

EGIDIO MELLINI

Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna

Studi sui Ditteri Larvevoridi.

XXV.

SUL DETERMINISMO ORMONALE DELLE INFLUENZE ESERCITATE DAGLI OSPITI SUI LORO PARASSITI (1)

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

INDICE

I. - Introduzione	p. 165
II. - Generalità	» 166
III. - Dati recenti relativi a supposte influenze ormonali tra ospiti e parassiti	» 169
1. Insetti entomofagi	» 169
A) Influenze esercitate dall'ospite sul parassita	» 170
B) Influenze esercitate dal parassita sull'ospite	» 174
2. Altri parassiti	» 177
IV. - Influenze ormonali dell'ospite sul ritmo di sviluppo del parassita	» 179
A) Arresto nell'accrescimento delle giovanissime larve del parassita in stadi giovanili dell'ospite e successivo sblocco in stadi avanzati del medesimo	» 179
B) Accrescimento accelerato del parassita, ovvero sua morte, in ospiti olometabolici contaminati in stadi avanzati dello sviluppo	» 184
C) Diapausa dei parassiti indotta dai loro ospiti	» 186
V. - Influenze ormonali dell'ospite sul comportamento delle larve parassite	» 189
V. - Considerazioni finali	» 192
Riassunto	» 194
Summary	» 196
Bibliografia citata	» 198

I. - INTRODUZIONE.

È un fatto risaputo che gli Insetti entomofagi possono subire svariate influenze da parte dei loro ospiti (2). Fin dal 1941 Salt condensò in un celebre lavoro i frammentari e scarsi dati allora disponibili sull'argomento,

(1) Questo lavoro è dedicato alla memoria del mio indimenticabile sommo Maestro prof. Guido Grandi, al cui fianco ho vissuto per circa un quarto di secolo, durante il quale l'Entomologia, come scienza biologica, ha compiuto il più formidabile balzo in avanti.

(2) Influenze le subiscono anche gli Insetti fitofagi da parte delle piante ospiti, quindi da organismi appartenenti addirittura ad un altro Regno; il fenomeno è del resto comune ovunque vi siano esseri viventi in qualche modo associati.

raggruppandoli sostanzialmente in 3 categorie: *a*) effetti sulla morfologia (in senso lato), *b*) effetti sulla fisiologia, *c*) effetti sulla etologia.

Nel 1969 Mellini, in considerazione dell'enorme sviluppo verificatosi nello studio degli Insetti parassiti di Insetti nel successivo trentennio, riunì e discusse, limitatamente ai Ditteri Larvevoridi della cui biologia si è a lungo occupato, i reperti concernenti le influenze di ordine fisiologico, giungendo alla conclusione, peraltro già avanzata fin dalle prime ricerche (Mellini, 1953), che il meccanismo causale di tali effetti potesse essere ricercato in influenze di natura ormonale esercitate dalle vittime sui loro parassiti. Tale ipotesi è stata in seguito suggerita dallo stesso autore in varie altre occasioni (Mellini, 1962, 1967, 1969, 1971; Mellini e Baronio, 1971 e 1972) per interpretare casi sempre più fini di netta dipendenza del ritmo di sviluppo di certi entomofagi dai loro ospiti, attraverso la quale viene risolto il problema dell'aggiungimento anche temporale fra i due simbiotici.

Scopo del presente lavoro è di discutere in una prospettiva più ampia, e nel contempo in maniera più approfondita, tale ipotesi, apportando numerosi dati desunti dalla recente bibliografia sugli ormoni e sul parassitismo, suscettibili di corroborarla. L'ipotesi si è maturata nel corso degli studi sulla biologia dei Ditteri Larvevoridi, ma la sua validità può essere estesa anche alla sterminata moltitudine degli Imenotteri Terebranti, dato l'andamento sostanzialmente uniforme del fenomeno parassitario nell'ambito degli Insetti entomofagi. Naturalmente non si vuole significare con ciò un'assoluta dipendenza ormonale del parassita dall'ospite in tutti i casi, bensì una sudditanza variabile secondo le varie coppie della simbiosi antagonista, come del resto si manifesta in modo evidente già al livello macroscopico della sincronizzazione dei cicli, che rappresenta la fase finale dell'adattamento parassitario.

In questa memoria, dunque, indicando negli ormoni dell'ospite i principali fattori responsabili della dipendenza del parassita, si tenta di superare il troppo vago, anche se assai comune, concetto di interrelazione fisiologica tra i due simbiotici, e nel contempo di fornire una sorta di introduzione generale allo studio sperimentale su nuove basi di questi fenomeni, estremamente interessanti sia sul piano conoscitivo che su quello pratico.

II. - GENERALITÀ.

Varie considerazioni di ordine generale fanno subito intravedere come realmente possibile una interferenza ormonale dell'ospite sul parassita. Innanzitutto, come è ben noto, i vari ormoni degli Insetti, potenti sostanze usate dai medesimi per regolare l'accrescimento, lo sviluppo, la riproduzione ed il comportamento, si conservano chimicamente molto simili nell'ambito della Classe e addirittura mostrano fortissime somiglianze con quelli di altri Artropodi quali, ad esempio, i Crostacei. Non essendo strettamente specifici, gli

ormoni dell'ospite sono dunque in teoria più o meno efficaci anche per il suo parassita e lo possono divenire in pratica qualora penetrino nel suo lacunoma. Orbene le larvette endofaghe non solo sono immerse completamente o parzialmente nell'emolinfa dell'ospite, ma addirittura si nutrono esclusivamente di questa durante la loro I età e parte della seconda, e in certi casi per tutta o quasi tutta la loro vita; di conseguenza esse vengono in pratica sottoposte ad un trattamento ormonale continuo e duplice in quanto esplicantesi per contatto e per ingestione.

Vediamo ora quali sono le possibilità di penetrazione degli ormoni esogeni negli Insetti. Oggi disponiamo di una cospicua messe di dati al riguardo, soprattutto grazie ai modernissimi tentativi di combattere gli Esapodi nocivi mediante applicazioni di ormoni. Limitiamo il nostro discorso a quelli più noti.

Per quanto riguarda gli ormoni giovanili e i numerosi analoghi e mimetici, generalmente si ricorre ad applicazioni topiche, vista la facilità con la quale questi sesquiterpenoidi penetrano attraverso il tegumento, anche di Ditteri Ciclorrafi (cfr., ad esempio, Van de Veire e De Loof, 1973) specie se diluiti in acetone o in altri solventi ⁽¹⁾. Oltre che mediante iniezioni, modalità che qui non ci interessa, queste sostanze sono talora somministrate per os, specie in Insetti allevati su diete artificiali e semiartificiali (il che consente un loro dosaggio abbastanza preciso; cfr. ad esempio, Mauchamp, 1974), risultando efficaci, come hanno osservato, tra gli altri, Harris et alii (1973) ⁽²⁾ proprio in riguardo a larve di Muscidi e Wright et alii (1974) per quelle di Calliforidi.

Per quanto concerne gli ecdisoni e gli ecdisonici, la somministrazione in laboratorio viene generalmente effettuata mediante iniezione, data la difficoltà per questi steroidi di attraversare la cuticola degli Esapodi. Tuttavia per alcuni fitoecdisoni, l'ecdisterone, ecc. si è accertata la possibilità di passaggio attraverso il tegumento (cfr. Schneiderman et alii, 1970; Senhal, 1971) e specialmente in Insetti che abbiano subito da poco una muta (cfr. ad esempio Hasegawa, 1972) ⁽³⁾, mentre altri sono apparsi efficaci

⁽¹⁾ Non pare tuttavia che tali diluenti siano indispensabili per il passaggio dell'ormone attraverso il tegumento, dato che Wright (1972) ottenne, proprio su Muscidi, una azione di contatto tramite il pabulum trattato con iuvenoidi allorchè le larve, si badi bene, avevano raggiunto la maturità. Le larve dei Ditteri parassiti sembra poi che posseggano, specie negli stadi giovanili, tegumenti particolarmente permeabili, come ha visto, ad esempio, Belinskaya (1973) per *Hypoderma bovis* L. in riguardo agli aminoacidi.

⁽²⁾ Addirittura si è riusciti ad interferire sullo sviluppo di Muscidi scatofagi aggiungendo certe sostanze mimetiche dell'ormone giovanile alla dieta dei bovini nei cui escrementi le larve di tali Ditteri si evolvono (cfr. Miller e Uebel, 1974).

⁽³⁾ Non ci nascondiamo che mentre nella sperimentazione i prodotti ormonali applicati per contatto sono di solito diluiti in particolari solventi organici (quali alcool, acetone, ecc.) atti a facilitare l'attraversamento della cuticola, l'ospite invece li offre semplicemente veicolati nell'emolinfa. Tuttavia anche in riguardo agli ecdisonici facciamo notare,

se somministrati per ingestione (cfr., ad esempio, Shigematsu et alii, 1974, nonchè gli Autori citati a p. 339 del trattato di Slama et alii, 1974) ⁽¹⁾.

Sugli ormoni cerebrali non c'è molto da dire; le nostre conoscenze sono assai meno progredite e neppure ben definita è la loro identità chimica (pare siano polipeptidi). La loro produzione è notevolmente influenzata dai fattori ecologici. Essi passano nel lacunoma a livello dei corpi cardiaci (che hanno raggiunto via nervi) molto probabilmente modificati dall'attività dei medesimi, per cui alcuni Autori, a questo punto, viste anche certe loro funzioni, preferiscono denominarli ormoni di attivazione. Almeno teoricamente, in difetto di prove sperimentali, si ritiene, data la loro natura chimica, che essi passino con difficoltà attraverso la cuticola degli Insetti (cfr. Schneiderman et alii, 1970) e che vengano inattivati nel canale alimentare se somministrati per ingestione (cfr. Schoonweld, 1971, che pure ne auspica l'uso a scopo insetticida).

Oggi dunque è di moda applicare artificialmente ormoni agli Insetti a vari scopi, non ultimo quello di sopprimerli. Ma in natura ⁽²⁾, da tempi immemorabili, vi è una gran massa di Esapodi che vengono sottoposti in continuazione, per giorni e giorni, all'azione di ormoni esogeni: alludo ai parassiti entomofagi tutti, e in particolare modo agli endofagi che, immersi come sono nell'emolinfa dell'ospite, vengono sottoposti, sia pure a dosi fisio-

come già detto per gli iuvenoidi, che in certi casi vengono somministrati senza il tramite di tali diluenti. Così Hasegawa (1972) applica con successo l'ecdisterone diluito in acqua mediante immersione totale dell'insetto, quindi in una condizione sperimentale assai simile a quella naturale della larveta endofaga. Certo la questione della penetrazione degli ecdisoni attraverso la cuticola è molto dibattuta; dalla letteratura scaturisce che tale possibilità varia enormemente in funzione di molti fattori: innanzitutto col prodotto impiegato, poi col diluente, con la specie di insetto, col suo stadio, col particolare momento nell'ambito di quello stesso stadio. A quest'ultimo riguardo sottolineiamo che la ininterrotta permanenza dell'endofago nell'ospite moltiplica le occasioni di assunzione dell'ormone.

⁽¹⁾ Fin dal 1970 Chino et alii avevano studiato il passaggio (rivelatosi poi molto rapido) dell' α -ecdisione dal canale alimentare nell'emolinfa di larve del Lepidottero *Philosamia cynthia* Drury nutrite con dieta artificiale contenente ormone marcato. Altri Autori, come De Wilde (1971), dichiarano invece che gli ecdisoni non vengono assorbiti attraverso le pareti del canale alimentare (oltre a non superare la barriera della cuticola nel caso di applicazioni topiche). Comunque, per una più ampia disamina degli Autori che hanno applicato ecdisoni per contatto od ingestione, nonchè delle tecniche impiegate, si consulti il moderno ed esauriente trattato di Slama et alii (1974) sugli ormoni degli Insetti.

⁽²⁾ È interessante rilevare che in natura un'altra situazione, per certi versi paragonabile a questa che coinvolge Insetti entomofagi e loro vittime, è quella che si verifica tra Insetti fitofagi e piante ospiti produttrici di sostanze simili agli ormoni elaborati dagli Esapodi. Shigematsu et alii (1974), in riguardo ai fitoecdisoni, emettono l'ipotesi che si sia venuto gradualmente perfezionando un meccanismo di assimilazione di tali sostanze da parte dei fitofagi, che le trasformano in ecdisione a livello delle ghiandole toraciche consentendo in tal modo l'affermarsi di queste simbiosi.

logiche, a veri e propri trattamenti ormonali⁽¹⁾, tanto per via cutanea quanto per via orale.

A questo riguardo va sottolineato che gli effetti dell'ospite sulla fisiologia del parassitoide si manifestano in modo assai evidente quando la larvetta endofaga si trova nella I età e nella seconda età iniziale e si comporta da vero parassita; orbene in questo periodo essa è certamente più suscettibile di subire trattamenti ormonali perchè, da un lato, i suoi tegumenti sono più sottili e quindi verosimilmente più permeabili e dall'altro, essendo il suo regime dietetico esclusivamente plasmofago, essa finisce con l'ingerire elettivamente, e quindi in quantitativi rilevanti, gli ormoni dell'ospite. Quando invece la larvetta ha superato questa fase, essa appare indipendente dalla sua vittima e, senza interruzioni, in breve tempo completa l'accrescimento esautorandola.

Infine non va dimenticato che accanto ai numerosi parassiti che mostrano una stretta dipendenza fisiologica dall'ospite, e si tratta in genere di specie monofaghe od oligofaghe (e quindi più specializzate), ve ne sono altre che appaiono, in più o meno larga misura, indipendenti, e sono queste, solitamente, specie polifaghe.

Tentiamo ora di ricercare, in base a questi presupposti e ai reperti che seguono, i probabili meccanismi che regolano i vari effetti indotti dagli ospiti sui parassiti. Si tratta in ogni caso di mere supposizioni, che tuttavia costituiscono delle interessanti, e assai probabilmente feconde, ipotesi di lavoro.

III. - DATI RECENTI RELATIVI A SUPPOSTE INFLUENZE ORMONALI TRA OSPITI E PARASSITI.

1. Insetti entomofagi.

Già nel lavoro propedeutico a questo (Mellini, 1969) presentai, anticipando in parte le attuali conclusioni, gli scarsissimi dati fino ad allora disponibili su questo argomento e limitatamente ai Ditteri. In vista dell'ipotesi più generale che stavo maturando, ho tenuto nota, di poi, sotto questo profilo, anche delle pubblicazioni concernenti l'altro, ben più vasto gruppo di entomofagi, e cioè quello degli Imenotteri Terebranti. In realtà con lo spettacolare sviluppo della endocrinologia degli Insetti, certamente alimentato

(1) Le differenze tra le applicazioni fatte da noi, grossolane e sovente a scopo insetticida, e i finissimi « trattamenti » cui è sottoposta la larva del parassita nel corpo dell'ospite, sono vari; oltre alla durata protratta e alle dosi fisiologiche perfettamente calibrate, si deve ricordare che nelle vittime le « applicazioni » topiche sono pressochè totali, o totali, e non localizzate, ed inoltre che spesso vi è compatibilità tra il « trattamento » praticato dall'ospite e le necessità ormonali del parassita.

anche da interessi di ordine pratico in riguardo alla lotta contro le forme dannose, si è verificato, in quest'ultimo lustro, un improvviso fiorire di reperti anche sull'argomento specifico degli « insetti entomofagi ed ormoni », reperti che in gran parte rafforzano, anche se raramente costituiscono delle prove sperimentali dirette, la teoria più generale della dipendenza, più o meno spinta, del parassita dal bilancio ormonale della sua vittima.

A) *Influenze esercitate dall'ospite sul parassita.*

Hanno sfiorato o si sono concretamente occupati del problema, anche con metodo sperimentale, i seguenti Autori:

El-Ibrashi (1970), endocrinologo degli Insetti e non parassitologo, presa visione dei rarissimi dati reperibili in letteratura sulle azioni ormonali intercorrenti tra ospiti e parassiti, ritiene che la sincronizzazione nello sviluppo dei due simbionti possa realmente essere basata su interrelazioni endocrine.

Neal et alii (1970) hanno dimostrato che somministrando, mediante applicazioni topiche, agli adulti del Coleottero Curculionide *Hypera postica* Gyll. analoghi dell'ormone giovanile, non soltanto si interrompe la diapausa nei medesimi, ma altresì nel suo parassita, l'Imenottero Braconide *Microctonus aethiops* (Nees) rimasto bloccato allo stadio di larva della I età ⁽¹⁾. Essi ritengono che il trattamento, innalzando il titolo di ormone nell'ospite, « stimoli » nel contempo lo sviluppo del parassita.

In un lavoro successivo Neal et alii (1971), osservato che *M. aethiops* (Nees) risponde in misura maggiore al trattamento con iuvenoidi effettuati sull'ospite, rispetto al confamiliare *M. colesi* Drea, pongono in relazione la maggiore sensibilità del primo con la sua polifagia, dichiarando che « sembra naturale ritenere che a causa del suo adattamento a parecchi ospiti diversi *M. aethiops* (Nees) potrebbe essere più sensibile ai vari isomeri del 10,11-epossido, che non *M. colesi* Drea che, per quanto noto, è monofago ». Essi concludono, poi, che gli iuvenoidi impiegati agiscono direttamente sul parassita e non attraverso processi fisiologici suscitati nell'ospite.

Biliotti (1972), premesso che, in generale, le relazioni fisiologiche tra ospite e parassita sono ancora un capitolo oscuro e che, in particolare, è molto difficile valutare l'importanza delle azioni ormonali provenienti dall'ospite, mette in rilievo che azioni stimolanti, di natura ancora indefinita, da parte di quest'ultimo sembrano necessarie per il completamento dello sviluppo larvale del Dittero Larvevoride *Pales pavidus* Meig. e che le larvette

⁽¹⁾ Hollaway et alii (1973) non tardano a sfruttare sul piano pratico tali reperti; valendosi degli ormoni giovanili sintetici, dimostratisi capaci di interrompere od evitare la diapausa nei due simbionti, riescono in breve tempo a moltiplicare massivamente il Braconide per scopi di lotta biologica.

dell'Imenottero Braconide *Phanerotoma flavitestacea* Fish. non compiono mute in assenza degli ormoni secreti dalla larva vittima ⁽¹⁾.

Nenon (1972), con una serie di brillanti esperienze, dimostra l'azione positiva di ormoni esogeni sulla sopravvivenza e lo sviluppo del parassita. In una prima prova egli ha infatti veduto che se, in colture in vitro di complessi embrionali dell'Imenottero Encirtide *Ageniaspis fuscicollis* Dalm., si aggiungono al substrato nutritivo opportune dosi di ecdisone e di neotenina sintetici, si aumenta in misura notevolissima (dal 5 al 92%) la percentuale di sopravvivenza al 15° giorno, nonchè la formazione di larvette capaci di movimenti attivi. In una seconda prova (Nenon, 1972) viene dimostrata la efficacia della somministrazione di ormoni in fasi successive dello sviluppo del parassita; infatti l'aggiunta di tali sostanze al pabulum delle larve consente loro di compiere in grande numero le mute e di raggiungere lo stadio di pupa. L'Autore conclude che lo sviluppo di *Ageniaspis* sembra dipendere in larga misura dall'endocrinologia dell'ospite (Lepidotteri del gen. *Hypnomenota* Latr.) almeno fino al II stadio larvale ed inoltre che l'apparato endocrino del parassita comincia a funzionare solo nello stadio di prepupa. Come si può constatare, in questi casi non solo gli ormoni della vittima dominano il parassita, ma addirittura gli sono indispensabili dato che ne è carente ⁽²⁾.

Smilowitz (1974) studia l'influenza degli ormoni dell'ospite sull'endofago ricorrendo alla tecnica delle legature. Nell'interessantissimo lavoro condotto sull'Imenottero Icneumonide *Hyposoter exiguae* (Viereck) evolventesi nel Lepidottero Nottuide *Trichoplusia ni* (Hb.), stabilito il periodo critico in cui iniziano i processi che condurranno all'impupamento ad opera della ecdisiotropina e del secreto delle ghiandole ecdisiali, si procede alla legatura delle larve a livello del metatorace e successivamente alla loro parassitizzazione. Se tale legatura è avvenuta prima che l'ormone cerebrale abbia attivato le ghiandole toraciche, l'ospite non si impupa (posteriormente alla legatura) e da esso fuoriesce a suo tempo il parassita; se invece è stata effettuata dopo, l'ospite si incrisalida normalmente e da esso non sortiranno parassiti. L'Autore spiega il fenomeno ritenendo che la femmina dell'Icneumonide rifiuti le larve in cui sia avvenuta l'attivazione delle ghiandole toraciche, ma non esclude, ed è quanto qui maggiormente ci interessa, che l'ospite in siffatta situazione

⁽¹⁾ Per il vero in un lavoro precedente le sue affermazioni apparivano più categoriche; ivi infatti si dichiarava (Biliotti et alii, 1971) che esperienze basate su legature dell'ospite dimostravano che la I e la II muta del Braconide erano « legate » all'ecdisone emesso dall'ospite in occasione della sua penultima muta. Riferendosi poi al Lepidottero *Galleria mellonella* L., quale ospite di sostituzione per alcuni entomofagi, si assicurava che esso fornisce le « stimolazioni ormonali indispensabili per il loro accrescimento ».

⁽²⁾ Bonnot (1970) invece esclude, riferendosi al Larvevoride *Phryxæ caudata* R. allevato sul Lepidottero *Galleria mellonella* L., la dipendenza del parassita da fattori ormonali dell'ospite, sviluppandosi il primo, perfettamente, in addomi « legati » del secondo.

fisiologica diventi inadatto per l'uovo o per le larvette del parassita, che in tal modo finiscono col soccombere.

E per esaurire questo primo gruppo di citazioni ricordiamo Cals-Usciati (1970) la quale si mantiene, per così dire, in una posizione intermedia circa l'ipotesi delle influenze ormonali dell'ospite sul parassita. Essa, constatato che il Braconide *Opius concolor* Szépl. non riesce a compiere lo sviluppo, anzi finisce col soccombere, in larve mature del Dittero Tripetide *Ceratitis capitata* Wied. rese « permanenti » mediante radiazioni γ che turbano la secrezione dell'ecdisone, mentre si evolve normalmente qualora in dette larve venga iniettato ecdisone con conseguente impupamento ⁽¹⁾, conclude che non per questo è certo che l'ormone dell'ospite sia necessario per il parassita, ma piuttosto che sono le modificazioni indotte dall'ormone nel primo le condizioni indispensabili per uno sviluppo normale del secondo.

Altri ricercatori non si sono occupati tanto del lato scientifico della questione, quanto piuttosto di certi riflessi in campo applicato. Essi hanno cioè cercato di chiarire se, e in quale misura, preparati ormonali distribuiti per combattere specie dannose possano interferire sui loro nemici naturali.

Wright e Spates (1972) ottengono normalmente l'Imenottero Pteromalide *Muscidifurax raptor* (Gir. et Sand.) da pupari del Dittero Muscide *Stomoxys calcitrans* (L.) trattati con iuvenoidi e contenenti, di conseguenza, individui aventi ad un tempo caratteristiche di pupe e di adulti. Le pupe sopravvivono 6-7 giorni al trattamento ormonale, cioè il tempo richiesto per lo sviluppo larvale del parassita che così riesce ad arrivare all'impupamento. In questo caso appare dimostrato che l'entomofago non risente minimamente l'azione degli ormoni applicati all'ospite, tanto più che gli adulti così ottenuti si riproducono normalmente e danno prole fertile.

Wilkinson e Ignoffo (1973) giungono a risultati simili nella coppia ospite-parassita *Pieris rapae* (L.) - *Apanteles rubecula* Marsh. Sensibilizzati dalla considerazione che applicazioni in pieno campo, a scopo insetticida, di preparati a base di ormone giovanile possono colpire anche gli entomofagi, sia per contatto diretto sia attraverso i loro ospiti, dimostrano che nel loro caso specifico lo iuvenoide impiegato, attivo contro le larve del Lepidottero *Pieride*, risulta inefficace per quelle dell'Imenottero Braconide che si sviluppano nel suo interno. In realtà queste conclusioni non infirmano l'ipotesi di una azione ormonale trasmessa al parassita, dato che si è tenuto conto soltanto del fenomeno macroscopico della sopravvivenza dell'entomofago e non di

(1) Questo stretto parallelismo tra l'impupamento dell'ospite e la I muta del parassita è emersa anche in esperienze effettuate mediante legatura delle larve mature di *Ceratitis* prima del periodo critico (in cui avviene l'emissione dell'ecdisone): la larveta endofaga si sviluppa nella parte anteriore mentre resta bloccata in quella posteriore che, in assenza dell'ormone della muta, non s'impupa.

altri effetti più fini, quali l'arresto o l'accelerazione dei cicli che è quanto ci preme.

Novak e Sehnal (1973), trattando larve dell'ultima età dei Lepidotteri *Euproctis chryorrhoea* L. e *Hyponomeuta padellus malinellus* Zell. con analoghi dell'ormone giovanile, trovano che appropriate concentrazioni mentre impediscono lo sfarfallamento dei fitofagi, nella totalità dei casi, non influenzano la vitalità dei parassiti che soltanto fuoriescono in ritardo causa il prolungamento della vita larvale degli ospiti.

Vinson (1974), premesso che la sperimentazione sui regolatori dello sviluppo degli Insetti in relazione agli Imenotteri Terebranti è appena agli inizi, nonostante l'enorme importanza di questi ultimi come agenti di lotta biologica, indaga sugli effetti causati nel Braconide *Cardiochiles nigriceps* Vier. e nell'Icneumonide *Campoletis sonorensis* (Cam.) da applicazioni topiche di iuvenoidi sulle larve ospiti del Lepidottero Nottuide *Heliothis virescens* (F.), dopo tempi diversi dalla loro parassitizzazione. Ne è risultato un sensibile allungamento della durata della vita larvale degli entomofagi (accompagnato, limitatamente a *C. nigriceps*, da un incremento di mortalità del medesimo) specialmente nei casi in cui l'ospite sia stato trattato quando la larva endofaga si trovava oramai nelle ultime fasi dello sviluppo, nonchè un aumento del numero medio dei giorni trascorsi dai due Terebranti entro il bozzolo. L'Autore conclude che in questi casi il trattamento dell'ospite con iuvenoidi influisce su parecchi aspetti dello sviluppo degli endoparassiti e che specie parassite diverse evolventisi nello stesso ospite possono reagire in maniera diversa.

Outram (1974) studia l'azione che certi analoghi dell'ormone giovanile, impiegati come insetticidi contro *Choristoneura fumiferana* (Clem.), svolgono sui parassiti di questo Lepidottero Tortricide. Con applicazioni topiche di alte dosi su larve dell'ultima età, egli ottiene una percentuale di sfarfallamento del fitofago estremamente bassa e nel contempo una flessione, anche se complessivamente molto meno forte e variabile secondo la specie, nello sfarfallamento dei suoi tre principali parassiti (il Braconide *Meteorus trachynotus* Viereck, l'Icneumonide *Glypta fumiferanae* Viereck e il Larvevoride *Phryxe pecosensis* Town.). Dall'esperienza tuttavia non risulta se la morte degli entomofagi sia imputabile direttamente all'azione del preparato ormonale somministrato all'ospite ovvero rappresenti la mera conseguenza della sua morte.

Poe (1974) saggia l'efficacia di regolatori dell'accrescimento degli Insetti, esplicitanti attività simili a quelle dell'ormone giovanile, sul Lepidottero Gelechiide *Keiferia lycopersicella* (Walsh.) nonchè sui Braconidi nemici *Apanteles dignus* Mnes. e *A. scutellaris* Mnes. Constatato che trattando le larve imbozzolate, ovvero il terreno nel quale esse impupano, il fitofago riesce, in un numero più o meno elevato di casi, a sfarfallare, mentre i parassiti soccombono tutti, senza eccezione, si conclude che l'uso di quei preparati ormonali è, nel caso specifico, più dannoso che utile sopprimendo in più larga misura gli entomofagi che il fitofago nocivo.

Leuschner (1975) afferma che l'aggiunta di sostanze sinergiche a certi iuvenoidi aumenta l'efficacia dei medesimi contro le ninfe di Rincoti Pentatomidi del gen. *Antestiopsis*, ma che nel contempo viene fortemente compromesso lo sviluppo dell'Imenottero Scelionide *Asolcus seychellensis* Kieff. parassita oofago.

B) *Influenze esercitate dal parassita sull'ospite.*

Per converso il parassita può agire sulla regolazione ormonale dell'ospite. Sono note le varie alterazioni prodotte dai parassiti nelle loro vittime; orbene oggi si tende, almeno in certi casi, a spiegare il meccanismo di estrinsecazione di tali influenze ricorrendo all'ipotesi di interventi a livello ormonale.

In varie specie si è notato che gli individui parassitizzati subiscono un prolungamento più o meno accentuato della durata di questo o quello stadio preimmaginale, mentre in altre specie si è osservato, all'opposto, un ritmo di sviluppo accelerato nelle forme alberganti il parassita. Siccome i passaggi da uno stadio all'altro sono controllati per via ormonale ne consegue che è proprio a questo livello che il parassita agisce. Ma in quale maniera? Anche a questo riguardo gli studi sono nelle fasi iniziali.

Johnson (1965) trova che se il Rincoto *Aphis craccivora* Koch viene parassitizzato allo stadio di neanide della I età dal Braconide *Aphidius platenensis* Brèthes, esso non riesce a compiere l'ultima muta e a raggiungere lo stato adulto; ciò deriva dal fatto che gli individui colpiti dall'endofago subiscono agli inizi della IV età, e quindi in anticipo, una brusca involuzione delle ghiandole toraciche del tutto simile a quella che si verifica normalmente negli individui sani appena pervenuti allo stato immaginale. L'Autore conclude che evidentemente il parassita, pur trattenendosi nell'addome dove si nutre dell'emolifa, agisce in qualche modo, peraltro sconosciuto, sull'apparato endocrino del suo ospite.

Warkievi-Granier e Léonide (1971) notano che nelle femmine dell'Ortottero *Anacridium aegyptium* L., parassitizzate dal Larvevoride *Ceracia mucronifera* Rond., si manifesta una castrazione più o meno spinta, anche con endofagi nella I età larvale, accompagnata da ridotte dimensioni dei corpi allati e da un loro aspetto citologico sensibilmente diverso da quello riscontrabile negli individui sani.

Führer (1972) trova che nelle larve del Lepidottero Tortricide *Epiblema tedella* Cl. alberganti il Braconide *Apanteles tedellae* Nix., la superficie dei dischi immaginali delle ali è circa un decimo di quella riscontrabile nelle larve sane. Considerato che tali strutture non mostrano alterazioni patologiche ma risultano semplicemente inibite tanto nel loro accrescimento che nella loro differenziazione, l'A. ritiene che simile effetto possa essere determinato da un livello abnorme di ormone giovanile nella larva ospite, derivato dallo stesso ospite o dal suo parassita.

Belyaeva (1972) nel Rincoto Pentatomide *Eurygaster integriceps* Put. infestato dal Larvevoride *Clytiomyia helluo* F. rileva che, già in seguito

all'azione delle larve di I età del parassita, l'ospite mostra profondi cambiamenti degenerativi a livello dei corpi allati e dell'apparato neurosecretorio: i primi risultano di dimensioni ridotte e non funzionali, il secondo mostra cellule inattive, ovvero alterate nella loro struttura nonchè ridotte di numero. L'Autore ritiene che tale situazione possa essere causata da un non meglio precisato effetto tossico derivante dal parassita.

Panov et alii (1972), approfondendo le ricerche di Belyaeva e allo scopo di verificare l'ipotesi di Dupuis (1963), e cioè che i Larvevoridi della sottofamiglia delle Fasiine portano alla castrazione i loro ospiti producendo un effetto inibitore sui corpi allati, studiano i cambiamenti ultrastrutturali di tali organi in *E. integriceps* Put. infestato da *C. helluo* F. L'inattivazione e la degenerazione delle cellule delle suddette ghiandole possono essere spiegate supponendo che la larva parassita emetta qualche sostanza tossica capace di inibire la sintesi del RNA a tale livello.

Strambi e Strambi (1973), proseguendo le ricerche iniziate da uno di loro (Strambi, 1965) sui perturbamenti provocati dalla stilopizzazione a livello delle cellule neurosecretrici protocerebrali nelle femmine di certi Vespidi, osservano nei *Polistes* Latr. parassitizzati dallo Strepsittero *Xenos vesparum* Rossi profonde alterazioni fisiologiche che, nelle femmine, si traducono in un arresto dello sviluppo degli ovari e nella riduzione del tessuto adiposo; parimenti perturbato è apparso il sistema neuroendocrino con i corpi allati di piccole dimensioni e le cellule neurosecretrici modificate. Nelle femmine parassitizzate la vitellogenesi può essere stimolata dall'apporto di ormone gonadotropo realizzato mediante trapianti di corpi allati funzionanti. Gli Autori tuttavia non ritengono sufficientemente provato che la castrazione parassitaria derivi da un'azione patogena esercitata dall'endofago sui corpi allati con conseguente compromissione della loro funzione gonadotropa. In precedenza Brandenburg (1956) aveva notato effetti simili su Apidi del gen. *Andrena* Latr. stilopizzati.

Ferran e Daumal (1973), ucciso elettivamente l'uovo del Braconide parassita *Phanerotoma flavitestacea* Fischer trattando con basse temperature le uova del Lepidottero Piralide ospite *Anagasta kühniella* Zell., scoprono che i bruchi provenienti da uova così «deparassitizzate» soccombono dopo aver tessuto il bozzolo; essi si chiedono, senza peraltro approfondire la questione, se la morte di tali individui non dipenda da uno squilibrio di natura endocrina, provocato dalla parassitizzazione sia pure nelle fasi iniziali, e in particolare da un mantenimento della secrezione di ormone giovanile.

Joiner et alii (1973) pongono in rilievo che i teratociti, o cellule giganti, derivanti dalla disintegrazione del trofamnios al momento della schiusa delle uova dei Braconidi nel lacunoma dell'ospite, esplicano sul medesimo un'attività simile a quella ottenibile mediante somministrazione di ormone giovanile. Essi infatti dimostrano che estratti in etere di teratociti di *Cardiochiles nigriceps* Viereck ottenuti dal Lepidottero Nottuide *Heliothis virescens* F. esercitano attività di ormone giovanile nei tests con *Galleria*

mellonella L.; resta tuttavia il dubbio se le cellule giganti sintetizzino in proprio l'ormone ovvero se immagazzinino quello prodotto dall'ospite.

Smilowitz (1974), riferendosi al Lepidottero Nottuide *Trichoplusia ni* (Hb.) parassitizzato dall'Icneumonide *Hyposoter exiguae* (Viereck), ritiene, su base sperimentale, che l'arresto della vittima allo stadio di larva dipenda, molto probabilmente, o da una inibizione nella secrezione dell'ormone cerebrale o da un « annullamento » della sua azione a livello delle ghiandole toraciche; non si esclude tuttavia un'attivazione dei corpi allati da parte del parassita con conseguente aumento del tenore di ormone giovanile e si accenna addirittura alla possibilità che l'ospite sia mantenuto allo stadio di larva tramite neotenina fornita direttamente dal parassita.

Zinovjeva (1974) ha osservato che facendo parassitizzare dall'Imenottero Braconide *Aphaereta minuta* Nees larve del Dittero *Calliphora vicina* R.-D., sia in diapausa che attive, « legate » nella parte posteriore del corpo, si ottiene il loro impupamento a questo livello a differenza di quanto accade nei testimoni legati ma non parassitizzati. Essa ritiene pertanto che l'impupamento delle larve parassitizzate dipenda da una azione ormonale diretta esplicata dal parassitoide, per quanto non si possa escludere un'azione sul sistema neurosecretore delle larve ospiti.

A conclusione di questa rassegna rileviamo che, se è vero che qualche Autore (si confrontino ad esempio: Corbet, 1968 ⁽¹⁾; Bonnot, 1970; Grenier et alii, 1974-1975 ⁽²⁾) non ritiene necessario postulare interferenze di natura endocrina ⁽³⁾ tra ospite e parassita ⁽⁴⁾ per spiegare come si attui il controllo

⁽¹⁾ L'Autore sostiene che nelle larve giovani del Lepidottero Piralide *Ephestia kuehniella* Zell. la larveta di I età dell'Icneumonide *Nemeritis canescens* Grav. cresce lentamente perchè si nutre poco e che il ritmo con cui si alimenta dipende dalla composizione del cibo e cioè dell'emolinfa dell'ospite la quale subisce variazioni con l'età. Viene così escluso un intervento diretto degli ormoni della vittima sul parassita. In ultima analisi, però, l'Autore riconosce che lo sviluppo di *Nemeritis* può essere governato indirettamente dagli ormoni dell'ospite.

⁽²⁾ Questi ultimi, riusciti dopo vari tentativi ad allevare su diete artificiali (fino agli inizi della III età larvale) il Dittero Larvevoride *Phryxe caudata* Rond. nemico del Lepidottero *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., tengono a porre in rilievo il « caractère anormal des milieux utilisées » e concludono che l'inizio dell'accrescimento di questi parassitoidi dipende unicamente da fattori nutrizionali, in particolare proteici, pur riconoscendo che l'azione favorevole ottenuta con l'aggiunta di colesterolo alle diete potrebbe esplicarsi in base al suo ruolo nell'anabolismo ormonale.

⁽³⁾ Non ho incontrato Autori che invece le escludano categoricamente. Come si potrebbe, infatti, da un lato ritenere attuabile una lotta biologica basata sull'uso di ormoni da distribuire nell'ambiente contro i fitofagi e dall'altro negare la possibilità di interferenze ormonali tra organismi viventi in stretta simbiosi come gli Insetti entomofagi parassiti e le loro vittime?

⁽⁴⁾ Per quanto riguarda le influenze esercitate dal parassita sulla vittima, interessanti sono i reperti di Vinson (1972) i quali indicano negli ovidutti laterali di parecchie femmine di Imenotteri Terebranti la sorgente dei materiali proteici che, iniettati insieme con l'uovo, controllano la fisiologia dell'ospite regolandone l'accrescimento e lo sviluppo. In altri casi

sulle reciproche fisiologie, sfocianti in certi fenomeni quali la spettacolare sincronizzazione dei loro cicli, è altrettanto vero che i dati qui presentati, in aggiunta a quelli già citati nel mio precedente lavoro (Mellini, 1969), indicano, pur nella loro incompletezza e frammentarietà, come negli adattamenti reciproci tra i due simbionti antagonisti, sovente strettissimi e mirabilmente regolati, giochino un ruolo di notevole importanza azioni ormoniche dirette nei due sensi (1).

2. Altri parassiti.

Ci limitiamo qui ad accennare che anche fuori dal gruppo degli Insetti entomofagi sono stati non di rado invocati rapporti ormonali quali responsabili della regolazione delle simbiosi antagoniste.

Protozoi endosimbionti di Insetti. Cleveland et alii (1960) hanno condotto prove sui Flagellati viventi nel proctodeo di Blattodei del gen. *Cryptocercus* Scudd., dimostrando la dipendenza di tali Protozoi dal tasso di ecdisione presente nell'ospite. I loro cicli sessuali sono infatti sincronizzati con le mute dell'insetto; non solo, ma se negli adulti, nei quali i Flagellati non si riproducono, viene iniettata ecdisione, che sempre manca nelle immagini, la riproduzione ricomincia. Per converso il parassita può agire ormonalmente sull'ospite fornendo ad esso ormone giovanile come fa ad esempio *Nosema* in svariati Esapodi (Fisher e Sanborn, 1964).

Nematelminti parassiti di Insetti. Il gruppo di parassiti che ha attirato la maggiore attenzione dei ricercatori in riguardo ai rapporti ormonali con l'ospite è certamente quello dei Nematodi entomofili. In una concisa pubblicazione Davey e Hominick (1973) hanno concentrato i risultati della ricca sperimentazione effettuata sull'argomento. Essi ritengono che mentre nei casi di parassitismo facoltativo, che con tutta probabilità ha una storia evolutiva recente, i Nematodi potrebbero non essere influenzati dagli ormoni dell'ospite, in quelli di parassitismo obbligatorio, affermatosi attraverso una lunga evoluzione, tale dipendenza potrebbe benissimo essersi realizzata. Certo è che alcuni fatti la suggeriscono, come, ad esempio, la stretta sincronizzazione dei cicli tra i due simbionti. È stato infatti osservato che alcune specie legate ai Ditteri Chironomidi mostrano uno sviluppo molto più rapido nelle larve dell'ultima età che non in quelle giovani, proprio come usualmente si verifica negli Insetti entomofagi; per

si è indicato nei teratociti, ovvero nei secreti delle ghiandole del veleno, nonché nei fluidi del calice delle femmine dei Terebranti (cfr. ad esempio Jones e Lewis, 1971; Guillot e Vinson, 1972) i fattori responsabili del nanismo delle larve parassitizzate, senza peraltro suggerire a quale livello e in quale modo agiscano tali sostanze.

(1) Per inciso rileviamo che anche i feromoni dell'ospite possono agire sul parassita il quale li utilizza per scovarli nell'ambiente (cfr. Camors e Payne, 1972; Sternlicht, 1973). Siamo quindi di fronte a un fenomeno generale di sfruttamento dell'ospite e della sua fisiologia a tutti i livelli.

altre specie ancora si sono visti coincidere i periodi di inattività con la diapausa dell'insetto ospite. Tuttavia la sperimentazione finora condotta, basata su impianti ed espianiti di tutte o di parte delle ghiandole retrocerebrali degli ospiti, non ha fornito prove conclusive, come del resto la somministrazione di ormone giovanile a Nematodi allevati *in vitro* (1). I suddetti Autori esaminano anche le eventuali relazioni ormonali in altri gruppi di parassiti, giungendo alla conclusione che sebbene il principio, che lo sviluppo del parassita sia sotto il controllo del sistema endocrino dell'ospite, si riveli attraente per certi ricercatori, i casi in cui tale fenomeno è stato realmente dimostrato sono molto rari. Piuttosto l'effetto contrario, e cioè che i Nematodi possano direttamente o indirettamente modificare l'ambiente ormonale dell'ospite, sembra più probabile, per quanto meno considerato dagli Autori.

Insetti parassiti di Mammiferi. Rothschild et alii (1970) scoprono che la maturazione delle gonadi sia nei maschi che nelle femmine di certi Sifonatteri epizoi di Mammiferi, nonchè altri eventi del loro ciclo riproduttivo, dipendono dalle concentrazioni relative dei vari ormoni nel sangue dell'ospite e in particolare dei corticosteroidi delle ghiandole surrenali. Ad esempio, gli ovari di *Spilopsyllus cuniculi* (Dale) maturano solo se la femmina succhia il sangue di una coniglia gravida o di una coniglietta di età inferiore ad una settimana; in tale modo viene assicurata la sincronizzazione dei cicli tra la pulce ed il coniglio. Si suppone che gli ormoni dell'ospite agiscano sull'epizoo favorendo la liberazione dell'ormone elaborato dal gruppo mediano di cellule neuricrine del protocerebro, il quale attiverebbe i corpi allati con conseguente deposizione di vitello negli oociti.

Il fenomeno è assai interessante in quanto indica che gli ormoni dell'ospite sono indispensabili per il parassita, anche se quest'ultimo non li utilizza direttamente data la notevole differenza chimica, trattandosi di simbiosi antagonista tra organismi appartenenti a gruppi sistematici lontanissimi tra loro.

Platelminti e Crostacei Isopodi parassiti di Vertebrati. Szidat (1968), che personalmente ha lavorato sui Trematodi e Cestodi evolventisi nei Pesci, raccoglie e commenta i dati relativi all'argomento delle influenze ormonali degli ospiti sui loro parassiti con particolare riguardo alle forme nemiche di Vertebrati. Anche in queste simbiosi antagoniste si riscontra generalmente una precisa sincronizzazione tra i due organismi che conducono vita in comune; mediante iniezioni di ormoni in ospiti quiescenti si è ottenuto, in vari casi, la ripresa del ciclo attivo non solo nell'ospite, che è un vertebrato, ma anche nei suoi parassiti che sono degli invertebrati. L'Autore, che è fermamente convinto della realtà di tali influenze, sottolinea che tali esperimenti, peraltro facilmente ripetibili, provano

(1) Si noti, per quanto i dati abbisognino di conferma, che in alcuni di tali Nematodi sono state trovate sostanze chimiche aventi attività di ormone giovanile ed altre simili all' α -ecdisona.

in modo evidente l'influenza ormonale esercitata dall'ospite e tenta anche di fornire spiegazioni sulle modalità di azione degli ormoni a livello del parassita. Dispiace rilevare come la casistica presentata da Szidat a sostegno della sua tesi, davvero ricca sebbene integralmente carente dei dati concernenti gli Esapodi, sia rimasta, forse a causa della lingua in cui è scritta e della mancanza del rituale riassunto in inglese, ignorata o pressochè, dal mondo scientifico.

In conclusione, dunque, la dipendenza ormonale del parassita dall'ospite sembrerebbe un fenomeno abbastanza generale. Essa è stata supposta, ed in alcuni casi dimostrata, anche nella classica parassitologia dei Vertebrati, vale a dire in riguardo a coppie in cui i due simbionti sono sistematicamente assai lontani. A maggior ragione può essere quindi invocata per gli Insetti entomofagi, cioè in casi in cui ospiti e parassiti appartengono allo stesso gruppo sistematico. C'è da precisare che mentre l'azione esercitata dai Vertebrati sugli Invertebrati parassiti sarebbe indiretta ⁽¹⁾, nel senso che gli ormoni dei primi agirebbero stimolando la formazione e l'emissione di ormoni propri del secondo, quella esplicita dagli Insetti sui medesimi può essere diretta, data la sostanziale uniformità di struttura chimica degli ormoni equivalenti nell'ambito della classe degli Esapodi.

IV. - INFLUENZE ORMONALI DELL'OSPITE

SUL RITMO DI SVILUPPO DEL PARASSITA.

La discussione viene ora portata avanti facendo esclusivo riferimento ai Ditteri Larvevoridi.

A) Arresto nell'accrescimento delle giovanissime larve del parassita in stadi giovanili dell'ospite e successivo sblocco in stadi avanzati del medesimo.

È una osservazione comune che le larvette parassite si sviluppano lentamente, ovvero restano addirittura bloccate, in ospiti che non abbiano ultimato l'accrescimento preimmaginale. È questo un primo importantis-

⁽¹⁾ Per il vero Burdette (1972) ricorda la possibilità concreta che i tessuti di un Phylum rispondano metabolicamente agli ormoni elaborati da un altro; così certi tessuti di Mammiferi sono «sensibili» ad ormoni degli Invertebrati e addirittura di piante. A questo punto si è autorizzati ad inferire che le influenze ormonali tra i viventi sono ben più diffuse di quanto si sia finora accertato, od anche semplicemente supposto, e quindi non dovrebbe suscitare meraviglia, anche in carenza di prove sperimentali, l'ipotesi che il giovane endoparassita possa subire influenze ormonali da parte dell'ospite, appartenente al suo stesso gruppo sistematico, nella cui emolinfa vive e si nutre.

simo adattamento alla vita parassitaria, giacchè se l'entomofago crescesse in ospiti giovanissimi, con lo stesso ritmo che manifesta in ospiti giunti al termine dello sviluppo, finirebbe con l'uccidere precocemente la propria vittima, e cioè quando questa non gli offre ancora cibo sufficiente, e di conseguenza perirebbe esso stesso ⁽¹⁾. Tale meccanismo adattativo consente perciò di allargare notevolmente il numero degli stadi dell'ospite suscettibili di essere proficuamente attaccati con conseguente notevole vantaggio per la specie parassita ⁽²⁾.

Il parassita dunque si accresce lentamente, oppure si arresta allo stadio di larva di I o di II età iniziale (ancora parzialmente inguainata nell'esuvia dell'età precedente) nell'attesa, sovente assai lunga ⁽³⁾, che l'ospite, raggiunta la maturità larvale, si prepari ad impupare, o che semplicemente compia una muta, se olometabolico, ovvero che sia pervenuto allo stato adulto se eterometabolico. In ogni caso, quindi, il parassita si sblocca in occasione di vistosi eventi dell'ospite (mute o metamorfosi) ⁽⁴⁾ che sono indiscutibilmente determinati per via ormonale ⁽⁵⁾.

Il meccanismo che regola in maniera così provvidenziale il ritmo di sviluppo dell'entomofago ⁽⁶⁾ va, per tale coincidenza, ricercato, a nostro giudizio, in interferenze di ordine ormonale esplicate dall'ospite sul parassita quando il primo è ancora nel pieno della sua vitalità ed il secondo ancora nelle fasi iniziali dello sviluppo. Ma in quale modo si ottiene questa regolazione?

⁽¹⁾ Concordemente i parassiti di forme adulte, le quali ovviamente hanno già raggiunto la massima mole, proseguono lo sviluppo senza subire interruzioni, a meno che l'ospite non si trovi in stato di diapausa.

⁽²⁾ Si conoscono per il vero parassitoidi le cui larvette procedono subito nello sviluppo, appena penetrate, indipendentemente dallo stadio in cui si trova la vittima; in questo caso le dimensioni raggiunte dall'entomofago sono tanto maggiori quanto più è avanzato lo stadio dell'ospite al momento della contaminazione.

⁽³⁾ Per i Larvevoridi, aventi larve pneustiche fin dalla I età, certamente contribuisce a questo adattamento anche il fatto che inducono la formazione di imbuti respiratori; i Sarcofagidi, entomofagi che non usufruiscono di tali sifoni, non presentano in generale, per quanto è a mia conoscenza, simili protratte quiescenze nel corpo della vittima.

⁽⁴⁾ Facciamo fin da ora rilevare che spesso non è sufficiente il semplice raggiungimento di un determinato stadio dell'ospite perchè il parassita resti automaticamente sbloccato, ma che è anche necessario che tale stadio non entri in diapausa, altrimenti il fattore di sblocco resta praticamente annullato. È questo il gradino più elevato dell'adattamento fisiologico del parassita all'ospite perchè viene in tal modo a realizzarsi non solo uno stretto aggancio ai singoli individui della specie vittima ma altresì all'evolversi delle sue generazioni.

⁽⁵⁾ Si noti la profonda differenza nei periodi di sviluppo della larvetta parassita nelle due categorie di ospiti: in quelli olometabolici l'accrescimento viene completato, salvo rarissime eccezioni, prima delle metamorfosi, nei secondi soltanto dopo che queste sono compiute.

⁽⁶⁾ Come si è già riferito può verificarsi anche la condizione opposta, e cioè di influenze esercitate dal parassita sul ritmo di sviluppo della vittima che ne rimane accelerato, ovvero ritardato e perfino bloccato; ma tali fenomeni, tra i Ditteri Larvevoridi, sono infrequenti.

Riassumiamo nella seguente tabella le possibilità di sviluppo del parassita in relazione al bilancio ormonale dell'ospite nei vari stadi.

O S P I T E			LARVETTA PARASSITA		
Metamorfosi	Stadio	Bilancio ormonale	Bloc-cata	Sbloc-cata	Note
Olometabolia	Larva giovane	N (+E)	×		Fenomeno generale. Sblocco solo per certi parassiti.
	Larva in muta	N + E		×	
	Larva matura	— E		×	Fenomeno generale. In ospiti Lepidotteri, ecc. Solo in ospiti Coleotteri (*).
	Pupa	— E		×	
	Pupa	— E	×		
Eterometabolia	Adulto	N —		×	
	Neanide	N (+E)	×		
	Ninfa	N (+E)	×		
	Adulto	N —		×	
Etero- olometabolia (diapausa)	Stadi pre-immaginali	N —	×		
	Adulto	— —	×		

N = ormone giovanile

E = ecdisone

(*) Per le pochissime specie di Larvevoridi che hanno la possibilità di procrastinare lo sviluppo larvale negli adulti.

Dall'esame della tabella, e integrando con dati non tabulati, emerge quanto segue:

- 1) In ospiti olometabolici allo stato di larva il giovanissimo entomofago risulta bloccato, o quanto meno rallentato nel suo sviluppo, in presenza di livelli costanti di ormone giovanile ⁽¹⁾ e sbloccato in presenza di ecdisone accompagnato dal suddetto ormone, caso meno frequente (larve immature in muta), o in presenza di solo ecdisone, caso generale (larve mature).

⁽¹⁾ È noto che la somministrazione di sostanze svolgenti attività di ormone giovanile prolunga la durata dello stadio larvale interessato (si confronti, ad esempio, per il Dittero *Sarcophaga bullata* Park., Srivastava e Gilbert, 1969). Si potrebbe quindi supporre che l'arresto della larvetta parassita dipenda da una eccessiva assunzione di neotenina esogena. Akai e Kobayashi (1971), a conclusione del loro lavoro relativo a iniezioni di ormone giovanile in larve di *Bombyx mori* L., dichiarano di essere propensi a credere che alte concentrazioni di questo ormone possano indurre uno stato simile a quello di diapausa. Debbo però rilevare che la sperimentazione con iuvenoidi negli olometaboli riguarda in generale stadi in cui tali ormoni sono rarefatti, o addirittura assenti, e cioè larve dell'ultima età (indotte a mutare in superlarve), eopupe, prepupe e pupe (portate a morte) ovvero uova (sulle quali viene parimenti esercitato un effetto letale). Purtroppo estremamente rari sono i lavori concernenti l'azione degli iuvenoidi su larve giovani, che è proprio ciò che ci interessa, visto che ad essere condizionate dall'ospite sono soltanto le larve di I e di II età iniziale. Anche quando tali sostanze vengono applicate a larve giovani, ed è il caso

- 2) In ospiti olometabolici allo stato di pupa, e quindi in presenza di solo ecdisione, la larvetta endofaga è di regola sbloccata e fin dallo stadio precedente, ad eccezione di quelle poche specie, comprese esclusivamente tra i parassiti di Coleotteri, che hanno la singolare possibilità di evolversi tanto nelle forme preimmaginali che in quelle immaginali.
- 3) In ospiti olometabolici allo stadio adulto (mi riferisco ai Coleotteri che sono gli unici endopterigoti aggrediti in questo stadio), la larvetta, a meno che l'ospite non si trovi in diapausa, è sempre sbloccata ⁽¹⁾ per cui sovente il parassita può compiere varie generazioni su una sola dello stesso ospite od anche passando ad altra specie (cfr. Mellini, 1964).
- 4) In ospiti eterometabolici allo stato di neanide e di ninfa, e quindi in presenza di livelli decrescenti di ormone giovanile, e di saltuarie scariche di ecdisione in occasione della muta, la larvetta resta bloccata, per sbloccarsi soltanto nell'ospite adulto e quindi in presenza di solo ormone gonadotropo (= ormone giovanile) ⁽²⁾.
- 5) In ospiti in diapausa (tanto etero- che olometabolici), e quindi in assenza o con bassi livelli di ecdisione (stadi preimmaginali) ovvero di ormone giovanile oltre che di ecdisione (stadi immaginali), la larvetta parassita resta bloccata.

In conclusione parrebbe dunque che, in generale, le larvette parassite ⁽³⁾

in cui sono mescolate al pabulum di sviluppo (in una situazione quindi assai simile a quella che si verifica nelle vittime), ciò che viene osservato è l'effetto finale all'impupamento, senza tenere conto di quanto accade negli stadi intermedi (vedasi, ad esempio, per applicazioni di prodotti ormonali a larve di Ditteri, Wright, 1970). Fa eccezione a questo riguardo il lavoro di Mauchamp (1974) sul Lepidottero Tineide *Tineola bisselliella* Humm., ove si dimostra che, somministrando un analogo dell'ormone giovanile in ragione di 100 p.p.m. su un substrato trofico polverizzato, si ottiene un notevole allungamento della durata di tutti gli stadi larvali e in particolare dei primi (la larva di I età passa da 7 a 12 giorni, quella di II da 7 a 14, quella di III da 8 a 18, quella di IV da 13 a 20, quella di V ed ultima età da 10 a 16).

⁽¹⁾ L'ospite ha oramai raggiunto il massimo sviluppo e quindi non vi è motivo di attendere. Negli adulti del resto viene a mancare l'ecdisione sul quale sembra basarsi il meccanismo di blocco e di sblocco operante in ospiti larva sui giovanissimi parassiti.

⁽²⁾ L'identità chimica dei due fattori, elaborati in tempi diversi dai corpi allati, è stata dimostrata da tempo (cfr., ad es., De Loof, 1971).

⁽³⁾ L'endofago è dunque bloccato; pertanto o mancano fattori indispensabili al suo sviluppo, oppure ne sono presenti altri che lo ostacolano. Il fatto che riprenda ad accrescersi quando l'ospite compie una qualunque muta, e in particolare quando sta per impuparsi, fa ritenere valida la I ipotesi e cioè che sia proprio la scarica di ecdisione che lo sblocca; e del resto è noto che in assenza di questo ormone non vi possono essere né accrescimento né metamorfosi.

Lo sblocco in occasione della I muta, che l'ospite compie dopo la penetrazione del parassita, può essere considerato come il primo gradino nella sua dipendenza ormonale dall'ospite o, in altri termini, il primo tentativo di agganciare il proprio ritmo di sviluppo a quello della vittima; lo sblocco alla fine della vita larvale rappresenta invece la fase

siano stimulate ad accrescersi dall'ecdisione ⁽¹⁾ negli ospiti olometabolici, che seguono lo stesso modello di sviluppo postembrionale dei parassiti (e quindi entrambe le categorie di simbionti hanno lo stesso « ritmo » nel bilancio ormonale), e dall'ormone giovanile in ospiti eterometabolici, che presentano rispetto ai parassiti un modello antitetico di ontogenesi e pertanto un bilancio ormonale diverso durante lo sviluppo preimmaginale.

Tale differente meccanismo di regolazione del parassita nelle due categorie di ospiti potrebbe dunque essere giustificato dal diverso andamento del bilancio ormonale durante lo sviluppo preimmaginale nei due gruppi di ospiti. Negli olometaboli, ove il tasso di ormone giovanile si mantiene costantemente elevato fino all'ultima età larvale (durante la quale decresce progressivamente), le tappe dell'accrescimento sono efficacemente « segnalate » al parassita dalle scariche di ecdisione; negli eterometaboli invece, dove il titolo di ormone giovanile diminuisce progressivamente durante lo sviluppo postembrionale per ricomparire di colpo nello stato adulto, è proprio l'alto tenore di questo ormone che « segnala » l'avvenuto completamento dello sviluppo ⁽²⁾.

Al diverso fattore attivante segue di solito un diverso comportamento della larva parassita; se stimolata da ecdisione (ospiti olometabolici), essa si abbandona di norma ad un'attività trofica frenetica ed indiscriminata che sfocia rapidamente nella distruzione della vittima; se stimolata dall'ormone giovanile (ospiti eterometabolici), essa invece, generalmente, si conserva plasmofaga consentendo spesso una sopravvivenza più o meno lunga alla vittima dopo che è stata abbandonata. A riprova di quanto sopra va aggiunto che i rari casi di sopravvivenza di ospiti olometabolici si riferiscono in gran

più avanzata, poichè in questo modo il parassita viene a garantirsi il massimo pabulum. Tale evoluzione può essersi realizzata attraverso un progressivo aumento della dose di ecdisione necessaria per l'attivazione del parassita, concordemente con l'aumento del tasso di detto ormone che si verifica nel corso dello sviluppo larvale dell'ospite.

Ma in che modo agirebbe questo ormone esogeno: semplicemente elevando il tasso di quello endogeno fino a portarlo ad una soglia critica? eccitandone la produzione da parte delle ghiandole toraciche del parassita (l'ecdisione secondo Siew et alii, 1971, stimola la secrezione delle suddette ghiandole)? oppure in altro modo ancora?

⁽¹⁾ O comunque quando il rapporto ormone giovanile/ecdisione è a favore del secondo ormone; quando invece è a favore del primo la larvetta parassita resta bloccata. Del resto è di comune accezione che l'accrescimento e la muta degli Insetti sono controllati dal titolo di ecdisione circolante.

⁽²⁾ La dualità tra il fattore attivante il parassita negli ospiti olometabolici e quello che lo attiva negli ospiti eterometabolici potrebbe essere superato ricorrendo all'ipotesi che la larvetta endofaga non sia tanto sensibile all'ecdisione e all'ormone giovanile, rispettivamente, quanto piuttosto al fattore che ne stimola la produzione, che è lo stesso sia negli stadi preimmaginali che negli adulti e cioè l'ormone cerebrale. In realtà quest'ultimo, da solo, è apparso inefficace nel rompere la diapausa del Larvevoride *Eucarcelia rutilla* Vill. nel Lepidottero Geometride *Bupalus piniarius* L.: infatti il trapianto di cervelli « attivi » in ospiti privati delle ghiandole toraciche non ha smosso la larvetta del parassita (Schoonhoven, 1962).

parte ad adulti (dove quindi l'ecdisone manca) ma anche a larve nelle quali però lo sviluppo del Larvevoride non risulti condizionato dalla raggiunta maturità larvale e quindi con ritmo di accrescimento indipendente da quello dell'ospite. Per un'ampia discussione dell'argomento si consulti Mellini (1962) il quale così concludeva: « Da tutto ciò sembrerebbe emergere che l'attività rapidamente distruttiva ed indiscriminata dei Larvevoridi alla III età sia sovente, in qualche modo, collegata (indotta? esaltata?) con quella particolare situazione fisiologica dell'ospite che prelude all'impupamento ».

In ogni caso come vi deve essere stato un adattamento degli Insetti fitofagi alle piante produttrici di sostanze simili agli ormoni degli Esapodi, così nel corso dell'evoluzione deve essersi verificato un adattamento degli entomofagi agli ormoni delle loro vittime, attraverso la selezione di un meccanismo mediante il quale il parassita, anzichè restare danneggiato dall'ospite, ne trae vantaggio e primo fra tutti il conseguimento della sincronizzazione del proprio ritmo di sviluppo e del proprio ciclo con quelli dell'antagonista; proprio come è successo a riguardo dell'imbuto respiratorio dei Ditteri Larvevoridi i quali sfruttano a proprio beneficio, inducendo la formazione del medesimo, i meccanismi di difesa dei loro ospiti per assicurarsi nel modo migliore il rifornimento di ossigeno (cfr. Mellini e Cucchi, 1966).

Più in generale si può avanzare l'ipotesi che proprio l'inizio della dipendenza ormonale dell'entomofago dalle sue vittime, con la conseguente oligofagia e la sincronizzazione fisiologica, sia uno dei principali fattori che hanno contribuito al passaggio da quella forma più grossolana e generica di zoofagia che è il predatorismo a quella assai più fine e sofisticata che è il parasitismo.

B) Accrescimento accelerato del parassita, ovvero sua morte, in ospiti olometabolici contaminati in stadi avanzati dello sviluppo.

Se l'ospite olometabolico viene aggredito in uno stadio giovanile, la larveta del parassitoide attende, come abbiamo visto, che esso abbia raggiunto lo stadio adatto, generalmente quello di massimo sviluppo, per crescere a sua volta. Se invece la parassitizzazione cade proprio in questo momento, che parrebbe quello ideale, l'entomofago, anzichè trarne vantaggio, può andare incontro a vari inconvenienti. Certi Imenotteri Terebranti sono in grado di bloccare subito ogni ulteriore sviluppo dell'ospite e per loro non si hanno conseguenze particolari, salvo quella di presentare un ciclo più rapido grazie, se non altro, alla eliminazione della fase di attesa. Altre specie, carenti di tali possibilità, subiscono invece ripercussioni più o meno notevoli in seguito all'ulteriore evolversi dell'ospite che evidentemente passa, in modo brusco, da una fase di massima idoneità a una di inidoneità assoluta o quasi.

L'andamento di simili parassitizzazioni al limite dell'idoneità dell'ospite è stato studiato da Mellini (1962) e da Mellini e Baronio (1971 e 1972) nella coppia ospite-parassita *Melasoma populi* L.-*Steiniella callida* Meig. Se il Coleottero Crisomelide è parassitizzato negli ultimi 4 giorni di vita larvale

l'alto tenore di ecdisone, caratterizzante questi stadi dell'ospite e che spinge il parassita a mutare fin dai primissimi momenti della sua penetrazione quando ancora il suo accrescimento non è iniziato e comunque anzitempo, che va ricercato il fattore responsabile dei fenomeni soprasedalati.

Dato poi che di norma l'accrescimento del parassita alla II e III età ha luogo in ospiti allo stato di eopupa, anche se la contaminazione ha interessato larve giovani, ne consegue che per il buon andamento dell'azione parassitaria ciò che conta sono le condizioni in cui viene a trovarsi la larvetta endofaga nei primi periodi della sua vita. Ne deriva inoltre che un dato stadio dell'ospite non è idoneo per il parassita in senso assoluto ma lo è relativamente ai vari stadi di quest'ultimo, il quale, ancora una volta, mostra particolari sensibilità ed esigenze nei primi periodi di vita, vale a dire quando esso, in perfetto equilibrio con l'ospite, si comporta da vero parassita, e una ben maggiore adattabilità in seguito quando, passato nella fase steatofaga e sarcofaga, si comporta sostanzialmente come un predatore.

Per i Ditteri Larvevoridi gli stadi eo-, pre- e pupali dell'ospite olometabolico, nei quali pure, sovente, si completa il loro accrescimento, sono dunque inidonei per le larvette *neopenerate*. Questo fatto impedisce lo slittamento in avanti dello sviluppo del parassita nell'ontogenesi della vittima. Lo stadio pupale costituisce cioè una sorta di barriera invalicabile per il passaggio dell'entomofago nell'ospite adulto; in altri termini, le metamorfosi dell'ospite (se di tipo completo) rappresentano una fase insuperabile per il parassita: infatti, a questo punto, o soccombe la vittima (caso generale) ovvero soccombe il parassita od entrambi (nei casi di contaminazione molto avanzata). Fanno eccezione alcune specie (per quanto si sa mezza dozzina in tutto) nemiche di Coleotteri Crisomelidi, le cui larve di I età, in determinate contingenze, anzichè stimulate ad accrescersi con la fine dello sviluppo larvale dell'ospite, come è regola, ne sono invece inibite per cui passano in completa quiescenza attraverso le sue metamorfosi per riprendere la loro attività quando esso è diventato adulto. Negli ospiti eterometabolici invece lo sviluppo procrastinato nelle immagini costituisce la norma. Ma l'interessante relazione tra le diverse modalità di sviluppo del parassita con il differente modello di metamorfosi seguito dalle sue vittime è già stato discusso nel paragrafo precedente.

C) Diapausa dei parassiti indotta dai loro ospiti.

Sovente viene segnalata una perfetta concomitanza tra la diapausa dell'ospite e quella del parassita; mentre il primo si trova spesso in fasi avanzate dello sviluppo, il secondo, di regola, è ancora nelle fasi iniziali e quindi non in grado di nuocere. Ma si tratta in ogni caso di una semplice coincidenza, ovvero può esservi interdipendenza, e cioè un rapporto di causa e di effetto, tra i due arresti?

Certamente la spiegazione più semplice è che entrambi i simbionti rispondano nello stesso modo a certi fattori ambientali, ed in primis al fotoperiodo

che costituisce lo stimolo di gran lunga più importante, responsabile dell'insorgenza dello stato di diapausa, che pertanto si manifesta sincronizzato nella coppia, ma indipendentemente da influenze reciproche (1).

Tuttavia certi fatti, come la constatazione che nell'ambito di una data specie di vittima, negli individui in diapausa la larva parassita non si evolve mentre contemporaneamente in quelli non in diapausa prosegue il suo ciclo, ed inoltre la puntuale corrispondenza di diapause pluriannuali in entrambi i simbionti fanno ritenere che l'arresto dell'entomofago dipenda effettivamente, in vari casi (2), da quello della sua vittima e cioè ne sia una conseguenza. Alcuni Autori hanno più o meno apertamente sostenuto questo principio e in certi casi ne hanno addirittura dimostrato sperimentalmente la validità; per una loro rassegna si consultino Mellini (1969), con particolare riguardo ai Ditteri Larvevoridi, e Neal e Bickley (1971) per quanto concerne gli Imenotteri Terebranti. Di recente il suddetto principio è stato accettato anche nella trattatistica; così Wigglesworth (1972), in un apposito paragrafo dedicato alla diapausa degli Insetti parassiti (e questa discriminazione è già di per sé molto sintomatica), presenta vari casi in cui lo sviluppo dell'endofago è chiaramente condizionato dall'attività dell'ospite.

Posto che sono, in vari casi, le condizioni fisiologiche della vittima ad arrestare l'accrescimento del parassita (3), attraverso quale meccanismo si attua la trasmissione dello stato di diapausa dalla prima nel secondo?

Fin dal 1953 Mellini, studiando la diapausa del Larvevoride *Phytomyptera nitidiventris* Rond. nel Lepidottero Pteroforide *Pterophorus microdactylus* Hb., avanzò l'ipotesi di interferenze di natura ormonale esercitate dal secondo sul primo. Di poi qualche altro Autore ha ammesso questa possibilità, come Schoonhoven (1962) che ha indicato nella grande sensibilità del parassita all'ecdisione dell'ospite la causa della riattivazione della larvetta in diapausa del Larvevoride *Eucarcelia rutilla* Vill. nelle crisalidi del Lepidottero Geometride *Bupalus piniarius* L. e come Neal e Bickley (1971) che ritengono

(1) Un'altra spiegazione (secondo il principio dell'indipendenza), che non di rado ricorre in letteratura, è che la specie parassita comprenda razze monovoltine, che quindi necessariamente entrano in diapausa, e razze polivoltine che non subiscono simili arresti.

(2) In altri per converso si è potuto dimostrare che la diapausa del parassita è indipendente da quella dell'ospite come in certi Imenotteri Terebranti dei generi *Spalangia* Latr., *Cryptus* F. e *Mormoniella* Ashm., nei quali la causa dell'arresto allo stato di larva è di origine materna, dipendendo o dalla dieta della madre, o dalla sua età al momento della ovideposizione, o da una sua esposizione a basse temperature durante la ovogenesi (cfr. Wigglesworth, 1972) ovvero dal particolare fotoperiodo cui è stata esposta (cfr. Vinogradova e Zinovjeva, 1971).

In altri casi, infine, si è appurato che la diapausa del parassita dipende, ad un tempo, da fattori esterni e cioè ambientali in senso lato, nonchè da fattori interni e cioè dalle condizioni fisiologiche dell'ospite (cfr. Vinogradova e Zinojeva, 1972).

(3) Non si può qui non rilevare un certo parallelismo con quanto si osserva in certi Insetti fitofagi la cui diapausa è indotta dallo stato fisiologico della pianta (maturazione dei frutti per le forme carpofaghe, ecc.) e quindi dalla composizione del cibo ingerito.

possibile una diretta stimolazione delle larvette del Braconide *Microctonus aethiops* (Nees) da parte dell'ormone giovanile secreto negli adulti del Coleottero Curculionide *Hypera postica* (Gyll.) che ne è l'ospite.

Premesso che, in linea generale, la diapausa degli stadi postembrionali, quali che siano i fattori ambientali ⁽¹⁾ che l'hanno indotta, è caratterizzata, secondo la generalità degli Autori, da un arresto dell'attività endocrina (in particolare dei corpi allati negli adulti e delle ghiandole toraciche nelle larve e nelle pupe, ed in ogni caso delle cellule neuricrine del protocerebro secernenti l'ormone cerebrale che attiva gli uni e le altre) la supposizione più semplice è, senza peraltro voler generalizzare, che il parassita mutui in più o meno larga misura gli ormoni dall'ospite, per cui quando in quest'ultimo ne cessa la produzione, con conseguente diapausa, anche l'endofago rimane bloccato.

Analogamente, la rottura della diapausa nell'ospite ⁽²⁾, che è segnata dalla ripresa della sua attività ormonale, porrebbe altresì fine al blocco del parassita, essendo quest'ultimo nuovamente rifornito degli ormoni esogeni di cui abbisognerebbe.

L'ipotesi così formulata potrebbe apparire troppo semplicistica ed in realtà lo è, poichè, posto che certi parassiti abbisognino effettivamente degli ormoni dell'ospite, siamo oggi ben lontani dal comprenderne i motivi: è l'apparato endocrino di tali parassiti tendenzialmente atrofico? o è soltanto poco funzionale? o funziona di riflesso a quello dell'ospite nel senso che gli ormoni di quest'ultimo costituiscono una sorta di « stimolo » a produrne di propri?

Non va dimenticato, poi, che secondo alcuni Autori esiste un vero e proprio ormone della diapausa. Scoperto circa una ventina di anni or sono dai giapponesi (cfr. Hasegawa, 1957) e purificato dai medesimi (Hasegawa et alii, 1972) in *Bombyx mori* L. ove, secreto dalle cellule neuricrine del gnatocerebro nelle pupe e nelle femmine prolificanti, determina il blocco della prole allo stato di uovo, sembra presente anche in altri Lepidotteri nei quali agirebbe a livello delle crisalidi (organo bersaglio: le cellule neuricrine del protocerebro) arrestando lo sviluppo dell'adulto (cfr., ad esempio, Maslennikova, 1968; Andrewartha et alii, 1974) ⁽³⁾. In questi casi la dia-

⁽¹⁾ Si astraie qui dall'ipotesi, peraltro oggi pressochè abbandonata, che la diapausa dipenda dall'accumulo di particolari sostanze chimiche di rifiuto capaci di inibire l'accrescimento.

⁽²⁾ Ricordiamo che tale interruzione, in certe coppie, può viceversa accadere proprio ad opera dell'entomofago. Così la parassitizzazione effettuata dall'Imenottero Braconide *Aphaereta minuta* Lees sulle larve del Dittero Calliforide *Lucilia illustris* Meig. pone fine alla diapausa dell'ospite e ne induce un precoce impupamento (cfr. Vinogradova e Zinovjeva, 1972).

⁽³⁾ Merita sottolineare che oggi si sta facendo strada l'ipotesi che, almeno nelle larve mature di certi Lepidotteri, il principale fattore regolante la diapausa sia l'ormone giovanile (cfr. Yagi e Fukaya, 1974; Yin e Chippendale, 1974), di cui in realtà non viene a cessare la produzione durante la diapausa medesima, come invece da altri postulato.

pausa degli endoparassiti potrebbe dipendere, tout court, dall'azione sui medesimi di tale fattore (1).

Così si spiegherebbero facilmente i risultati dell'esperienza di Marchal (1936) che ha visto il Calcidoideo oofago *Trichogramma cacoeciae* March. restare bloccato come larvetta giovane nelle uova in diapausa dei Lepidotteri ospiti, e invece svilupparsi senza arresti in uova che non lo erano. Salt nel 1941, commentando questi reperti, indicava in « some inhibitive substance » non meglio definita, presente nelle uova e ingerita dai parassiti il fattore responsabile della stasi delle une e degli altri. Oggi con la scoperta dell'ormone della diapausa quegli ignoti fattori si possono ritenere identificati.

Concludendo, dunque, la diapausa dei parassiti in ospiti allo stato di uovo, ove l'apparato endocrino non è ancora differenziato, dipenderebbe dalla presenza in essi dell'ormone della diapausa di provenienza materna, in ospiti nei successivi stadi preimmaginali deriverebbe dalla carenza di ecdisione, in ospiti adulti da quella di ormone gonadotropo, ovvero, in tutti gli stadi postembrionali, dalla mancanza dell'ormone cerebrale che attiva la produzione dei suddetti ormoni.

Da ultimo precisiamo che gli stadi in cui il parassita entra in diapausa nell'ospite pure in diapausa (che in molte specie si trova allo stato di larva matura) sono quelli di larva della I età o di II età iniziale (2), cioè gli stessi in cui esso si arresta normalmente quando l'ospite si trova in stadi giovanili, in attesa che quest'ultimo abbia terminato l'accrescimento. Ciò indurrebbe pertanto a ritenere che in definitiva i due fenomeni si identifichino; le differenze tra arresto in ospiti giovani e diapausa in ospiti che si trovano in tale stato sarebbe soltanto di ordine temporale: relativamente breve il primo (misurabile in giorni) notevolmente protratta la seconda (misurabile in mesi).

V. - INFLUENZE ORMONALI DELL'OSPITE SUL COMPORTAMENTO DELLE LARVE PARASSITE.

È noto da tempo come nei Vertebrati vari ormoni possano influire sul comportamento. Orbene fenomeni simili sono, da circa una quindicina di anni, sistematicamente scoperti e studiati anche negli Insetti. Basti consultare al riguardo gli importantissimi lavori di sintesi di Truman e Riddiford

(1) A tale possibilità accennano brevemente anche McNeil e Rabb (1973) che studiano iperparassiti, non solo ectofagi, ma anche caratterizzati da una diapausa allo stato di larva matura e di pupa, vale a dire entomofagi che non si trovano certamente nelle condizioni migliori per subire un'azione ormonale da parte dell'ospite.

(2) Non ci interessano qui i casi, peraltro numerosi, in cui il parassita entra in diapausa come larva matura o in stadi successivi, dato che in tali evenienze esso è ormai svincolato dalla vittima che è già stata distrutta. Non si vuole, però, con questo, escludere categoricamente la possibilità di effetti differiti nel ciclo di sviluppo dell'entomofago.

(1973) e Riddiford e Truman (1974). I suddetti Autori, premesso che negli Esapodi gli ormoni sono implicati nella regolazione del comportamento in misura maggiore ⁽¹⁾ che negli altri gruppi animali sia Vertebrati che Invertebrati, dimostrando con ciò un alto grado di interazione tra il sistema endocrino e quello nervoso, trattano i tipi di effetto esercitati dagli ormoni stessi in vari settori del comportamento (nella riproduzione, fototassi, geotassi, filatura del bozzolo, ecc.), il loro modo di azione a livello del sistema nervoso centrale e periferico, nonché le variazioni comportamentali indotte dalla somministrazione di ormoni esogeni ovvero dall'impianto e dall'espianto di ghiandole endocrine attive. Praticamente tutti gli ormoni degli Insetti possono essere implicati in questi fenomeni; infatti influenze sul comportamento sono state dimostrate per l'ormone giovanile (in particolare nella sfera sessuale), per l'ecdisione, per i secreti delle cellule neuricrine del protocerebro nonché del gnatocerebro; anzi certi secreti sembrano addirittura esplicare esclusivamente funzioni connesse col comportamento. Va aggiunto poi che, oltre al sistema neuroendocrino e alle ben note ghiandole endocrine, vi sono altri organi che svolgono attività endocrine secondarie agendo sul comportamento (ad esempio: spermateca, borsa copulatrice, ecc.).

Certi ormoni possono suscitare una risposta comportamentale rapida e diretta, senza cioè l'intervento di stimolazioni sensoriali esterne; altri invece, e sono queste le modalità più comuni, hanno un effetto lento modificando l'intensità della risposta del sistema nervoso, per cui il medesimo stimolo provoca risposte comportamentali diverse secondo che siano presenti o assenti tali ormoni.

Ora in base a questi reperti si può tentare, anche se per il momento con approccio alquanto rudimentale, di spiegare certe variazioni del comportamento della larva ⁽²⁾ parassita entro il corpo dell'ospite, in relazione allo stadio di quest'ultimo.

Mellini (1967) notò che se il Dittero Larvevoride *Meigenia mutabilis* Fall., nemico, fra le altre, delle larve del Coleottero Crisomelide *Plagioder a versicolor* Laich., parassitizza queste ultime verso la fine dell'accrescimento, le larvette endofaghe finiscono generalmente col soccombere nelle fasi iniziali della II età nell'ospite trasformatosi nel frattempo in pupa. Di regola nell'ospite larva il parassita induce la formazione di un imbuto respiratorio tegumentale secondario mentre si trova ancora alla I età; ma se l'ospite viene aggredito verso la fine della vita larvale, così che riesce ad impuparsi, la larvetta del parassita non forma più l'imbuto; essa continua a vagare nel corpo della vittima, non passa dalla fase plasmofaga a quella sarcofaga e purtuttavia fa perire l'ospite dilacerandone i visceri e finendo in seguito col

⁽¹⁾ Essi definiscono addirittura « profound and dramatic » gli effetti che gli ormoni determinano sul comportamento degli Insetti.

⁽²⁾ Nelle larve, che in paragone agli adulti mostrano un repertorio comportamentale molto ridotto, lo studio delle influenze ormonali sul comportamento è appena iniziato.

perire a sua volta. Evidentemente la pupa non è più idonea allo sviluppo di questo endofago in quanto in essa il comportamento della larveta diviene aberrante. Ora, considerato che: I) gli ormoni dell'ospite possono agire sul parassita, II) gli ormoni possono modificare il comportamento agendo sul sistema nervoso, III) il bilancio ormonale delle larve differisce notevolmente da quello delle pupe, si può arguire, come ipotesi di lavoro, che la deviazione comportamentale « suicida » del parassita alla I età, dipenda dalla particolare situazione ormonale che si verifica nello stadio pupale dell'ospite ⁽¹⁾. Siccome la pupa è caratterizzata dalla mancanza di ormone giovanile e da un tasso più o meno elevato e continuo di ecdisione, si giungerebbe alla conclusione che è o l'assenza del primo o la forte concentrazione del secondo il fattore che fuorvia dal suo comportamento standard il giovane parassita, il quale pertanto non induce la formazione dell'imbuto respiratorio, struttura che, garantendogli il rifornimento di ossigeno, gli permette di compiere lo sviluppo larvale.

Altra variazione comportamentale in ospiti allo stadio di pupa è stata da me segnalata nella coppia *Plagiodera versicolor* Laich.-*Ptilopsina nigri-squamata* Zett. La parassitizzazione viene sempre condotta sulle larve di tale Coleottero Crisomelide, ma in questo caso il Larvevoride, a differenza del precedente, può, in certe contingenze, procrastinare lo sviluppo nell'ospite adulto (Mellini, 1957 e 1971). Orbene in tale evenienza il planidio non solo cessa di nutrirsi ma resta completamente immobile, pur essendo libero (la specie non induce imbuto), in questa o quella parte del corpo dell'ospite per tutta la durata dello stadio pupale ⁽²⁾; lo sviluppo sarà ripreso solo quando la *Plagiodera* avrà raggiunto lo stadio di adulto attivo ⁽³⁾.

Anche per questa coppia si possono, per il momento, fare soltanto supposizioni sul meccanismo ormonale attraverso il quale si attuerebbe la dominanza dell'ospite sul comportamento del parassita. È la forte carica di ecdisione della pupa che esplica un effetto « tossico » « paralizzante » sulla giovanissima larveta del parassita ⁽⁴⁾, oppure è la mancanza di ormone giovanile,

⁽¹⁾ Fin da allora accennai, sia pure marginalmente, all'ipotesi che il comportamento aberrante dell'endofago fosse da attribuire alla particolare endocrinologia dell'ospite pupa (Mellini, 1967).

⁽²⁾ Si noti l'eccezionalità del presente caso: il parassita si arresta proprio in quegli stadi dell'ospite (larva matura e pupa) nei quali, secondo la regola generale, viene invece rimosso il blocco degli endofagi penetrati in precedenza.

⁽³⁾ Viene così elusa quella che è la norma comune e cioè durata dell'accrescimento larvale del parassita tanto più breve quanto più è avanzato lo stadio larvale dell'ospite al momento della contaminazione.

⁽⁴⁾ Shigematsu et alii (1974) hanno, ad esempio, rilevato che l'accumulo di alcuni fito-ecdisoni in certi fitofagi, che li assumono direttamente dalle piante, può determinare una interruzione dei cicli vitali, se non intervengono fenomeni di decomposizione dei medesimi e quindi di detossificazione.

di cui essa forse abbisogna? Certo è che il planidio viene sbloccato quando nell'ospite, divenuto adulto, riprende l'attività dei corpi allati con funzione gonadotropica; ma si è anche visto che l'ecdisione agisce sul sistema nervoso deprimendo l'attività motoria dell'insetto, attività incompatibile con la muta che l'ecdisione appunto induce come fenomeno primario, per cui potrebbe risalire all'« eccesso » di quest'ultimo, piuttosto che alla mancanza del primo, la causa della quiescenza del planidio di *Ptilopsina* nelle pupe dell'ospite.

Più in generale può essere addirittura ipotizzato, nel caso della induzione di imbuti respiratori secondari, siano essi tegumentali o tracheali, che sia in qualche modo il bilancio ormonale dell'ospite che « spinge » il parassita ad indurli, visto che in molte specie tali imbuti vengono formati solo quando la vittima ha raggiunto un determinato stadio (e in certi casi non più, quando lo ha oltrepassato) e quindi una particolare situazione endocrina.

Ma la questione è certamente assai ingarbugliata non solo perchè la risposta ad un dato stimolo può variare secondo la specie del parassita, ma anche per il fatto che, come sottolineano Truman e Riddiford (1973) non è sempre facile distinguere tra effetti determinati da un ormone nel contesto prettamente fisiologico e effetti sul comportamento. Così l'ecdisione dell'ospite, oltre a sbloccare il parassita, come si è visto nel capitolo precedente (effetti sulla fisiologia), sembra altresì, in molti casi, scatenare una attività trofica frenetica ed indiscriminata che in breve conduce a morte l'ospite (effetti sul comportamento). Se infatti si vanno ad esaminare, come ha fatto Mellini (1962), i casi di sopravvivenza delle vittime all'esodo dei loro Larvevoridi parassiti (che pertanto non hanno svolto attività distruttiva), si osserva che tali casi sono di gran lunga più numerosi tra gli eterometaboli (in cui lo sviluppo è sempre rimandato nelle immagini) e tra gli olometaboli adulti, vale a dire laddove l'ecdisione manca.

In conclusione dunque il bilancio ormonale dell'ospite non soltanto dominerebbe la larva endofaga del parassita nella sfera più strettamente fisiologica del ritmo di sviluppo, ma altresì, in qualche misura, in quella più propriamente comportamentale.

VI. - CONSIDERAZIONI FINALI.

L'ipotesi delle interferenze ormonali tra ospiti e parassiti e in particolare dei primi sui secondi, che a quanto pare costituiscono il fenomeno più generale, induce a varie considerazioni. Limitiamoci a pochi cenni.

Idoneità dell'ospite. Salt (1938), che ha finemente analizzato il concetto di idoneità dell'ospite in riguardo ai parassitoidi, riferendosi alle esigenze delle larve endofaghe distingue, accanto ad una idoneità fisica, una idoneità chimica la quale si manifesta a due livelli e cioè come ambiente di vita e come cibo. Questo grande pioniere nello studio sperimentale del parasitismo degli Insetti entomofagi, pur riconoscendo che non era possibile, a quei tempi, identificare i fattori chimici caratterizzanti gli ospiti idonei e

quelli non idonei, concludeva che essi andavano ricercati non tanto nella « gross chemistry » dell'ospite quanto piuttosto in « minute quantities of subtle substances ». Orbene, concordemente, i risultati del presente lavoro sembrano indicare negli ormoni della vittima almeno una parte di quei « sottili » fattori chimici (1).

In conclusione proponiamo di inserire il bilancio ormonale dell'ospite tra i fattori della sua idoneità rispetto ad un dato parassita. Ma poichè tale bilancio varia nel corso della ontogenesi, può variare l'idoneità della specie ospite rispetto alla specie parassita, e più precisamente in rapporto ai suoi vari stadi, che, a quanto abbiamo visto, presentano esigenze diverse. Così, come Mellini e Baronio (1972) hanno mostrato, per certi Larvevoridi nemici di larve di Coleotteri Crisomelidi, l'idoneità dell'ospite in riguardo alla larvetta endofaga di I età tende ad annullarsi man mano esso si avvicina alla maturità larvale, che pure è uno stadio perfettamente idoneo per gli stessi parassiti qualora pervenuti in fasi di sviluppo più avanzate.

Probabile riduzione del sistema endocrino nelle larve parassite come adattamento alla vita parassitaria. Ammesso, come ci pare di avere dimostrato, che la giovane larva del parassita abbia bisogno, in molti casi, di essere « stimolata » dagli ormoni dell'ospite, c'è da chiedersene il motivo. Fra le altre, una supposizione suggestiva è che il suo sistema endocrino sia a qualche livello, almeno pro tempore, bloccato fisiologicamente ovvero atrofizzato morfologicamente in vario grado. Simili ipotetici interessantissimi casi di adattamento alla vita parassitaria (la quale sovente, com'è ben noto, porta all'involutione di questi o quegli organi) potrebbero ad esempio essere studiati esaminando comparativamente l'apparato endocrino in due famiglie di Ditteri zoofagi strettamente affini, quella dei Sarcofagidi e quella dei Larvevoridi (2). Infatti mentre nei primi, gruppo comprendente in prevalenza forme zoonecrofaghe e zoosaprofaghe e dove il fenomeno parassitario è appena abbozzato, la larvetta endofaga appare indipendente dalla fisiologia dell'ospite, nei secondi invece, famiglia composta esclusivamente di specie parassite altamente evolute, la dipendenza fisiologica dalla vittima è spesso, almeno negli stadi iniziali, assai spinta.

(1) A circa 40 anni dal citato lavoro di Salt le ricerche sugli aspetti biochimici delle relazioni tra ospite e parassita, si trovano ancora nelle fasi iniziali; esse tuttavia cominciano a segnalare l'importanza della composizione degli acidi grassi (Thompson e Barlow, 1974) e quella degli aminoacidi (Bonnot e Delobel, 1970) per l'idoneità chimica dell'ospite.

(2) Fenomeni « anomali » a livello endocrinologico in larve parassite sono già stati segnalati da Chang (1972) il quale ha trovato che, legando dietro il cervello larve mature del Larvevoride *Lespesia archippivora* (Riley) si ottiene, contrariamente alla regola generale, la tannizzazione del tegumento posteriormente alla legatura medesima anzichè anteriormente. È sintomatico il fatto che l'Autore si chieda se tale fenomeno sia comune per le forme parassite comprese tra i Ditteri superiori.

Certo è, poi, che mentre con diete artificiali o semiartificiali allestite senza l'aggiunta di ormoni si è ottenuto lo sviluppo completo di certi Sarcofagidi parassiti (si confronti House, 1954), non si è invece riusciti ad allevare, oltre un certo stadio, i Larvevoridi (si confrontino Grenier et alii, 1974 e 1975).

Queste considerazioni possono suggerire importanti indicazioni di ordine pratico quali l'opportunità di aggiungere debite dosi di ormoni alle diete sintetiche destinate all'allevamento di larve parassite, al fine di supplire alla assai probabile deficienza endocrinologica dei medesimi, ovvero a loro richieste particolarmente elevate rispetto alle forme libere.

Per quanto mi consta questa via è stata finora tentata solo da Nenon (1972) il quale, come si è in precedenza riferito, semplicemente immettendo nel substrato di coltura degli embrioni, prima, e al pabulum delle larve, poi, piccole dosi di ormone giovanile e di ecdisone è riuscito a rendere le diete semiartificiali idonee per l'allevamento completo dell'Imenottero Encirtide *Ageniaspis fuscicollis* Dalm.

L'ipotesi discussa nel presente lavoro sembra aprire, a nostro avviso, un fecondo campo di indagini non solo per l'interpretazione dei rapporti fisiologici tra ospite e parassita, ma anche per approfondire le nostre conoscenze di endocrinologia degli Insetti potendo la larveta del parassita funzionare come una sorta di test biologico.

Le tecniche cui si può ricorrere per l'indagine sperimentale sono varie. Si tratta di operazioni comunemente effettuate in endocrinologia ed intese o ad innalzare il tasso di un dato ormone (punti *a, b, c, d*) ovvero a deprimerlo (punti *e, f*): *a*) somministrazione artificiale di ormoni di sintesi (magari marcati) all'ospite; *b*) trasfusioni nell'ospite di emolinfa proveniente da altri stadi del medesimo ovvero parabiosi; *c*) trapianto nell'ospite di ghiandole endocrine di altri stadi; *d*) somministrazione diretta di ormoni a larve parassite mediante allevamento delle medesime su diete artificiali o semiartificiali; *e*) ablazione o comunque distruzione delle ghiandole endocrine dell'ospite; *f*) isolamento di ghiandole endocrine dell'ospite tramite legature.

A nostro avviso i tempi per uno studio sistematico ed approfondito degli argomenti qui discussi sono già maturi e la loro importanza veramente eccezionale. A questo punto occorre soltanto realizzare una stretta collaborazione tra parassitologi ed endocrinologi per la risoluzione del problema comune.

R I A S S U N T O

In questo lavoro viene documentata ed approfondita l'ipotesi, già suggerita dall'autore in precedenti pubblicazioni (a cominciare dal 1953), che il meccanismo causale delle influenze esercitate dagli ospiti sui parassiti vada ricercato in azioni di natura ormonale esplicate dai primi sulle larvette giovani dei secondi.

Presentate le basi teoriche del passaggio degli ormoni dall'ospite alla larva del parassitoide, si esaminano i dati bibliografici più recenti a sostegno del principio della dipen-

(a 24-26 °C e 65-70% U.R.) lo sviluppo del Larvevoride ne resta notevolmente accelerato ⁽¹⁾ e contemporaneamente i suoi pupari progressivamente nanizzati man mano diminuisce l'intervallo tra il momento della contaminazione e il raggiungimento dello stato eopupale; se la parassitizzazione cade sulle eopupe le dimensioni dell'entomofago si riducono ulteriormente e comincia a manifestarsi nel contempo una forte mortalità che diviene poi totale per contaminazioni interessanti le pupe.

Quali sono i fattori che determinano simili effetti in ospiti olometabolici parassitizzati in fasi tanto avanzate dello sviluppo?

Bonnot e Delobel (1970), che hanno parimenti visto soccombere le larve giovani del Larvevoride *Phryxe caudata* Rond. nel Lepidottero *Galleria mellonella* L. se la parassitizzazione viene effettuata su larve già imbozzolate, fanno dipendere il mancato sviluppo del parassita dalla particolare aminoacidemia di questo stadio (carente in particolare di glutamina e di istidina in seguito alla emissione di seta), dato che le larve di I età, mancando di enzimi proteolitici, trovano negli aminoacidi dell'emolinfia dell'ospite il loro principale nutrimento. Il determinismo risiederebbe dunque in fattori nutrizionali.

Negli ospiti Coleotteri, che non emettono seta e nei quali i parassiti penetrati in fasi troppo avanzate soccombono alla II e III età larvale (quindi superato il periodo critico rappresentato dalla I età), Mellini e Baronio (1971, 1972) ritengono che i suddetti effetti siano riferibili ad influenze di ordine ormonale. In realtà la larvetta del parassita, che deve crescere, viene a trovarsi d'acchito, fin dall'inizio, in un ambiente ormonale propizio per le metamorfosi (tasso elevato di ecdisione, assenza di ormone giovanile). Dal contrasto tra le proprie esigenze e la spinta esogena che essa riceve ⁽²⁾ deriverebbero i suddetti fenomeni di sviluppo accelerato (fino a dimezzare il tempo impiegato per arrivare alle soglie della III età) accompagnati da nanizzazione ⁽³⁾, ovvero, per stadi di sviluppo dell'ospite più avanzati (spessissimo nelle eopupe e sempre nelle pupe), la morte ⁽⁴⁾. In particolare è nel-

⁽¹⁾ Fenomeni simili di accrescimento rapido del parassita in ospiti contaminati verso la fine della vita larvale sono stati segnalati anche in riguardo agli Imenotteri Terebranti; si consultino al riguardo Smilowitz e Iwantsch (1973).

⁽²⁾ È noto che se si applicano forti dosi di ecdisoidi a stadi preimmaginali si induce, di solito, un'accelerazione dei cicli di muta (cfr. Slama et alii, 1974).

⁽³⁾ Si è osservato che l'ecdisione stimola un impupamento precoce in larve dell'ultima età alle quali sia stato somministrato per via orale (Schneiderman et alii, 1970).

⁽⁴⁾ A differenza di quanto si è ottenuto in riguardo ad Insetti di altri ordini, nei Ditteri non è stato possibile aumentare o diminuire il numero delle mute con un opportuno uso di ormoni, ma soltanto accelerazioni o ritardi nell'ambito del modello standard di sviluppo. Così Bodnaryk (1971) iniettando 0,2-2 µg di ecdisterone pro capite in larve dell'ultima età di *Sarcophaga bullata* Parker è riuscito semplicemente ad anticipare la formazione del pupario. È evidente il parallelismo tra i risultati conseguiti dal suddetto Autore, mediante somministrazione artificiale dell'ormone della muta, e quelli ottenuti da noi mediante somministrazione naturale dello stesso, cioè tramite l'ospite.

denza più o meno spinta del parassita dal bilancio ormonale della sua vittima, non solo in riguardo agli Insetti entomofagi ma anche ai rapporti parassitari intercorrenti tra Esapodi ed altri gruppi animali. Sono altresì presi in considerazione i reperti relativi all'aspetto opposto del fenomeno, e cioè concernenti le interferenze a livello endocrino esercitate dal parassita sull'ospite.

Con particolare riguardo ai Ditteri Larvevoridi vengono discussi i seguenti fenomeni:

A) Arresto dell'accrescimento delle giovanissime larve del parassita in stadi giovanili dell'ospite e successivo sblocco in stadi avanzati del medesimo. Premesso che tale meccanismo adattativo consente di allargare notevolmente il numero degli stadi dell'ospite suscettibili di essere proficuamente attaccati, si giunge alla conclusione che le larvette parassite, inizialmente quiescenti, sembrano essere stimolate ad accrescersi dall'ecdisione esogeno negli ospiti olometabolici, che seguono lo stesso modello di sviluppo postembrionale dei parassiti, e dall'ormone giovanile in ospiti eterometabolici che presentano invece un modello antitetico di ontogenesi; agli endofagi che si sviluppano nell'ospite larva, le tappe del suo accrescimento sono efficacemente segnalate dalle « scariche » di ecdisione, per quelli che procrastinano l'accrescimento nell'ospite adulto il segnale è dato dall'ormone giovanile che ricompare con alti livelli negli stadi immaginali.

Si conclude che nel corso dell'evoluzione deve essersi verificato un adattamento dei parassiti agli ormoni delle loro vittime, attraverso la selezione di meccanismi mediante i quali i primi, anziché restarne in qualche modo danneggiati, finiscono col trarne vantaggio, e, primo fra tutti, l'agganciamento del proprio ritmo di sviluppo e del proprio ciclo a quelli dell'antagonista. Più in generale viene adombrata l'ipotesi che proprio l'inizio della dipendenza ormonale dell'entomofago dalle sue vittime, con la conseguente oligofagia e la sincronizzazione fisiologica, sia uno dei principali fattori che hanno contribuito al passaggio da quella forma più grossolana e generica di zoofagia che è il predatorismo a quella assai più fine e sofisticata che è il parassitismo.

B) Accrescimento accelerato del parassita, ovvero sua morte, in ospiti olometabolici contaminati in stadi avanzati dello sviluppo. Se il parassita penetra in ospiti pervenuti oramai verso la fine della vita larvale, e cioè proprio nello stadio che di norma viene atteso e distrutto, esso resta nanizzato, ovvero perisce. Si ritiene che la causa di ciò risieda nel profondo contrasto tra i bilanci ormonali dei due simbionti, uno orientato verso le metamorfosi e l'altro a dare inizio all'accrescimento larvale. Lo stadio pupale dell'ospite costituisce quindi, di norma, una sorta di barriera invalicabile per il passaggio dell'entomofago nell'ospite adulto: o soccombe la vittima (caso generale) ovvero soccombe il parassita od entrambi (nei casi di contaminazione assai avanzata).

C) Diapausa dei parassiti indotta dai loro ospiti. Posto che, in vari casi, sono le condizioni fisiologiche delle vittime a non consentire l'accrescimento dei parassiti, si suppone che la diapausa di questi ultimi in ospiti allo stadio di uovo, ove l'apparato endocrino non è ancora differenziato, dipenda dalla presenza in essi dell'ormone della diapausa di provenienza materna; in ospiti nei successivi stadi preimmaginali deriverebbe dalla carenza di ecdisione, in ospiti adulti da quella di ormone gonadotropo, ovvero, in tutti gli stadi postembrionali, dalla mancanza dell'ormone cerebrale che attiva la produzione dei suddetti secreti.

Poiché il parassita entra in diapausa, nell'ospite pure in diapausa, allo stato di larva di I o di II età iniziale, cioè in quegli stessi in cui esso si arresta normalmente quando l'ospite si trova in stadi giovanili, in attesa che quest'ultimo abbia terminato l'accrescimento, si ritiene che in definitiva i due fenomeni si identifichino; le differenze, tra arresto in ospiti giovani e diapausa in ospiti che si trovano in tale stato, sarebbero soltanto di ordine temporale: relativamente breve il primo (misurabile in giorni) notevolmente protratta la seconda (misurabile in mesi).

D) *Influenze ormonali dell'ospite sul comportamento delle larve parassite.* Considerata l'enorme importanza degli ormoni sulla etologia degli Esapodi, viene cercato un nesso tra certi comportamenti delle larvette endofaghe ed il bilancio ormonale delle loro vittime. In riguardo agli imbuti respiratori secondari dei Ditteri Larvevoridi vengono ipoteticamente indicati nel bilancio ormonale dell'ospite i fattori che spingono il parassita ad indurli, visto che in molte specie tali imbuti vengono formati solo quando la vittima ha raggiunto un determinato stadio (e non più quando viene oltrepassato) e quindi in una particolare situazione endocrina. Inoltre, mentre negli ospiti allo stato di larva il comportamento dell'endofago è quasi sempre distruttivo, negli ospiti adulti (e quindi in presenza di un bilancio ormonale assai diverso) esso consente spesso la loro sopravvivenza, anche se temporanea, al suo esodo.

Viene quindi concluso che il bilancio ormonale dell'ospite non soltanto dominerebbe la larvetta endofaga del parassita nella sfera più strettamente fisiologica del ritmo di sviluppo, ma altresì, in qualche misura, in quella più propriamente comportamentale.

In definitiva si propone di includere il bilancio ormonale dell'ospite tra i principali fattori della sua idoneità chimica nei riguardi del parassita; ma poichè tale bilancio varia nel corso dell'ontogenesi, ne consegue che un dato stadio dell'ospite non è idoneo per il parassita in senso assoluto, ma lo è relativamente ai vari stadi di quest'ultimo, il quale mostra particolari sensibilità ed esigenze nei primi periodi di vita, quando esso, in perfetto equilibrio con la vittima, si comporta da vero parassita, e una ben maggiore adattabilità in seguito quando, passato nella fase steatofaga e sarcofaga, si comporta sostanzialmente come un predatore.

Come conseguenza pratica dell'ipotesi qui elaborata, si suggerisce di aggiungere opportune dosi di ormoni alle diete artificiali e semiartificiali che da più parti si sta tentando di allestire per l'allevamento dei parassitoidi.

Da ultimo viene auspicata una stretta collaborazione tra parassitologi ed endocrinologi per lo studio del comune problema.

Studies on Diptera Larvaevoridae. XXV. On hormonal determination of the hosts' influence on their parasites.

S U M M A R Y

This paper gives further documentation and a more in-depth study of the hypothesis, which was already suggested by the author in previous papers since 1953, that the influences of the hosts on their parasites can be related to a hormonal action of the former on the young larvae of the latter.

The theoretical basis for the passage of the hormones from the host to the larva of the parasite are discussed. A review of the most recent literature is given in support to the more or less important dependance of the parasite on the hormonal balance of its victim, not only with respect to entomophagous insects but also to the parasitic relationship between Exapoda and other animal groups. The reports about the interference at an endocrine level by the parasite on the host are also examined.

The following phenomena are discussed with particular regard to the Larvaevoridae.

A) The arrested growth of the young parasitic larvae in the early stages of the host and the successive resumption in advanced stages of the same. This adaptive mechanism permits a considerable increase in the number of stages in which the host is susceptible to an effective attack. The parasitic larvae seem to be stimulated in their growth by the

exogenous ecdysone in the holometabolic hosts, whose postembryonic growth follows the same scheme as that of the parasites. In the heterometabolic hosts, which follow a different model of ontogenesis, the growth of the parasitic larvae seems to be stimulated by the gonadotropic hormone of the adult. The various growth stages are efficiently indicated to the endophages which develop in the host larvae by ecdysone discharges. For those who postpone their growth in the adult host, the signal is given by the juvenile hormone, which reappears at high levels in the adult stage.

It can be concluded that during their evolution the parasites must have adapted themselves to the hormones of the victims, by the selection of the mechanisms through which the former, instead of being damaged in any way, can obtain an advantage, and, most important, the attachment of their own rate of development and annual cycle to that of the host. In general, we may suppose that the beginning of the hormonal dependence of the entomophagous insects on their victims, with consequent oligophagia and physiological synchronization, is one of the most important factors that contributed to the passage from that more coarse and generic form of zoophagia called predatorism to that much more refined and sophisticated relationship called parasitism.

B) Accelerated growth of the parasite, or its death, in holometabolic hosts contaminated in advanced growth stages. If the parasite penetrates nearly full-grown larvae, i.e. exactly the stage which is usually awaited and destroyed, it remains dwarfed, or perishes. We believe that this is due to the deep contrast between the hormonal balance of the two symbionts, one oriented towards the metamorphosis and the other about to begin its larval growth. The pupal stage of the host therefore, usually constitutes a kind of insuperable barrier to the passage of the entomophage in the adult host: either the victim succumbs (general case) or else the parasite succumbs or both of them (in case of advanced contamination).

C) Diapause of the parasites caused by their hosts. It is well known that, in many cases, the physiological conditions of the victim do not permit the parasite's growth. It can be assumed that the diapause of the parasite in the egg of the host, where the endocrine apparatus is not yet differentiated, depends upon the presence of the diapause hormone of maternal origin in them; in hosts in the following pre-imaginal stages, this would depend on the lack of ecdysone; in adult hosts on the lack of the gonadotropic hormone, or, in all the post-embryonic stages, on the lack of the cerebral hormone which activates the production of the above secretions.

In the diapausing host the parasite enters into diapause, at the first or at the beginning of the second larval stage, i.e. in the same ones during which it normally stops its growth in young hosts, while waiting for the latter to terminate its growth. Therefore it is believed that the two phenomena actually coincide. The differences between the arrested growth in young hosts and diapause in diapausing hosts, would only be of a temporal nature: relatively short in the first case (measurable in days) and considerably longer in the latter (measurable in months).

D) Hormonal influence of the host on the behaviour of the parasitic larvae. Considering the enormous importance of the hormones on the ethology of the Exapoda, we looked for a link among some behavioral aspects of the young endophagous larvae and the hormonal balance of their victims. With regard to the secondary respiratory funnels of the Larvaevoridae, the hormonal balance of the host is hypothetically indicated as the factor that forces the parasite to cause them. In fact, in many species these funnels are only formed when the victim has reached a certain stage (and not when the stage has passed) and therefore in a particular endocrine situation. Also, whereas in victims in the larval stage the behaviour of the parasite is almost always destructive, in the adult hosts (and therefore in presence of a very different hormonal balance) this often permits their survival, even though temporary, after its departure.

It is thus concluded that the host's hormonal balance can not only dominate the growth rate of the young endophagous larva but also, to a certain extent, its behaviour.

Finally we suggest to include the host's hormonal balance among the most important factors in determining its chemical suitability to the parasite. But since this balance varies during the ontogenesis, it follows that a given stage of the host is not suitable for the parasite in absolute, whereas it is in relation to the various stages of this latter. The parasite, indeed, shows particular sensitivity and needs during the first stages of life, when, in perfect equilibrium with the victim, it behaves like a true parasite; its adaptability is much greater later on when, during the steatophagous and sarcophagous phases, it behaves substantially like a predator.

As a practical consequence of the hypothesis elaborated in this paper, it is suggested that suitable doses of hormones should be added to the artificial and semi-artificial diets which some workers are developing in order to rear parasitoids.

We also express the hope of close collaboration between parasitologists and endocrinologists in order to study these common problems.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- AKAI H., KOBAYASHI M., 1971. — Induction of prolonged larval instar by the juvenile hormone in *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae). - *Appl. Ent. Zool.*, 6: 138-139.
- ANDREWARTHA H. G., MIETHKE P. M., WELLS A., 1974. — Induction of diapause in the pupa of *Phalaenoides glycinae* by a hormone from the suboesophageal ganglion. - *J. Insect Physiol.*, 20: 679-701.
- BELINSKAYA V. Z., 1973. — Permeability of first-stage larvae of *Hypoderma bovis* De Geer integument for amino acids tagged with radioactive isotopes. - *Parasitologia*, 7: 116-122.
- BELYAEVA T. G., 1972. — Influence of parasitism of Phasinae on the neurosecretory cells and corpora allata of *Eurygaster integriceps*. - *Zool. Zh.*, 51: 1491-1498.
- BILIOTTI E., DAUMAL J., HAM R., 1971. — Quelques aspects de la spécificité parasitaire: le parasitisme de *Galleria mellonella* L. (Lep., Pyralidae) par *Phanerotoma flavitesticata* Fl. (Hym., Braconidae) et *Phryxe caudata* Rond. (Dipt., Tachinidae). - *Proc. XIII Int. Congr. Ent.*, Moscow 1968, 2: 130-131.
- BILIOTTI E., 1972. — Relations physiologiques entre quelques Insectes entomophages et leurs hôtes. - *Folia ent. Mexicana*, nn. 23-24: 73-74.
- BODNARYK R. P., 1971. — Effect of exogenous molting hormone (ecdysterone) on β -alanyl-L-tyrosine metabolism in the larva of the fly *Sarcophaga bullata* Parker. - *Gen. comp. Endocrinol.*, 16: 363-368.
- BONNOT G., 1970. — Aspects de la nutrition protidique de *Phryxe caudata*. - *Communications du Groupe de Travail « Relations hôte-parasite »*, Versailles, 1970, pp. 1-2.
- BONNOT G., DELOBEL B., 1970. — Etude de la nutrition azotée de *Phryxe caudata* R. tachinaire parasite de *Thaumetopoea pityocampa*. I. Comparaison des aminoacidémies de deux hôtes possibles: « *T. pityocampa* » et « *G. mellonella* » à différents stades physiologiques. - *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 2: 595-605.
- BRANDENBURG J., 1956. — Das endokrine System des Kopfes von *Andrena vaga* Pz. (Ins. Hymenoptera) und Wirkung der Stylopisation (*Stylops*, Ins. Strepsipt.). - *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 45: 343-364.
- BURDETTE W. J., 1972. — Hormonal heterophyly, invertebrate endocrinology, and phytohormones. - *Cancer Res.*, 32: 1088-1090.
- CALS-USCIATI J., 1969. — Influence de l'état physiologique de l'hôte *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera) sur le développement du parasite *Opius concolor* Szepi. (Hymenoptera). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 269: 342-344.

- CAALS-USCIATI J., 1970. — Effets réciproques entre le développement de l'hôte, *Ceratitis capitata* et celui de son parasite, *Opius concolor*. - *Communications du Groupe de Travail « Relations hôte-parasite »*, Versailles, 1970, pp. 11-15.
- CAMORS F. B. jr., PAYNE T. L., 1972. — Response of *Heydenia unica* (Hymenoptera: Pteromalidae) to *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae) pheromones and a host-tree terpene. - *Ann. Ent. Soc. America.*, 65: 31-33.
- CHANG F., 1972. — The effect of ligation on tanning in the larva of a tachinid parasite, *Lespesia archippivora*. - *J. Insect Physiol.*, 18: 729-735.
- CHINO H., GILBERT L. I., SIDDALL J. B., HAFFERL W., 1970. — Studies on ecdysone transport in insect haemolymph. - *J. Insect Physiol.*, 16: 2033-2040.
- CLEVELAND L. R., BURKE A. W. jr., KARLSON P., 1960. — Ecdysone induced modifications in the sexual cycles of the Protozoa of *Cryptocercus*. - *J. Protozoology*, 7: 229-239.
- CORBET S. A., 1968. — The influence of *Ephestia kuehniella* on the development of its parasite *Nemeritis canescens*. - *J. Exp. Biol.*, 48: 291-304
- DAVEY K. G., HOMINICK W. M., 1973. — Endocrine relationships between nematodes and their insect hosts. A review. - *Exp. Parasitol.*, 33: 212-225.
- DUPUIS C., 1963. — Essai monographique sur les Phasiinae (Diptères tachinaires parasites d'Hétéroptères). - *Mem. Mus. natl. Hist. nat.*, 26: 1-461.
- EL-IBRASHY M. T., 1970. — Insect hormones and analogues: chemistry, biology and insecticidal potencies. - *Z. angew. Ent.*, 66: 113-144.
- FERRAN A., DAUMAL J., 1973. — Conséquences sur les larves d'*Anagasta kuehniella* Zeller (Lep. Phycitidae) de l'élimination précoce par le froid de son endoparasite *Phanerotoma flavitesticata* Fischer (Hym. Braconidae). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 277: 869-872.
- FISHER F. M., SANBORN R. C., 1964. — *Nosema* as a source of juvenile hormone in parasitized insects. - *Biol. Bull.*, 126: 235-252.
- FÜHRER E., 1972. — Eine parasitär bedingte Entwicklungshemmung der Flügel-imaginalscheiben in den Larven von *Epiblema tedella* Cl. (Lep., Tortricidae). - *Z. angew. Ent.*, 71: 113-120.
- GRENIER S., DELOBEL B., BONNOT G., 1974. — Développement et croissance pondérale de *Phryxe caudata* Rond. (Diptera, Tachinidae) sur *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera). Influence de l'âge de l'hôte. - *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 6: 61-79.
- GRENIER S., BONNOT G., DELOBEL B., 1974. — Définition et mise au point de milieux artificiels pour l'élevage in vitro de *Phryxe caudata* Rond. (Diptera Tachinidae). I. Survie du parasitoïde sur milieux dont la composition est basée sur celle de l'hémolymphe de l'hôte. - *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 6: 511-520.
- , —, —, 1975. — Définition et mise au point de milieux artificiels pour l'élevage in vitro de *Phryxe caudata* Rond. (Diptera Tachinidae). II. Croissance et mues larvaires du parasitoïde en milieux définis. - *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 7: 13-25.
- GUILLOT F. S., VINSON S. B., 1972. — The rôle of the calyx and poison gland of *Cardiochiles nigriceps* in the host-parasitoid relationship. - *J. Insect Physiol.*, 18: 1315-1321.
- HARRIS R. L., FRAZER E. D., YOUNGER R. L., 1973. — Horn flies, stable flies, and house flies: development in feces of bovines treated orally with juvenile hormone analogues. - *J. econ. Ent.*, 66: 1099-1102.
- HASEGAWA K., 1957. — The diapause hormone of the silkworm, *Bombyx mori*. - *Nature*, 179: 1300-1301.
- HASEGAWA K., ISOBE M., GOTO T., 1972. — Highly purified diapause hormone from the silkworm. - *Naturwiss.*, 59: 364-365.
- HASEGAWA K., ATA A. M., 1972. — Penetration of phytoecdysones through the pupal cuticle of the silkworm, *Bombyx mori*. - *J. Insect Physiol.*, 18: 959-971.

- HOLLAWAY W. T., BICKLEY W. E., NEAL J. W. jr., 1973. — Rearing and release of *Microctonus aethiops*, a parasite of the alfalfa weevil, in Maryland. - *J. econ. Ent.*, 66: 164-166.
- HOUSE H. L., 1954. — Nutritional studies with *Pseudosarcophaga affinis* (Fall.), a dipterous parasite of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.). - *Can. J. Zool.*, 32: 331-374.
- JOHNSON B., 1965. — Premature breakdown of the prothoracic glands in parasitized aphids. - *Nature*, 206: 958-959.
- JOINER R. L., VINSON S. B., BENSKIN J. B., 1973. — Teratocytes as a source of juvenile hormone activity in a parasitoid-host relationship. - *Nature New Biol.*, 246: 120-121.
- JONES R. L., LEWIS W. J., 1971. — Physiology of the host-parasite relationship between *Heliothis zea* and *Microplitis croceipes*. - *J. Insect Physiol.*, 17: 921-927.
- LEUSCHNER K., 1975. — Wirkung von Juvenilhormonanaloga (JHA) in Verbindung mit dem Synergisten Mowilith auf Eier, Larven und Eiparasiten der Kaffeewanz *Antestiopsis* spp. (Heteroptera, Pentatomidae). - *Z. angew. Ent.*, 77: 313-317.
- LOOF DE A., 1971. — Hormonal regulation of reproduction in Insects. - *Med. Fak. Land. Wetensch. Gent*, 36: 858-865.
- MARCHAL P., 1936. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites: les Trichogrammes. - *Ann. Epiphyt. Phytogén.*, 2: 447-550.
- MASLENNIKOVA V. A., 1968. — The hormonal mechanism regulating pupal diapause in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera, Pieridae). - *Rev. Ent. URSS*, 47: 429-439.
- MAUCHAMP B., 1974. — Action d'un analogue de l'hormone juvénile sur la biologie de *Tineola bisselliella* Humm. - *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 6: 407-422.
- MELLINI E., 1953. — Influenze esercitate dalla vittima sul parassita nella simbiosi antagonistica « *Pterophorus microdactylus* » Hbn. (Lepidoptera Pterophoridae) e « *Phytomyza nitidiventris* » Rond. (Diptera Larvaevoridae). - *Re. Acc. Naz. Lincei*, Ser. VIII, 15: 445-449.
- 1957. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. IV. *Ptilopsina nitens* Zett. parassita di *Plagioderia versicolor* Laich. (Coleoptera Chrysomelidae). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 22: 135-176.
- 1962. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. VIII. *Strobliomyia tibialis* R. D. su *Lithosia complana* L. (Lepidoptera Arctiidae) e generalità sulla sopravvivenza degli insetti ospiti all'esodo dei parassitoidi. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 26: 103-129.
- 1962. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. X. Influenze degli stadi postembrionali dell'ospite (*Melasoma populi* L.) sul ritmo di sviluppo del parassita (*Steiniella callida* Meig.). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 26: 161-177.
- 1964. — Biologia dei Ditteri parassiti di Coleotteri adulti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 27: 171-192.
- 1967. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. XVII. Destino di *Meigenia mutabilis* Fall. in ospiti parassitizzati verso la fine della vita larvale. - *Atti Acc. naz. ital. Ent., Rc.*, 15: 32-42.
- 1971. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. XIX. Sullo sviluppo di *Ptilopsina nigri-squamata* Zett., parassita di larve, differito in ospiti adulti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 30: 55-63.
- 1969. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. XX. Influenze esercitate dalla vittima sul parassita. - *Mem. Soc. ent. ital.*, 48: 324-350.
- 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.

- MELLINI E., BARONIO P., 1971. — Ricerche sulla variabilità megetica del parassita in relazione allo stadio in cui l'ospite viene contaminato. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 30: 89-102.
- 1972. — Ulteriori indagini sulle dimensioni raggiunte dal parassita in rapporto allo stadio in cui l'ospite viene attaccato. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 30: 189-204.
- MILLER R. W., UEBEL E. C., 1974. — Juvenile hormone mimics as feed additives for control of the face fly and house fly. - *J. econ. Ent.*, 67: 69-70.
- NEAL J. W. jr., BICKLEY W. E., BLICKENSTAFF C. C., 1970. — Recovery of the braconid parasite *Microctonus aethiops* from the alfalfa weevil after hormonal treatment. - *J. econ. Ent.*, 63: 681-682.
- NEAL J. W., BICKLEY W. E., 1971. — A study of *Microctonus aethiops* (Nees), a braconid parasite of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Gyllenhal). - *Agr. Exp. Sta., Univ. Maryland, Sci. Art.*, no. 1668, 62 pp.
- NEAL J. W., HOLLOWAY W. T., BICKLEY W. E., 1971. — Response of *Microctonus aethiops* and *M. colesi*, parasites of the alfalfa weevil, to a mixture of cis-trans- and trans-trans-10,11-epoxyfarnesenic acid methyl ester. - *J. econ. Ent.*, 64: 338-339.
- MCNEIL J. N., RABB R. L., 1973. — Physical and physiological factors in diapause initiation of two hyperparasites of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. - *J. Insect Physiol.*, 19: 2107-2118.
- NENON J. P., 1972. — Culture in vitro des embryons d'un Hyménoptère endoparasite polyembryonnaire: *Ageniaspis fuscicollis* (= *Encyrtus fuscicollis*). Rôle des hormones de synthèse. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 274: 3299-3302.
- 1972. — Culture in vitro des larves d'un hyménoptère endoparasite polyembryonnaire: *Ageniaspis fuscicollis*. Rôle des hormones de synthèse. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 274: 3409-3412.
- NOVAK K., SEHNAL F., 1973. — Action of juvenile hormone analogues in *Euproctis chrysorrhoea* and *Yponomeuta malinella* under field conditions. - *Acta ent. Bohem.*, 70: 20-29.
- OUTRAM I., 1974. — Influence of juvenile hormone on the development of some spruce budworm parasitoids. - *Environ Ent.*, 3: 361-363.
- PANOV A. A., BASSURMANOVA O. K., BELYAEVA T. G., 1972. — Ultrastructural changes in the corpus allatum of the bug, *Eurygaster*, infected by the larvae of *Clytiomyia helleo*. - *J. Insect Physiol.*, 18: 1787-1792.
- POE S. L., 1974. — Emergence of *Keiferia lycopersicella* (Lepidoptera: Gelechiidae), and *Apanteles* sp. (Hymenoptera: Braconidae) from pupae and soil treated with insect growth regulators. - *Entomophaga*, 19: 205-211.
- RIDDIFORD L. M., TRUMAN J. W., 1974. — Hormones and insect behavior. - In: *Experimental analysis of insect behaviour*: 286-296.
- ROTHSCHILD M., FORD B., HUGHES M., 1970. — Maturation of the male rabbit flea (*Spilopsyllus cuniculi*) and the oriental rat flea (*Xenopsylla cheopis*): some effects of mammalian hormones on development and impregnation. - *Trans. zool. Soc. London*, 32: 105-188.
- SALT G., 1938. — Experimental studies in insect parasitism. VI. Host suitability. - *Bull. ent. Res.*, 29: 223-246.
- 1941. — The effects of hosts upon their insect parasites. - *Biol. Rev.*, 16: 239-264.
- SCHNEIDERMAN H. A., KRISHNAKUMARAN A., BRYANT P. J., SEHNAL F., 1970. — Endocrinological strategies in insect control. - *Agric. Sci. Rev.*, 1970, pp. 13-25.
- SCHOONEVELD H., 1971. — Insect neurosecretory systems and prospects of pest control by brain hormones. - *Meded. Fak. Landbouw. Gent.*, 36: 838-847.
- SCHOONHOVEN L. M., 1962. — Synchronization of a parasite/host system, with special reference to diapause. - *Ann. appl. Biol.*, 50: 617-621.

- SEHNAL F., 1971. — Endocrines of arthropods. - *Chem. Zool.*, 6: 307-345.
- SHIGEMATSU H., MORIYAMA H., ARAI N., 1974. — Growth and silk formation of silkworm larvae influenced by phytoecdysones. - *J. Insect Physiol.*, 20: 867-875.
- SIEW Y. C., GILBERT L. I., 1971. — Effects of moulting hormone and juvenile hormone on insect endocrine gland activity. - *J. Insect Physiol.*, 17: 2095-2104.
- SLAMA K., ROMANUK M., SORM F., 1974. — Insect hormones and bioanalogues. - Springer-Verlag, Wien & New York, 477 pp., 33 figg.
- SMILOWITZ Z., 1974. — Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* (Viereck) and cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Hübner): evidence for endocrine involvement in successful parasitism. - *Ann. ent. Soc. Am.*, 67: 317-320.
- SMILOWITZ Z., IWANTSCH G. F., 1973. — Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* and the cabbage looper, *Trichoplusia ni*: effects of host age on developmental rate of the parasitoid. - *Env. Ent.*, 2: 759-763.
- SRIVASTAVA V. S., GILBERT L. I., 1969. — The influence of juvenile hormone on the metamorphosis of *Sarcophaga bullata*. - *J. Insect Physiol.*, 15: 177-189.
- STERNLICHT M., 1973. — Parasitic wasps attracted by the sex pheromone of their coccid host. - *Entomophaga*, 18: 339-342.
- STRAMBI A., 1965. — Influence du parasite *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptère) sur la neurosécrétion des individus du sexe femelle de *Polistes gallicus* L. (Hyménoptère, Vespide). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 260: 3768-3769.
- STRAMBI A., STRAMBI C., 1973. — Influence du développement du parasite *Xenos vesparum* Rossi (Insecte, Strepsiptère) sur le système neuroendocrinien des femelles de *Polistes* (Hyménoptère, Vespide) au début de leur vie imaginaire. - *Arch. Anat. micros. et Morphol. exp.*, 62: 39-54.
- SZIDAT L., 1968. — Influencias hormonales de los hospedadores sobre sus parásitos y su importancia para los problemas de la evolución. - *Comunic. Mus. argent. Cien. nat. «Bernardino Rivadavia», Parasitol.*, 1: 61-78.
- THOMPSON S. N., BARLOW J. S., 1974. — The fatty acid composition of parasitic Hymenoptera and its possible biological significance. - *Ann. ent. Soc. Am.*, 67: 627-632.
- TRUMAN J. W., RIDDIFORD L. M., 1974. — Hormonal mechanisms underlying insect behaviour. - *Adv. Insect Physiol.*, 10: 297-352.
- VEIRE VAN DE M., DE LOOF A., 1973. — Effects of synthetic *Cecropia* juvenile hormone and of a mimic substance, applied to different stages of the cabbage maggot, *Hylemyia brassicae*. - *Ent. exp. & appl.*, 16: 491-498.
- VINOGRADOVA E. B., ZINOVJEVA K. B., 1971. — The photoperiodic and temperature induction of pupal diapause in flies of the family Sarcophagidae. - *Proc. XIII Int. Congr. Ent.*, Moscow 1968, 1: 456-457.
- , — 1972. — Experimental investigation of the seasonal aspect of the relationship between blowflies and their parasites. - *J. Insect Physiol.*, 18: 1629-1638.
- VINSON S. B., 1972. — Effect of the parasitoid, *Campoletis sonorensis*, on the growth of its host, *Heliothis virescens*. - *J. Insect Physiol.*, 18: 1509-1514.
- 1974. — The chemical basis of relationships between parasitoids adults and their hosts. - *XIV Int. Congr. Ent.*, Canberra 1972, p. 34.
- 1974. — Effect of an insect growth regulator on two parasitoids developing from treated tobacco budworm larvae. - *J. ec. Ent.*, 67: 335-336.
- WARKIEVI-GRANIER S., LEONIDE J. C., 1971. — Résultats préliminaires de recherches sur la castration parasitaire et l'existence d'un éventuel relai endocrinien dans la castration des criquets infestés par des diptères. - *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 3: 327-336.
- WIGGLESWORTH V. B., 1972. — The principles of insect physiology. - Chapman & Hall, London, 827 pp., 412 figg.

- WILDE DE J., 1971. — The present status of hormonal insect control. - *EPPO Bull.*, 1: 17-23.
- WILKINSON J. D., IGNOFFO C. M., 1973. — Activity of a juvenile hormone analogue on a parasitoid, *Apanteles rubecula*, via its host, *Pieris rapae*. - *J. econ. Ent.*, 66: 643-645.
- WRIGHT J. E., 1970. — Hormones for control of livestock arthropods. Development of an assay to select candidate compounds with juvenile hormone activity in the stable fly. - *J. econ. Ent.*, 63: 878-883.
- , 1972. — Hormones for control of livestock arthropods. Effectiveness of three juvenile hormone analogues for control of stable flies. - *J. econ. Ent.*, 65: 1361-1364.
- , SPATES G. B., 1972. — A new approach in integrated control: insect juvenile hormone plus a hymenopteran parasite against the stable fly. - *Science*, 178: 1292-1293.
- , SMALLEY H. E., YOUNGER R. L., CROOKSHANK H. R., 1974. — Hormones for the control of livestock Arthropods. Effects of 2 juvenile hormone analogues against the screwworm *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel), in vitro and in infested bovine hosts. - *J. Med. Ent.*, 11: 385-389.
- YAGI S., FUKAYA M., 1974. — Juvenile hormone as a key factor regulating larval diapause of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Pyralidae). - *Appl. Ent. Zool.*, 9: 247-255.
- YIN C. M., CHIPPENDALE G. M., 1974. — Juvenile hormone and the induction of larval polymorphism and diapause of the south western corn borer, *Diatraea grandiosella*. - *J. Insect Physiol.*, 20: 1833-1847.
- ZINOVJEVA K. B., 1974. — On stimulation of pupation of larvae of *Calliphora vicina* R.-D. (Dipt., Calliphoridae) by the parasite *Aphaereta minuta* Nees (Hym., Braconidae). - *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 216: 702-703.