

# I ditteri Sciomyzidae, un esempio di radiazione adattativa

Lorenzo Munari



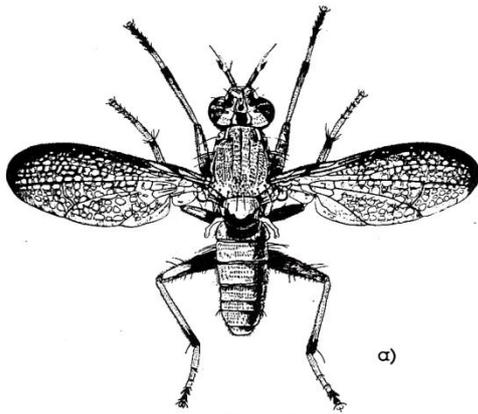
Tipico biotopo ad acque stagnanti ove si rinvencono sciomizidi a ciclo larvale acquatico e semiacquatico. (foto L. Rivosecchi)

Gli Sciomyzidae, famiglia a distribuzione cosmopolita, sono ditteri rappresentati da oltre 450 specie descritte, delle quali 165 sono conosciute per la Regione Palearctica. Questi acalitteri sono caratterizzati da specie di taglia media e medio-piccola, aventi solitamente una colorazione giallo-brunastra (in alcuni casi nero-bluastro) e con le ali spesso maculate altre volte ialine o incolore. Gli ambienti elettivi di questi insetti sono costituiti per lo più da biotopi umidi quali stagni, paludi, laghi, pantani ecc. Gli ambienti madicolici, le zone di sottobosco ed i prati umidi risultano pure zone preferenziali per gli sciomizidi. Alcune specie tra le quali

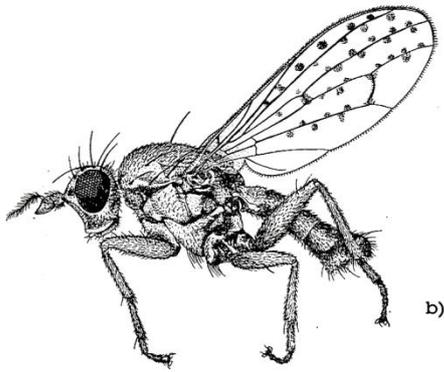
*Salticella fasciata* prediligono altresì biotopi secchi quali in particolare litorali sabbiosi marini e fluviali.

In questi habitat i nostri ditteri compiono il loro ciclo larvale alimentandosi a spese di molluschi gasteropodi ed in alcuni casi di bivalvi.

Gli ambienti prima citati sono infatti caratterizzati da una ricca malacofauna. Tutti i sistemi lentic (acque stagnanti o comunque non correnti) e le zone d'intergradazione (zone d'ecotono) fra le acque e la terraferma, e cioè i pantani creati dagli impaludamenti, sono tipizzati per lo più dalla presenza di gasteropodi appartenenti alle famiglie

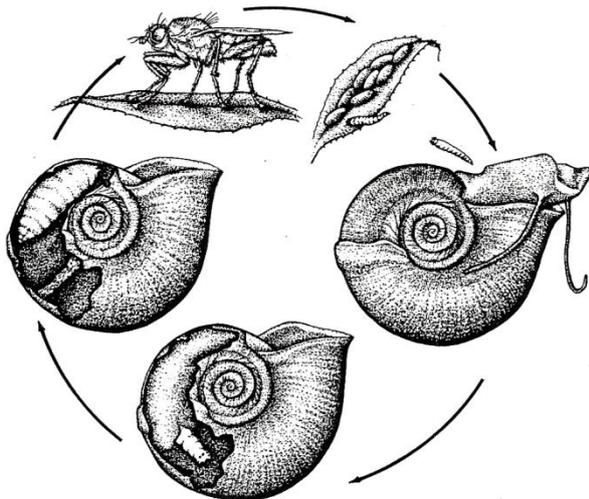


a)



b)

Esempio di sciomizidi ad ali maculate; a) *Coremacera marginata*, b) *Psacadina verbekel*. (da Knutson, 1973 e Knutson et al., 1975).



Tipico ciclo di sviluppo di uno sciomizide (*Pherbellia* sp.). (da Bratt et al., 1969)

Lymnaeidae, Physidae e Planorbidae che costituiscono l'alimento obbligatorio per molte larve predatrici acquatiche degli sciomizidi. Nei prati umidi la presenza di gasteropodi Succineidae attira un discreto numero di specie di ditteri sciomizidi come pure la presenza di limacce, che come ben si sa sono molluschi sciafili (amanti dell'ombra) ed igrofilii, che prediligono gli ambienti di sottobosco ed i microhabitat ruderali o quelli caratterizzati dalla presenza di legno marcescente e muschi all'interno dei sistemi boschivi.

*Salticella fasciata* ha come preferendum alimentare per i suoi stadi preimmaginali le chiocciole xerofile (amanti del secco) della famiglia Helicidae.

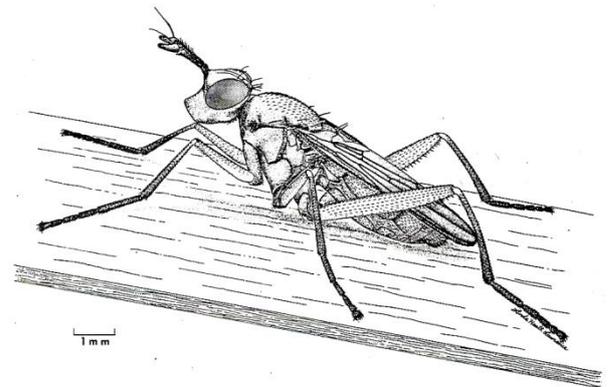
Gli Sciomyzidae sono quindi insetti malacofagi per eccellenza (Berg, 1953; Baronio, 1974; Munari, 1983) che vengono impiegati come «malacofagi naturali» nella lotta biologica ai molluschi vettori di alcuni elminti parassiti, agenti eziologici di terribili malattie parassitarie quali le bilharziosi (o schistosomiasi) e le distomatosi (o distomiasi) umane e del bestiame d'allevamento.

Nei nostri paesi questo flagello è stato da tempo debellato, ma in altri del terzo mondo costituisce ancora una vera e propria «peste elmintica».

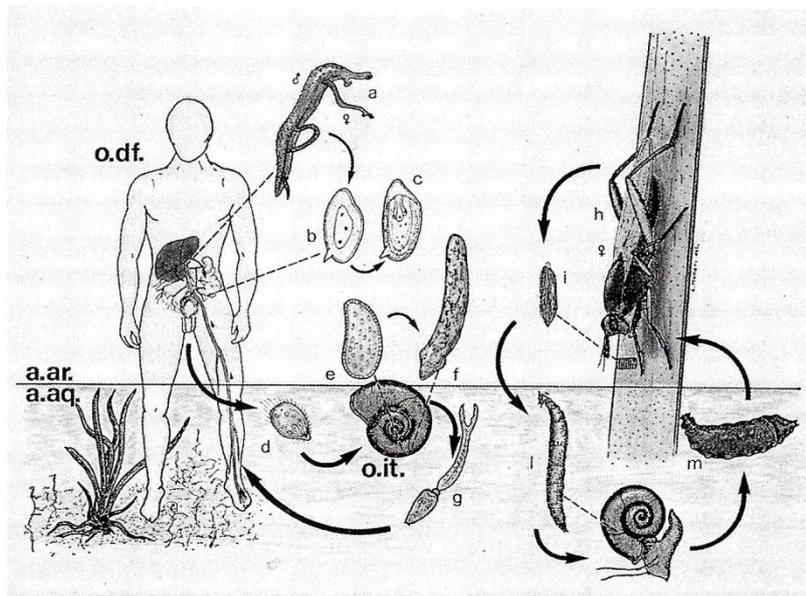
L'Organizzazione Mondiale della Sanità ha stimato nel 1965, esservi oltre duecento milioni di esseri umani affetti da elmintiasi (per notizie più dettagliate, anche dal punto di vista bibliografico, vedi Munari, 1983).

Viene di conseguenza che i nostri ditteri, dovendosi cibare allo stadio larvale di quei molluschi che sono gli ospiti intermedi nello sviluppo degli elminti parassiti, ridurranno pure drasticamente il numero di quest'ultimi.

Spendiamo ora qualche parola per parlare della radiazione adattativa e vedere poi come le abitudini alimentari degli sciomizidi siano il risultato di questo fenomeno evolutivo.



*Sepedon spegea* (da Knutson e Orth, 1984).



Ciclo biologico di *Schistosoma mansoni* (Trematode) e di *Sepedon* sp. (Sciomyzide) illustrante, sulla sinistra, l'infestazione operata dal parassita ed il suo sviluppo larvale e, sulla destra, il ciclo biologico del dittero.  
 Legenda: a) bilharzie maschio e femmina in accoppiamento. Dopo la metamorfosi delle larve in adulti all'interno del sistema portale intraepatico dell'ospite, le femmine fecondate ovidepongono nelle vene del colon discendente e del retto; b) uovo appena deposto; c) uovo pronto per l'espulsione (attraverso le defezioni solide dell'ospite) e contenente il miracidio ciliato; d) miracidio acquatico; e) sporocisti del I tipo contenente numerose sporocisti figlie (II tipo); f) sporocisti figlia (II tipo) con varie furcocercarie nel suo interno; g) furcocercaria; (a.ar.) ambiente aereo; a.aq.) ambiente acqueo; o.df.) ospite definitivo; o.it.) ospite intermedio; h) femmina di *Sepedon* con le sue uova (i); j) larva che si nutre a spese di un Planorbidae (mollusco gasteropode); m) pupario galleggiante.  
 (N.B. nel disegno non sono rispettate le proporzioni fra i vari organismi rappresentati). (da Munari, 1983, modificato)

La radiazione adattativa consiste in una serie di modificazioni e specializzazioni che si verificano in un dato gruppo di organismi viventi, sotto la continua spinta della selezione naturale, per far sì di sfruttare un gran numero di possibilità diverse offerte dall'ambiente in un dato territorio. La diversificazione è il risultato dell'azione combinata dei fattori ambientali, della variabilità genetica in seno alla popolazione e dell'isolamento geografico. Da questo si giunge alla formazione di specie fra loro diverse dal punto di vista morfologico, comportamentale e fisiologico ed ognuna occupante una specifica nicchia ecologica. La diversificazione spesso segue rapidamente l'invenzione di nuovi caratteri che consentono, a chi li possiede, di occupare nuove zone adattative (Munari, 1984). Una zona adattativa definisce un modo di vita che viene adottato da un gruppo di specie e che è molto diverso da quello di gruppi affini (Simpson, 1953). Per meglio comprendere il fenomeno facciamo un esempio che riguarda da vicino i nostri ditteri. Gli Sciomyzidae occupano una zona adattativa diversa da quella di gran parte degli altri ditteri, questo per quanto riguarda la malacofagia obbligatoria delle loro larve. Nonostante che le varie specie di sciomyzidi differiscano l'una dall'altra per regimi alimentari o per il sito di ovideposizione, ed abbiano quindi nicchie diverse, esse occupano una gamma di nicchie piuttosto omogenea rispetto a quella di altri ditteri. Ogni qualvolta un gruppo di sciomyzidi ha evoluto un complesso di caratteri che ha portato ad un adattamento critico, è automaticamente entrato in una ulteriore nuova zona adattativa, che ha permesso la successiva radiazione.

In questi ditteri malacofagi troviamo infatti aspetti biologici, legati allo sviluppo larvale, molto diversificati; alcuni sono predatori di molluschi acquatici, altri hanno larve che si comportano da parassitoidi terrestri o da necrofaghe, altri ancora con stati preimmaginali che predano esclusivamente limacce ovvero con larve oofaghe (che si cibano di uova), ecc. In questi ditteri si possono osservare picchi successivi di diversificazione attribuibili a successive innovazioni evolutive. Quando i primi sciomyzidi a probabile regime alimentare misto, predatori di invertebrati non sclerificati e forse parzialmente saprofiti, entrarono nella zona adattativa caratterizzata dalla spiccata malacofagia delle loro larve, essi dettero origine mediante speciazione ad una moltitudine di forme che occuparono un gran numero di nicchie rese disponibili in seno alla nuova zona adattativa. Ogni gruppo si specializzò quindi ulteriormente in una precisa nicchia sino ad arrivare ad una buona ottimizzazione della stessa. Come fa notare Futuyma (1979), la radiazione adattativa a volte dipende non solo dall'acquisizione di nuovi adattamenti, ma anche dalla disponibilità di opportunità ecologiche in cui gli adattamenti stessi possono essere sperimentati. Naturalmente alcune opportunità ecologiche erano già disponibili molto prima che si evolessero gli organismi capaci di utilizzarle: esistevano cioè nicchie ecologiche vuote. Riassumendo brevemente quanto sin qui esposto, potremmo dire che da un primitivo gruppo di «paleosciomyzidi» a regime alimentare misto (carnivoro e saprofito), alcuni gruppi si specializzarono come predatori

di molluschi terrestri e dulciacquicoli entrando così in una nuova zona adattativa.

A questo punto una vasta gamma di nicchie ecologiche si rese disponibile ad essere sperimentata. Alcuni sciomizidi divennero essenzialmente dei predatori (soprattutto allo stadio larvale) di molluschi acquatici e semiacquatici, differenziandosi in un gran numero di specie, gran parte delle quali oggi appartenenti alla tribù Tetanocerini. Gasteropodi delle famiglie Lymnaeidae, Physidae e Planorbidae divennero le prede elettive delle loro larve. Quest'ultime, acquisendo caratteri peculiari quali gli spiracoli posteriori per la respirazione aerea e la possibilità di trattenere una bolla d'aria nell'intestino con funzione di «organo di galleggiamento», divennero ben presto delle terribili predatrici per tutti quei molluschi che vivono preferibilmente appena al di sotto della pellicola di tensione superficiale dell'acqua. Appena attaccata la preda, la larva inizia a divorarla, sostenendo il mollusco grazie alla bolla gassosa di galleggiamento. Gli adulti, che si nutrono dei resti di gasteropodi lasciati dalle larve, ovidepongono sulla vegetazione emersa in modo che le larve neosgusciate possano immergersi con celerità.

Dal punto di vista evolutivo si potrebbe dire che questi Tetanocerini (fra i più conosciuti quelli appartenenti al genere *Sepedon*) abbiano ben ottimizzato questa nicchia. Ma l'evoluzione solitamente non conosce battute d'arresto. *Sepedon hispanica hispanica*, ad esempio, si è ulteriormente specializzata in questo ambiente diventando addirittura un *parassitoide* durante la prima metà del ciclo larvale. In questa fase le larve si alimentano di muco prodotto dal gasteropode (Succineidae), causato dall'irritazione provocata dalla larva del dittero, penetrata all'interno della cavità del mantello. Nessun tessuto sembra quindi essere leso.

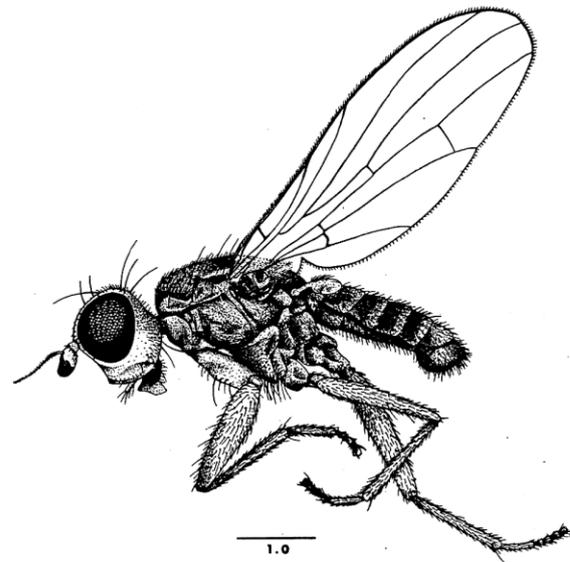
Durante l'ultimo stadio di sviluppo, la larva invece diventa, come le altre congeneri, una feroce carnivora uccidendo la vittima in una o due ore; da questo momento il comportamento è tipicamente da predatore e l'ospite non è più fisso bensì vengono attaccati pure numerosi individui di *Lymnaea* e *Physa*.

Sempre fra i Tetanocerini un'altra spinta nella dinamica della radiazione adattativa la ritroviamo nella *Ilione lineata* ed in alcune specie di *Renocera*. Questi ditteri si sono specializzati sia come predatori subacquei che da parassiti acquatici (non parassitoidi) attaccando molluschi bivalvi Sphaeriidae. Le larve di *Ilione lineata* si nutrono durante i primi stadi di sviluppo di parte dei tessuti non indispensabili alla sopravvivenza dell'ospite. In questa fase questa specie ha evoluto un ennesimo peculiare adattamento che consiste nella sopravvivenza prolungata in immersione mediante respirazione cutanea. Durante l'ultimo

stadio larvale, questo insetto torna nuovamente a respirare con gli spiracoli posteriori e diventa un vero e proprio predatore.

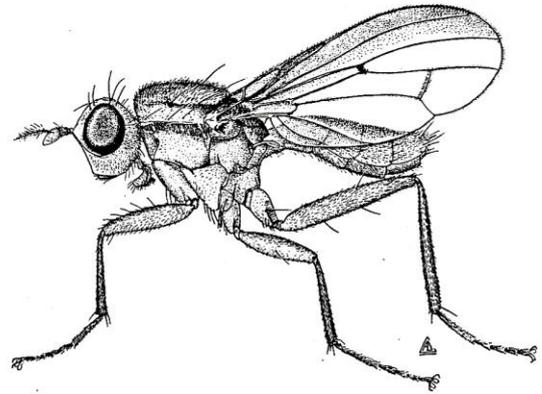
Altre specie di sciomizidi Tetanocerini cambiarono il loro modello alimentare diventando, allo stadio larvale, acquatiche in senso stretto. Gli stadi larvali di *Hedria mixta* discendono sul fondo in cerca di prede, senza respirare a volte per 2-4 ore. Esse, contrariamente a tanti altri Tetanocerini, sono sprovvisti di bolle d'aria nel loro intestino. Alcune specie di *Dictya* con larve provviste della bolla gassosa di galleggiamento, possono volontariamente immergersi per cercare nutrimento sul fondo.

Abbiamo sin qui visto che in seno alle larve predatrici acquatiche è già da tempo iniziata una radiazione adattativa che ha portato vari taxa ad ottimizzare nicchie ecologiche vuote dando così l'avvio ad una ramificazione a cespuglio, a livello di diversificazione morfologica e funzionale. Molti altri sciomizidi hanno invece sfruttato nicchie terrestri o si sono specializzate verso regimi alimentari peculiari. Alcune specie di Tetanocerini, una di *Salticella* e tutte le specie di Sciomyzini compiono gran parte del loro ciclo preimmaginale senza danneggiare la preda per poi divorarla solo alla fine. È molto importante notare che le larve non possiedono i caratteristici peli idrofughi siti intorno ai due spiracoli posteriori e che, nelle larve a ciclo acquatico, servono per respingere l'acqua e poter così respirare liberamente nella zona d'interfaccia aria-acqua; inoltre esse non sono in grado di nuotare né di galleggiare.

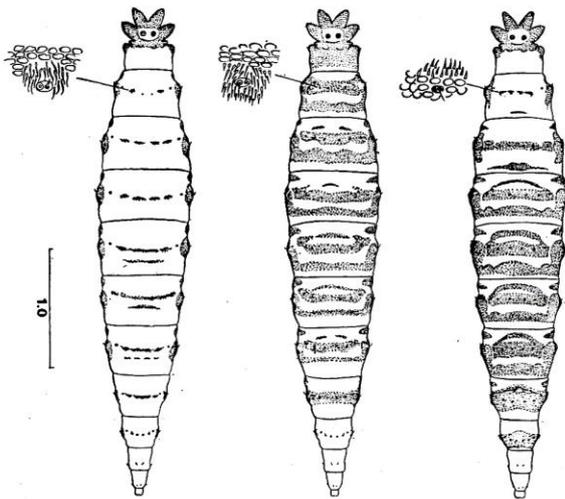


*Pherbellia dubia* (da Bratt et al., 1969).

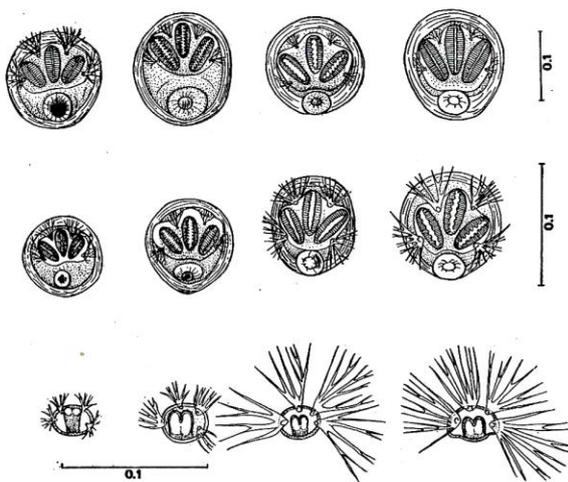
Nel genere *Tetanocera* a ciclo terrestre, alcune specie attaccano esclusivamente le limacce. Appena sgusciate, le larve rimangono con il terzo posteriore del corpo nel substrato e con i rimanenti due terzi rivolti verso l'alto in attesa che passi una limaccia. Dopo uno stadio da parassitoidi, le larve di certe specie sono in grado di secernere una neurotossina prodotta dalle ghiandole salivari, che possiede come principio tossico una macromolecola con spiccata attività proteolitica. Questa eccezionale innovazione evolutiva, unica fra le larve malacofaghe, è un «esperimento» che potrebbe dare un'ulteriore



*Tetanocera elata* (da Knutson, 1970).



Larve di *Psacadina* spp. (da Knutson et al., 1975).



Spiracoli posteriori di larve di *Pherbina* e *Psacadina* in cui si possono notare i caratteristici peli idrofughi (strutture arborescenti) perispiracolari. (da Knutson et al., 1975).

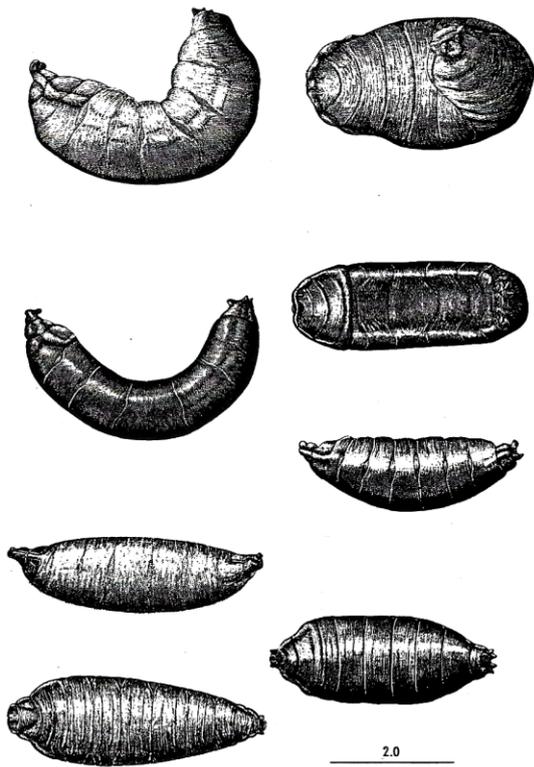
spinta verso una sempre maggiore ramificazione nel cespuglio della radiazione adattativa.

Un altro peculiare esperimento evolutivo è quello compiuto dal genere *Antichaeta*. Le femmine di questa specie ovidepongono su masse ovigere o embrionali di molluschi; le larve neosgusciate inizieranno così a nutrirsi di queste sostanze eliminando di conseguenza un gran numero di molluschi.

Sempre focalizzando l'attenzione sul fenomeno della radiazione adattativa, è interessante notare che in sole due specie, *Antichaeta testacea* e *A. melanostoma* le larve possono comunque attaccare e divorare pure molluschi adulti. Anche in questo gruppo, come per altri che abbiamo già visto in precedenza, si può osservare un qualcosa di molto simile al fenomeno dell'evoluzione a mosaico, dove cioè riscontriamo caratteri nuovi (caratteri d'acquisizione indipendente) che coesistono con caratteri comuni ad altri gruppi e quindi più antichi nella scala evolutiva. Nella moderna concezione cladistica diremmo che il nutrirsi di uova (oofagia) è un carattere apotipico (derivato) rispetto a quello plesiotipico (arcaico) caratterizzato dalla predazione di molluschi adulti.

Eccezionali specializzazioni si riscontrano nella specie americana *Pherbellia prefixa*, la cui larva dopo aver attaccato la preda (*Valvata sincera*), forma il suo pupario all'interno del nicchio, facendo in modo di non rompere mai i legamenti muscolari che trattengono l'opercolo aderente all'apertura conchigliare. Questa ha così sviluppato una nuova modalità adattativa che consente di evitare la competizione con altre specie, il disidratamento nella stagione secca ed inoltre a proteggersi da predatori e parassiti.

Un'ennesima sorprendente innovazione evolutiva la si è potuta studiare in alcune specie di *Protodictya*, *Perillimnia* e *Shannonia* (centro e sud America). Le larve di questi



Alcuni pupari di *Pherbellia* spp. in visione dorsale e laterale. (da Bratt et al., 1969).

ditteri rimangono all'interno del nicchio anche quando le parti molli del mollusco sono in avanzato stato di decomposizione. Probabilmente la tolleranza al cibo putrescente può essere sorta come un adattamento acquisito più tardi per sfruttare in modo ottimale le risorse alimentari quando i molluschi che servono da pabulum sono numericamente molto scarsi oppure per evitare la disidratazione in ambienti secchi. I peli idrofughi presenti attorno agli spiracoli di *Protodictya hondurana*, acquisiti per una vita a ciclo acquatico, sono ora impiegati ottimamente dalle larve di questa specie per prevenire l'immersione e la conseguente morte per asfissia nel liquame prodotto dai tessuti molli decomposti del mollusco. In questo caso notiamo come una stessa struttura venga impiegata allo stesso modo in due situazioni, però, alquanto diverse. Di grande importanza per riflettere sulla storia evolutiva degli sciomizidi è il regime alimentare degli stadi preimmaginali di *Atrichomelina pubera*, una specie Nord Americana. Questi si nutrono indifferentemente come predatori, parassitoidi e necrofagi, dimostrando una grande plasticità alimentare che ci suggerisce una condizione scarsamente evoluta e molto simile a quello che doveva essere il regime dietetico degli sciomizidi ancestrali.

### Alcune considerazioni finali

Nell'ultimo trentennio si è avuto un grande fiorire di studi riguardanti la sistematica ed in particolare la biologia degli stadi preimmaginali degli Sciomyzidae. Oltre 200 specie sono state allevate in laboratorio per cercare di ottimizzare l'impiego di questi ditteri per il controllo biologico delle elmintiasi. Ben poche righe però si sono spese per focalizzare l'attenzione sul significato evolutivo che questi insetti vengono ad assumere e di conseguenza per una migliore conoscenza riguardo al fenomeno della radiazione adattativa. Questa breve nota, ben lungi dal voler essere un compendio sull'evoluzione di questi insetti, vuole semplicemente focalizzare l'attenzione del lettore su un'altra faccia del microcosmo degli sciomizidi e cioè sulla problematica inerente alla dinamica evolutiva che ha consentito un così ampio spettro di modelli d'adattamento, grazie ai quali oggi è possibile operare interventi di lotta biologica contro organismi dannosi all'uomo.

### Bibliografia citata

- Baronio P., 1974, *Gli insetti nemici dei molluschi gasteropodi*. Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna, 32: 169-187.
- Berg C.O., 1953, *Sciomyzid larvae that feed on snails*. J. Parasitol., 39 (6): 630-636.
- Futuyma D.J., 1979, *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Mass. (trad. it.: *Biologia evolutiva*. Zanichelli, 1984).
- Munari L., 1983, *Lo studio degli Sciomyzidae (Diptera, Cyclorrhapha) per la lotta biologica ai molluschi vettori degli elminti parassiti, agenti eziologici delle bilharziosi e distomatosi umane e del bestiame*. Lavori - Soc. Ven. Sc. Nat., 8: 9-30.
- Munari L., 1984, *Gli anelli «mancanti»*. Natura e Montagna, 31 (1): 43-54.
- Simpson G.G., 1953, *The major features of evolution*. Columbia Univ. Press, New York.

### L'Autore

Lorenzo Munari  
c/o Lab. di Entomologia  
Museo Civico di Storia Naturale  
Fontego dei Turchi  
30135 VENEZIA