

Superparassitismo sperimentale e competizioni larvali del parassitoide solitario *Macquartia chalconota* Meig. ⁽¹⁾

(Ricerche eseguite col contributo del C.N.R.)

INTRODUZIONE

Col termine di superparassitismo, usato nel passato con vari significati, intendiamo quel fenomeno assai comune per cui nel corpo (endoparassiti), o sul corpo (ectoparassiti), di un individuo della vittima convivono, per periodi più o meno lunghi, più individui di una data specie di parassita ⁽²⁾: per certe specie di parassiti il superparassitismo conduce effettivamente, quasi sempre, alla formazione di vari individui dell'entomofago da un solo individuo della vittima, per certe altre invece porta sempre allo sviluppo di un unico individuo del parassita, qualunque sia stato il grado di superparassitizzazione iniziale. Nel primo caso si tratta dei cosiddetti *parassiti gregari*, le cui larve si tollerano vicendevolmente mentre stanno nutrendosi a spese della stessa vittima, nel secondo caso si è di fronte a *parassiti solitari*, le cui larve, di contro, regolarmente si combattono quando vengono a coabitare dentro, o sopra, la stessa vittima.

In generale i parassiti *gregari* sono infeudati a specie ospiti di taglia notevole, se confrontati alla loro, e qualora il grado di superparassitizzazione superi le possibilità trofiche offerte dalla vittima, o soccombono tutti (come conseguenza della morte precoce dell'ospite sopraffatto dall'eccessivo carico parassitario), o sopravvivono tutti (o quasi tutti) però più o meno nanizzati

⁽¹⁾ Studi sui Ditteri Larvevoridi. XXII.

⁽²⁾ Il fenomeno è dunque definito indipendentemente da quello che potrà essere il destino di tali individui. Vari Autori, ricollegandosi alla definizione di Smith, 1916 (superparasitism is that form of symbiosis occurring when there is a superabundance of parasites of a single species attacking an individual host insect), limitano invece il concetto di superparassitismo ai casi di ospiti alberganti più parassiti di quanti ne possano portare a buon fine (superabundance!). A noi pare non conveniente porre questa restrizione, visto anche che essa non è contemplata nella definizione di un fenomeno assai simile, il multiparassitismo, e considerato inoltre che tale limitazione non appariva nell'originaria definizione di superparassitismo data da Fiske, 1910, nella quale erano compresi entrambi questi fenomeni.

(con tutte le conseguenze del caso) ⁽¹⁾ e magari atrofici in questo o quell'organo, ovvero sopravvivono solo alcuni, peraltro normalmente costituiti, mentre i restanti finiscono col morire, generalmente d'inedia ⁽²⁾, nell'ospite ormai completamente esaurato ⁽³⁾. In ogni caso mai si verificano fenomeni di eliminazione diretta, e quando i coinquilini soccombono ciò accade in stadi più o meno avanzati dello sviluppo larvale e solo in relazione alle condizioni della vittima. In definitiva quindi, per una data specie parassita, il numero degli individui che riescono a portare a termine regolarmente lo sviluppo in un dato ospite è, entro certi limiti, proporzionale alle dimensioni di quest'ultimo, in altri termini alla quantità di pabulum che esso può offrire ⁽⁴⁾.

Per converso i parassiti solitari sono di norma infeudati a specie ospiti di modesta taglia e comunque tali da consentire, sia pure comodamente, lo sviluppo di un solo individuo del parassita (eccezionalmente di più). Quando più larve del parassita vengono a trovarsi nella stessa vittima esse si combattono in ogni caso, direttamente o indirettamente (soppressione fisiologica), e fin dagli inizi della loro convivenza (quindi in ospiti, almeno sul momento, sovente assai voluminosi nei loro confronti) finchè, di regola, una sola resta padrona del campo (mentre le altre soccombono generalmente nelle fasi iniziali della I^a età) ed anche quando le riserve nutritive rappresentate dalla vittima permetterebbero lo sviluppo a più di un parassitoide ⁽⁵⁾.

⁽¹⁾ Le dimensioni dei vari parassiti sviluppatasi in un dato ospite sono, almeno fino a un certo punto, inversamente proporzionali al loro numero. È questa la conclusione cui si perviene esaminando i reperti dei vari Autori. Walker, 1944, ad esempio, esplicitamente asserisce, riferendosi al Larvevoride *Dexia rustica* F. evolvendosi in larve di Coleotteri Scarabeidi, che le dimensioni dei pupari calano col crescere del numero di parassiti per ospite.

Facciamo qui osservare, una volta per sempre, che in quasi tutte le note che seguono l'esemplificazione è stata parimenti tratta dalla letteratura sui Ditteri Larvevoridi.

⁽²⁾ Ad esempio, Baronio (1970) in una crisalide del Lepidottero Saturnide *Saturnia piri* Schiff. ha trovato 72 larve del parassita gregario *Masicera pavoniae* R.-D., di esse solo 8 si sono impupate, mentre le restanti 64 sono morte allo stadio di L_{II} (ben 63 nelle fasi iniziali e una soltanto in quelle finali).

⁽³⁾ Si dà pertanto il caso che in ospiti di piccola taglia, superparassitizzati da una specie gregaria, si sviluppi alla fine un solo individuo dell'entomofago proprio come accade per i parassiti solitari. Così Nielsen, 1918, ottenne fino a 10 esemplari di *Viviania cinerea* Fall. nel grosso Coleottero Carabide *Carabus coriaceus* L. ed uno soltanto nel piccolo con-familiare *Pterostichus niger* Schall.

⁽⁴⁾ Ad esempio Box, 1952, ha ottenuto, in laboratorio, fino a 13 esemplari di *Palpoze-nillia palpalis* (Aldr.) dal Lepidottero Piralide *Diatraea andina* Box, mentre dal grosso Lepidottero Castnide *Castnia licoides* Boisd. ne sono stati allevati fino a un massimo di ben 52.

⁽⁵⁾ Abbiamo ritenuto opportuno soffermarci su queste nozioni basilari, visto che in letteratura si incontrano non pochi equivoci, particolarmente in riguardo alle competizioni per le quali non sempre si fa la debita distinzione tra entomofagi gregari e entomofagi solitari.

È evidente come questo comportamento istintivo di base, e cioè di tolleranza assoluta tra le larve degli entomofagi gregari e di intolleranza assoluta tra le larve degli entomofagi solitari, rappresenti nella generalità dei casi un grande vantaggio per le due categorie di parassiti, consentendo alle specie gregarie, che di solito attaccano ospiti di cospicua mole, di sfruttare integralmente la vittima (1) e impedendo alle specie solitarie, legate a ospiti di minuta taglia, di spartire questi ultimi fra più larve destinate poi a morire d'inedia (2).

Mentre le femmine degli Imenotteri Terebranti parassiti solitari possiedono sovente una certa capacità discriminativa (ciò è stato sperimentalmente provato per alcune specie) nel senso che, di norma (3), si astengono dal deporre in individui già contaminati, evitando perciò in partenza un superparassitismo destinato ad abortire; le femmine dei Ditteri Larvevoridi solitari ne sono, per quanto sappiamo, del tutto sprovviste (4) (la distribuzione dei loro germi è molto probabilmente governata soltanto dal caso), cosicché il superparassitismo dipende in larghissima misura dal rapporto tra densità di popolazione dei due simbionti antagonisti in quel dato biotopo; senza contare poi che tra questi parassitoidi sono abbastanza diffuse le modalità di contaminazione indiretta dell'ospite, vale a dire indipendenti da qualsivoglia scelta operata dalle femmine prolificanti, limitandosi queste, secondo la specie, a deporre uova microtipiche destinate ad essere ingerite dagli ospiti col cibo, o ad abbandonare larvette negli ambienti dai medesimi frequentati.

Tra i nostri Ditteri il superparassitismo è dunque un fenomeno assai comune e può raggiungere valori molto elevati, sia nei casi in cui va a buon fine (parassiti gregari (5)), sia in quelli in cui sopravvive un solo entomofago

(1) Che in moltissimi casi soccombe anche con un solo endofago, come ha visto, ad esempio, Marsh, 1937, per il corpulento Lepidottero Saturnide *Hyalophora cecropia* (L.) parassitizzato da *Winthemia datanae* Tns.

(2) Pur essendo l'eliminazione precoce, non di rado è stato notato dagli Autori che la superparassitizzazione influisce negativamente sulle dimensioni finali raggiunte dal vincente, il quale, infatti, è spesso di taglia inferiore alla norma. Si tenga poi presente che in generale, per quanto noto, il vincitore non mostra tendenze cannibalistiche, non cibandosi mai, o quasi mai, a spese dei vinti.

(3) Salvo quando la densità del parassita è molto elevata rispetto a quella dell'ospite.

(4) Clausen, Jaynes e Gardner, 1933, ad esempio, lo hanno dimostrato sperimentalmente in riguardo a *Hyperecteina aldrichi* Mesn., quale parassita degli adulti del Coleottero Scarabeide *Popillia japonica* Newm.

(5) Per questo gruppo si è potuto accertare o dedurre, limitatamente a qualche specie (vedasi ad esempio *Cyrtophleba ruricola* Meig. nel Lepidottero Nottuide *Apopestes spectrum* Esp., cfr. Baronio, 1972), che la stessa femmina può deporre più uova di seguito sullo stesso ospite; il superparassitismo delle forme gregarie non è quindi un fenomeno puramente casuale come quello delle forme solitarie. A monte del comportamento di reciproca tolleranza delle larve troviamo un adeguato comportamento delle femmine prolificanti le quali depongono, di seguito, più germi sullo stesso ospite.

(parassiti solitari). Fra i primi ricordiamo come esempio, i 110 esemplari di *Lespesia ciliata* (Macq.) ottenuti da un solo individuo del Lepidottero Saturnide *Hyalophora cecropia* (L.) da Schaffner e Griswold, 1934; tra i secondi citiamo il reperto di Gater, 1926, che ha riscontrato fino a 72 uova di *Ptychomyia remota* Aldr. su una sola larva del Lepidottero Zigenide *Arthona catoxantha* Hamps.

Nel presente lavoro, proseguendo le ricerche già intraprese da uno di noi, (Mellini, 1958), si è voluto indagare, disponendo di un abbondante materiale sperimentale, per un Larvevoride che non tollera concorrenze nell'emocele dell'ospite, la *Macquartia chalconota* Meig., quando e come avviene l'eliminazione degli individui in soprannumero, e quali siano i fattori che determinano la supremazia di un concorrente piuttosto che di altri nel lacunoma della vittima.

Si è dunque investigato sui fenomeni di competizione in parassitoidi solitari dell'ordine dei Ditteri, anche sotto questo profilo ben poco studiati. Per quanto concerne gli Imenotteri Terebranti invece, questi argomenti sono stati oggetto di numerose osservazioni e ricerche tra le quali emergono la eccellente sintesi di Salt, 1961, e la complessa attività sperimentale di Fisher pubblicata a partire dal 1961.

MATERIALE E METODO

La presente ricerca è stata condotta sulla coppia ospite-parassita *Chrysomela herbacea* Duft.—*Macquartia chalconota* Meig., che già in passato era stata utilizzata con successo (Mellini, 1958).

Chrysomela herbacea Duft. è un Coleottero Crisomelide, dalla splendente livrea di colore verde metallico, assai comune nel Bolognese nei biotopi freschi e umidi, dal piano al monte, laddove prosperano certe Labiate del gen. *Mentha* e in particolare *M. longifolia* Huds. che ci è apparsa la preferita. Sia gli adulti che le larve sono fillofagi. Le uova vengono deposte in piccoli gruppi sulle foglie e sugli steli, in particolar modo nella parte apicale della pianta e specialmente dalla metà di agosto fino a ottobre avanzato. Le larve raggiungono la maturità passando attraverso 4 stadi; fornite di lunghe e fitte setole nella I età, risultano praticamente glabre nelle età successive, durante le quali inscuriscono progressivamente la loro iniziale colorazione nocciola. Lo svernamento è generalmente sostenuto dalle larve mature nel terreno, ove impupano la primavera successiva. Gli adulti compaiono in maggio e iniziano subito a nutrirsi sulle piante ospiti; col sopraggiungere dei forti caldi si rarefanno disperdendosi nelle zone ombreggiate e sulle più svariate piante erbacee e arbustive, ove attendono in genere la seconda metà dell'estate per riportarsi sulla *Mentha* e procedere alla deposizione delle uova. La nostra *Chrysomela* svolge pertanto una sola generazione all'anno.

Macquartia chalconota Meig. è un Dittero Larvevoride della sottofamiglia Echinomyiinae, tribù Echinomyiini, noto quale parassita oligofago di

larve di Coleotteri Crisomelidi del gen. *Chrysomela* L. Le femmine, ovovipare, depongono uova membranacee sul corpo dell'ospite, verosimilmente in tutti i suoi stadi larvali. Immediatamente ne fuoriescono larvette di tipo planidio che di norma iniziano a perforare, quasi subito, il tegumento dell'ospite in prossimità del punto ove sono sgusciate. Penetrate in breve nel lacunoma dell'ospite, i planidi lasciano sporgere all'esterno l'ultimo urite, inducendo pertanto la formazione di un imbuto respiratorio tegumentale primario. Il parassita compie quindi la prima muta ma poi, di solito, il suo sviluppo resta bloccato allo stadio di larva di II età iniziale nella larva matura dell'ospite, che, affondata nel terreno trascorre in una celletta la diapausa invernale. In primavera il nostro Larvevoride completa lo sviluppo preimmaginale divorando pressochè integralmente la vittima ed impupandosi quindi, entro i suoi resti, nell'abitacolo ipogeo. Nonostante la frequente superparassitizzazione verificantesi in natura, da ogni vittima fuoriesce sempre un solo individuo del parassita. Gli adulti sfarfallano in maggio. Certamente si svolgono almeno due generazioni annuali: una autunnale-primaverile (la sopradescritta) a spese di *C. herbacea* Duft. e *C. fastuosa* Scop., come abbiamo constatato, ed una primaverile-estiva ai danni di larve di *Chrysomela* che ci sono tuttora sconosciute (1).

Nella presente ricerca sono state impiegate complessivamente, in tempi successivi, una ventina di femmine di *Macquartia* catturate, secondo necessità, durante tutto il mese di ottobre a Borgo Capanne (Bologna), mentre erano intente a parassitizzare le larve di *Chrysomela*. Nello stesso biotopo si era provveduto in precedenza (fine di agosto—primi di settembre) a raccogliere una trentina di femmine prolificanti di *C. herbacea* Duft. Queste ultime sono state poste in cella climatica a 24 °C e 70% u.r., isolate ad una ad una in altrettante grosse provette rifornite con foglie di *Mentha* cambiate a giorni alterni. I piccoli gruppi di uova man mano deposti, venivano prelevati ed allevati isolatamente.

Le femmine di *Macquartia* erano dissezionate di solito nei due giorni successivi alla loro cattura e l'apparato genitale posto su carta bibula fortemente imbevuta di acqua distillata. Appena aperto l'« utero » rigonfio di uova, vari planidi sgusciano agitandosi e spostandosi freneticamente per qualche minuto, prima di immobilizzarsi nella posizione eretta di attesa; altri continuano a sgusciare in seguito per vario tempo allorquando il corion venga leggermente premuto (2). Non di rado si verificano in vitro spetta-

(1) Per ulteriori dettagli sulla biologia di questa specie, confrontasi Mellini, 1958.

(2) Tali planidi mostrano un notevole vigore; d'altronde risultano perfettamente vitali entro il corion all'interno delle vie genitali della madre, ancora verso la fine del secondo giorno dalla morte di questa (se conservata in ambiente umido). Tuttavia, dopo un certo tempo di permanenza in stazione eretta, quando vengono trasferiti sull'ospite, non tendono più, per quanto vivaci, a penetrare, ma piuttosto a vagare sul suo corpo che finiscono, magari, con l'abbandonare spontaneamente.

colari fenomeni di cannibalismo con planidi che tentano di penetrare, o penetrano di fatto, anche profondamente, nel corpo dei compagni, originando curiose coppie ad Y.

La contaminazione dell'ospite era effettuata ponendo sul suo corpo, di solito nelle aree tergalì, 1 o 2 planidi, secondo i casi; esso, previamente isolato, veniva poi tenuto sotto osservazione fino a quando non si era constatata l'avvenuta penetrazione; nei casi in cui il planidio tardava ad introdursi, ovvero perdeva contatto con l'ospite, veniva eliminato o sostituito. A parassitizzazione avvenuta, le larve del Crisomelide erano di nuovo immesse in cella climatica.

Gli stadi che si sono rivelati più adatti per la contaminazione, sono le larve di II e di III età; infatti, mentre nelle larve di I età la deposizione del planidio è ostacolata dalla presenza delle lunghe e forti setole distribuite al dorso e ai lati (e inoltre qualora parassitizzate esse soccombono senza riuscire a compiere la muta, in un'alta percentuale di casi ⁽¹⁾), in quelle di IV età la penetrazione del planidio è resa difficoltosa dalla maggiore resistenza opposta dal più robusto e coriaceo tegumento, cosicchè esso impiega molto tempo per aprirsi un varco, quando addirittura non rimanga poi, per così dire, strozzato una volta introdotto il solo avancorpo.

In tutti gli stadi, comunque, la larva di *Chrysomela* appare molto reattiva: appena il planidio comincia ad azionare l'uncino boccale per incidere il tegumento, essa rigurgita ⁽²⁾, defeca e fugge velocemente contraendo l'addome e tentando in ogni modo di strofinare la parte del corpo, ove il parassita è in azione, contro il supporto o contro oggetti presenti nell'ambiente circostante. In vari casi la larva del Crisomelide riesce in tal modo a liberarsi dal parassita, almeno nei primi momenti quando esso non ha ancora inciso il tegumento. Una volta aperto il pertugio, l'entrata del planidio è rapidissima. Complessivamente, dalla deposizione alla penetrazione, intercorre da un minimo di 1 minuto a qualche minuto. Una volta che il planidio si è introdotto, la larva di *Chrysomela* quasi subito si acquieta e riprende a nutrirsi; ma certo la sua reazione è apparsa davvero impressionante nella sua violenza e continuità e comunque di gran lunga superiore a quella in risposta ad altri stimoli meccanici, per quanto grossolani, da noi procurati. La mortalità dell'« operato » è risultata complessivamente modesta e riguarda esclusivamente le larve di I età, anche se contaminate con un solo planidio, nonchè quelle di II età, ancor giovani, quando parassitizzate con due.

Col sopradescritto materiale si sono effettuate due serie distinte di esperienze. Una era intesa a saggiare se il fattore « localizzazione » del parassita

(1) In realtà muore, in seguito ad una duplice parassitizzazione, anche qualche larva di II età, specialmente se contaminata nelle fasi iniziali.

(2) Se il planidio resta invischiato in questa sorta di schiuma, soccombe in breve tempo, probabilmente per occlusione degli stigmi posteriori ad opera della spessa pellicola che si origina per disseccamento del materiale vomitato.

nel lacunoma della vittima potesse avere qualche influenza nel determinare l'esito della competizione: in questo caso la contaminazione era effettuata con la deposizione contemporanea di 2 planidi, provenienti dalla stessa femmina, in punti diversi del corpo dell'ospite; le larve parassitizzate erano poi allevate in gruppetti distinti secondo l'ovatura di origine. L'altra serie di esperienze era rivolta a sondare meticolosamente il fattore « intervallo di tempo » tra due contaminazioni successive, che già in una ricerca precedente si era rivelata determinante agli effetti della competizione. A questo scopo si sono parassitizzati gli ospiti due volte in tempi diversi, con planidi derivati da femmine differenti, ad intervalli minimi di 1/2 ora fino ad un massimo di sei giorni, attraverso numerosi tempi intermedi, per un totale di 94 casi. Avanti di procedere alla nuova parassitizzazione, si aveva cura di identificare il primo planidio rilevandone la posizione dell'imbutto respiratorio⁽¹⁾ e quindi di contrassegnare la localizzazione del secondo; naturalmente si è dovuto poi allevare tutte le larve parassitizzate mantenendole rigorosamente isolate una ad una.

RISULTATI E DISCUSSIONE

A. Superparassitismo attuato mediante deposizione simultanea di 2 planidi.

Per le ragioni esposte in precedenza si è preferito, dopo le prove iniziali, di operare, compatibilmente con le disponibilità, su ospiti alla II e III età larvale. Le dissezioni degli ospiti, per constatare l'evoluzione dei parassiti, è stata effettuata a partire, salvo casi eccezionali, dai 2 giorni successivi alla contaminazione, e quindi ha interessato vittime ancora nello stesso stadio larvale ovvero già passate a quello successivo.

I risultati, concernenti 28 casi, sono stati catalogati in tabelle che qui è troppo lungo riportare; in esse sono segnati nell'ordine, ospite per ospite, la posizione dei due imbuti, lo stadio raggiunto dai concorrenti, lo stadio

(¹) È opportuno sottolineare come i Ditteri Larvevoridi che inducono la formazione di imbuti tegumentali primari, rappresentino un materiale ideale per studiare i fenomeni di competizione tra i parassiti solitari, essendo i vari concorrenti inequivocabilmente identificati dalla posizione dei loro imbuti. Fisher, 1961, quando volle investigare in un Imenottero solitario, la *Nemeritis canescens* Grav. evolventesi in *Ephestia sericarium* Scott, quale dei due, o più, concorrenti penetrati in tempi successivi prevalesses, non disponeva, a meno che l'intervallo tra le diverse parassitizzazioni non fosse molto grande, di elementi sicuri per identificare le varie larve endofaghe che vivono libere nell'emocele dell'ospite. Così per risolvere questo problema egli pensò di impiegare assieme alla *Nemeritis* un altro Iceneumonide assai simile, l'*Horogenes chrysostictos* Gmelin, le cui larve si distinguono morfologicamente dalle prime fin dallo sgusciamiento; ma in questo modo egli passò automaticamente dal campo del superparassitismo a quello del multiparassitismo, introducendo quindi fattori nuovi nello studio delle competizioni, cioè quelli legati alla specie di appartenenza delle varie larve coinquiline.

dell'ospite contaminato, lo stadio dell'ospite dissezionato. Ci limitiamo pertanto a presentare una tabella riassuntiva dell'esperienza e dei dati ottenuti (tab. I).

TABELLA I. — Quadro riassuntivo dei dati ottenuti dalla dissezione di 28 larve di *Chrysomela herbacea* Duft., parassitizzate contemporaneamente con 2 planidi di *Macquartia chalconota* Meig. allo scopo di saggiare eventuali effetti del fattore « localizzazione » dei parassiti nel corpo della vittima in riguardo all'esito della competizione ⁽¹⁾.

Ospiti	Parassiti									
	Planidi dominanti					Planidi soccombenti				
	Tergo	Ster- no	Lato dest.	Lato sin.	To- tale	Tergo	Ster- no	Lato dest.	Lato sin.	To- tale
Collo			1		1					
Protorace	2		1	1	4	1			3	4
Mesotorace	1	1			2	2	1	1		4
Metatorace			1	1	2	1			2	3
I urite	3	1			4		1		1	2
II urite	1	1		3	5	1		3	1	5
III urite	5	1			6	1	1		2	4
IV urite						1				1
V urite	1		1		2	2		2		4
VI urite			1	1	2					
VII urite										
VIII urite						1				1
IX urite										
X urite										
Totale	13	4	5	6	28	10	3	6	9	28

Innanzitutto in ogni gruppo di vittime, provenienti dalla stessa ovatura, e specialmente se in fasi avanzate dello sviluppo (III e IV età), si nota, sia pure con qualche eccezione, che la sopravvivenza di entrambi i concorrenti è tanto più lunga quanto più essi sono distanti tra loro, tenuto conto che si trovano ancorati al tegumento dell'ospite fin dagli esordi della vita endoparassitaria, avendo differenziato un imbuto respiratorio primario ⁽²⁾. Se si trovano in segmenti vicini, e magari nello stesso segmento, la sopravvivenza aumenta considerevolmente qualora siano fissati in parti opposte, rispetto agli assi trasversali, poichè i visceri dell'ospite, e in particolare il voluminoso canale alimentare, fungono da efficace diaframma tra i due conten-

⁽¹⁾ La rara ubicazione ventrale degli imbuti dipende dal fatto che la deposizione dei planidi era effettuata, per comodità, tergalmente o latero-dorsalmente, nonchè dal comportamento dei planidi che di norma penetrano subito senza compiere sensibili spostamenti sul corpo dell'ospite.

⁽²⁾ La convivenza più lunga da noi registrata, in larve contaminate alla III età, è stata di 7 giorni, con il planidio vincente quasi repleto e quello soccombente (più piccolo e poco reattivo) pari in volume a poco oltre la metà del primo.

denti. Procedendo ad una parassitizzazione multipla con penetrazione di vari planidi (4-5), di cui uno verso un'estremità del corpo e tutti i restanti dall'altra, l'eliminazione dei soprannumerari avviene in due tempi; infatti prima si scatena la competizione in seno ai vari individui del gruppetto e in seguito tra il sopravvissuto e quello isolato dall'altra parte dell'ospite.

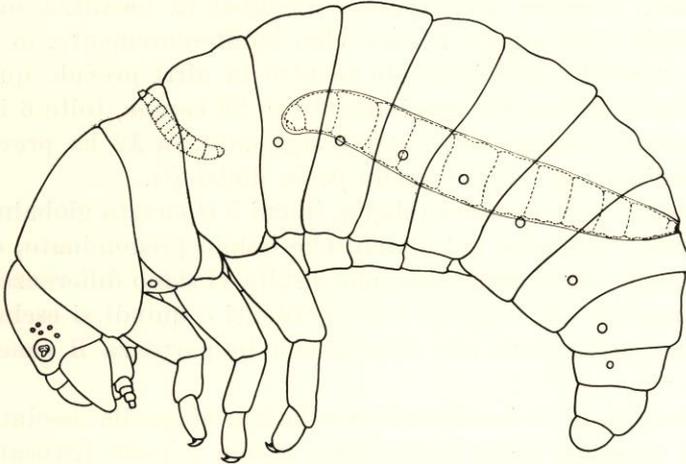


Fig. I.

Disegno schematico di una larva di III età di *Chrysomela herbacea* Duft. superparasitizzata da un planidio jejuno e da un planidio repleto di *Macquartia chalconota* Meig., per mostrare le proporzioni dei vari simbionti.

Tutti questi fatti dimostrano inequivocabilmente che l'eliminazione dei parassiti concorrenti avviene allorchè essi entrano in contatto tra di loro; e tale interferenza, dal momento che non possono spostarsi, ma solo descrivere teoricamente, con l'estremità cefalica, la superficie di una mezza sfera (di raggio pari alla loro lunghezza) facendo perno sull'ultimo urite, dipende fondamentalmente: *a*) dal punto in cui sono ancorati ⁽¹⁾, *b*) dalle dimensioni dell'ospite, nel senso che, a parità di ubicazione, la sopravvivenza di entrambi i concorrenti sarà più lunga negli stadi più avanzati della vittima ⁽²⁾. Ora,

(1) Per il vero la distanza tra i due contendenti non è fissa; infatti l'ospite, contraendosi ed allungandosi nella deambulazione, può avvicinarli e allontanarli sensibilmente, specie quando si trovino fissati verso le due estremità opposte del corpo.

(2) Proprio per il fatto che le loro larve sono fissate irrevocabilmente nel punto in cui si sono introdotte nell'ospite, Pantel, 1910, ritiene che in seno alle specie inducenti imbuti respiratori primari « la lotta diretta tra i concorrenti diminuisce d'intensità » rispetto a quanto accade nell'ambito di specie le cui larve, formando imbuti respiratori secondari, menano per un certo tempo vita libera nel lacunoma della vittima per cui hanno subito la possibilità di scontrarsi. Certo è, ad ogni modo, che per *Macquartia*, appartenente al primo gruppo, nei casi di superparassitismo sempre rimane padrone del campo un solo individuo.

dato che questa, oltre che di taglia modesta, ha forma alquanto globosa, mentre le larve di I e di II età del parassita sono eccezionalmente lunghe e sottili, ne consegue che ben difficilmente il parassita soccombente riesce ad oltrepassare la soglia della I età larvale, realizzandosi prima l'incontro dei concorrenti (fig. 1).

Ma quale dei due planidi, penetrati contemporaneamente nello stesso ospite, prevale? L'esame dei rapporti reciproci di localizzazione dei due concorrenti nelle varie coppie mostra che, indifferentemente, in alcuni casi vince quello ancorato anteriormente mentre in altri prevale quello fissato posteriormente al primo; più precisamente su 28 coppie, tolte 6 in cui i due contendenti erano ancorati nello stesso segmento, in 12 ha prevalso l'individuo posto all'innanzi e in 10 quello posto dietro (1).

Anche l'analisi della annessa tabella, in cui è riportata globalmente l'ubicazione dei tubi respiratori dei planidi che hanno predominato, da un lato, e dall'altro, quella dei planidi vinti, non risulta vi siano differenze sostanziali tra la localizzazione dei vincenti e dei perdenti e quindi si esclude che esistano posizioni privilegiate che favoriscano in partenza il concorrente ivi ubicato.

Poichè, dunque, nè la localizzazione relativa, nè quella assoluta nel corpo della vittima appaiono avere importanza, se non si vuole invocare l'assioma che vince il più forte, quasi si trattasse di una vera e propria lotta (2), non resta, a quanto pare, che concludere che molto probabilmente vince quel planidio che per primo colpisce gravemente l'avversario. Se è poi per caso che i contendenti incrociano i loro avancorpi o se invece, avvertendo l'uno la presenza dell'altro, si cercano attivamente, rimane per ora materia di mera congettura; come pure resta ignota la natura dello stimolo che li spinge a colpirsi (3).

B. Superparassitismo attuato mediante deposizione successiva di due planidi.

Poichè il fattore tempo era già apparso come determinante agli effetti del risultato della competizione nei casi di contaminazione successiva (Mel-

(1) Forse il fattore « localizzazione reciproca » (sempre per Larvevoridi che inducono imbuti respiratori primari) assume importanza in larve ospiti di forma subcilindrica allungata ed ancor piccole. Dato che sovente le larve parassite si isorientano rispetto all'ospite, venendosi a disporre parallelamente al suo asse longitudinale, ne consegue che, in linea generale, la posteriore avrebbe maggiori possibilità di uncinare l'anteriore.

(2) Effettivamente tale la ritiene Pantel che, nella sua celebre opera (1910), scrive: Cette lutte, dans laquelle les individus plus faibles, ou plus attardés dans leur evolution sont tués ou rendus invalides... ».

(3) Dupuis, 1963, premesso che tra le larve delle *Phasiinae* parassite di Rincoti Eterotteri l'unica forma valida di lotta è quella diretta, ritiene, in base alla sua lunga esperienza personale, che i colpi di uncino boccale, coi quali i parassiti coinquilini si feriscono, siano vibrati semplicemente a caso.

TABELLA II. — Dati relativi alla dissezione di 94 larve di *Chrysomela herbacea* Duft. superparassitizzate in tempi successivi con planidi di *Macquartia chalconota* Meig. per indagare l'importanza del fattore « intervallo di tempo » tra due contaminazioni successive agli effetti del risultato della competizione.

Numero di casi	Intervallo tra I e II contaminazione in ore	Planidi dominanti	
		I penetrato	II penetrato
4	0.30 - 1.00	3	1
10	1.00 - 2.00	4	6
8	2.00 - 3.00	5	3
—	3.00 - 4.00	—	—
12	4.00 - 5.00	12	0
8	7.00 - 7.30	8	0
5	15.00 - 19.00	5	0
7	21.00 - 22.00	7	0
9	22.00 - 23.00	9	0
6	30.00 - 31.00	6	0
6	32.00 - 33.00	6	0
10	42.00 - 48.00	10	0
8	120.00	8	0
1	144.00	1	0

lini, 1958), si è voluto sondarlo attentamente. A questo scopo si è proceduto ad effettuare la seconda parassitizzazione ad intervalli quanto mai vari, da minimi di mezz'ora a massimi di 144 ore. Si è particolarmente insistito sugli intervalli di media e breve durata visto che, da sondaggi preliminari, per intervalli lunghi il successo del planidio penetrato per primo era scontato.

Nella tabella II sono riuniti i dati ottenuti dalla dissezione di 94 larve di *Chrysomela* superparassitizzate in varie età. Come si può immediatamente notare, fino a quando l'intervallo tra la I e la II parassitizzazione si mantiene inferiore alle 3 ore, prevale indifferentemente sia il I planidio penetrato che il secondo: globalmente, infatti, su 22 coppie ha predominato il I parassita in 12 casi soltanto. Quando invece (sempre per ospiti inoculati alla II età larvale) l'intervallo è pari o supera le 4 ore (purtroppo non disponiamo di dati relativi a intervalli compresi tra le 3 e le 4 ore), prevale in ogni caso, senza eccezioni, il parassita che è penetrato per primo ⁽¹⁾: complessivamente

(1) I reperti di vari Autori, riguardanti questa o quella specie di parassita solitario (tanto Imenotteri quanto Ditteri), concordano nell'indicare come generalmente vincente, nei casi di superparassitismo (e sovente anche in quelli di multiparassitismo, quando una specie non abbia una superiorità intrinseca sull'altra), l'individuo che per primo ha preso possesso dell'ospite.

Le eccezioni più importanti sono quelle segnalate da Dupuis, 1963, il quale nella sua poderosa monografia testualmente conclude « La première larve de *Phasiinae* installée dans un hôte ne tire donc nul avantage de cette priorité dans sa concurrence avec les autres larves, qu'elles soient ou non de même espèce. ». Mellini, 1957, in riguardo a *Ptilopsina nigrisquamata* Zett., quale parassita delle larve del Coleottero Crisomelide *Plagiodera ver-*

in 72 casi su 72 (di cui una dozzina con l'indicato intervallo minimo di 4 ore o poco più), qualunque sia l'età della larva contaminata, la localizzazione dei concorrenti nel suo corpo, l'origine dei vari planidi, ecc.

Considerato che non si può spiegare tale fenomeno supponendo che i planidi secondi penetrati siano tutti più deboli dei primi, visto anche che essi provengono da diverse femmine di *Macquartia*, come del resto i vincenti, ci si è chiesti cosa mai, in così breve lasso di tempo ⁽¹⁾, potesse accadere nel lacunoma dell'ospite, al I parassita da garantirgli automaticamente, in modo stupefacente, la vittoria sui futuri (a breve scadenza) antagonisti. In concreto, dunque, in che cosa consiste il vantaggio del primo penetrato? A questo scopo si sono dissezionate varie larve di *Chrysomela* parassitizzate da meno di 1 ora fino a 4 ore ⁽²⁾; si è così constatato che alquanto prima dello scadere delle 4 ore il planidio risulta già completamente rivestito da una esilissima e trasparente, ma elastica e resistente, guaina di origine emocitaria, che lo ancora tenacemente al tegumento dell'ospite. Ciò è quanto abbiamo potuto materialmente appurare. È naturale pertanto domandarsi ora se è tale guaina che assicura la vittoria al primo penetrato, o quanto

sicolor Laich. trova che, qualora la contaminazione dell'ospite venga effettuata in due momenti fortemente distanziati, in modo che si abbia coesistenza di L_{II} e di planidi, predominano (con tutta probabilità regolarmente) questi ultimi, proprio all'opposto della regola sopraenunciata. Non bisogna però dimenticare che *P. nigrisquamata* Zett. è, sotto vari aspetti, un larveoride eccezionale: le sue larve infatti non inducono imbuti respiratori (e pertanto mancano anche di guaina) ed inoltre quelle di II età sono praticamente inermi.

⁽¹⁾ Non ci consta che siano mai stati misurati gli intervalli minimi necessari a garantire in modo assoluto il successo del primo penetrato. Gli unici dati di cui siamo a conoscenza, peraltro riferiti a casi di multiparassitismo, sono quelli di Fisher, 1961 (vedi nota a p. 139): l'intervallo di 50 ore indicato dall'Autore inglese è davvero enorme in confronto a quello da noi registrato. Non bisogna però dimenticare che i suoi reperti si riferiscono a Imenotteri mentre i nostri riguardano i Ditteri, e tra i parassitoidi di questi due Ordini le differenze nella morfologia e nella biologia larvale sono assai forti.

⁽²⁾ Dopo un'ora dalla penetrazione (in ospiti verso la fine della II età larvale) il planidio si è già alquanto nutrito come è dimostrato dal colore giallo-arancio del contenuto del mesentero; appare inoltre già saldamente fissato al tegumento, essendosi formata nel corpo adiposo parietale dell'ospite e nei muscoli somatici, con la partecipazione di ammassi di emociti, una sorta di nicchia che accoglie di misura la parte caudale del planidio (VI-VIII urite), cosicchè questo, anche se ripetutamente sollecitato con aghi (in ospite dissezionato) non abbandona la presa, pure reagendo energicamente. Ne consegue quindi che dopo un'ora soltanto dalla penetrazione, il planidio (almeno il primo penetrato) è già bene sistemato ed avviato.

Dopo due ore la differenza più appariscente rispetto alla fase precedente, è data dal mesentero del planidio che appare più estesamente e più vistosamente pigmentato di color giallo-arancio. Inoltre il parassita risulta tanto bene ancorato da sopportare l'ecdisi dell'ospite senza perdere il contatto col tegumento.

Dopo tre ore il planidio risulta ormai avvolto da una esile guaina fino a livello, circa, del mesotorace. Una volta formatosi l'ammasso di emociti in vicinanza del punto di penetrazione, lo scivolamento degli stessi lungo il corpo dell'endofago e la loro organizzazione in una coerente membrana è dunque rapidissimo pure in ospiti molto giovani (II età larvale).

meno se è uno dei fattori del suo successo. In attesa di svolgere la necessaria sperimentazione, crediamo di poter rispondere, sia pure con riserva, affermativamente. Secondo la nostra ipotesi il vantaggio che la guaina emocitaria conferirebbe al planidio che per primo ha preso possesso dell'ospite, consisterebbe nel « camuffarlo » da organo dell'ospite (1); poichè i planidi non uncinano, a quanto pare, gli organi interni della vittima, il primo penetrato, così mascherato, non evocherebbe, parimenti ai visceri dell'ospite stesso, reazioni da parte degli endofagi penetrati successivamente; non vi sarebbe pertanto lotta reciproca tra i coinquilini (che pure hanno tutti istinti aggressivi, per definizione, essendo la nostra *Macquartia* specie solitaria), ma solo in un senso, e cioè sempre ed esclusivamente aggressione del primo planidio contro il secondo, che, non ancora avvolto dalla membrana emocitaria, risulta, qual'è in realtà, un corpo estraneo nel lacunoma della vittima. È vero che anche il planidio penetrato per secondo finirà, nella generalità dei casi, col restare avvolto dal suddetto velo, ma nel frattempo egli può essere colpito dall'avversario (che, grazie alla stessa guaina, ha la possibilità di spingersi più addentro nel corpo dell'ospite senza rischiare di perdere il contatto con l'esterno) e con ciò la sua morte è assicurata anche se sopravverrà dopo un tempo più o meno lungo (2).

La protezione offerta dalla guaina emocitaria non sarebbe però assoluta bensì temporanea, visto che anche il planidio che poi perirà fa in tempo, nella maggioranza dei casi, a provvedersene; essa comunque conferirebbe un vantaggio iniziale, però decisivo, al primo che la possiede. Nei casi di parassitizzazione contemporanea, in cui di norma entrambi i planidi acquistano simultaneamente la guaina, e quindi si trovano in condizioni di parità, la durata della convivenza risulta globalmente aumentata in misura notevole rispetto a quelli sopradescritti di parassitizzazione successiva (nei quali di rado, cioè solo con ubicazioni fortemente distanziate, il parassita soccombente supera la fase subjejuna); ora questo ritardo nello scatenarsi della

(1) Questa spiegazione è tanto più convincente quando si consideri che negli Insetti gli emociti formano i tessuti connettivi (Wigglesworth, 1956), e che proprio di tale natura è in definitiva la guaina che continua l'imbutto respiratorio indotto dai Larvevoridi nei loro ospiti.

(2) Come si è detto (vedi nota 1 a pag. 143) la vittoria del primo penetrato è un fatto generale nei casi di superparassitismo di specie solitarie sia Ditteri che Imenotteri. D'altronde i comuni meccanismi di eliminazione indiretta, veri o presunti, che si ammettono per gli Imenotteri (abbassamento del tenore di ossigeno nell'emolinfa dell'ospite, sottrazione dal sangue di sostanze indispensabili per lo sviluppo dell'endofago, immissione nel sangue di secreti tossici) sono tali per cui rimane automaticamente favorito il parassita che per primo ha raggiunto l'ospite.

Poniamo ora in rilievo che la nostra ipotesi fornisce una spiegazione plausibile (almeno per i Ditteri Larvevoridi) del costante predominio del primo penetrato (con un certo anticipo) nei casi di eliminazione diretta.

competizione sembra confermare ulteriormente il suddetto ruolo protettivo, per quanto limitato nel tempo, della guaina emocitaria.

Facciamo da ultimo notare che, se la suddetta ipotesi corrisponde a verità, ne consegue che la reazione emocitaria di difesa dell'ospite, come già si era dimostrato in occasione delle ricerche sulla formazione degli imbuti respiratori (Mellini e Cucchi, 1966), può tradursi, all'opposto di quelle che sono ritenute le sue finalità, in un concreto vantaggio per i parassiti appartenenti alla famiglia dei Ditteri Larvevoridi (1).

C. Eliminazione dei parassiti in soprannumero.

Ci sembra utile inserire, a mo' di appendice, alcune osservazioni su questo argomento. I parassiti soprannumerari soccombono di norma nell'ambito della I età, come planidio che ha appena iniziato a nutrirsi fino a planidio quasi repleto, attraverso tutte le fasi intermedie secondo la reciproca localizzazione dei contendenti e lo stadio dell'ospite (2).

Come si è già riferito, l'eliminazione avviene quando i concorrenti entrano in contatto, e quindi mediante lotta diretta. Infatti il soccombente (e in qualche raro caso anche il vincente) mostra sul proprio tegumento numerose macule di color nocciola-rossastro (3). Tali macchie possono essere puntiformi o variamente estese, fino a costituire, in non pochi casi, una sorta di fascia brunastra più o meno stretta, che avvolge tutt'attorno il vinto (4). Esse rappresentano le cicatrici di altrettante ferite arrecate evidentemente da colpi inferti con l'acuminato uncino boccale dall'antagonista vincente (5).

(1) Alla stessa conclusione perviene Rubtzov, 1971, in riguardo ai Mermitidi parassiti di Insetti: « Adaptations useful for parasite arise in the course of evolution from protective reaction of host ».

(2) Merita di essere sottolineato che si riscontra una notevole differenza, in riguardo alla durata della convivenza dei due contendenti, tra i casi di superparassitizzazione contemporanea e quelli di superparassitizzazione successiva, nel senso che in questi ultimi è assai più breve, soccombendo il planidio in soprannumero (specie per intervalli piuttosto lunghi) in fase jejuna o pressochè tale.

(3) In qualche caso, per quanto raro, finiscono col soccombere entrambi i concorrenti, sempre allo stadio di planidio, però variamente sviluppati.

(4) Non di rado le ferite possono giungere in profondità; in alcuni casi, infatti, si sono visti planidi morti con il mesentero lacerato e il suo contenuto riversato tra il corpo del planidio e la sua guaina.

(5) La lotta diretta appare tra i Ditteri Larvevoridi, per quanto sappiamo dagli Autori (Tothill, Taylor e Paine, 1930, per *Ptychomyia remota* Ald. e Beard, 1940, per *Trichopoda pennipes* Fabr. escludono categoricamente l'azione di eventuali sostanze tossiche) e anche in base alle nostre esperienze personali, l'unica forma di competizione nei casi di superparassitismo di specie solitarie. Già nel 1902 Pantel, in riguardo a *Meigenia mutabilis* Fall. parassita del Coleottero Crisomelide *Crioceris asparagi* L., riferiva che l'eliminazione dei concorrenti avviene mediante colpi di uncino boccale vibrati dalla larva principale (!) sulle altre. Una variante della lotta diretta è quella illustrata da Tothill et alii, 1930; secondo questi Autori le larve di *Ptychomyia remota* Ald. nel Lepidottero Zigenide *Levuana*

In qualche caso, tuttavia, il planidio perdente, specie se giovanissimo, non mostra le suddette alterazioni; visto però che esso è distaccato dal tegumento dell'ospite, si può ritenere che l'azione del concorrente anzichè ferirlo lo abbia semplicemente disancorato, ma procurandogli con ciò la morte per asfissia (1).

In generale la morte del vinto è lenta; infatti nei casi di superparassitizzazione contemporanea si è veduto che mentre il vincente ha raggiunto ormai cospicue dimensioni, il perdente, che è ancor vivo, reagendo sia pure debolmente, è rimasto assai piccolo. In altri termini dopo il primo o i primi colpi che lo compromettono irrimediabilmente, il vinto continua a vivacchiare a lungo (2).

In seguito il planidio soccombente, che pure è rivestito dalla guaina emocitaria, viene gradualmente a perdere il contatto col tegumento dell'ospite, tendendo ad affondarsi sempre di più nell'emocele (3); resta tuttavia connesso al punto in cui era penetrato da un esile peduncolo costituito dalla suddetta guaina che finisce con l'allungarsi enormemente mentre le sue pareti, posteriormente al planidio, collabiscono impedendo ogni ulteriore rifornimento di aria (4). Nel punto di attacco di tale funicolo al tegumento si nota, in luogo del foro dell'imbutto respiratorio, una macchia scura (che è

iridescens B.B. non si colpiscono direttamente con gli uncini boccali (ed infatti le soccombenti non presentano ferite), bensì lacerano coi medesimi gli imbuti respiratori delle antagoniste che di conseguenza periscono affogate nell'emolinfa dell'ospite.

Negli Imenotteri parassiti solitari l'eliminazione si attua, oltre che per lotta diretta anche per altre vie, e precisamente, come risulta dalla chiara sintesi di Salt, 1961, attraverso vari fenomeni di soppressione fisiologica. Essi consistono in: a) azione asfittica esplicata indirettamente dalle larve parassite più sviluppate su quelle più giovani (dimostrata sperimentalmente da Fisher, 1961); b) azione tossica esercitata da ipotetiche secrezioni emesse dalle prime e agenti sulle seconde (in genere semplicemente postulata); c) incremento nella formazione di fagociti indotto dal parassita penetrato per primo; d) sottrazione dall'emolinfa dell'ospite, da parte del primo parassita, di sostanze indispensabili per lo sviluppo del secondo (da dimostrarsi).

(1) Ciò accade quando i due concorrenti si trovano assai vicini e discretamente sfasati: il più grandicello « frusta » col proprio corpo il neopenetrato facendogli perdere le connessioni col tegumento dell'ospite ancor prima che si sia formata la guaina.

(2) Analogamente Salt, 1966, rileva per un Imenottero, la *Nemeritis canescens* Grav., che le larve di I età sopraffatte possono vivere fino a 7 giorni dopo il loro ferimento. Del resto Pantel, 1910, proprio per i Larvevoridi, aveva addirittura messo in evidenza che i vinti non sempre restano uccisi, potendo condurre per lungo tempo, come invalidi, accanto ai vincitori, « une existence traînante ».

(3) Con tutta probabilità il distacco iniziale del planidio soccombente dal foro di penetrazione è dovuto proprio alle modalità con le quali avviene l'uncinamento da parte del planidio antagonista; esso infatti colpisce allungandosi, ritraendosi e descrivendo nel contempo con l'avancorpo un ampio arco; in tal modo il planidio uncinato viene sfilato dal suo ancoraggio. Se poi l'antagonista colpisce il concorrente a livello degli ultimi uriti, il distacco è totale e di conseguenza quest'ultimo si troverà libero nel lacunoma dell'ospite.

(4) Probabilmente, in ultima analisi, la morte del parassita vinto è dovuta ad asfissia.

in realtà una crosta di colore marrone formata da emolinfia fuoriuscita in seguito all'allontanamento del planidio) se l'ospite non ha ancora mutato dopo la contaminazione, ovvero, di solito, un'areola di tegumento depigmentato, in contrasto con la scura livrea, se ha subito una ecdisi (1).

Dopo un certo tempo il planidio vinto, dapprima avvolto dalla sola guaina, mostra delle spesse placche di emociti in corrispondenza delle ferite ed in seguito un ammasso biancastro emocitario a livello dell'avancorpo, sorta di alone che finirà sovente col circondare, e vistosamente, tutto il parassita (2). Evidentemente la suddetta guaina, di natura connettivale, e, si badi bene, tessuto vivo dell'ospite, protegge a lungo (escluse le zone lese) il planidio soccombente da ulteriori attacchi di emociti; ma quando esso, nel suo progressivo allontanamento dal tegumento dell'ospite, la sfonda col capo alla sua estremità interna ed infine muore, la reazione emocitaria torna a manifestarsi imponente e, non più controllata da un organismo vivo, finisce col formare tutt'attorno ai resti del planidio una spessa e molle capsula lattiginosa.

RIASSUNTO

Gli autori, ricorrendo a tecniche di parassitizzazione artificiale, studiano qui i fenomeni di competizione tra le larve endofaghe del parassita solitario ovoviviparo *Macquartia chalconota* Meig., nell'emocele delle larve di II e III età del Coleottero Crisomelide *Chrysomela herbacea* Duft. Il suddetto Larvevoride bene si presta a questo tipo di ricerche perchè, inducendo i suoi planidi imbuti respiratori tegumentali primari, è consentita, in base alla localizzazione di questi ultimi, una immediata e sicura identificazione dei vari individui impegnati nella competizione.

Vengono compiute due distinte serie di esperimenti per un totale di 122 ospiti superparassitizzati. In ogni caso l'eliminazione dei parassiti in soprannumero avviene per attacco diretto fra i concorrenti alla I età larvale, i quali si feriscono con l'acuminato uncino boccale fin dagli inizi della loro convivenza e comunque appena abbiano la possibilità di entrare in contatto, visto che sono ancorati in permanenza al tegumento dell'ospite con l'ultimo urite. La sopravvivenza di entrambi i concorrenti è infatti tanto più lunga quanto maggiore è la distanza tra i due imbuti respiratori e si prolunga ulteriormente, a parità di altre condizioni, qualora i planidi siano fissati in parti opposte rispetto agli assi trasversali (anche di segmenti vicini), fungendo il voluminoso canale alimentare della vittima da efficace diaframma tra i due contendenti.

I Serie: superparassitismo attuato mediante deposizione simultanea di due planidi sulla larva ospite. L'esperienza è in-

(1) Se la larva di *Chrysomela* è stata parassitizzata alla II età e viene poi dissezionata alla IV, nella maggioranza dei casi si potrà trovare, procedendo attentamente, il planidio morto ancora unito al tegumento della vittima, nonostante le due mute, con un lunghissimo filamento.

(2) Similmente le larve dell'Imenottero Iceneumonide *Nemeritis canescens* Grav., colpite dall'antagonista, presentano un ammasso di fagociti a livello delle ferite, ammasso che in seguito si estende gradualmente a formare una capsula tale da avvolgere completamente la larvetta parassita, se minuta (Fisher, 1961).

tesa a saggiare se il fattore « localizzazione » del parassita nel lacunoma dell'ospite rivesta qualche importanza nel determinare l'esito della competizione. L'esame dei rapporti reciproci di ubicazione dei due concorrenti nelle singole coppie mostra che, in una metà circa dei casi, prevale quello ancorato anteriormente e nell'altra metà quello fissato posteriormente. Analogamente dal confronto tra le posizioni occupate da tutti i planidi vincenti, da un lato, e quelle di tutti i planidi perdenti, dall'altro, non emergono differenze tali da suggerire l'esistenza di posizioni privilegiate che favoriscano in partenza il concorrente ivi ubicato. Si conclude pertanto che nè la localizzazione relativa nè quella assoluta, nel corpo dell'ospite, appaiono avere importanza agli effetti della competizione e che, con ogni verosimiglianza, vince semplicemente quel planidio che per primo ha la ventura di colpire gravemente l'avversario.

II Serie: superparassitismo attuato mediante deposizione successiva di due planidi. L'esperienza è intesa a sondare attentamente il fattore « intervallo di tempo » tra due parassitizzazioni successive, che spesso viene indicato come determinante agli effetti dei risultati delle competizioni sia intraspecifiche che interspecifiche. Effettuando la II contaminazione con intervalli varianti, rispetto alla prima, da un minimo di mezz'ora a un massimo di 144 ore (attraverso numerosi valori intermedi, specialmente bassi), è emerso che quando l'intervallo è pari o supera le 4 ore prevale sempre, senza eccezioni, il parassita che è penetrato per primo. In tale lasso di tempo esso risulta già completamente rivestito da una esilissima ma tenace guaina emocitaria che, formatasi a partire dal foro di penetrazione, ancora saldamente il planidio al tegumento dell'ospite. Ora si formula l'ipotesi che sia effettivamente tale guaina, consistente in una vera e propria membrana di natura connettivale (tant'è vero che, finchè integra, protegge il planidio da ulteriori reazioni emocitarie), a garantire la vittoria al parassita penetrato per primo. Il vantaggio da essa offerto consisterebbe nel « camuffarlo » da viscere dell'ospite; poichè i giovani parassiti evitano di uncinare gli organi interni della vittima, il primo planidio introdottosi, così mascherato, sfuggirebbe agli istinti aggressivi degli antagonisti penetrati successivamente; pertanto non vi sarebbe lotta reciproca tra i due parassiti coinquilini, ma solo aggressione del primo che ha preso possesso dell'ospite contro il secondo. Anche se sufficiente ad assicurare il predominio al parassita penetrato per primo (con un anticipo minimo di 4 ore), la protezione offerta dalla guaina emocitaria sarebbe tuttavia limitata nel tempo, come sembra dimostrato indirettamente dai casi di superparassitizzazione « contemporanea »; in essi infatti la durata della convivenza dei due contendenti (rivestiti simultaneamente dalla guaina) risulta assai più lunga (cioè lo scatenarsi della competizione è ritardato) rispetto ai casi di superparassitizzazione « successiva » in cui, per converso, la competizione si conclude più rapidamente.

Experimental superparasitism and larval competition of the solitary parasitoid *Macquartia chalconota* Meig.

SUMMARY

In this paper the authors study the competition between the larvae of the solitary parasite *Macquartia chalconota* Meig. (Diptera Larvaevoridae) in the haemocoel of the 2nd and 3rd instar larvae of *Chrysomela herbacea* Duft. (Coleoptera Chrysomelidae) by using the method of artificial infestation. *M. chalconota* Meig. is well suitable for this way of research, because its planidia induce primary tegumentary respiratory funnels, and their position enables an immediate and sure identification of the various individuals engaged in competition.

Two different series of experiments have been carried out totaling 122 superparasitized hosts. In any case the supernumerary parasites are eliminated through direct attack among the competitors during the 1st larval instar; in fact as soon as the planidia have possibility of coming into contact, they injure one another with the sharp buccal hook. Indeed, the greater the distance is between the two respiratory funnels, the longer the survival of both competitors; moreover, if the planidia are attached on opposite sides of the host body (also of adjoining segments), other conditions being equal, the survival is prolonged, because the large alimentary canal of the victim serves as diaphragma between the two competitors.

Series I: superparasitization by two planidia placed simultaneously on the host larva. The aim of these experiments is to test the influence of « position » of the parasite inside host haemocoel on the result of the competition. From the results obtained it appears that the individual fixed anteriorly is prevailing in about one half of the cases, while the one fixed posteriorly is predominant in the other half. Likewise, the comparison of the positions of the surviving planidia with those of the succumbing planidia, does not show differences which would suggest that there are positions that favour the competitor placed there. Therefore, the authors come to the conclusion that neither the relative or the absolute localisation in the body of the host is important in competition, and that very likely the surviving planidium is the one which is the first to injure the antagonist seriously.

Series II: superparasitization by two planidia placed successively on the host. These experiments serve to examine the effect of the « interval of time » between two subsequent infestations; this factor is often considered to be decisive for the result of both intra- and inter-specific competitions. If the interval between the two infestations is less than 3 hours the planidium first penetrated prevails in about one half of the cases; but if the interval was more than 4 hours the parasite that had penetrated first survived in each case. During this time the first parasite is already entirely covered with a very thin but resistant haemocytic sheath which has developed starting from the penetration hole. It seems likely that this sheath, consisting of host membrane of connectival nature (indeed as long as it keep unbroken, the planidium is protected by it from further haemocytic reactions), is responsible for the survival of the planidium penetrated first. The sheath seems to « camouflage » the parasite like an internal organ of the host; it would therefore escape the aggression of the competitors coming later because the first instar of the parasite does not attack the internal organs of the host. Consequently the two parasites would not fight each other but the old parasite attack the younger one. However, the protection afforded by this sac seems to be limited in time because two parasites that have penetrated simultaneously, and are already both enclosed in a sheath, also come into fight with each other. In the latter case the coexistence lasts longer than between two competitors that have entered the host in a interval of more than four hours.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- BARONIO P., 1970. — Nota sul superparassitismo di *Masicera pavoniae* R.-D. (Diptera, Larvaevoridae) in *Saturnia piri* Schiff. (Lepidoptera, Saturniidae). — *Boll. Soc. ent. ital.*, 102: 144-146, 1 fig.
- BARONIO P., 1972. — Studio eto-morfologico della *Cyrtophleba ruricola* Meig. (Dittero Larvevoride) su *Apopestes spectrum* Esp. (Lepidottero Nottuide). — *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 31 (di prossima pubblicazione).
- BEARD R. L., 1940. — The biology of *Anasa tristis* De Geer with particular reference to the tachinid parasite, *Trichopoda pennipes* Fabr. — *Bull. Connecticut agr. exp. Stat.*, 440: 597-679, 18 figg., 3 tavv.

- BOX H. E., 1952. — *Palpozenillia palpalis* (Aldr.), a tachinid parasite of sugarcane moths borers (*Castnia* and *Diatraea*). - *Proc. Hawaiian ent. Soc.*, 14: 485-490, 2 figg.
- CLAUSEN C. P., JAYNES H. A., GARDNER T. R., 1933. — Further investigations of the parasites of *Popillia japonica* in the far East. - *U.S.D.A. Techn. Bull.*, 366: 1-58, 18 figg.
- DUPUIS C., 1963. — Essai monographique sur les *Phasiinae*. - *Mem. Mus. nat. Hist. nat.*, N.S., 26: 1-461, 73 figg.
- FISHER R. C., 1961. — A study in insect multiparasitism. II. The mechanism and control of competition for possession of the host. - *J. exp. Biol.*, 38: 605-628, 3 figg., 1 tav.
- FISKE W. F., 1910. — Superparasitism: an important factor in the natural control of Insects. - *J. econ. Ent.*, 3: 88-97.
- GATER B. A. R., 1926. — Further observations on the Malaysian coconut Zygenid (*Arthona catoxantha* Hamps.) (and its parasites). - *Malayan agr. J.*, 14: 304-350, 1 tav., 33 figg. (in: *Rev. appl. Ent.*, 15: 128-130, 1927).
- MARSH F. L., 1937. — Biology of the tachinid *Winthemia datanae* Tns. - *Psyche*, 44: 138-140.
- MELLINI E., 1957. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. IV. *Ptilopsina nitens* Zett. parassita di *Plagioderia versicolor* Laich. (Coleoptera Chrysomelidae). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 22: 135-176, 16 figg.
- MELLINI E., 1958. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. V. *Macquartia chalconota* Meig. su *Chrysomela fastuosa* Scop. (Coleoptera Chrysomelidae). - *Ibidem*, 23: 1-34, 18 figg.
- MELLINI E., 1958. — Contributo alla conoscenza dei fattori determinanti l'esito della competizione tra parassiti endofagi in vittime superparassitizzate e multiparassitizzate. - *Rc. Accad. naz. Lincei*, 23: 294-300.
- MELLINI E., CUCCHI C., 1966. — Imbuti respiratori tegumentali secondari indotti da *Meigenia mutabilis* Fall. (Diptera Larvaevoridae) in larve di Coleotteri Crisomelidi. - *Arch. zool. ital.*, 51: 359-373, 1 fig., 3 tavv.
- NIELSEN J. C., 1918. — Tachin-Studier. - *Vidensk. Medder. dansk. naturh. Foren.*, 69: 247-262.
- PANTEL J., 1902. — Sur la biologie du *Meigenia floralis* Meig. (Dipt.) (Communication préliminaire). - *Bull. Soc. ent. France*, 71: 56-60.
- PANTEL J., 1910. — Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. - *La cellule*, 26: 27-216, 26 figg., 5 tavv.
- RUBTZOVA I. A., 1971. — Protective and mutualistic relationship between the insect and its parasites. - *Zh. obshch. Biol.*, 32: 193-203.
- SALT G., 1961. — Competition among insect parasitoids. - *Symp. Soc. exp. Biol.*, 15: 96-119, 2 figg., 1 tav.
- SALT G., 1966. — Experimental studies in insect parasitism. XIV. The haemocytic reaction of a caterpillar to larvae of its habitual parasite. - *Proc. R. Soc. London, B*, 165: 155-178, 6 figg.
- SCHAFFNER J. V., GRISWOLD C. I., 1934. — Macrolepidoptera and their parasites reared from field collection in the northeastern part of the United States. - *Misc. Publ. U.S.D.A.*, 188: 1-160.
- SMITH H. S., 1916. — An attempt to redefine the host relationships exhibited by entomophagous Insects. - *J. econ. Ent.*, 9: 477-486.
- TOTHILL J. D., TAYLOR T. H. C., PAINE R. W., 1930. — The coconut moth in Fiji. A history of its control by means of parasites. - *London imp. Bur. Ent.*, 269 pp., 24 tavv., 119 figg.

- WALKER M. G., 1944. - Notes on the biology of *Dexia rustica* F., a dipterous parasite of *Melolontha melolontha* L. - *Proc. zool. Soc. London*, 113: 126-176, 15 figg.
- WIGGLESWORTH V. B., 1956. - The haemocytes and connective tissue formation in an Insect *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). - *Q. Jl. microsc. Sci.*, 97: 89-98, 5 figg.