

IL FOTOPERIODISMO NEGLI INSETTI

GIOVANNI BRIOLINI

Istituto di Entomologia dell'Università - Bologna

Col nome di « fotoperiodo » si suole indicare, come ognuno sa, l'alternarsi dei periodi di luce e dei periodi di oscurità nelle 24 ore, che, in condizioni di natura, variano le rispettive proporzioni, a seconda delle stagioni. Già da tempo è noto ai botanici che diversi fenomeni fisiologici (fra cui ad esempio, importantissima, la fioritura) sono, in molte piante, strettamente correlati alle condizioni fotoperiodiche. Si è potuto, così, provocare artificialmente la fioritura di determinate specie, modificando (in più o in meno, a seconda delle necessità) la durata dell'illuminazione, ottenendo una produzione di fiori completamente « fuori stagione ».

Fra gli animali, le reazioni fotoperiodiche sono state studiate prevalentemente fra i Mammiferi e fra gli Uccelli (di cui condizionano l'attività riproduttiva). Solo in tempi relativamente recenti si è svolto un intenso lavoro di ricerca sugli Insetti. Recenti rassegne, come ad esempio quella di BECK (1963) e, soprattutto, il volume di DANILEVSKII (1965), ci consentono una visione abbastanza unitaria del complesso argomento.

Possiamo senz'altro dire che, negli Insetti, moltissimi processi ed attività sono regolati dall'alternarsi di luce e di oscurità. Innanzi tutto, è utile ricordare (per quanto non si tratti di rea-

zioni fotoperiodiche vere e proprie) i cosiddetti « ritmi », che governano svariati comportamenti: nelle Blatte, ad esempio, si è veduto che l'attività locomotoria segue un ritmo all'incirca di 24 ore (« ritmo circadiano ») ed ha il suo massimo subito dopo l'inizio dell'oscurità. Mantenendole però nell'oscurità continua, il periodo diviene leggermente inferiore a 24 ore; alla luce continua, viceversa, esso diviene leggermente superiore. Non si tratta, dunque, semplicemente di uno « stimolo segnale », ma di un vero e proprio ritmo biologico, sincronizzato con le condizioni naturali di illuminazione. I massimi di attività circadiani, infatti, si mantengono anche alla luce o alla oscurità continua. Allo stesso modo, una quantità di altri processi è legata all'alternarsi luce-oscurità: così il consumo di ossigeno, i periodi di sfarfallamento e, addirittura, la sensibilità ad alcuni principi tossici, appaiono presentare ritmi circadiani.

Ma veniamo alle manifestazioni vere e proprie di fotoperiodismo. Un fenomeno da tempo conosciuto è, ad esempio, la differenziazione di « forme stagionali » dimorfiche, nell'ambito di una medesima specie. Si è visto, cioè, che alcune specie, che svolgono più di una generazione ogni anno, presentano due diverse « forme », ben distinguibili

in base alla colorazione o ad altri caratteri. A volte, addirittura, esse erano state descritte come specie diverse. Finchè non si pose attenzione all'importanza dei fenomeni fotoperiodici, si pensò che la temperatura fosse il principale fattore determinante l'insorgere dell'una o dell'altra forma. Oggi, tuttavia, si è visto che in molti casi, va-

della diapausa. Come è noto, s'intende per diapausa una sospensione dell'attività, ed una cessazione quasi completa degli scambi respiratori, conseguente a modificazioni dell'equilibrio ormonico (a loro volta provocate da fattori esterni). Essa può verificarsi in qualunque stadio di sviluppo (dall'embrione allo adulto), a seconda dei casi. Il suo prin-

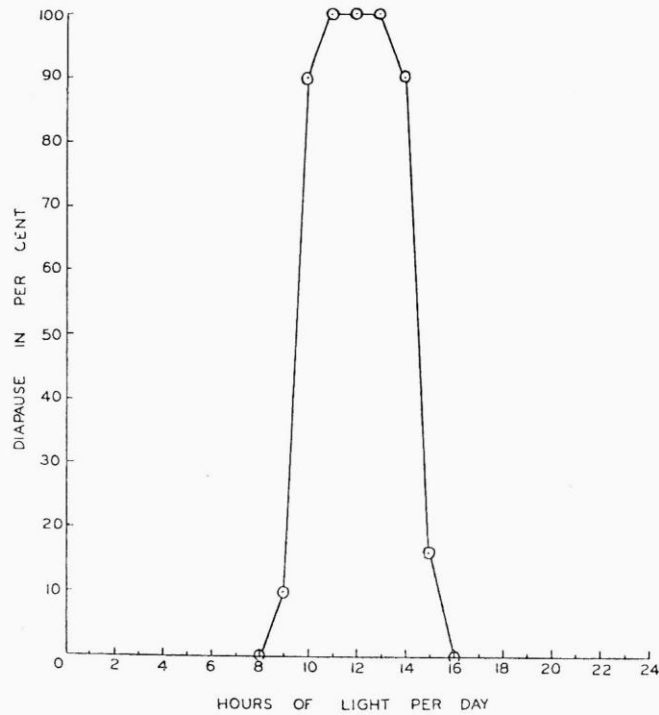


FIG. 1. - Percentuali di larve di *Ostrinia nubilalis* che entrano in diapausa, in funzione del fotoperiodo (da BECK).

riando opportunamente il fotoperiodo in allevamenti di laboratorio, si possono ottenere, partendo dallo stesso materiale, individui ascrivibili alla forma primaverile-estiva o a quella estiva-autunnale, a seconda che il periodo di illuminazione fosse lungo o breve, indipendentemente dalla temperatura.

Ma il fenomeno di gran lunga più importante, su cui il fotoperiodo esercita la sua funzione regolatrice, è quello

principale significato biologico è quello di consentire all'insetto di sopravvivere a condizioni avverse (inverno, nei climi freddi; estate, in quelli caldi; ecc.) in condizioni di particolare resistenza. In diverse specie, le esperienze hanno dimostrato che sia l'inizio che la cessazione della diapausa sono strettamente legati a condizioni fotoperiodiche.

Vediamo di chiarire la situazione con un esempio: l'*Ostrinia nubilalis* Hbn.

è un Lepidottero ben noto agli agricoltori, per i danni che arreca al Mais. Compie, da noi, due generazioni annuali, una delle quali (che si svolge per intero durante la buona stagione) prosegue ininterrottamente, da uovo ad adulto. Le larve della seconda, viceversa, giunte a maturità entrano in diapausa, trascorrono l'inverno in questo stato, per poi impuparsi e dare origine

luce od oscurità continue e raggiunge un massimo con 10-14 ore di luce. Questo fatto è ben visibile nel diagramma di fig. 1, dove in ascisse sono riportate le ore di luce e in ordinate le percentuali di larve che subiscono la diapausa. Un simile comportamento è comune a moltissimi insetti. In fig. 2 sono riportati, a titolo di esempio, diagrammi analoghi, relativi ad altre quattro

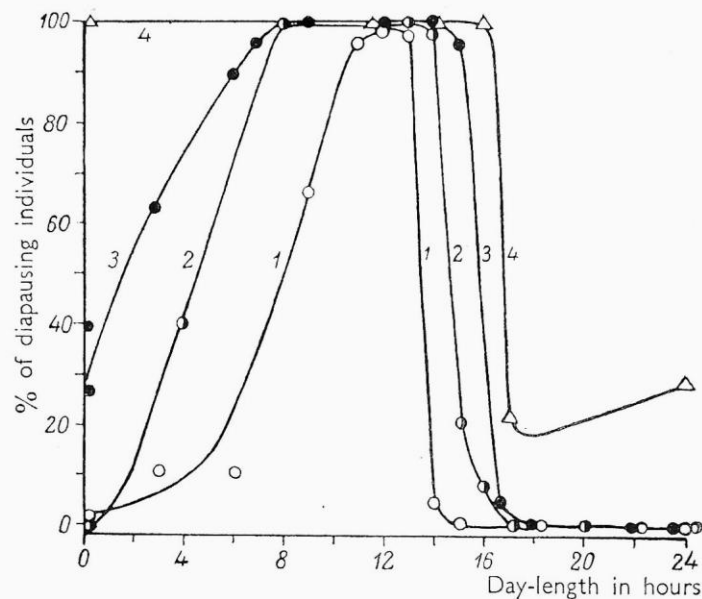


FIG. 2. - Curve di reazione fotoperiodica (analoghe a quella di fig. 1) per quattro specie di insetti: 1, *Grapholita molesta*; 2, *Pieris brassicae*; 3, *Acronycta rumicis*; 4, *Leptinotarsa decemlineata* (da DANILEVSKII).

all'adulto solo nella primavera successiva. Le larve mature, quindi, possono mostrare due diversi comportamenti: o si impupano immediatamente, oppure entrano in diapausa.

Allevando le larve di *O. nubilalis* in laboratorio, con diete sintetiche ed in ambiente controllato, e sottoponendole a diversi fotoperiodi, si osserva che la percentuale di esse che entra in diapausa, varia notevolmente al variare del fotoperiodo: è pressochè nulla con

specie. Come giustamente osserva l'Autore da cui il grafico è ripreso, ben differente è il significato biologico delle diverse parti delle curve. La parte sinistra, che indica le reazioni a fotoperiodi inferiori a 10 ore, ha un interesse puramente fisiologico, ma è priva di qualsiasi significato ecologico. Infatti, fotoperiodi simili, che si verificano solo durante l'inverno alle alte latitudini, non hanno alcuna funzione nella regolazione del ciclo degli insetti. La parte

destra, invece, corrisponde alle condizioni di illuminazione, durante la buona stagione, dei paesi temperati: quelle cioè che effettivamente agiscono in natura sul metabolismo dei nostri Artropodi. È interessante notare come in questa zona esista una soglia molto ben definita per ciascuna specie, graficamente espressa dalla brusca caduta delle curve, al di là di un determinato valore critico del fotoperiodo.

Alla stessa maniera, in varie specie, procedono le cose per l'interruzione della diapausa: quando la durata di illuminazione raggiunge un dato valore, l'insetto riprende (almeno potenzialmente, se altre condizioni esterne non lo inibiscono) l'attività. Naturalmente, in natura la situazione non è così semplice come in questa nota mi è dato esporre: in realtà, molti altri fattori (temperatura, umidità, nutrimento, ecc.) interferiscono, in maniera

intricata e ancor oggi non sempre del tutto chiarita, col fotoperiodo, nella induzione e nell'interruzione della diapausa.

È importante notare che, in tutti i fenomeni fotoperiodici, non è la quantità di luce assorbita in assoluto dall'insetto (né come intensità, né come durata) a determinare la reazione; bensì la regolare alternanza di luce e di oscurità. La tab. 1 mostra la reazione di un Lepidottero, *Acronycta rumicis* L., a periodi d'illuminazione di durate differenti, sempre però seguiti da un ugual periodo di oscurità. In tal caso, la quantità di luce assorbita nelle 24 ore non varia. Ma ben diversi sono gli effetti: solo con 12 ore di luce e 12 di oscurità (o con 24 e 24) si ha la diapausa. Periodi differenti portano allo sviluppo continuo.

Non tutte le lunghezze d'onda delle radiazioni luminose hanno la stessa ef-

TAB. 1. - Effetto, sulla diapausa di *Acronycta rumicis*, di diversi ritmi d'illuminazione, mantenendo però sempre 1:1 la proporzione tra le ore di luce e quelle di oscurità (da DANILEVSKII).

Ritmo di illuminazione (ore)		Durata dello sviluppo larvale (giorni)	% di larve che entrano in diapausa
luce	oscurità		
3	3	19.2	0
6	6	19.5	0
12	12	21.2	100
24	24	21.0	100
48	48	23.2	0
72	72	19.5	0
120	120	19.5	0
216	216	18.0	0
Luce continua		18.2	0
Oscurità continua		21.3	22

ficacia. Per quanto non si possa generalizzare, e le reazioni siano diverse da una specie all'altra, possiamo dire che, per lo più, le lunghezze d'onda più brevi, dal verde al violetto, sono maggiormente attive, mentre la luce rossa ha un'efficacia minore, o addirittura nulla. È da notare che precisamente il contrario accade nelle piante. Questo fatto è interessante dal punto di vista ecologico: se pensiamo, infatti, che molti insetti vivono tra la vegetazione (e talora addirittura all'interno dei tessuti vegetali), è chiaro che la luce da essi ricevuta risulta priva della parte dello spettro assorbita ed utilizzata dalle piante stesse. È probabilmente perciò che spesso piante ed insetti reagiscono a colori complementari.

Per finire, è utile soffermarci sul significato e sulle conseguenze dei fenomeni di fotoperiodismo negli insetti. Quale è il loro valore biologico? Si può subito dire che, regolando le diapause ed altri importantissimi momenti del ciclo di una data specie, essi sincronizzano quest'ultimo con l'alternarsi delle stagioni, in maniera ben più precisa di quanto non sarebbe possibile con riferimenti ad altri fattori climatici, che sono sempre assai più variabili, anche nella medesima regione, da un'annata all'altra. Ed infatti, in specie ad ampia geonemia, si è osservato il differenziarsi di popolazioni geografiche, a differente risposta fotoperiodica, a seconda delle latitudini. Ritornando alla fig. 1, vediamo che, mentre la maggior parte degli individui subisce la diapausa con un determinato fotoperiodo, esiste però (rappresentata dalle estremità della curva) una minoranza di individui, che la subiscono con durate superiori o inferiori. Se la specie invade territori a clima differente, sono proprio questi pochi individui che, per se-

lezione naturale, consentiranno alla specie di sopravvivere, dando origine ad una nuova popolazione, che presenterà una curva spostata a destra o a sinistra, rispetto a quella originaria, e sarà adattata perciò alle nuove condizioni ambientali.

In relazione, appunto, coi climi a cui sono adattate, si sogliono distinguere specie « a giorno lungo », che si sviluppano ininterrottamente alla luce continua o con un fotoperiodo piuttosto lungo, mentre entrano in diapausa se questo non raggiunge una determinata soglia. Si tratta, in genere, di specie dei paesi temperati, che compiono più generazioni ogni anno e trascorrono in diapausa l'inverno. Il contrario accade invece con le specie « a giorno corto », che si sviluppano con continuità solo se il fotoperiodo è breve ed entrano in diapausa nel caso opposto. Non si hanno molti esempi di un simile comportamento, ma è lecito supporre che esso sia diffuso fra gli insetti delle steppe o dei deserti, che presentano una diapausa estiva. Si ha, finalmente, un comportamento cosiddetto « intermedio »: lo sviluppo continuo, cioè, si verifica solo in un ristretto campo (18-20 ore di luce), mentre con durate superiori od inferiori interviene la diapausa.

Queste differenziazioni, che si saranno evolute parallelamente a quelle degli altri caratteri inter- ed intraspecifici, nel corso della filogenesi, rientrano nel più ampio capitolo dell'adattamento dell'organismo all'ambiente che lo circonda e costituiscono un'ulteriore prova, se ve ne fosse bisogno, della stretta relazione intercorrente, tra le condizioni esterne e la struttura, tra l'ambiente inteso nel senso più lato e le caratteristiche morfologiche e fisiologiche della materia vivente.