasi piate. Come di norma, però, essa appare più complessa verso i lati: il massimo di complessità viene raggiunto presso l'estremità distale dei lobi premascellari. A questo proposito, è da rilevare che, nonostante la semplicità della coaptazione, la camera pompante risulta ermeticamente chiusa in avanti, perché palato e prefaringe sono, in sua corrispondenza, come « incollati » fra loro (sezioni 14.A e 14.B).

Del tutto particolare è nel *Cybister* la morfologia dei lobi premascellari. Questi presentano, infatti, una particolare *protuberanza anteriore* (*la*, sezioni 14.D e 14.E), rivolta in avanti e in basso: si tratta della formazione chiamata « maxillula » da precedenti Autori (cfr. BERTRAND, 1928, pp. 10 e 18). Sicché, ciascuno dei lobi premascellari consta della solita parte orientata lateralmente (da quella che partecipa alla costituzione dei meati cibariali) più la suddetta protuberanza anteriore, la cui funzione non appare evidente. Quest'ultima si trova in posizione tale da poter essere toccata dalla punta della mandibola dell'opposto antimero, oppure dalla faccia adorale della mandibola dello stesso antimero di appartenenza. Nella fig. 15.D si può notare l'aspetto di tale lobatura in sezione: la sua faccia apicale, come si vede, è fatta di cuticola spessa, ma poco sclerificata, a cui corrisponde un epitelio un po' alto.

Le aree spinulose *as* del palato hanno anch'esse una morfologia molto particolare. Nel *Cybister* esse mostrano con molta evidenza di rappresentare, insieme con il corrispondente epitelio, organi a funzione secretoria, molto specializzati.

All'esterno esse appaiono sotto forma di un ciuffo di processi setoliformi, al quale si trova associato il piccolo *processo tegumentale subconico bs* (figg. 13 e 15.A, sezioni 14.C e 15.C). Alla base del ciuffo vi è (sezione 15.C) una fossetta della cuticola, nella quale confluisce un insieme di dotti cuticolari ramificati: evidentemente questi trasportano un secreto prodotto dalle cellule epiteliali.

La posizione delle aree spinulose sul particolarissimo cranio del *Cybister* può essere rilevata dalla fig. 13. Si noti che la posizione delle due aree è tale che esse possono venire toccate dalla punta della mandibola dell'antimero op-

posto (in tal caso la punta della mandibola verrebbe ad appoggiarsi al processo *bs*).

La camera pompante ha anche qui un soffitto cedevole e un pavimento rigido (sezione 14.A). Essa è molto ampia e di forma trapezoidale (fig. 13). Le sue espansioni *el* sono relativamente poco sviluppate (fig. 13 e sezione 14.B).

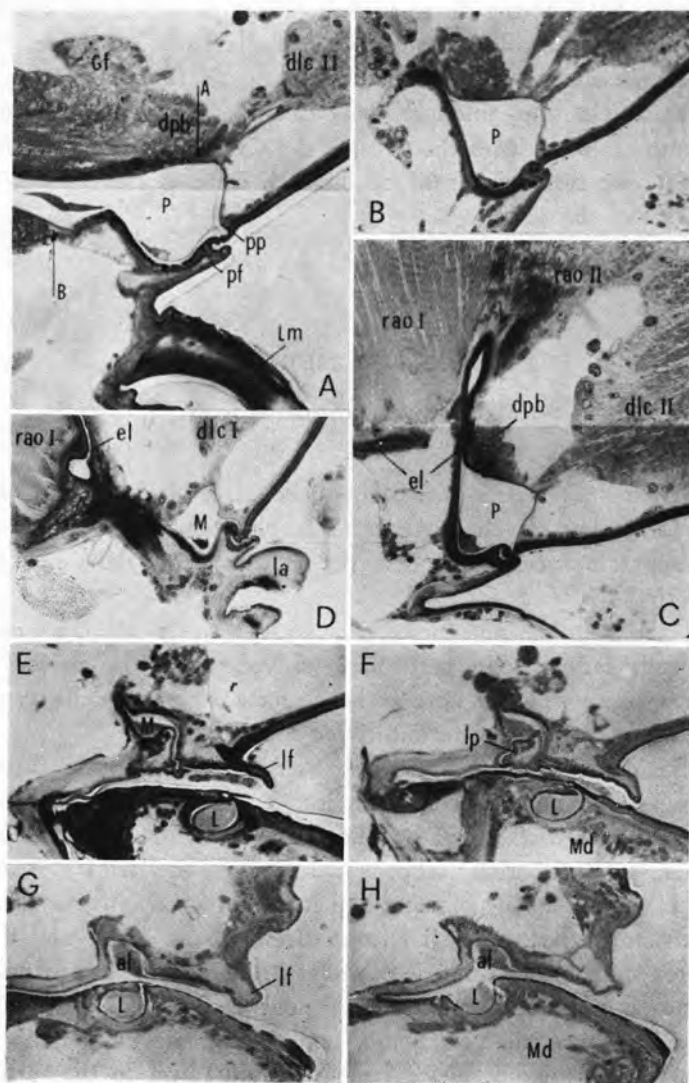


Fig. 42 - *Hydroporus limbatus* Aubè - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariale di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

La tunica muscolare della faringe è relativamente poco spessa: si noti, in particolare, nelle sezioni 14.A e 14.B lo scarso sviluppo del depressore boccale *dpb* nei confronti del *Dytiscus*. Ben sviluppata è, per contro, la muscolatura estrinseca della faringe, specialmente i fasci dilatatori della faringe posteriore (*dfpd* e *dfpv*).

La camera della faringe posteriore (*cfp*, fig. 13) è molto voluminosa; vista dal dorso ha la forma di un rombo, ai lati posteriori del quale si attaccano, a raggiera, i muscoli dilatatori *dfpd*. Dalla parte del lume, l'intima di detta camera presenta una fitta armatura di spinule (fig. 15.E).

Sebbene la chiusura anteriore della camera pompante si presenti relativamente semplice, è evidente che le larve del *Cybister* possono ingerire il cibo esclusivamente attraverso i canali mandibolari, come è confermato, del resto, dalle osservazioni dal vivo.

Subf. COLYMBETINAE

Melanodytes pustulatus Rossi

Inizierò lo studio della situazione nelle larve della subf. *Colymbetinae* da questa forma larvale, che è risultata la più vicina al *Dytiscus* per l'anatomia dell'apparato succhiante, come per la morfologia delle mandibole (DE MARZO, 1976 c).

A tal proposito si noti nella sez. 16.A il forte sviluppo della tunica muscolare della faringe e in particolare (si veda anche la sezione 16.B) del muscolo depressore *dpb*; si noti anche il forte sviluppo delle espansioni *el* della camera pompante e dei retrattori *rao I* e *II*.

Nelle sezioni 17.A, 17.B e 17.C si osserva che la chiusura anteriore della camera pompante è relativamente semplice: manca la coaptazione « a doppio uncino » vista nel *Dytiscus*. Più semplice che nel *Dytiscus* è anche la chiusura anteriore dei meati cibari, sebbene i lobi premaxillari (*lp*, sezioni 17.F, 17.G e 17.H) si trovino ugualmente ben incastrati in avanti e indietro.

Interessante differenza nei confronti del *Dytiscus* è che nel *Melanodytes* mancano aree spinulose distinte. Il palato reca, invece, un'unica banda trasversale di tegumento fittamente spinuloso (*as*, sezioni 16.B e 16.D), subito dietro il margine del clipeo, a cui, per di più, non corrisponde un epitelio particolarmente alto. L'omologia di questa banda spinulosa con le due aree *as* delle specie precedenti mi sembra, tuttavia, evidente.

Un fatto che desidero segnalare è la presenza, nell'esemplare da cui sono

tratte le figure, di un cordone di cellule epiteliali voluminose al disotto del ganglio frontale (si tratta ovviamente di epitelio della faringe). Questo cordone è ben visibile nelle figg. 16.A e 18.A: si noterà che esso è in posizione tale da venire compresso contro il pavimento della camera pompante, quando la tunica muscolare della faringe si contrae. Poco chiaro è il significato funzionale di questa formazione, che, per di più, si può trovare meno sviluppata in altri esemplari dello stesso *Melanodytes*. Va segnalato, infine, che questo fenomeno, cioè la presenza di cellule epiteliali voluminose al disotto del ganglio frontale, si osserva anche in altre specie (sezioni 4.A, 10.A, 29.A e 30.A).

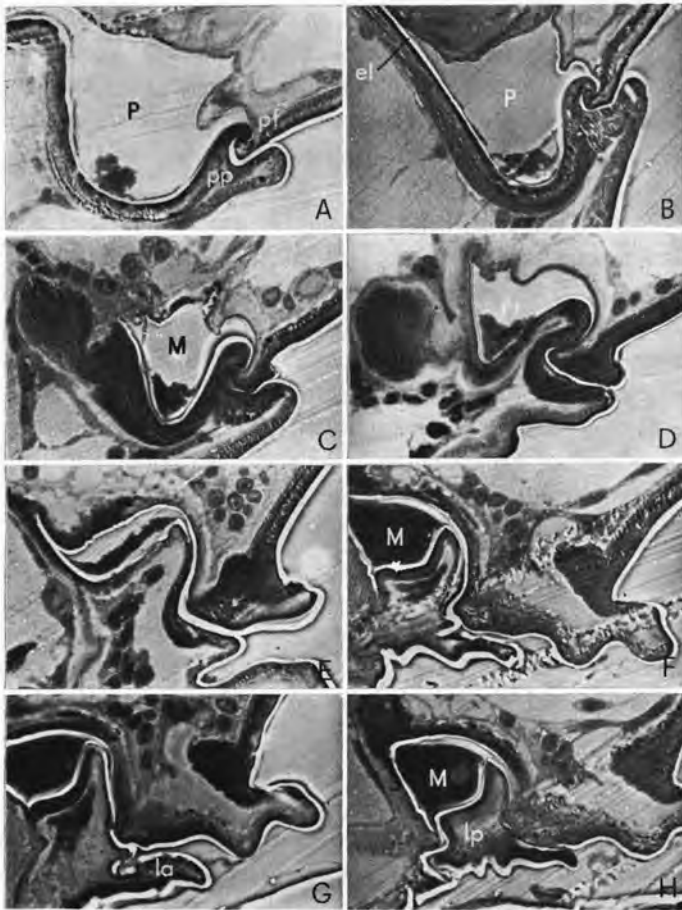


Fig. 43 - *Hydroporus limbatus* Aubè - Aspetto della coaptazione fra palato e prefaringe in una larva matura. Sezioni condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

Meladema coriacea Cast., **Rhantus bistriatus** Bergstr.
Rhantus pulverosus Steph.

Sostanzialmente identica è l'anatomia dell'apparato succhiante delle larve mature di queste tre specie, anche se i relativi modelli di mandibola (DE MARZO, 1976 c) presentano lievi, ma significative, differenze.

Infatti, l'esame delle figg. 19, 20 e 22 fa notare, tra l'altro, che la coaptazione fra palato e prefaringe si attua pressoché allo stesso modo in tutti e tre i casi (nel confronto va considerato solo l'aspetto delle parti sclerificate, perché quelle membranacee si trovano disposte in maniera diversa nei tre esemplari da cui sono state tratte le figure, soprattutto in dipendenza della diversa posizione, estroflessa o introflessa, in cui si trova il labbro inferiore⁽⁵⁾).

Rispetto al *Melanodytes*, la coaptazione risulta nell'insieme meno perfezionata: si noterà che nelle sezioni prossime al piano mediano vi è solo un semplice contatto fra due superfici piatte (si confronti la sezione 22.A con la sezione 17.A). Inoltre, i lobi premaxillari (*lp*) hanno una forma meno allungata.

A proposito dei lobi premaxillari va rilevato che la loro parete risulta meno sclerificata nelle zone suscettibili di essere toccate dalla mandibola dello stesso antimero.

Altro fatto di rilievo nei confronti del *Melanodytes* è lo scarso sviluppo del muscolo depressore boccale *dpb*, mentre nel resto dell'apparato succhiante non si riscontrano altre differenze evidenti.

La fig. 21 consente di osservare lo sviluppo dei fasci dilatatori, la presenza di ben sviluppate espansioni (*el*) della camera pompante, la maniera in cui avviene lo sbocco di uno dei meati cibariali, eccetera.

Colymbetes fuscus L.

In questa forma larvale i rapporti fra palato e prefaringe appaiono ancor più rudimentali che nel caso precedente, come lo sono anche le mandibole (DE MARZO, 1976 c).

Osservando le figg. 24 e 25, appare evidente, infatti, che la camera pompante si trova qui morfologicamente aperta in avanti, anche se è probabile (si veda sotto) che si abbia un efficace chiusura fisiologica della camera stessa. Comunque, i rapporti fra palato e prefaringe tendono, anche in questo caso,

(5) Generalmente, il labbro inferiore si trova estroflesso negli esemplari uccisi in Alcool etilico, mentre è introflesso negli esemplari uccisi in soluzione di Aldeide formica.

a perfezionarsi verso i lati, tanto che nelle sezioni passanti per la base dei lobi premascellari (sezioni 25.F e 25.G) esiste perfino un incastro abbastanza stabile.

Le differenze più vistose nei confronti del *Dytiscus*, per quanto riguarda le parti cuticolari dell'apparato succhiante, si possono apprezzare dalla fig. 23 (a confronto con la fig. 1). Si notino: la diversa forma delle espansioni *el* della camera pompante, il diverso aspetto dei lobi premascellari (*lp*), il diverso calibro (relativo) della faringe, l'assenza di dilatazioni ben nette dell'intima della faringe stessa, eccetera.

Nella fig. 26 si può vedere in dettaglio come sono fatti nel *Colymbetes* la banda spinulosa *as* e il suo epitelio. Si noterà, anche, che quest'ultimo non mostra in maniera evidente carattere ghiandolare.



Fig. 44 - *Hydroporus limbatus* Aubè - A, porzione del palato di una larva matura, ripresa a contrasto interferenziale; B, sezione sagittale della parte anteriore del cranio di una larva matura, ripresa a contrasto di fase.

Per quanto riguarda la muscolatura, si può vedere dalla fig. 27 che non esistono grandi differenze nei confronti del *Dytiscus* riguardo al numero dei gruppi muscolari e alla loro dislocazione. Da rilevare vi è solo che qui è maggiore il numero dei fasci muscolari agenti sulla camera della faringe anteriore, mentre si trova meno sviluppato il muscolo depressore *dpb* (si vedano anche le sezioni 24, 25.A e 25.B).

Prolungate osservazioni dal vivo hanno mostrato che le larve del *Colymbetes* ingeriscono il cibo secondo la regola generale, cioè esclusivamente attraverso i canali mandibolari, e praticano anche la predigestione extraintestinale dei tessuti della preda nella maniera tipica. La camera pompante è, perciò, fisiologicamente chiusa in avanti. Tale chiusura fisiologica è probabilmente assicurata dal fatto che, durante il pasto, la larva del *Colymbetes* trattiene la preda premuta contro il cranio con una delle due mandibole, mentre con l'altra mandibola sugge e inietta i liquidi. Sicché, sarebbe la stessa presenza del corpo della preda a mantenere costantemente a contatto, durante il pasto, le

superfici affacciate del palato e della prefaringe e ad impedire, così, l'ingestione e l'emissione frontale dei liquidi: in altre parole, ad assicurare la chiusura fisiologica della camera pompante.

Agabus bipustulatus L., Ilybius fuliginosus F.

Sostanzialmente identiche sono le caratteristiche dell'apparato succhiante in queste due specie, alle quali corrisponde anche un unico modello di mandibola (DE MARZO, 1976 c).

Le figg. 28, 29 e 30 consentono di osservare che, in entrambe, manca il minimo accenno di incastro fra palato e prefaringe, di modo che sia la camera pompante, sia i meati cibariali, risultano morfologicamente aperti in avanti. Esistono, tuttavia, i presupposti strutturali per la realizzazione di un'efficace chiusura fisiologica, perché le superfici affacciate del palato e della prefaringe sono elastiche e ricche di spinule flessibili: tutto sommato in grado di assicurare una buona tenuta ai liquidi se premute l'una contro l'altra. Come per il *Colymbetes*, si può anche in questo caso ritenere che durante il pasto la prefaringe si trovi premuta contro il palato, indirettamente, per la presenza del corpo della preda.

Un curioso organo che caratterizza entrambe le specie è il *pettine ir* della prefaringe (fig. 31, sezioni 29.B e 30.A), consistente in una serie trasversa di processi tegumentali di aspetto del tutto particolare (fig. 31.B), in numero di una cinquantina nell'*Agabus* e di una trentina nell'*Ilybius*. Questo organo sembra rappresentare un filtro, che impedirebbe l'ingresso nella faringe a particelle grossolane di cibo, eventualmente aspirate attraverso i canali mandibolari.

Molto caratteristica, in entrambe le specie, è anche la presenza, sul soffitto della camera pompante, di una fascia trasversa di cuticola ricca di spinule (*gt*, sezioni 29.A e 30.A; fig. 31.A). Curioso è l'aspetto in sezione di tale fascia, specialmente nell'*Agabus* (fig. 31.C), dove si osserva, tra l'altro, che l'epitelio corrispondente consta di cellule voluminose.

I lobi premascellari (*lp*) sono poco allungati, non molto diversi per la forma da quelli del *Colymbetes*, e, anche in questo caso, posizionati in modo da poter esser toccati dalla mandibola dello stesso antimero (si vedano le sezioni 29.G e 30.G).

La banda spinulosa *as* ha le stesse caratteristiche che in tutte le larve colimbetine precedentemente esaminate. Anche la muscolatura non presenta caratteristiche particolari.

La fig. 28 mostra l'aspetto dell'intero capo di una larva d'*Ilybius fuliginosus* in una sezione approssimativamente passante per il piano mediano.

È ben evidente in questa immagine la suddivisione del tubo alimentare in faringe, esofago e mesentero.

Prolungate osservazioni dal vivo hanno mostrato che le larve dell'*Agabus* succhiano e iniettano esclusivamente attraverso i canali mandibolari, cioè nella maniera tipica. Si può provocare sperimentalmente la fuoriuscita frontale di liquidi dalla camera pompante sottoponendo le larve stesse a traumi (per esempio, tagliandole in due pezzi), ma normalmente la camera pompante e i meati cibariali sono, come si è già detto, fisiologicamente chiusi in avanti.

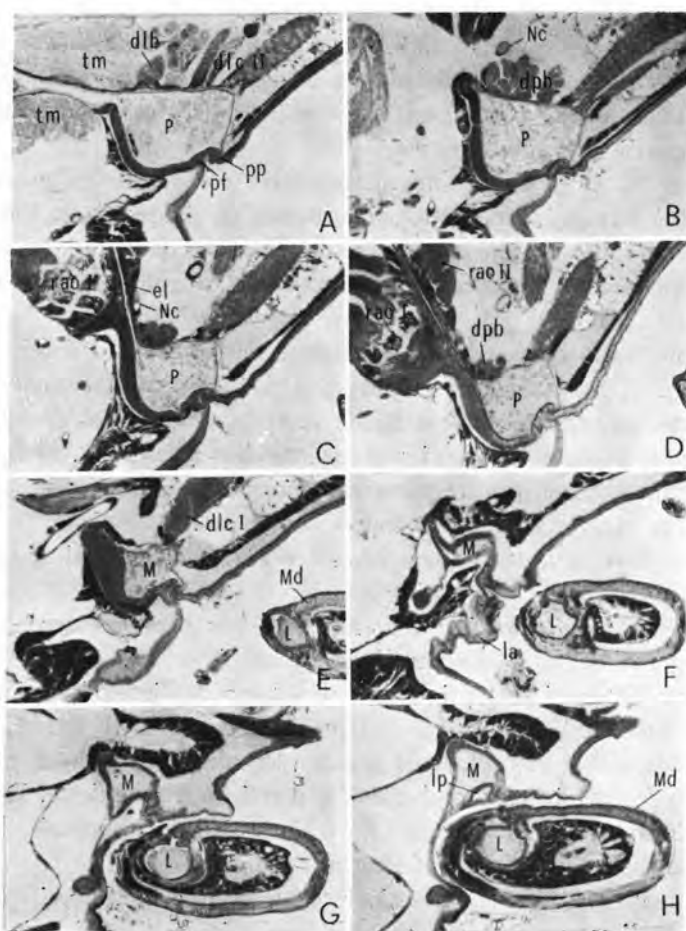


Fig. 45 - *Oreodytes rivalis* Gyll. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariale di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

Copelatus haemorroidalis F.

Del tutto particolare è l'apparato succhiante di questa formale larvale, che si distacca nettamente, per questo, da tutte le altre specie esaminate.

È noto (BERTRAND, 1948) che le larve dei *Copelatus* usano ingerire prede intere o parzialmente smembrate. Le mandibole, infatti, mancano di alcuna traccia di canale (DE MARZO, 1976 a) e vengono utilizzate per afferrare la preda e spingerla nella faringe attraverso un'ampia apertura frontale del cibario. La muscolatura della faringe (nella quale si trovano gli stessi gruppi muscolari visti nelle altre specie) determina, evidentemente, un effetto succhiante, che facilita l'ingresso del cibo nel canale alimentare.

Ci si trova di fronte, quindi, ad un apparato succhiante rudimentale, in cui mancano la camera pompante e i meati cibariali. In questa specie sono presenti, inoltre, due organi che mancano del tutto nelle altre forme larvali: l'ingluvie e il proventricolo.

Le figg. 32 e 33 consentono di osservare come sono di grosso calibro il cibario e la faringe, in rapporto all'ingestione di prede intere. Per la stessa ragione si trova ben sviluppata la tunica muscolare della faringe stessa, che anche qui comprende il depressore boccale *dpb* (si vedano anche la sezione 34.A e la fig. 36).

Il primo tratto del condotto d'ingestione del cibo è una fessura trasversa (figg. 33 e 34), suscettibile di ampliarsi, a pareti spesse ma non rigide, costruite entrambe, quella dorsale e quella ventrale, a spese del cibario.

Il palato presenta in avanti una regione ben sclerificata, che si estende fino al margine clipeale, mentre posteriormente è membranaceo. Le parti sclerificate della prefaringe sono rappresentate, invece, da:

- un *rinforzo trasversale* *rt* (figg. 32, 33 e 34), situato quasi al confine con la faringe;
- due *rinforzi longitudinali* *rl* (fig. 32), uno per ogni antimero, che danno un supporto rigido ai movimenti del labbro inferiore.

Esistono, infine, i sostegni laterali di attacco dell'intero cibario.

I lobi premascellari (*lp*, figg. 32.B e 35.A; sezioni 34.F e 34.G), presenti anche nel *Copelatus*, nonostante l'assenza dei meati cibariali, appaiono, ciascuno, sotto forma di una protuberanza a pareti poco sclerificate. Data la loro posizione, è probabile che essi vengano schiacciati dalla mandibola dello stesso antimero, quando questa viene addotta al massimo.

Per quanto riguarda le formazioni tegumentali del palato, il primo fatto da rilevare è l'assenza nel *Copelatus* di aree spinulose, o di un'unica banda spinulosa, chiaramente omologabili a quelle viste nelle specie precedenti. Qui troviamo, invece, due gruppi di spinule (*gs*, fig. 32), uno per antimero, sulla

parte membranacea del palato (qualcosa di simile esiste nelle larve idroporine).

Altro fatto di rilievo è la particolare distribuzione dei sensilli *ts* del palato, cioè in due gruppi ben distanziati (fig. 32.A): un gruppo anteriore di 6 elementi e un gruppo posteriore di 4 elementi.

I sensilli *tt* della prefaringe si trovano (fig. 32.B), anche qui in numero di 4 in totale, subito dietro il rinforzo trasversale *rt* della prefaringe stessa.

I confini dorsale e ventrale fra cibario e faringe sono indicati con le frecce A e B nella fig. 33: è evidente che, in corrispondenza del piano mediano, detti confini si trovano allo stesso livello. Cibario e faringe non sono, per-

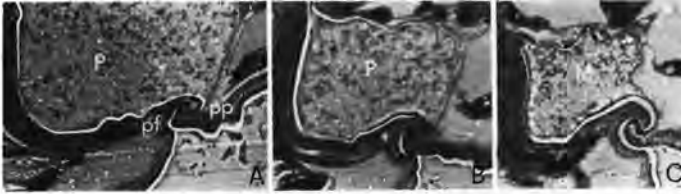


Fig. 46 - *Oreodytes rivalis* Gyll. - Aspetto della coaptazione fra palato e prefaringe in una larva matura. Sezioni condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

tanto, così intimamente fusi come nelle altre specie (figg. 4 e 42), anche se, più lateralmente, si trova un accenno di tale fusione, cioè un lieve slittamento reciproco dei suddetti confini (sezioni 34.B e 34.C). Tutto sommato, quindi, nel *Copelatus* non esiste una vera e propria camera pompante cibario-faringea, né, tantomeno, esistono le espansioni laterali di questa.

Esistono, tuttavia, ben distinti, gli stessi gruppi muscolari che fanno funzionare l'apparato succhiante delle altre specie; anche se con qualche peculiarità nella dislocazione reciproca e nella massa muscolare. A tal proposito, si può osservare nella fig. 36 la particolare disposizione dei dilatatori del cibario (*dlc I e II*) e dei dilatatori boccali (*dlb*). Si noti anche l'enorme sviluppo dei dilatatori della faringe posteriore (*dfpd e dfpv*). Ben sviluppato è anche il depressore boccale *dpb*.

L'intima della faringe non presenta nel *Copelatus* dilatazioni paragonabili alle camere *cfa* e *cfp* delle specie precedenti; tuttavia, le pareti della faringe posteriore sono ugualmente armate (fig. 33) di spinule.

L'esofago, come si è già accennato, presenta di particolare un'ingluvie (*Ig*, figg. 33 e 36) e un *proventricolo* (fig. 35.B). Quest'ultimo ha, evidentemente, funzione triturante.

Subf. LACCOPHILINAE

Laccophilus testaceus Aubè

L'apparato succhiante di questo rappresentante della subf. *Laccophilinae* non presenta novità di rilievo nei confronti delle larve colimbetine: il suo aspetto d'insieme si può considerare intermedio fra quello già visto nel *Melanodytes* (figg. 16 e 17) e quello della *Meladema* e dei *Rhantus* (figg. 19, 20, 21 e 22). Va ricordato che una relazione pressoché analoga fra il *Laccophilus* e le suddette specie della subf. *Colymbetinae* si è trovata (DE MARZO, 1978) durante lo studio dei modelli di mandibole delle larve mature.

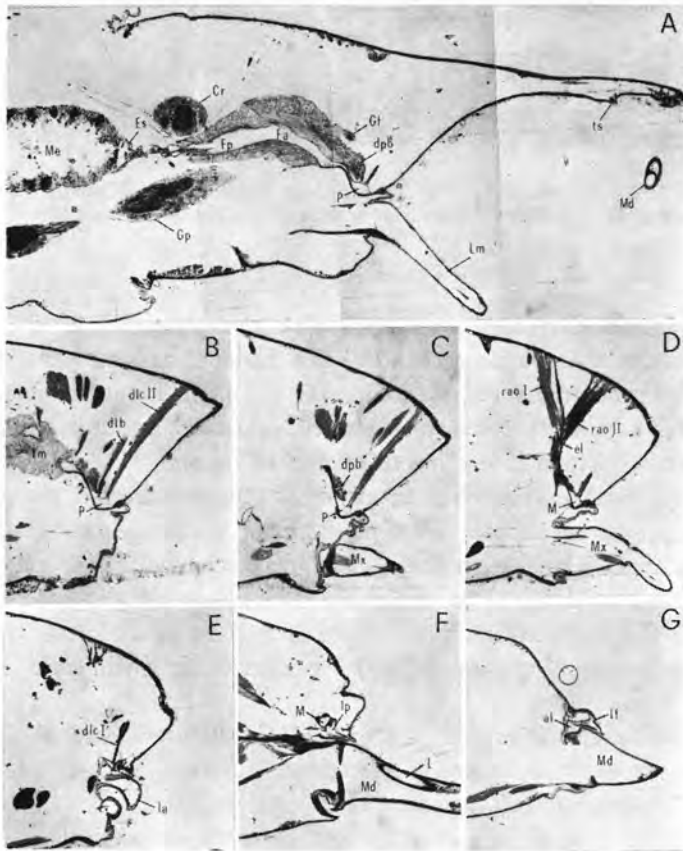


Fig. 47 - *Hyphydrus aubei* Ganglb. - Sezioni sagittali del capo di una larva matura, o di parte di esso, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

Anche nel *Laccophilus* troviamo una camera pompante cibario-faringea, munita delle solite espansioni laterali *el* (fig. 37) e chiusa in avanti da una coaptazione fra palato e prefaringe; anche qui i meati cibariali sono completati dai lobi premascellari (figg. 37 e 39); si trova anche un accenno delle dilatazioni *cfa* e *cfp* della faringe (fig. 37). Anche nella muscolatura non si trovano novità di rilievo (figg. 38 e 39).

La fig. 39 mostra in dettaglio quale è l'aspetto della chiusura anteriore della camera pompante e dei meati cibariali: si noterà che non vi sono grosse differenze nei confronti del *Melanodytes* (fig. 17).

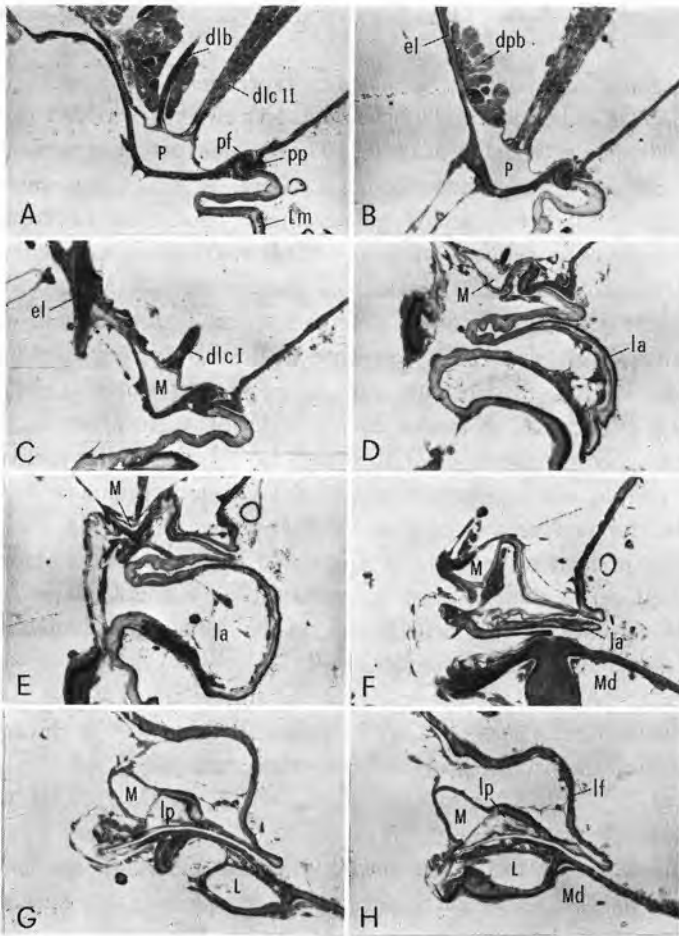


Fig. 48 - *Hypbydrus aubei* Ganglb. - Sezioni sagittali della camera pompante e di un meato cibariale di una larva matura, condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

Tra le formazioni tegumentali del cibario si ritrovano (fig. 37) la banda spinulosa *as*, che ricorda quella delle larve colimbetine, e i soliti sensilli *ts* e *tt* (uno dei sensilli *tt* è visibile nella sezione 39.B). Di particolare, esiste nel *Laccophilus* un insieme di spinule corte e robuste (*gt*, fig. 37 e 39.A) sul soffitto della camera pompante: qualcosa di simile, tuttavia, lo abbiamo visto nell'*Agabus* e nell'*Ilybius* (*gt*, figg. 29 e 30).

Subf. HYDROPORINAE

Hydroporus limbatus Aubè, **Oreodytes rivalis** Gyll., **Hyphydrus aubei** Ganglb.

Per studiare la situazione nella subf. *Hydroporinae* ho scelto queste tre specie, di diversa tribù, le cui larve sono molto diverse fra loro per la forma del « corno clipeale » (cfr. DE MARZO, 1977 b), cioè per la struttura più caratterizzante delle larve idroporine. Come si vedrà, in esse l'anatomia dell'apparato succhiante cibario-faringeo è relativamente uniforme (a confronto con quanto si è visto nelle subff. *Dytiscinae* e *Colymbetinae*) e rispecchia, pertanto, l'uniformità dei corrispondenti modelli di mandibola (DE MARZO, 1978).

Nonostante l'enorme distanza sistematica dal *Dytiscus*, nelle larve idroporine si ritrova un apparato succhiante realizzato, sostanzialmente, con lo stesso schema di base. Esiste una camera pompante, dotata della sua tipica muscolatura e ben chiusa in avanti da un perfezionato incastro (figg. 43, 46 e 49); esistono anche i meati cibariali, corti in relazione alla particolare morfologia del cranio, ma ugualmente completati dai lobi premascellari (fig. 40); manca anche qui una vera e propria valvola cardiaca (fig. 41). Nel confronto con le specie precedenti, escluso il *Copelatus*, va rilevata l'assenza di nette dilatazioni dell'intima della faringe paragonabili alle camera *cfa* e *cfp* ed anche l'assenza di formazioni tegumentali del palato chiaramente omologabili alle aree spinulose, o alla banda spinulosa, *as*.

La camera pompante è costituita anche qui da una fusione fra cibario e faringe (si vedano nella sezione 42.A i confini fra questi) ed è chiusa in avanti, come già detto, da un incastro molto perfezionato (figg. 43, 46 e 49). Le espansioni *el* (fig. 40, sezioni 42.C, 45.C, 45.D, 47.D e 48.B) sono molto ben sviluppate.

Ben chiusi in avanti sono anche i meati cibariali, specialmente nell'*Hyphydrus* (fig. 49) e in particolar modo, in quest'ultima specie, in corrispondenza dei lobi premascellari (sezione 49.E). Rilevante nell'*Hyphydrus* è anche la maniera in cui i lobi premascellari stessi si incastrano posteriormente (sezioni 48.G e 49.E).

I lobi premascellari *lp* sono piccoli (fig. 40), poco allungati e dotati, in tutte e tre le specie, della *protuberanza anteriore la* (fig. 40), che si aggiunge (similmente a quanto si è visto nel *Cybister*) alla parte laterale che serve per completare i meati cibariali. Questa protuberanza si trova particolarmente sviluppata nell'*Hyphydrus* (sezioni 47.E, 48.D e 48.E), mentre nelle altre due specie è appena accennata. In ogni caso, la sua posizione è tale che essa può venire premuta dalla mandibola dello stesso antimero.

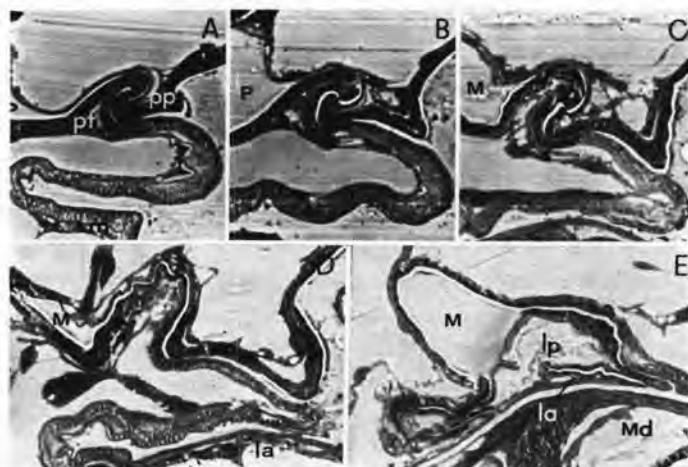


Fig. 49 - *Hyphydrus aubei* Ganglb. - Aspetto della coaptazione fra palato e prefaringe in una larva matura. Sezioni condotte a distanza progressiva dal piano mediano.

- Le formazioni tegumentali del cibario sono, per ogni antimero, le seguenti:
- il gruppo di spinule *gs* del palato (figg. 40 e 44), assente nell'*Hyphydrus*, che ricorda quello visto nel *Copelatus* (fig. 32) e che non è chiaramente omologabile alle aree *as* del *Dytiscus*;
 - i sensilli *ts* del palato, uno dei quali, spiniforme, si trova anteriormente alla piega *pp* (figg. 40.B e 44), mentre gli altri sono raggruppati in corrispondenza dei meati cibariali (fig. 40.A);
 - i sensilli *tt* della prefaringe (fig. 40.B), due per antimero anche nelle larve idroporine.

La muscolatura della camera pompante è poderosissima, specialmente per quel che riguarda i dilatatori *dlc II* (sezioni 42.C, 45.A, 47.B e 48.A) e i retrattori *rao I* e *II* (sezioni 42.C, 45.D e 47.D). Ben sviluppata è anche la

tunica muscolare della faringe; in avanti vi è il solito depressore *dpb* (sezioni 41, 42.A, 45.A e 47.A).

Faringe anteriore e faringe posteriore non presentano tratti particolarmente dilatabili (però l'intima della faringe posteriore è armata di spinule come negli altri casi) e presentano la tipica muscolatura estrinseca; anzi sono distinguibili fra loro in base a questa, piuttosto che dalla posizione, qui molto arretrata, del cerebro (*Cr*, sezioni 41 e 47.A).

CONSIDERAZIONI E CONCLUSIONI

Dai dati raccolti nelle pagine precedenti risulta che nelle larve esaminate si possono distinguere due tipi principali di apparato succhiante cibario-faringeo:

- un apparato succhiante relativamente semplice, in rapporto all'assenza di canali mandibolari, in *Copelatus haemorroidalis*, adatto per ingerire sia liquidi, sia prede intere;
- un apparato succhiante specializzato, a vari gradi di perfezione, nelle larve con mandibole scanalate, adatto per ingerire parti fluide, o rese fluide dalla predigestione extraintestinale, delle prede.

Si è visto, inoltre, che, nonostante le nette differenze anatomiche e funzionali, questi due tipi di apparato succhiante sono accomunati da una stretta somiglianza nella muscolatura che presiede al loro funzionamento. Altro interessante punto in comune è la presenza, in entrambi, dei lobi premascellari.

I lobi premascellari — organi così importanti per l'efficienza dell'apparato succhiante delle larve con mandibole scanalate — nel caso del *Copelatus* sono rudimentali e, almeno in apparenza, privi di una precisa funzione: si potrebbe dire che essi stiano « a disposizione » per essere impiegati, dopo opportuni aggiustamenti, nella realizzazione dei meati cibari.

In altre parole, volendo avanzare qualche ipotesi sulle tappe evolutive che hanno condotto al perfezionamento dell'apparato succhiante delle larve dei Ditisidi, si può pensare che il modello del *Copelatus* rappresenti uno stadio primitivo di tale processo. In esso sembrano trovarsi, infatti, le basi anatomiche per la realizzazione di apparati succhianti più perfezionati.

Da questa prima ipotesi consegue che nelle tappe successive deve essersi formata una camera pompante chiusa in avanti dapprima fisiologicamente e poi con un incastro progressivamente più complesso, in correlazione con la nascita e il perfezionarsi dei canali mandibolari.

Mancano, almeno per ora, modelli di apparato succhiante che ci indichino le prime fasi della formazione della camera pompante. Tuttavia, un'idea di

come può essere avvenuto il perfezionamento della chiusura anteriore di tale camera (ed anche dei meati cibariali) si ottiene esaminando, nell'ordine, i seguenti modelli: *Agabus-Ilybius* (figg. 29 e 30), *Colymbetes* (fig. 25), *Rhantus-Meladema* (figg. 19, 20 e 22), *Melanodytes* (fig. 17), *Dytiscus-Hydaticus* (figg. 4 e 8). In tal modo si assiste ad un passaggio abbastanza graduale da una chiusura puramente fisiologica ad un incastro molto perfezionato.

A sostegno dell'ipotesi di una correlazione fra l'evoluzione dei solchi mandibolari e quella dell'apparato succhiante cibario-faringeo, si può portare il seguente fatto: sembra esistere una proporzionalità diretta fra il grado di perfezione della chiusura anteriore della camera pompante (e dei meati cibariali) e la complessità dei rapporti fra i due labbri dei canali mandibolari.

Per esempio, nei casi in cui tale chiusura è puramente fisiologica (*Agabus* e *Ilybius*) i labbri dei canali mandibolari sono indipendenti (DE MARZO, 1976 c, figg. 3 e 4). Per contro, incastri molto complessi, sia fra palato e prefaringe, sia a livello dei canali mandibolari, si trovano nel *Dytiscus*, nell'*Hydaticus* (DE MARZO, 1977 c, figg. 2 e 3) e nelle larve della subf. *Hydroporinae* (DE MARZO, 1978). Situazioni intermedie si osservano, poi, nelle altre larve esaminate.

Per finire desidero riassumere i principali interrogativi rimasti in sospeso nelle pagine precedenti, per rispondere ai quali sembrano necessarie ricerche particolari.

Vi è, come primo punto, da individuare le ragioni funzionali per cui le espansioni *el* della camera pompante sono tanto sviluppate nelle larve con mandibole scanalate: le osservazioni dal vivo non ci indicano queste ragioni.

C'è, poi, da accertare la funzione delle aree spinulose *as* delle larve diti-scine, e la natura del secreto che il corrispondente epitelio produce. Come anche la funzione delle protuberanze *al* che i lobi premaxillari presentano nel caso del *Cybister* e delle larve idroporine.

Sempre a proposito dei lobi premaxillari, resta da spiegare a cosa servono quelli del *Copelatus*.

C'è da accertare, ancora, la funzione dei ciuffi di processi setoliformi *cf I* e *II* dell'*Acilius* e, in argomento di processi tegumentali particolari, quella del pettine *ir* dell'*Agabus* e dell'*Ilybus*.

È sorto, inoltre, il problema di indagare sul perché l'epitelio della faringe si presenti ipertrofico, a volte, nella zona sottostante al ganglio frontale.

Infine, resta da vedere in che condizione si trova l'apparato succhiante nelle larve con canali mandibolari appena abbozzati, come, per esempio, nella larva di *Agabetes acuductus* (cfr. DE MARZO, 1976 c, fig. 10).

ABSTRACT

ANATOMICAL AND FUNCTIONAL REMARKS ABOUT THE CIBARIAL-PHARYNGEAL SUCKING APPARATUS OF SOME DYTISCID LARVAE (SUBFF. *Dytiscinae*, *Colymbetinae*, *Laccophilinae* AND *Hydroporinae*)

The interspecific anatomical variations of the food sucking apparatus within the third instar larvae of 17 species (4 subff.) are noted, and a preliminary survey about the functional meaning of its different parts is made.

In the constitution of the sucking apparatus of the Dytiscid larvae both cibarium and pharynx are involved; they show, in the larvae with grooved mandibulae, a very intimate mutual merging.

In its typical pattern (*Dytiscus marginalis* L., fig. 1), this *cibarial-pharyngeal sucking apparatus* consists of the following parts.

A) The *pumping chamber* (*P*, figs. 3-4): is built by the above mentioned merging between cibarium and pharynx; it has a rigid ventral wall (hypopharynx) and membranaceous dorsal wall (epipharynx+pharynx); two *lateral diverticula* (*el*) are a remarkable characteristic of it. B) The *cibarial meatuses* (*M*, figs. 3-4): are two channels which connect the pumping chamber to the mandibular grooves; they communicate with the mandibular grooves through their *lateral outlets* (*al*) when the corresponding mandibula is in functional position; both of them are closed ventrally by a very particular and variable organ: the *premaxillar lobe* (*lp*).

C) The *enlargement of the anterior pharynx* and the *enlargement of the posterior pharynx* (*cfa* and *cfp*, fig. 1): are very dilatable parts of the pharynx; they have a powerful dilator musculature and act probably as valves; as a general rule, *cfp* shows an armature of short spinulae.

D) The *spinulose epipharyngeal areas* (*as*, figs. 1 and 5): consist of two particular regions of the epipharynx, where the cuticula is soft and rich of spinulae; an haepithelium with a glandular aspect corresponds to them.

E) Some *sensilla of the cibarium* (fig. 1): about 10 on the epipharynx (*ts*), 4 on the hypopharynx (*tt*).

The behaviour of the above mentioned parts shows very interesting variations within the larvae with grooved mandibulae:

- The pumping chamber and the cibarial meatuses are found closed in front in very different degrees of improvement: from a perfect hooking between two rigid *tegumentary folds* (*pp* and *pf*, figs. 4 and 8), to a very simple touch (physiological closing) between two soft and spinulate surfaces (figs. 29-30). Correspondently, the premaxillar lobes are fitted in different ways with the adjacent parts of the head.
- The premaxillar lobes attend, as a general rule, to furnish the ventral surface of the cibarial meatuses; nevertheless they look to carry out another (indetermined) function in *Cybister* and *Hydroporinae* larvae, where the premaxillar lobes show an evident *anterior production* (*la*, figs. 13, 14, 15, 40 and 48), which can be touched by the mandibulae.
- The enlargements *cfa* and *cfp* of the pharynx are more or less distinct in the different species; in *Cybister* (figs. 13 and 15) *cfp* is a particularly big, and well armed with spinulae, enlargement.
- The spinulose areas of the epipharynx show only within the *Dytiscinae* larvae (figs. 5 and 11) their typical characteristics. On the contrary, in the *Colymbetinae* larvae (fig. 26) and in *Laccophilus* (fig. 37) an unic *spinulose band* (omologous to them),

lacking of clearly glandular haepithelium, is present. Lastly, the *Hydroporinae* larvae do not show anything homologous to them. In *Cybister* (fig. 15) the spinulose areas show to be secretory organs in a well evident manner: both of them consist of a tuft with bristle-like spinulae, in which a ramification of secretory ducts ends (the function of the secretion is unknown).

A very peculiar pattern of sucking apparatus is found in *Copelatus haemorroidalis* (fig. 32): in relation to the lack of mandibular grooves, it does not show cibarial meatuses, and the food reaches the pharynx through a large frontal opening of the cibarium. There is also lack of a true pumping chamber (cibarium and pharynx do not show an evident reciprocal merging) and of distinct enlargements of the pharynx. In relation with the ingestion of unfluidified food, the oesophagus of the *Copelatus* larva has a very dilatable *crop* (*Ig*) and a triturating *proventriculus* (fig. 35). In spite of the lacking of cibarial meatuses, in *Copelatus* there are nevertheless present the premaxillar lobes (figs. 32 and 35); but here they look as rudimentary organs, lacking of clear functional meaning.

In every cases (*Copelatus* included) the musculature of the sucking apparatus consists of the same muscular groups (figs. 6, 27 and 36). On this matter, the constant presence of the *mouth depressor muscle dpb*, an intrinsic one, is a very interesting uniform behaviour.

Direct observations on alive larvae have allowed to notice some details about the behaviour of different species during the heating.

The *extraoral preliminary digestion* of the prey tissues is performed by all the larvae with grooved mandibulae: in every cases, the fluids (sucked or injected) pass exclusively through the mandibular grooves. The alternation between the sucking of the fluid parts of the prey and the injection of the mesenteron contents happens with an irregular rhythm; so that the author thinks that the reflex to inject may rise from an excessive resistance (caused by a partial or complete obstruction of the mandibular grooves) met occasionally by the larva while it sucks.

As a general behaviour, the sucking and the injections take place through one mandibular groove at a time (indifferently it can be the right or the left one); nevertheless, the mandibulae are alternated in the working during the meal. An exception to this rule is found in the *Cybister* larvae, which can use both of the mandibulae at the same time.

The sucking process requires a complex coordination of the different muscular groups of the cibarium and pharynx, as well as periodic deglutition-like movements of the mesenteron. From a direct observation, the fluid can be seen running with separate streams through the mandibular grooves, the cibarial meatuses, the pumping chamber and the pharynx, until it reaches the oesophagus. The transit of each stream is very quick, and happens with a variable number of time per second. In this stage of the meal the pumping chamber plays a very important role, because it acts sucking the fluid from the mandibular groove and pushing it toward the oesophagus. Probably, the valves *cfa* and *cfp* act synchronically with the muscles of the pumping chamber and avoid useless flow-reversal.

The injections take place in a simpler manner: a sharp contraction of the mesenteron pushes forward a portion of the fluid contained by the latter.

A scarcely clear aspect of the sucking process is the function of the *lateral diverticula* (*el*, fig. 1) of the pumping chamber. Because they give connection to a powerful musculature (*rao I* and *rao II*, fig. 3), we may think them important organs in the sucking; nevertheless, no satisfactory hypothesis about their function arises. Their movements consist in little pulses in coincidence with the transit of each liquid stream, or in alternative flexions when the larva moves the mandibulae forward and backward.

Looking at the different patterns of sucking apparatus as a whole, the author sketches out the hypothesis that the *Copelatus* pattern is a primitive one, in which we find still drawn the bases for the phylogenetic improvement of the Dytiscid sucking apparatus. In fact, in addition to the coincidence of the muscular groups, the *Copelatus* pattern shows a « cast » of a couple of organs that is very important for the functionality of the more specialized patterns: i.e. a « cast » of the premaxillar lobes.

With regard to the phylogenetic rise of the anterior closing of pumping chamber and cibarial meatuses, the author thinks that it was in origin a physiological one (as in *Ilybius* and *Agabus*, figs. 29-30); then the closing improved its own strenght through a more and more complex joint (see in sequence: figs. 25, 22, 17 and 4), keeping pace with the improvement of the mandibular grooves.

About the latter subject, the author points out the following remark: the degree of improvement of the anterior closing of pumping chamber and cibarial meatuses looks to be in direct proportionality with the more or less complex relationship between the lips of the mandibular grooves (cfr. DE MARZO, 1976 c, 1977 a, 1978) in the different species.

BIBLIOGRAFIA

- BERTRAND H., 1928 - Les larves et nymphes des Dytiscides, Haliplides, Hygrobiides. *Ency. Entom.*, Paris.
- BERTRAND H., 1928 - Sur la biologie des larves de *Copelatus* (Coleoptera, Dytiscidae). *Bull. Soc. Ent. France*. Vol. 53, pp. 35-38.
- BERTRAND H., 1972 - Larves et nymphes des Coleopteres aquatiques du globe. Paris.
- DE MARZO L., 1976 a - Studi sulle larve dei Coleotteri Dytiscidi - IV. Morfologia dei tre stadi larvali di *Copelatus haemorroidalis* F. *Entomologica*, Bari. Vol. XII, pp. 89-106.
- DE MARZO L., 1976 b - Studi sulle larve dei Coleotteri Dytiscidi. V. Note morfologiche sulle larve di tre specie del genere *Laccophilus* Leach. *Entomologica*, Bari. Vol. XII, pp. 107-129.
- DE MARZO L., 1976 c - Studi sulle larve dei Coleotteri Dytiscidi. VI. Studio per fini sistematici del comportamento dei caratteri delle mandibole nelle larve di alcune specie della subf. *Colymbetinae*. *Entomologica*, Bari. Vol. XII, pp. 179-198.
- DE MARZO L., 1977 a - Studi sulle larve dei Coleotteri Dytiscidi. VII. Considerazioni sul significato evolutivo del comportamento dei caratteri delle mandibole nelle larve di alcune specie della subf. *Dytiscinae*. *Entomologica*, Bari. Vol. XIII, pp. 71-94.
- DE MARZO L., 1977 b - Studi sulle larve dei Coleotteri Dytiscidi. VIII. Morfologia dei tre stadi larvali di *Oreodytes rivalis* Gyll. e *Hyphydrus aubei* Ganglb. e considerazioni sul comportamento di alcuni caratteri esoscheletrici nelle larve della subf. *Hydroporinae*. *Entomologica*, Bari. Vol. XIII, pp. 85-119.
- DE MARZO L., 1978 - Studi sulle larve dei Coleotteri Dytiscidi. IX. Morfologia delle mandibole delle larve in alcune specie delle subf. *Laccophilinae* e *Hydroporinae*. Ipotesi sulla derivazione morfogenetica dei relativi modelli di mandibola. *Entomologica*, Bari. Vol. XIV, pp. 137-157.
- FIORI G., 1948-49 - Le larve dell'*Acilius sulcatus* L. e del *Cybister lateralimarginalis* De Geer (Dytiscidae). *Boll. Ist. Entom. Univ.*, Bologna. Vol. 17, pp. 234-264.
- GRANDI G., 1951 - Introduzione allo studio dell'Entomologia. Ed. Agricole, Bologna. vol. I-II.
- GUIGNOT F., 1947 - Coleopteres Hydrochanthares. *Faune de France*. Paris.
- SNODGRASS R. E., 1935 - Principles of Insect morphology. New York and London.
- SPANGLER P. J., 1962 - Biological notes and description of the larva and pupa of *Copelatus glypticus* (Say) (Coleoptera, Dytiscidae). *Proc. Biol. Soc.*, Washington. Vol. 75, pp. 19-23.