

G. DELRIO (*)

R. CAVALLORO (**)

INFLUENZA DELL'ACCOPIAMENTO SULLA RECETTIVITÀ SESSUALE E SULL'OVIDEPOSIZIONE IN FEMMINE DI *CERATITIS CAPITATA* WIEDEMANN

INTRODUZIONE

Si pensava in passato che nei Ditteri Tripetidi prevalessero gli accoppiamenti multipli e che, benché uno solo potesse provvedere le femmine di spermatozoi già in quantità sufficiente per fecondare la maggior parte delle uova prodotte (CHRISTENSON & FOOTE, 1960) gli accoppiamenti ripetuti fossero apparentemente necessari per sostenere la fertilità delle uova (intesa come schiusura di queste stesse).

I maschi di *Ceratitis capitata* Wiedemann possono in effetti accoppiarsi numerose volte durante la loro vita (fino ad oltre 30) e qualcuno può anche farlo due volte nella stessa giornata (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b).

Per quanto riguarda le femmine della stessa specie, dopo osservazioni iniziali su accoppiamenti multipli (BACK & PEMBERTON, 1918; KATIYAR & VALERIO, 1965; CALABRETTA, 1967) o sul rifiuto per alcuni giorni da parte di femmine già accoppiate ad una successiva unione con maschi (FERON, 1962), un esame più dettagliato ha portato a stabilire che in effetti solo una parte di esse (variante dal 40% al 60%) si accoppia più di una volta (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b; KATIYAR & RAMIREZ, 1970; NAKAGAWA et al., 1971).

La frequenza di riaccoppiamenti nelle femmine di *Ceratitis capitata* risulta influenzata da diversi fattori quali la temperatura di allevamento, la nutrizione e la taglia delle femmine, oltre che dalla condizione fisiologica dei maschi con cui queste si uniscono. La condizione fisiologica dei maschi (età, numero di copule effettuate, periodo di riposo fra una copula e l'altra) oltre che influen-

(*) Istituto di Entomologia Agraria, Università degli Studi, Sassari.

(**) Commissione delle Comunità Europee, D. G. Ricerca, Affari Scientifici ed Educazione, Gruppo di Biologia, Centro Comune di Ricerca, Ispra.

Publicazione n. 1625 del Programma di Biologia, Radioprotezione e Ricerca Medica, della C.C.E., Direzione Generale XII.

zare la fecondità e fertilità delle femmine determina in esse il loro futuro comportamento nei riguardi della frequenza ad altre eventuali unioni (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b).

Due ipotesi (non escludentesi a vicenda) sono state ammesse finora per spiegare l'oligogamia delle femmine di *Ceratitis capitata*:

- la recettività sessuale femminile sarebbe correlata col volume di sperma contenuto nelle spermatoche (NAKAGAWA et al., 1971), che si ridurrebbe con l'età (CUNNINGHAM et al., 1971) e sarebbe influenzata dalla durata della copula (FARIAS et al., 1972);
- la recettività delle femmine sarebbe influenzata, in analogia a quanto avviene per altri Ditteri (LEOPOLD, 1976), da una sostanza trasmessa col liquido seminale maschile e non identificabile con gli spermatozoi, come consegue dai risultati di accoppiamenti di femmine con maschi resi aspermici a seguito di irraggiamenti con radiazioni ionizzanti (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b).

Il presente lavoro ci ha consentito di indagare più a fondo su questi aspetti, allargando altresì le ricerche ad altri punti della biologia sessuale della *Ceratitis capitata* ed in particolare all'azione indotta dall'accoppiamento sulla deposizione delle uova.

MATERIALI E METODI

Per le esperienze sono stati utilizzati insetti provenienti da allevamenti permanenti di laboratorio condotti a temperatura di $25 (\pm 1) ^\circ\text{C}$, 70% di UR e con illuminazione artificiale continua per 18 ore ed al buio per 6 ore (CAVALLORO & GIROLAMI, 1969).

Le prove sono state effettuate in cella climatica nella quale le condizioni di temperatura, umidità relativa e luce seguivano un ciclo diurno e notturno con valori rispettivamente di $25 (\pm 1) ^\circ\text{C}$, 60% di UR e luce per 12 ore e di $19 (\pm 1) ^\circ\text{C}$, 80% di UR e buio per altre 12 ore.

L'esame dell'apparato genitale è stato effettuato su organi freschi in soluzione fisiologica, al microscopio ottico in campo chiaro e contrasto di fase.

La castrazione dei maschi (asportazione dei testicoli) era eseguita perforando con uno spillo l'estremità addominale su entrambi i lati, nelle membrane intersegmentali fra il 5° e 6° urite, agganciando poi con una minuzia avente la punta piegata ad uncino il vaso deferente e quindi estraendo ed asportando il relativo testicolo. Gli individui castrati venivano tenuti poi in gabbia per circa una settimana e fatti accoppiare a femmine al fine di eliminare eventuali spermatozoi ancora presenti nelle vie genitali, prima dell'utilizzazione nelle prove.

In una giornata era possibile trattare nel modo detto una cinquantina di insetti. La mortalità media dei maschi operati, alla fine della settimana, è stata di circa l'80%: la più bassa si è rilevata asportando i testicoli in due giornate successive e mettendo gli insetti su carta bibula bagnata, in modo che questi potessero assorbire rapidamente dell'acqua.

Per il trapianto dei testicoli o delle ghiandole accessorie nelle femmine, maschi vergini di una settimana di età venivano dissecati in soluzione fisiologica e con pinzette a punte sottili si isolavano le diverse parti, che erano poi inserite nel torace (previa apertura di un piccolo foro con uno spillo, che veniva otturato in seguito con cera d'api) o nell'addome (attraverso la membrana intersegmentale fra il 4° e 5° tergite). Tale operazione è risultata delicatissima, potendo facilmente verificarsi la rottura del paio di ghiandole accessorie più lunghe con conseguente trapianto parziale del complesso delle ghiandole stesse.

Le spermateche sono state prelevate forando con uno spillo le membrane intersegmentali fra il 4° e 5° tergite della femmina ed agganciandole poi con una minuzia ad uncino.

Le prove di fecondità sono state effettuate impiegando gabbie in reticella di nailon di 20 x 20 x 25 cm, nutrendo gli insetti con una miscela solida di zucchero, lievito di birra deamarizzato e idrolizzato enzimatico di lievito di birra nel rapporto di 10 : 2 : 1 e fornendo loro separatamente l'acqua da bere. False arance in plastica, opportunamente perforate, sono state utilizzate per l'ovideposizione; le poche uova (meno del 10%) lasciate cadere dalle femmine al di fuori del substrato artificiale di ovideposizione, venivano raccolte in vasette poste sotto le gabbie e contenenti un velo di acqua.

Le prove per la verifica degli accoppiamenti delle femmine erano condotte mettendo a disposizione di ogni femmina tre maschi ed isolando poi in tubi di vetro le coppie man mano che si formavano.

RISULTATI

Descrizione dell'apparato riproduttore maschile

L'apparato riproduttore maschile (Fig. 1) si trova nella parte posteriore dell'addome, con gli organi genitali pari posti dorsalmente e lateralmente all'ampolla rettale e quelli impari in posizione ventrale.

I due testicoli sono di color giallo e di forma ovale, orientati con l'asse più lungo longitudinalmente nella cavità addominale. I vasi deferenti sboccano in una dilatazione distale piriforme del canale eiaculatore, dove si inseriscono

altresì 4 paia di ghiandole accessorie, che risultano ancorate con trachee all'ampolla rettale.

Tre paia di esse sono tubuliformi, appena ingrossate all'apice e gradualmente attenuate nel tratto prossimale, larghe 50-60 μ con un ridotto lume ghiandolare, con epitelio secretore monostratificato, formato da voluminose cellule provviste di una vistosa cavità che funge da serbatoio di raccolta del secreto (ghiandole merocrine). Un paio di queste ghiandole sono molto corte (lunghezza attorno ai 70 μ), mentre le altre due paia sono più lunghe (fino a 300 μ) e, nei maschi sessualmente maturi, sono di solito divise apicalmente in due rami di lunghezza variabile. Queste ghiandole per aspetto e struttura sono molto somiglianti alle « ghiandole tubulose » descritte nel maschio di *Dacus oleae* Gmel. (DE MARZO et al., 1976).

Il quarto paio di ghiandole che sboccano sotto l'inserzione dei vasi deferenti, presentano forma e struttura completamente differenti. Sono infatti molto lunghe (circa 2 mm), cilindriche, di diametro inferiore (circa 40 μ), con andamento molto sinuoso e con caratteristiche cellule secretrici binucleate senza cavità cellulare (ghiandole apocrine). Benché la forma sia alquanto diversa, per struttura queste ultime ghiandole sembrano simili alle « ghiandole sacciformi » descritte per *Dacus oleae* (DE MARZO et al., 1976).

L'esame delle ghiandole accessorie dei maschi ha portato a constatare notevoli modificazioni negli individui sessualmente maturi rispetto a quelli appena sfarfallati. Infatti in questi le ghiandole accessorie lunghe presentano il lume ghiandolare pressoché vuoto e con cellule secretrici sporgenti nel lume, mentre le ghiandole accessorie corte (tubulose) hanno le cellule secretrici prive del serbatoio di raccolta. Nei maschi sessualmente maturi si nota invece un grande lume ghiandolare nelle prime e cellule con vistose cavità, oltre ad un ingrossamento di tutta la ghiandola, nelle seconde.

Poiché i maschi di *Ceratitis capitata* presentano allo sfarfallamento spermi maturi e dato che l'accoppiamento avviene solo dopo qualche giorno di vita (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b), l'accumulo di materiale secreto dalle ghiandole accessorie è probabilmente il fattore determinante la maturità sessuale, come osservato in *Dacus oleae* (DE MARZO et al., 1976) e *Musca domestica* (LEOPOLD, 1970).

Qualche maschio giovane di *Ceratitis capitata* può accoppiarsi due volte nella stessa giornata, trasmettendo sempre una quantità di spermi tale da mantenere un'alta fertilità nelle femmine; è evidente quindi che essi hanno, al contrario di *Dacus oleae* che si accoppia una sola volta al giorno (CAVALLORO & DELRIO, 1970 a; DE MARZO et al., 1976), una riserva di secreto delle ghiandole accessorie sufficiente per almeno due copule.

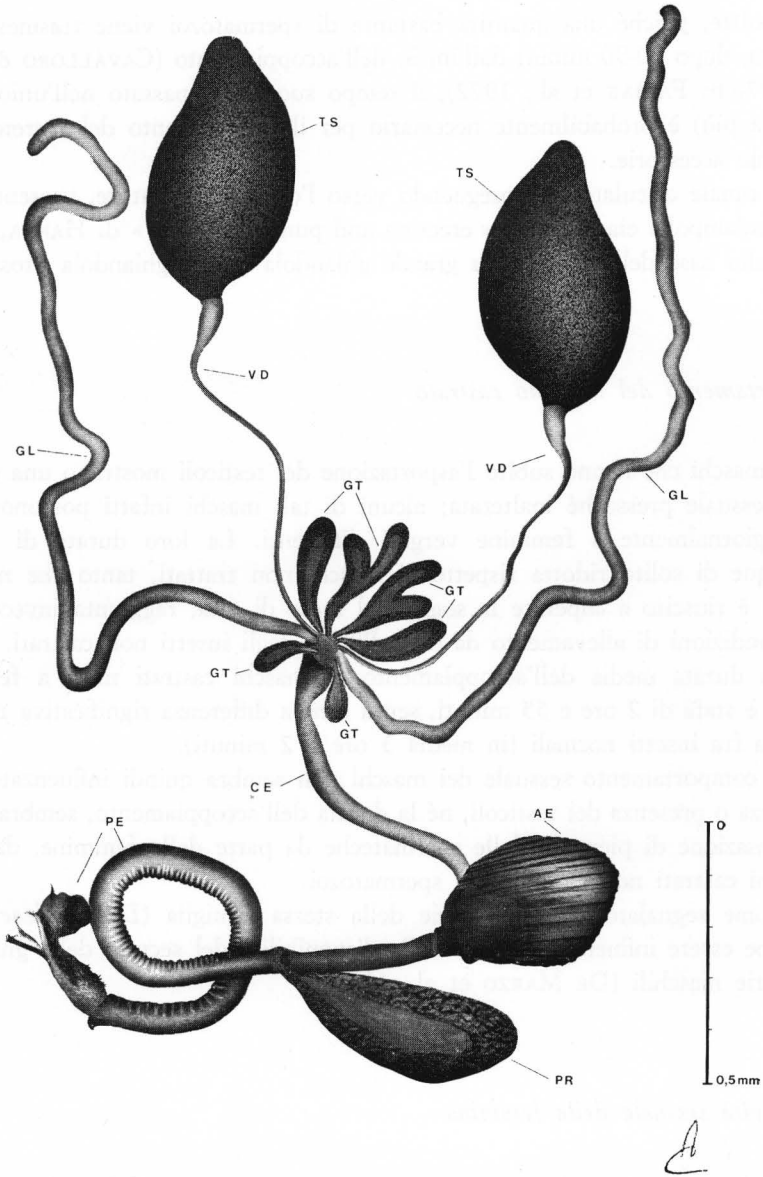


Fig. 1. - *Ceratitis capitata* Wied.: apparato genitale maschile (disegno semischematico).
AE = ampolla eiaculatrice; CE = canale eiaculatore; GL = ghiandole accessorie lunghe;
GT = ghiandole accessorie tubulose; PE = pene; PR = prostata; TS = testicolo;
VD = vaso deferente.

Inoltre, poiché una quantità bastante di spermatozoi viene trasmessa alla femmina, dopo 60-90 minuti dall'inizio dell'accoppiamento (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b; FARIAS et al., 1972), il tempo successivo passato nell'unione (da un'ora a più) è probabilmente necessario per il trasferimento del secreto delle ghiandole accessorie.

Il canale eiaculatore, proseguendo verso l'organo copulatore, presenta dapprima un'ampolla eiaculatrice (« erecting and pumping organ » di HANNA, 1938) e poi, alla base dell'edeago, una grande ghiandola ovale (ghiandola prostatica).

Comportamento del maschio castrato

I maschi che hanno subito l'asportazione dei testicoli mostrano una aggressività sessuale pressoché inalterata; alcuni di tali maschi infatti possono unirsi anche giornalmente a femmine vergini differenti. La loro durata di vita è comunque di solito ridotta rispetto ai maschi non trattati, tanto che nessuno fra essi è riuscito a superare la soglia del mese di vita, raggiunta invece nelle altre condizioni di allevamento da oltre l'80% degli insetti non castrati.

La durata media dell'accoppiamento di maschi castrati uniti a femmine vergini è stata di 2 ore e 55 minuti, senza alcuna differenza significativa rispetto a quella fra insetti normali (in media 3 ore e 2 minuti).

Il comportamento sessuale dei maschi non sembra quindi influenzato dalla mancanza o presenza dei testicoli, né la durata dell'accoppiamento, sembra legata alla sensazione di pienezza delle spermateche da parte delle femmine, dato che i maschi castrati non trasmettono spermatozoi.

Come segnalato in altra specie della stessa famiglia (*Dacus oleae*), esso potrebbe essere influenzato invece dalla disponibilità del secreto delle ghiandole accessorie maschili (DE MARZO et al., 1976).

Recettività sessuale della femmina

Nelle prove da noi condotte una frazione importante di femmine (circa il 40%) si è accoppiata una sola volta in tutta la vita, se tenute insieme a maschi normali; se la prima unione invece avviene con maschio castrato un numero inferiore di femmine (circa il 20%) si ferma ad un solo accoppiamento (Tab. 1).

TAB. 1. - *Influenza del primo accoppiamento sulle successive unioni, in femmine di Ceratitis capitata Wied.*

n	F E M M I N E		ACCOPIAMENTI		FEMMINE RIACCOPIATE		
	primo accoppiamento con	successivi accoppiamenti con	uno solo (%)	più di uno (%)	2 volte (%)	3 volte (%)	più di 3 volte (%)
53	maschio normale	maschio normale	41,5	58,5	15,0	15,0	28,5
49	maschio castrato	maschio normale	24,4	75,6	34,6	20,6	20,4
27	maschio castrato	maschio castrato	44,4	55,6	40,8	14,8	0

In precedenti saggi, ed in condizioni sperimentali diverse (numero e taglia degli individui, temperatura, umidità, illuminazione, etc.), la frazione di femmine accoppiatesi una sola volta risultava superiore (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b).

Il periodo intercorrente fra i primi due accoppiamenti, per le femmine che ne subiscono più di due, è inoltre più lungo se la prima unione avviene con il maschio normale rispetto a quando avviene con maschio castrato (Tab. 2). Se le femmine sono tenute sempre assieme a maschi castrati, la percentuale di riaccoppiamenti dopo il primo è superiore rispetto alle femmine tenute sempre con maschi normali, ma inferiore a quando la prima unione avviene con maschi castrati e le altre con maschi normali.

TAB. 2. - *Influenza del tipo di accoppiamento sul comportamento sessuale, in femmine di Ceratitis capitata Wied.*

n	F E M M I N E		PERIODO INTERCORRENTE FRA I DUE ACCOPIAMENTI (gg)					
	primo accoppiamento con	successivi accoppiamenti con	1° - 2°		2° - 3°		3° - 4°	
			media	limiti	media	limiti	media	limiti
53	maschio normale	maschio normale	6,9	(6-15)	3,4	(2-7)	4,5	(2-6)
49	maschio castrato	maschio normale	2,5	(2- 5)	3,0	(2-5)	3,0	(2-4)
27	maschio castrato	maschio castrato	3,7	(2- 5)	3,0	(2-5)	—	—

Il maschio, dunque, induce monogamia in un certo numero di femmine, ma la sua azione non (o non solo) si esplica con la trasmissione di spermatozoi, dato che anche maschi castrati e quindi aspermici esercitano una influenza (anche se inferiore) sui successivi riaccoppiamenti delle femmine. Sembra quindi possibile la trasmissione da parte del maschio di un fattore influenzante la recet-

tività sessuale femminile, non identificabile con gli spermatozoi, ma derivante da altre parti dell'apparato genitale.

Le femmine che sono state private delle spermateche (Tab. 3) si accoppiano un numero più alto di volte rispetto alle femmine normali, pur conservando una durata normale della copula, ed analogamente avviene se l'asportazione delle spermateche è effettuata il giorno dopo il primo accoppiamento; i valori sono nettamente superiori nei riguardi (Tab. 1) delle femmine normali.

TAB. 3. - *Influenza dell'asportazione di spermateche, in femmine vergini ed accoppiate di Ceratitis capitata Wied., sulle successive unioni.*

FEMMINE (n)	ASPORTAZIONE SPERMATECHE in femmine	FEMMINE ACCOPIATE				RIACCOPIAMENTI (%)
		1 volta (%)	2 volte (%)	3 volte (%)	più di 3 volte (%)	
33	vergini	9,0	36,4	39,4	15,2	91,0
36	accoppiate	16,6	30,5	11,2	41,7	83,4

Le spermateche rappresentano quindi degli organi importanti per il controllo della recettività sessuale, esplicando la loro azione attraverso la presenza di sensori di pressione che informerebbero la femmina della presenza quantitativa di spermi.

Il trapianto, nel torace o nell'addome di femmine vergini, delle ghiandole accessorie maschili, non sembra abbia molto influsso sulla recettività sessuale delle femmine. Infatti, la frazione di femmine con ghiandole accessorie maschili che accettano di accoppiarsi risulta molto alta (circa il 90%) anche se inferiore a quella delle femmine nelle quali siano stati impiantati i testicoli, che è prossima al 100%, pari quindi a quella delle femmine normali (Tab. 4).

Le femmine esposte ai maschi dopo una settimana dal trapianto dei testicoli, si accoppiano in gran parte il primo giorno stesso di esposizione; nel caso di impianto delle ghiandole accessorie una piccola frazione si accoppia solo il giorno successivo. L'impianto delle ghiandole accessorie non sembra quindi influenzare in maniera netta, in *Ceratitidis capitata*, la recettività sessuale, come anche messo in luce in numerosi altri Ditteri (CRAIG, 1967; MERLE, 1968; RIEMANN et al., 1967).

Neppure l'impianto di spermateche prelevate da femmine appena accoppiate eserciterebbe alcun effetto sulla recettività sessuale delle femmine (Tab. 4).

TAB. 4. - *Influenza del trapianto di parti dell'apparato genitale maschile, in femmine di Ceratitis capitata Wied., sulla recettività sessuale.*

FEMMINE (n)	T R A P I A N T O		FEMMINE ACCOPIATE (%)	ACCOMPIAMENTI (%) DOPO GIORNI DI ESPOSIZIONE AI MASCHI	
	in	di		1	2
100	testimone		100,0	98,0	2,0
33	addome	ghiandole accessorie	84,8	85,7	14,3
28	addome	testicoli	96,4	96,3	3,7
12	addome	spermateche	100,0	100,0	—
28	torace	ghiandole accessorie	92,8	69,3	30,7
19	torace	testicoli	100,0	100,0	—

Ovideposizione

Le femmine vergini tenute senza maschi, ovvero accoppiate e quindi private dei maschi dopo due settimane di vita in comune, presentano un andamento simile dell'ovideposizione, con un picco di uova deposte tra il 5° ed il 20° giorno di età (massimo di 60 uova al giorno per femmina) e con un graduale decrescere dell'ovideposizione lungo l'arco di due mesi (da circa 20 uova al giorno in media, a meno di 10 uova al giorno per femmina). L'unica differenza significativa nel ritmo di ovideposizione si riscontra durante il periodo iniziale: in questa fase, infatti, le femmine vergini depongono poco più della metà di uova, rispetto a quelle che hanno avuto l'accoppiamento; con il procedere dell'età le differenze numeriche di uova deposte si fanno meno notevoli, sino ad annullarsi. La longevità inoltre non presenta che differenze di piccola entità tra le femmine vergini e quelle accoppiate e tenute successivamente senza maschi (Fig. 2).

Le femmine unite a maschi castrati presentano un ritmo di ovideposizione simile a quelle accoppiate con maschi normali e quindi, rispetto alle vergini, un forte aumento del numero di uova deposte nei primi venti giorni di vita (Fig. 3). L'accoppiamento quindi accelera il ritmo di ovideposizione, come già supposto da FERON (1962) e questo si traduce alla fine in un maggior numero di uova deposte.

È evidente pertanto che l'incentivo alla deposizione delle uova non sembra legato alla trasmissione di spermatozoi e quindi alla pienezza della spermateca, ma ad un semplice stimolo di natura meccanico-nervosa, oppure alla trasmissione di sostanze secrete da altre parti dell'apparato riproduttore maschile (per esempio, delle ghiandole accessorie).

Un'unica prova puramente orientativa lascerebbe supporre che il trapianto

di ghiandole accessorie maschili, nell'addome di femmine vergini, in confronto all'impianto di testicoli, influenzi l'ovideposizione iniziale. Purtroppo, le operazioni subite dalle femmine (compreso il testimone) ne hanno depresso la fecondità e accresciuta la mortalità, tanto da non poter trarre conclusioni significative da questa esperienza.

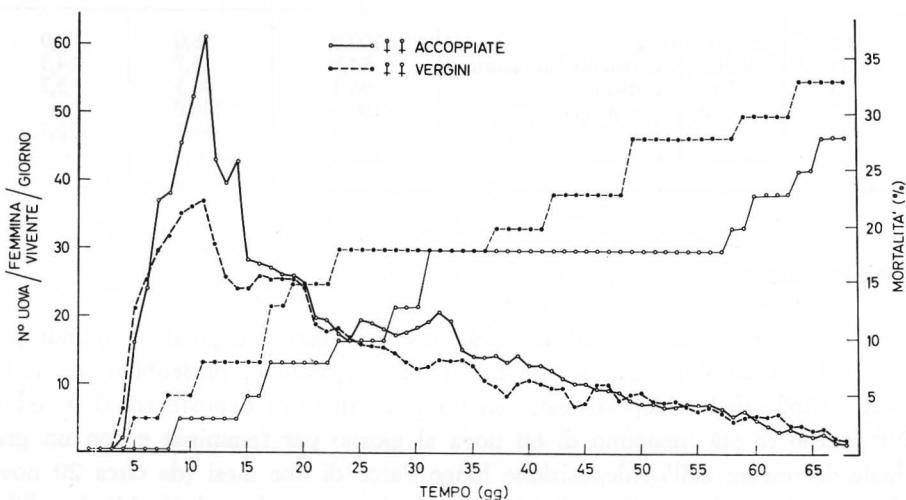


Fig. 2. - *Ceratitidis capitata* Wied.: andamento dell'ovideposizione e della longevità in funzione del tempo, in femmine che hanno avuto un solo accoppiamento ed in femmine vergini (valori medi relativi a 40 femmine per ogni prova, con 4 replicazioni).

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Alcune specie di insetti manifestano una serie di meccanismi atti a prevenire od inibire ulteriori unioni delle femmine già accoppiatesi.

Questi includono la produzione da parte del maschio di « spermatofragmi » (sphragis), come ad esempio in alcuni Lepidotteri (PETERSEN, 1929; LABINE, 1964), o di « tappi di accoppiamento », come in Coleotteri acquatici (WASENBURGLUND, 1913). La stessa funzione avrebbero gli spermatozoi in qualche Coleottero (LANDA, 1960) ed Ortottero (GREGORY, 1965).

In altri insetti, come ad esempio nel Lepidottero *Heliconius erato* (L.) (GILBERT, 1976), il maschio trasmetterebbe alle femmine con le quali si unisce un feromone antifrodisiaco, che agirebbe come repellente nei riguardi degli altri maschi.

In alcune specie di Ditteri la recettività sessuale è invece controllata dagli stimoli prodotti sul comportamento sessuale delle femmine dal secreto delle

ghiandole accessorie maschili trasmesso durante l'accoppiamento. Per mezzo di trapianti delle ghiandole accessorie o di iniezioni di estratti ghiandolari, è stata infatti dimostrata l'inibizione al riaccoppiamento in femmine di *Musca domestica* L. (RIEMANN et al., 1967; ADAMS & NELSON, 1968), *Hylemyia brassicae* Bouché (SWAILES, 1971), *Callitroga americana* Cusch. et Patt. e *Phormia regina* Meig. (NELSON et al., 1969), *Aedes aegypti* L. (CRAIG, 1967; GWADZ, 1972), *Drosophila melanogaster* Meig. (MERLE, 1968; BURNET et al., 1973) e *Drosophila funebris* F. (BAUMANN, 1974).

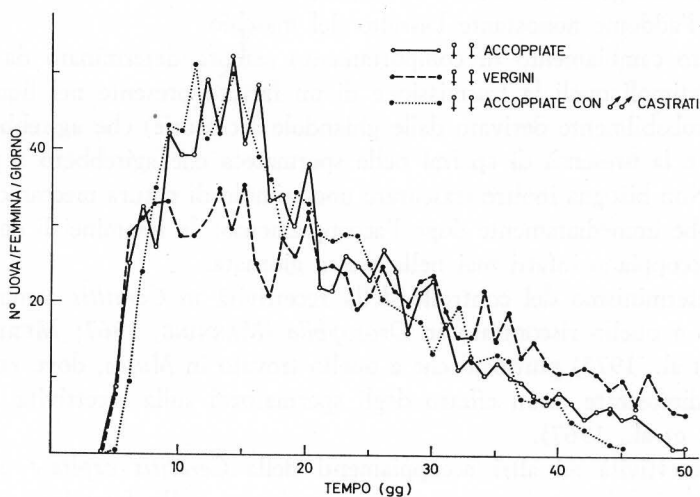


Fig. 3. - *Ceratitis capitata* Wied.: andamento dell'ovideposizione in funzione del tempo, in femmine accoppiate con maschi normali, in femmine vergini ed in femmine accoppiate con maschi castrati (valori medi relativi a 150 femmine per ogni prova, con 3 replicazioni).

Mentre in *Aedes* e *Musca* la recettività sessuale viene essenzialmente bloccata dal secreto delle ghiandole accessorie (solo qualche rara femmina di *Musca* si riaccoppia dopo una ventina di giorni di ovideposizione), in *Drosophila* il riaccoppiamento avviene dopo appena un giorno se si utilizzano maschi castrati (MANNING, 1962), ovvero dopo 2-10 giorni, a seconda del sito dell'impianto, se si trapiantano ghiandole accessorie (MERLE, 1968; BURNET et al., 1973), in confronto ai nove giorni circa se l'accoppiamento avviene con maschi normali (MANNING, 1967).

Per quanto riguarda i Ditteri Tripetidi, in *Dacus oleae* è stata dimostrata la bassa frequenza di riaccoppiamenti delle femmine in laboratorio (TZANAKAKIS et al., 1968) e l'ancora più bassa frequenza in campo (ZOUROS, 1967; ZOUROS

& KRIMBAS, 1970) e attraverso l'utilizzazione di maschi di diversa condizione fisiologica, o di maschi aspermici, è stato ipotizzato il controllo della recettività sessuale femminile attraverso la trasmissione di secreti dell'apparato genitale maschile e non per mezzo della trasmissione di spermatozoi (CAVALLORO & DELRIO, 1970 a; TZANAKAKIS et al., 1968; DE MARZO et al., 1976).

Anche le femmine di *Ceratitis capitata* accoppiate presentano un cambiamento nel comportamento sessuale: infatti esse non rispondono alla parata sessuale del maschio, né all'emissione di feromoni di questo, come le femmine vergini, cioè con il breve sollevamento dell'addome e inizio d'estroffessione dell'apparecchio genitale (FERON, 1962), ma al contrario la contrastano tenendo abbassato l'addome nonostante l'assalto del maschio.

Questo cambiamento di comportamento sembra determinato da un complesso di stimoli quali la trasmissione di un fattore presente nel liquido spermatico (probabilmente derivato dalle ghiandole accessorie) che agirebbe a breve intervallo e la presenza di spermi nella spermateca che agirebbero a più lunga distanza. Non bisogna inoltre trascurare uno stimolo di natura meccanico-nervoso che agirebbe immediatamente dopo l'accoppiamento: le femmine di detta specie non si riaccoppiano infatti mai nella stessa giornata.

Il determinismo del controllo della recettività in *Ceratitis* sembra quindi più vicino a quello riscontrato in *Drosophila* (MANNING, 1967; MERLE, 1968; BURNET et al., 1973) piuttosto che a quello trovato in *Musca*, dove non è stato possibile dimostrare alcun effetto degli spermatozoi sulla recettività femminile (RIEMANN et al., 1967).

La recettività ad altri accoppiamenti della *Ceratitis capitata* è determinata, oltre che da temperatura, taglia, nutrizione delle femmine, soprattutto dalla condizione fisiologica dei maschi (età, numero di accoppiamenti effettuati, periodo di riposo tra una copula e l'altra) (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b).

Poiché il maschio trasmette (almeno per i primi accoppiamenti) una quantità di spermi sufficienti ad assicurare un'alta fecondazione delle uova, l'azione sulla recettività femminile può essere spiegata con l'ipotesi di un fattore diverso presente nel liquido seminale (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b).

Le femmine che si uniscono con i maschi i quali effettuano il secondo accoppiamento nella stessa giornata (circa il 40% dei maschi giovani lo fanno se hanno femmine disponibili), pur avendo le spermateche piene di spermi, possono riaccoppiarsi in gran numero (il 46,25%) già il giorno successivo. Questo fatto, come il comportamento di femmine che hanno avuto l'accoppiamento interrotto ad arte (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b), dimostrano che il maschio non trasmette abbastanza fattore anti-accoppiamento, a causa del tempo necessario alle ghiandole accessorie di ricostituire il loro secreto (cfr. DE MARZO

et al., 1976, in *Dacus oleae*), mentre può trasmettere la quantità normale di spermatozoi.

L'influenza dei maschi castrati sulla frequenza dei riaccoppiamenti delle femmine starebbe a dimostrare che questo fattore viene secreto con molta probabilità dalle ghiandole accessorie. Il trapianto di queste non consente invece conclusioni sicure: ciò può essere dovuto vuoi alla necessità del secreto di passare attraverso le vie genitali, vuoi alla difficoltosa e spesso imperfetta esecuzione dell'operazione di trapianto delle ghiandole accessorie stesse, soprattutto per quanto riguarda il paio di ghiandole più lunghe.

La più alta percentuale di riaccoppiamenti e il più breve periodo intercorrente fra un'unione e l'altra quando si utilizzano maschi castrati, come pure l'aumento di riaccoppiamenti delle femmine a cui sono state asportate le spermateche, fa intravedere altresì anche l'importanza dello stimolo degli spermatozoi sulla recettività femminile. È stata dimostrata infatti una correlazione fra accoppiamenti e basso contenuto di spermatozoi nella spermateca (NAKAGAWA et al., 1971) ed inoltre una riduzione del contenuto di spermatozoi nelle spermateche con l'avanzare dell'età delle femmine (CUNNINGHAM et al., 1971).

Molteplici sono i fattori che agiscono sulla deposizione delle uova e sulla fecondità degli insetti e fra gli altri è noto lo stimolo indotto dell'accoppiamento (ENGELMANN, 1970).

Nei Ditteri, mediante trapianti delle ghiandole accessorie o iniezione di estratti ghiandolari, è stata dimostrata l'esistenza di un fattore umorale che stimola l'ovideposizione e la fecondità (RIEMANN & THORSON, 1969, in *Musca domestica*; SWAILES, 1971, in *Hylemyia brassicae*; LEAHY, 1966, in *Drosophila melanogaster*; GARCIA-BELLIDO, 1964, BAUMANN, 1974, in *Drosophila funebris*; HISS & FUCHS, 1972, in *Aedes aegypti*; LEAHY & CRAIG, 1965, LEAHY, 1967, RAMALINGAM & CRAIG, 1976, in diverse specie di *Culicidae*).

Per quanto riguarda i Ditteri Tripetidi, è noto lo stimolo causato dall'accoppiamento sulla precoce deposizione di uova e sulla fecondità. In *Dacus oleae* ciò si è evidenziato sia a seguito di unioni con maschi normali che resi aspermici mediante irradiazione (CAVALLORO & DELRIO, 1970 a; ECONOMOPOULOS et al., 1976). In *Ceratitis capitata* l'ovideposizione sia di femmine vergini che accoppiate inizia nel medesimo tempo, ma l'accoppiamento determina un ritmo più veloce di deposizione delle uova (FERON, 1962; CAUSSE, 1970); la copula ripetuta sembra determini un aumento nel numero di uova deposte (CAVALLORO & DELRIO, 1970 b); le unioni con maschi castrati, inoltre, causano un incremento di ovideposizione soprattutto nell'arco dei primi venti giorni.

Non è possibile allo stato attuale stabilire se la trasmissione a femmine di *Ceratitis capitata* di materiale secreto dalle ghiandole accessorie, si traduca

in uno stimolo all'oogenesi oppure, più semplicemente, alla deposizione delle uova già formate (in quest'ultimo caso nelle femmine vergini sarebbe presente una qualche forma di ritenzione delle uova).

È possibile, come supposto in *Drosophila melanogaster* (BOULETREAU, 1974), che nel fenomeno dell'aumento di produzione delle uova a seguito dell'accoppiamento siano coinvolti almeno tre diversi stimoli: uno meccanico-nervoso, un altro umorale (secreto delle ghiandole accessorie), ed inoltre quello prodotto dalla presenza degli spermatozoi nella spermateca.

Il fatto che nelle femmine che si accoppiano più volte la seconda unione avvenga dopo il picco di ovideposizione iniziale, fa altresì supporre una stretta correlazione tra l'accoppiamento, la recettività sessuale e la fecondità (influenzata evidentemente dall'esaurimento dell'azione del secreto delle ghiandole accessorie e dal progressivo svuotamento delle spermateche).

Da quanto riportato si può ragionevolmente dedurre, quindi, che il determinismo della recettività sessuale femminile e in parte della fecondità in *Ceratitis capitata*, è influenzato, oltre che dall'azione del secreto delle ghiandole accessorie, anche dal graduale svuotamento delle spermateche, senza peraltro escludere una possibile azione di tipo meccanico che interviene subito a seguito dell'accoppiamento.

RIASSUNTO

Sono passate in rassegna le conoscenze esistenti, in particolare per i Ditteri, sugli effetti dell'accoppiamento e sulle cause determinanti recettività sessuale e incremento di ovideposizione.

Dopo esame e descrizione dell'apparato riproduttore maschile, sono riferiti i risultati di esperienze condotte su adulti di *Ceratitis capitata* Wied. mediante tecniche diverse, quali la castrazione dei maschi, l'asportazione delle spermateche nelle femmine, il trapianto in femmine di ghiandole accessorie ed altre parti dell'apparato genitale maschile e di spermateche di femmine precedentemente unite a maschi.

Lo studio della recettività sessuale e della fecondità in femmine accoppiatesi con maschi normali o castrati e di femmine che avevano subito trapianti di organi o asportazione delle spermateche, ha consentito di rilevare una serie complessa di stimoli dovuti all'azione essenziale del secreto delle ghiandole accessorie maschili, nonché alla presenza o meno degli spermatozoi nelle spermateche, nel determinare la tendenza alla monogamia e l'aumento dell'ovideposizione nella specie.

SUMMARY

INFLUENCE OF MATING ON THE SEXUAL RECEPTIVITY AND OVIPOSITION IN FEMALE

Ceratitis capitata WIEDEMANN

The existing knowledge, especially concerning the Dipterae, of the effects of mating and the causes of sexual receptivity and the increase in oviposition has been reviewed.

After a description of the male sexual organs, experiments were carried out on adults of *Ceratitis capitata* Wied. using various technique, such as castration of the males, removal of the spermatheca in the females, transplant of the accessory glands and other parts of the male sexual organs to females and of the spermatheca of females after mating.

The study of the sexual receptivity and fertility of females mated with normal or castrated males, or of females which underwent a transplant of organs or removal of the spermathecae, has permitted a complex series of stimuli to be detected. These stimuli are essentially due to the excretion of the male accessory glands and less to the presence of sperms in the spermathecae and they determine the monogamic tendency and the increase in oviposition of the species.

BIBLIOGRAFIA

- ADAMS T. S., NELSON D. R., 1968 - Bioassay of crude extracts for the factor that prevents second matings in female *Musca domestica*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 61: 112-116.
- BACK E. A., PEMBERTON C. E., 1918 - The Mediterranean fruit-fly. *U.S. Dept. Agric. Bull.* Washington, 640: 1-43.
- BAUMANN H., 1974 - Biological effects of paragonial substances PS-1 and PS-2 in females of *Drosophila funebris*. *J. Insect Physiol.*, 20: 2347-2362.
- BOULETREAU J., 1974 - Importance relative des stimulations de l'accouplement: parade, copulation et insémination sur la production ovarienne de *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 108: 61-70.
- BURNET B., CONNOLLY K., KEARNEY M., COOK R., 1973 - Effects of male paragonial gland secretion on sexual receptivity and courtship behavior of female *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.*, 19: 2421-2431.
- CALABRETTA C., 1967 - Sfarfallamento, sex ratio e comportamento sessuale in *Ceratitis capitata*. *Boll. Lab. Entomol. agr. «F. Silvestri»*, 25: 217-325.
- CAUSSE R., 1970 - Etude, au moyen d'insectes irradiés, des conséquences de deux accouplements successifs chez la Mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt. Trypetidae). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 2: 607-615.
- CAVALLORO R., DELRIO G., 1970 a - Rilievi sul comportamento sessuale di *Dacus oleae* Gmelin (Diptera, Trypetidae) in laboratorio. *Redia*, LII: 201-230.
- CAVALLORO R., DELRIO G., 1970 b - Studi sulla radiosterilizzazione di *Ceratitis capitata* Wiedemann e sul comportamento dell'insetto normale e sterile. *Redia*, LII: 511-547.
- CAVALLORO R., GIROLAMI V., 1969 - Miglioramenti nell'allevamento in massa di *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera, Trypetidae). *Redia*, LI: 315-327.
- CHRISTENSON L. D., FOOTE R. H., 1960 - Biology of fruit-flies. *Ann. Rev. Entomol.*, 5: 171-192.
- CRAIG G. B., 1967 - Mosquitos: female monogamy induced by male accessory gland substances. *Science*, 156: 1499-1501.
- CUNNINGHAM R. T., FARIAS G. J., NAKAGAWA S., CHAMBERS D. L., 1971 - Reproduction in the Mediterranean fruit-fly: depletion of stored sperm in females. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64: 312-313.

- DE MARZO L., NUZZACI G., SOLINAS M., 1976 - Aspetti anatomici, strutturali, ultrastrutturali e fisiologici delle ghiandole genitali accessorie del maschio di *Dacus oleae* Gmel., in relazione alla maturità ed all'attività sessuale. *Entomologica*, XII: 213-240.
- ECONOMOPOULOS A. P., VOYADJOGLOU A. V., GIANNAKAKIS A., 1976 - Reproductive behavior and physiology of *Dacus oleae*: fecundity as affected by mating, adult diet and artificial rearing. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 69: 725-729.
- ENGELMANN F., 1970 - The physiology of insect reproduction. Oxford, Pergamon Press, 307 pp.
- FARIAS G. J., CUNNINGHAM R. T., NAKAGAWA S., 1972 - Reproduction in the Mediterranean fruit-fly: abundance of stored sperm affected by duration of copulation, and affecting egg hatch. *J. econ. Entomol.*, 65: 914-915.
- FERON M., 1962 - L'instinct de reproduction chez la Mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt., Trypetidae). Comportement sexuel. Comportement de ponte. *Rev. Path. Vég. Entomol. Agr. France*, XLI: 3-129.
- GARCIA-BELLIDO A., 1964 - Das Sekret der Paragonien als Stimulus der Fekundität bei Weibchen von *Drosophila melanogaster*. *Z. Naturforsch. B.* 19: 491-495.
- GILBERT L. E., 1976 - Postmating female odor in *Heliconius* butterflies: a male-contributed antiaphrodisiac?. *Science*, 193: 419-420.
- GREGORY G. A., 1965 - On the initiation of spermatophore formation in the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Fairemaire. *J. Exp. Biol.*, 42: 423-435.
- GWADZ R. W., 1972 - Neuro-hormonal regulation of sexual receptivity in female *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.*, 18: 259-266.
- HANNA A. D., 1938 - Studies on the Mediterranean fruit-fly: *Ceratitis capitata* Wied. I. The structure and operation of the reproductive organs. *Bull. Soc. Fouad Ier Entomol.*, 22: 39-59.
- HISS E. A., FUCHS M. S., 1972 - The effect of matrone on oviposition in the mosquito, *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.*, 18: 2217-2227.
- KATIYAR K. P., RAMIRE E., 1970 - Mating frequency and fertility of Mediterranean fruit-fly females alternately mated with normal and irradiated males. *J. econ. Entomol.*, 63: 1247-1250.
- KATIYAR K. P., VALERIO S. J., 1965 - The effect of single and multimating in the viability of the eggs of the Mediterranean fruit-fly (*Ceratitis capitata* Wied.). *Turrialba*, 15: 248-249.
- LABINE P. A., 1964 - Population biology of the butterfly *Euphydryas editha* I. Barriers to multiple insemination. *Evolution*, 18: 335-336.
- LANDA V., 1960 - Origin, development and function of the spermatophore in cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). *Acta Soc. Entomol. Cech.*, 57: 297-316.
- LEAHY M. G., 1966 - Egg deposition in *D. melanogaster* increased by transplant of male paragonia. *Drosoph. Inf. Serv.*, 41: 145.
- LEAHY M. G., 1967 - Nonspecificity of the male factor enhancing egg-laying in Diptera. *J. Insect Physiol.*, 13: 1283-1292.
- LEAHY M. G., CRAIG G. B., 1965 - Male accessory gland substance as a stimulant for oviposition in *Aedes aegypti* and *A. albopictus*. *Mosq. News*, 25: 448-452.
- LEOPOLD R. A., 1970 - Cytological and cytochemical studies on the ejaculatory duct and accessory secretion in *Musca domestica*. *J. Insect Physiol.*, 16: 1859-1872.
- LEOPOLD R. A., 1976 - The role of male accessory glands in insect reproduction. *Ann. Rev. Entomol.*, 21: 199-221.
- MANNING A., 1962 - A sperm factor affecting the receptivity of *Drosophila melanogaster* females. *Nature*, 194: 252-253.
- MANNING A., 1967 - The control of sexual receptivity in female *Drosophila*. *Anim. Behav.*, 15: 239-250.
- MERLE J., 1968 - Fonctionnement ovarien et réceptivité sexuelle de *Drosophila melanogaster* après implantation de fragments de l'appareil génital mâle. *J. Insect Physiol.*, 14: 1159-1168.

- NAKAGAWA S., FARIS G. J., SUDA D., CUNNINGHAM R. T., CHAMBERS D. L., 1971 - Reproduction of the Mediterranean fruit-fly: frequency of mating in the laboratory. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64: 949-950.
- NELSON D. R., ADAMS T. S., POMONIS J. G., 1969 - Initial studies on the extraction of the active substance inducing monocoitic behavior in *Musca domestica*, *Phormia regina*, *Cochliomyia hominivorax*. *J. econ. Entomol.*, 62: 634-639.
- PETERSEN W., 1929 - Ueber die Sphragis und das Spermatophragma der Tagfaltergattung *Parnassius*. *Dtsch. Entomol. Z.*, 1928: 407-413.
- RAMALINGAM S., CRAIG G. B., 1976 - Functions of the male accessory gland secretions of *Aedes* mosquitoes (Diptera: Culicidae): transplantation studies. *Can. Entomol.*, 108: 995-960.
- RIEMANN J. G., MOEN D. J., THORSON B. J., 1967 - Female monogamy and its control in house flies. *J. Insect Physiol.*, 13: 407-418.
- RIEMANN J. G., THORSON B. J., 1969 - Effect of male accessory material on oviposition and mating by female house flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 62: 828-834.
- SWAILES G., 1971 - Reproductive behavior and effects of the male accessory gland substance in the cabbage maggot, *Hylemya brassicae*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64: 176-179.
- TZANAKAKIS M. E., TSITSIPIS J. A., ECONOMOPOULOS A. P., 1968 - Frequency of mating in females of the Olive fruit-fly under laboratory conditions. *J. econ. Entomol.*, 61: 1309-1312.
- WASENBURG-LUND C., 1913 - Fortpflanzungsverhaeltnisse: Paarung und Eiablage der Sueswasserinsekten. *Fortsch. Naturwissen. Forsch.*, 8: 161.
- ZOUROS E. G., 1967 - The genetic study of two esterase genes of the adult of the Olive fruit-fly, and their use to find the fertile matings of the female individuals in nature. *D. Thesis College Agric., Athens*, 1-79.
- ZOUROS E., KRIMBAS C. B., 1970 - Frequency of female oligamy in a natural population of the Olive fly, *Dacus oleae*, as found by using enzyme polymorphism. *Entomol. Exp. Appl.*, 13: 1-9.