

EGIDIO MELLINI

Istituto di Entomologia « Guido Grandi » della Università degli Studi di Bologna

## L'ipotesi della dominazione ormonale, esercitata dagli ospiti sui parassitoidi, alla luce delle recenti scoperte nella endocrinologia degli insetti (\*)

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

### I. INTRODUZIONE

Nel 1975, sulla base di una ventennale esperienza nello studio del parassitismo dei Ditteri Larvevoridi e attraverso lo spoglio di una imponente massa di pubblicazioni sui parassiti entomofagi, giunsi a formulare l'ipotesi, già annunciata in precedenza (Mellini, 1969) che il ritmo del loro accrescimento fosse, in molti casi ed in particolare tra i suddetti ditteri, largamente regolato dal bilancio ormonale degli ospiti. Tale ipotesi fornisce una soddisfacente spiegazione causale della perfetta sincronizzazione che sovente si instaura nei cicli dei due partner in queste speciali simbiosi antagonistiche.

Ora, a distanza di 8 anni, credo opportuno riesaminare quella ipotesi, peraltro suffragata da numerosi dati e considerazioni già al tempo della sua prima formulazione, sulla scorta di nuovi reperti nel campo della entomoparassitologia e, soprattutto, alla luce delle recenti straordinarie scoperte nella endocrinologia degli Insetti, con speciale riferimento all'effetto diapausigeno di alti livelli di ormone giovanile ed alla presenza di notevoli quantitativi di ecdisteroidi nelle forme immaginali notoriamente prive di ghiandole toraciche.

Nel lavoro citato (Mellini, 1975) auspicavo l'instaurarsi di una stretta collaborazione tra parassitologi ed endocrinologi, al fine di costruire basi più solide per detta ipotesi ed innalzarla al rango di teoria. Tale collaborazione in pratica non si è avverata. Tuttavia va segnalato che proprio in quello stesso anno un noto endocrinologo, la nordamericana Lynn M. Riddiford (1975), giungeva nella nota dal titolo « Host hormones and insect parasites » a prospettare la possibilità che i parassitoidi utilizzino, direttamente o indirettamente, i segnali endocrini dei

(\*) Studi sui Ditteri Larvevoridi, XLII contributo.

loro ospiti, pure partendo dall'analisi di pochissimi dati e per di più riguardanti soprattutto gli Imenotteri Terebranti i quali, sovente, anziché essere dominati, controllano la fisiologia dell'ospite tramite l'iniezione di secreti operata dalle femmine al momento dell'ovideposizione.

È sintomatico che quasi contemporaneamente, e indipendentemente l'uno dall'altro, due ricercatori di diversa specializzazione, e che mai si erano incontrati, siano giunti a riconoscere (Mellini) o a intravedere (Riddiford) l'importanza generale degli ormoni dell'ospite per lo sviluppo dei parassitoidi.

D'altro canto spiace dovere constatare che entrambi i lavori, ed in particolare quello scritto in italiano <sup>(1)</sup>, non siano adeguatamente conosciuti dai ricercatori i quali, occupandosi di parassiti entomofagi, scorgono interrelazioni fisiologiche tra i due simbionti che avrebbero potuto sondare con maggior profitto qualora a conoscenza dell'ipotesi ormonale oramai enunciata da quasi una decina di anni. Naturalmente non mancano eccezioni a simile andazzo, basti citare al riguardo il lavoro generale di Tauber et alii (1983) sulla diapausa dei parassitoidi e quello di Thompson (1983) sulle interazioni endocrine tra ospiti e parassiti.

Certamente la materia è complessa e i reperti dei vari Autori sulla sincronizzazione dei cicli tra ospiti e parassitoidi spesso sono discordanti col variare della specie entomofaga, per cui la cosiddetta teoria ormonale non può essere sempre favorevolmente accolta. Bisogna però tenere presente la grande varietà di comportamenti nell'ambito di questa speciale e vastissima categoria di parassiti, ed in particolare i diversi gradi di dipendenza dall'ospite, e considerare che la nostra teoria si applica appieno solo per le forme più evolute dal punto di vista parassitario, cioè quelle in cui l'integrazione fisiologica con la vittima appare più spinta e che, di conseguenza, almeno nelle prime fasi dello sviluppo, appaiono con essa in perfetto equilibrio come i veri parassiti.

Anche se non ancora largamente convalidata da dimostrazioni sperimentali ad hoc, l'ipotesi ormonale sembra tuttavia accettabile in base all'analisi del ritmo di accrescimento delle larve entomofaghe. Infatti la precisa coincidenza di tale ritmo, con ben determinate situazioni fisiologiche dell'ospite, porta alla logica deduzione che siano proprio queste a regolarlo; e poiché gli eventi nella fisiologia dello sviluppo della vittima sono determinati da ormoni, ne consegue che in definitiva sono tali secreti che dominano il parassita. L'obiezione più ovvia, a siffatta conclusione, è che non siano in realtà gli ormoni dell'ospite, co-

---

(1) Persino nell'ambito dell'Istituto in cui studio si è finto di ignorare l'ipotesi ormonale nel corso di un lavoro che pure ad essa si ispira e che la conferma, citando la relativa memoria in forma puramente anodina e marginale (vedi Baronio e Senhal, 1980).

me tali, ad influenzare il parassita, bensì i cambiamenti biochimici che essi inducono nella vittima. È questa la cosiddetta ipotesi nutrizionale. Tuttavia ad essa si può opporre la considerazione fatta da Smilowitz e Iwantsch (1973) e cioè che l'adattamento dei parassitoidi a variazioni del bilancio endocrino è ben più preciso, data l'uniformità degli ospiti a questo riguardo, che non le variazioni di aminoacidi o di altri componenti dell'emolinfa, che possono essere facilmente influenzate dalla dieta della vittima. Ed in più aggiungiamo la rapidità della risposta del parassita, che sembra incompatibile con quella delle modificazioni biochimiche. Non si vede poi per quale motivo si sia tanto restii ad ammettere per le larve dei parassitoidi, che pure vivono e si nutrono di emolinfa dell'ospite, e quindi in un ambiente ricco di ormoni, la possibilità di un reale trattamento ormonale, mentre nessuno mette in dubbio l'efficacia delle applicazioni di tali secreti su forme libere.

Certo è che una sperimentazione sicuramente conclusiva, sul ruolo degli ormoni esogeni per i nostri parassitoidi, può essere condotta solo su larvette entomofaghe allevate in vitro, ma purtroppo la preparazione delle diete artificiali per questi insetti è ancora nelle fasi iniziali.

Prima di discutere i possibili meccanismi della dominazione ormonale esercitata dalla vittima, illustriamo brevemente le recenti scoperte nel campo dell'endocrinologia cui si è accennato. L'attività diapausigena dell'ormone giovanile, da un lato, e la presenza a livelli fisiologici e talora elevati degli ecdisteroidi negli adulti, dall'altro, sono infatti dati che permettono una migliore e più convincente interpretazione dei meccanismi di dipendenza del parassita dagli ormoni dell'ospite.

## II. L'ORMONE GIOVANILE QUALE FATTORE DIAPAUSIGENO PER LE LARVE MATURE DI ALCUNI LEPIDOTTERI.

Nella memoria dedicata alla ipotesi ormonale (Mellini, 1975) avevo appena sfiorato l'idea (p. 181, nota 1) che l'ormone giovanile (OG) dell'ospite rappresentasse il fattore responsabile dell'arresto nell'accrescimento delle giovanissime larvette del parassita, a fisiologia strettamente dipendente da quella dei loro ospiti, in stadi immaturi di questi ultimi.

Oggi disponiamo di vari dati che dimostrano come l'OG sia effettivamente implicato nella regolazione della diapausa larvale in forme libere, quali certi Lepidotteri ed in particolare Piralidi.

La bibliografia su questo argomento in meno di una decina di anni è divenuta imponente. Non è qui il caso di passarla in rassegna. Mi limiterò a citare solo alcuni lavori per fornire elementi essenziali su queste sensazionali scoperte, nonché un quadro delle difficoltà di indagine e delle diversità di opinione. La situazione è complessa; ma al di là delle inevitabili diatribe che una così rivoluzionaria nozione ha suscitato, il

concetto di questo nuovo ruolo aggiuntivo dell'OG sembra ormai acquisito anche se, per ora, solo nei confronti di certe specie. Ritengo opportuno soffermarmi su questi reperti, vista la loro importanza a supporto della nostra ipotesi.

Per il vero l'idea dell'OG quale agente di diapausa era stata avanzata anche in tempi relativamente lontani, però in assenza di un convincente avvallo sperimentale che finalmente è arrivato.

Fra i ricercatori che hanno dato maggiore impulso a queste ricerche vanno certamente annoverati Yin e Chippendale. Dapprima (1973) essi scoprono che le larve mature in diapausa del lepidottero *Diatraea grandiosella* Dyar possiedono ghiandole retrocerebrali di dimensioni maggiori rispetto a quelle che proseguono nello sviluppo. Quindi (1974), attraverso una serie di indagini sperimentali, individuano nell'OG il fattore responsabile della induzione e del mantenimento dello stato di diapausa. Stabilito ciò, rilevano comparativamente i titoli emolinfatici di OG negli individui destinati e non destinati ad entrare in diapausa; inoltre riescono a bloccare lo sviluppo di questi ultimi somministrando iuvenoidi all'inizio dell'ultima età (1976). Visto poi che i corpi allati si mantengono attivi nelle larve mature in diapausa (Chippendale e Yin, 1976), propongono un possibile meccanismo d'azione secondo il quale l'OG inibirebbe la sintesi, o il trasporto ovvero l'emissione della ecdisiotropina dai corpi cardiaci (Yin e Chippendale, 1976). In seguito i due Autori presentano ulteriori dati a sostegno del ruolo dell'OG nella regolazione della diapausa nella suddetta specie. In particolare, misurando i titoli di OG presenti nell'emolinfa durante tutto il corso della diapausa, dimostrano, tra l'altro, che l'attività dei corpi allati è indispensabile per il mantenimento della medesima (Yin e Chippendale, 1979). Nello stesso anno estendono le ricerche su *Ostrinia nubilalis* Hb., riconoscendo che sebbene l'OG controlli in questa specie alcune fasi della induzione della diapausa non è invece responsabile del suo mantenimento (Chippendale e Yin, 1979). Successivamente Chippendale e Turunen (1981) riconfermano che la diapausa delle larve mature di *D. grandiosella* Dyar è regolata dall'OG, ma ammettono che in realtà molto resta ancora da fare per comprendere come esso agisca e in quale modo venga regolato il suo titolo. Per la verità, in precedenza (Turunen e Chippendale, 1979), accertato che l'OG controlla, nella medesima specie, la sintesi e il deposito delle proteine associate con la diapausa, avevano emesso l'ipotesi che queste fossero implicate nel mantenimento della stessa. Alla luce delle numerose esperienze condotte su tale specie, Chippendale (1982) conferma ancora una volta che la diapausa è regolata dall'OG e ribadisce che essa insorge quando il titolo di questo ormone rimane ad un livello mediamente alto così da impedire l'apolisi pupale.

In un esame critico del determinismo endocrino della diapausa lar-

vale, Chippendale (1977) illustra le due principali teorie: quella classica, universalmente nota, basata sulla completa inattività del sistema endocrino, e quella recente della regolazione ad opera dell'OG, ammettendo che entrambe, data la vastità della classe degli insetti, possono essere valide. Quest'ultima propone che nelle larve in diapausa i corpi allati si mantengano attivi e che l'OG inizi e conservi la diapausa regolando la secrezione dell'ecdisiotropina. La rottura si verificherebbe quando un cambiamento nel ritmo di secrezione dei corpi allati e del titolo di OG circolante toglie l'inibizione alle cellule neurosecretrici del protocerebro. L'Autore ritiene che questa seconda teoria, basata per il momento sullo studio di poche specie, possa rivelarsi valida per molti insetti. Infatti anche per larve di qualche altra specie è stato segnalato, in maniera più o meno convincente, il ruolo diapausigeno dell'OG.

Così Yagi e Fukaya (1974) dimostrano, per le larve mature del piralide *Chilo suppressalis* Walk., che detto ormone costituisce il fattore chiave della diapausa, sia nell'induzione che nel mantenimento. Yagi (1981) conferma il reperto ed aggiunge che l'induzione della diapausa in questa specie è strettamente correlata ad alti titoli di OG durante le fasi iniziali dell'ultima età larvale. Ed ancora, Yagi ed Akaike (1976), trattando con iuvenoidi un altro confamiliare, l'*Ostrinia nubilalis* Hb., concludono che la diapausa delle larve mature è largamente regolata dall'OG. Anche Takeda (1977), mediante ricerche istofisiologiche, dimostra che i corpi allati delle larve mature di *Monema flavescens* Walk. restano in attività durante la diapausa ed aggiunge che tali ghiandole rappresentano la « central endocrine gland of diapause » per questo lepidottero. L'anno successivo Takeda (1978), in seguito ad una complessa sperimentazione, riconferma che la diapausa, nella medesima specie, è indotta e mantenuta dall'OG, il quale eserciterebbe un'azione inibitoria sull'emissione di neurosecreti da parte delle cellule B della zona intercerebrale.

Sieber e Benz (1977 e 1980), per la diapausa delle larve mature di *Cydia pomonella* L., propongono la seguente regolazione: a) inizio caratterizzato da alti livelli di OG, nelle prime fasi dell'ultima età; b) mantenimento dovuto all'inattività del sistema neuroendocrino, c) rottura causata dagli ecdisteroidi.

Scheltes (1978), per due specie di Piralidi del genere *Chilo* Zinch. dannosi alle colture di mais in Kenia, ritiene che la diapausa estiva sia indotta e conservata dall'OG e che questo determinismo della diapausa sia assai più comune di quanto generalmente supposto.

Bean e Beck (1980), pure riscontrando nelle larve mature di *Ostrinia nubilalis* Hb. in diapausa titoli di OG superiori a quelli delle larve non diapausanti, escludono che esso giochi un ruolo chiave nella sua induzione, mantenimento e rottura. In seguito Bean et alii (1982), accertato

che nelle larve della suddetta specie, nonché in quelle di *Cydia pomonella* L. pure destinate alla diapausa, i livelli di OG sono più alti che negli individui a sviluppo continuo, verso la fine della penultima età e durante il periodo trofico dell'ultima, ammettono che tale ormone può essere responsabile nella induzione della diapausa ma non del suo mantenimento. Da ultimo Bean e Beck (1983), studiando comparativamente il titolo degli ecdisteroidi emolinfatici nelle larve di *Ostrinia* con e senza diapausa, escludono che l'OG abbia qualche importanza nella regolazione della medesima, che dipenderebbe invece dalla scarsa presenza degli ormoni delle ghiandole toraciche.

Comunque il concetto che l'OG rivesta un ruolo più o meno impegnativo nella regolazione della diapausa larvale è ormai accettato da vari Autori e addirittura incluso nei moderni trattati di endocrinologia (cfr. Raabe, 1982). È del resto un fatto ben noto che la somministrazione di iuvenoidi alle larve dell'ultima età, oltre ad allungare il periodo trofico e a determinare mute soprannumerarie, induce nelle medesime, una volta giunte alla fine dell'accrescimento ed ancora quando si sono imbozzolate, un lungo periodo di stasi, assimilabile allo stato di diapausa (vedasi, ad esempio, per *Galleria mellonella* L., Mellini e Cesari, 1982; Mellini e Boninsegni, 1983).

Va inoltre segnalato che, per certe specie, l'OG appare coinvolto anche nella diapausa pupale, che generalmente è attribuita alla inattività dell'apparato endocrino. Walker e Denlinger (1980) scoprono, nelle larve di *Sarcophaga crassipalpis* Macq. destinate ad entrare in diapausa, oltre all'assenza del caratteristico picco di ecdisione, una produzione ritmica di OG che si continua anche durante l'arresto; essi pertanto concludono che il suddetto ormone può giocare un ruolo importante nella regolazione della diapausa pupale di questo dittero. Ad analoga conclusione perviene Yagi (1981) in riguardo alle crisalidi di alcune specie di Lepidotteri.

Ricordiamo infine che per la generalità degli adulti l'OG è invece ritenuto un fattore indispensabile per la rottura della diapausa riproduttiva. Tuttavia, come sarà illustrato nel paragrafo che segue, per la normale maturazione delle gonadi, almeno nelle femmine, è indispensabile anche la presenza degli ecdisteroidi, che anzi, a quanto sembra, almeno in certi casi, intervengono in fasi ancora più precoci dell'oogenesi.

### III. PRESENZA DI ECDISTEROIDI NEGLI ADULTI DEGLI INSETTI.

Una delle più straordinarie scoperte della moderna endocrinologia degli Insetti è, senza dubbio, rappresentata dal ritrovamento di ecdisteroidi negli adulti. Com'è noto, infatti, negli stadi immaginali le ghiandole toraciche, produttrici di ecdisione, risultano obliterate. Secon-

do certi Autori tali ormoni sarebbero presenti a livelli più bassi che durante le metamorfosi, secondo altri invece essi raggiungerebbero proprio negli adulti, oltre che nelle uova, le concentrazioni maggiori (per *Bombyx mori* L. cfr. De Reggi, 1977). Romer (1977), per un eterometabolo, il *Gryllus bimaculatus* De Geer, aveva espresso incertezza sulla identità degli ecdisteroidi negli adulti rispetto a quelli delle forme giovanili; Ohnishi et alii (1981) per un olometabolo, il *Bombyx mori* L., hanno chiarito che gli ecdisteroidi immaginali sono caratterizzati, a differenza di quelli preimmaginali, da una grande varietà di molecole e da un'alta proporzione di forme coniugate.

Il fenomeno sembra molto diffuso, se non addirittura la regola, giacché i reperti interessano numerosi insetti sia eterometabolici che olometabolici. Raffinate tecniche di analisi, quali la cromatografia in fase di vapore, la spettrometria di massa e il dosaggio radio-immunologico hanno consentito di identificare ecdisteroidi, anche a livello di singoli individui, negli stadi immaginali di vari ordini e persino tra i Miriapodi (Leubert et alii, 1982). La bibliografia è oramai straripante, per cui mi ridurrò a citare solo alcuni lavori a titolo indicativo. Per revisioni sull'argomento, anche se non recentissime, si consultino Gersch (1978) e Hoffmann (1980).

Come parziale documentazione, elenco qui di seguito i principali gruppi di Insetti studiati al riguardo, con l'indicazione di alcuni lavori personalmente consultati: Isotteri (Bordereau et alii, 1976), Blattodei (Hagedorn, 1980; Zhu et alii, 1983), Ortotteri (Bang et alii, 1976; Romer, 1977; Hoffmann, 1980), Rincoti (cfr. la sintesi di Hagedorn, 1980), Lepidotteri (Ohnishi et alii, 1977; Bollenbacher et alii, 1978), Ditteri (De Loof et alii, 1980 e 1981; Postlethwait e Shirk, 1981), Coleotteri (Deleurance et alii, 1981; Briers e De Loof, 1981 a e b, 1983; Rao et alii, 1982).

#### Organi produttori di ecdisteroidi

Di fronte alla sorpresa ingenerata da siffatti reperti, Slama (1983), in una memoria fortemente critica su alcuni punti cardinali dell'attuale endocrinologia degli Insetti, fa rilevare che da tempo era noto che negli stessi stadi preimmaginali la sintesi degli ecdisteroidi si attua anche al di fuori delle ghiandole toraciche (tant'è vero che certi insetti privati ad arte di tali organi compiono interamente il loro ciclo di mute nonché le metamorfosi) ed aggiunge che ciò può essere un fenomeno largamente diffuso.

Con riferimento agli adulti, la sede della sintesi degli ecdisteroidi è stata identificata negli ovari di femmine in fase riproduttiva <sup>(2)</sup> e più

(2) Il livello degli ecdisteroidi in *Galleria mellonella* L., già elevato nell'adulto

precisamente nelle cellule dell'epitelio follicolare da dove passa nelle uova e negli embrioni (Goltzene et alii, 1978; Hoffmann, 1980) e in piccola misura nell'emolinfa (3).

La generalità degli Autori concorda su questa localizzazione, ma alcuni hanno identificato anche altri organi o territori responsabili, quali, ad esempio, gli enociti (Huybrechts e De Loof, 1981; Postlethwait e Shirk, 1981).

In generale il titolo è molto più elevato nelle femmine che nei maschi (cfr., ad esempio, Briers e De Loof, 1981) e più negli ovari che negli altri organi (Briers e De Loof, 1983); e mentre nelle prime gli ecdisteroidi si trovano, per quanto a livelli modesti, pure nell'emolinfa, nei secondi non sono circolanti per cui possono essere rilevati solo attraverso l'analisi di omogeneizzati totali del loro corpo (cfr., ad esempio, De Loof et alii, 1980; Briers e De Loof, 1981; Briers et alii, 1982). Anche nelle femmine si avrebbe produzione di ecdisteroidi fuori delle gonadi; Rao et alii (1982) scoprono, infatti, che in quantitativi presenti negli ovari rappresentano solo una piccolissima frazione del totale rilevabile nell'intero corpo della femmina. Briers e De Loof (1981) fanno però notare che alcuni organi e tessuti degli adulti possono accumulare ecdisteroidi anche se il loro titolo nell'emolinfa è basso. Va precisato ancora che essi si presentano sia in forma libera che coniugata (Rao et alii, 1982) per cui, ed è bene sottolinearlo, le tecniche impiegate, per quanto raffinate, non possono rivelare completamente i quantitativi di ecdisonici presenti.

#### Funzione degli ecdisteroidi negli adulti.

Lavorando su specie diverse di Insetti, gli Autori giungono a conclusioni alquanto differenti. Mi limito a fornire brevi cenni.

Kaczor e Hagedorn (1980) ritengono che gli ecdisonici controllino, assieme all'ormone giovanile, la sintesi della vitellogenina a livello del corpo adiposo.

Kelly et alii (1981), indagando parimenti sui Ditteri, sono dello stesso parere, ma aggiungono che rimane da chiarire quali siano le rispettive funzioni molecolari dei due ormoni. Secondo Postlethwait e Handler (1979) il 20-idrossiecdisone induce il corpo adiposo a sintetiz-

---

farato, raggiunge l'apice al momento dello sfarfallamento per declinare lentamente nei 4 giorni successivi (Bollenbacher et alii, 1978). Corrispondentemente, già nel I giorno di vita, le femmine depongono quasi la metà delle uova che sono in grado di produrre (Campadelli, 1983).

(3) Hagedorn (1980), addirittura, intitola il suo lavoro «Ecdysone, a gonadal hormone in insects», sia pure impiegando il termine ecdisone in senso generico.



zare vitellogenina, mentre l'OG è responsabile della sua assunzione da parte degli ovari. Altri Autori, però, sostengono l'opposto. Hagedorn (1980) ritiene che gli ecdisteroidi, oltre alla sintesi della vitellogenina, favoriscano la formazione del follicolo e addirittura influenzino il comportamento degli adulti.

Hoffmann (1980), invece, emette l'ipotesi che essi, più che per la femmina che li produce, servano per l'embrione che dovrà svilupparsi. Similmente, secondo Rao et alii (1982), l'ovario agisce come veicolo per trasmettere gli ecdisteroidi alle uova, nelle quali raggiungono la massima concentrazione, per poi essere utilizzati nelle prime fasi della embriogenesi; in quelle successive l'embrione è già in grado di sintetizzarli in proprio tramite le ghiandole toraciche. Secondo De Loof et alii (1981) l'ormone della muta negli adulti dei Ditteri in genere sembra essere l'equivalente degli estrogeni propri di molte classi di Vertebrati.

In conclusione, dunque, il concetto che la maturazione dell'uovo sia semplicemente regolata dall'ormone giovanile è ormai superato alla luce delle recenti scoperte sulla presenza e attività degli ecdisteroidi nelle forme immaginali.

Per revisioni critiche, anche se non recentissime, dell'argomento vedasi Hagedorn (1980); in riguardo ai Ditteri, sui quali si è maggiormente lavorato, si può consultare Fuchs e Kang (1981). Una visione generale è prospettata anche da Gilbert et alii (1980) nel capitolo « sorgenti alternative di ecdisteroidi », ove concludono che « the insects steroid hormone system may be as complex as that of the vertebrates ».

Peraltro le discordanze e le incertezze disseminate in questo nuovo capitolo della fisiologia degli Insetti non rivestono soverchia importanza ai fini della nostra « ipotesi ormonale »; ciò che importa, invece, è la comprovata presenza di notevoli quantitativi di ecdisteroidi negli adulti degli esapodi.

#### IV. RECENTI DATI BIBLIOGRAFICI SULLE INFLUENZE DEGLI ORMONI DELL'OSPITE NELLO SVILUPPO DEI PARASSITOIDI.

La bibliografia concernente i parassiti entomofagi permane copiosa, anche in relazione ai moderni indirizzi di lotta contro gli entomi nocivi, che prevedono una drastica riduzione nell'uso delle armi chimiche e, di contro, una valorizzazione dei fattori biotici di controllo. Scarsi restano tuttavia i lavori dedicati espressamente ai rapporti fisiologici nella coppia ospite-parassita.

Nel corso della presente revisione non si è proceduto ad uno spoglio sistematico, certamente oneroso e forse non indispensabile, di pubblicazioni generiche sui cicli biologici dei parassitoidi uscite in questi ultimi anni, alla ricerca di dati utili, come si fece in occasione della prima

formulazione della nostra ipotesi ormonale. Si è preferito invece concentrare l'attenzione sui pochi lavori dedicati in modo specifico al problema delle influenze degli ormoni dell'ospite sullo sviluppo dei parassiti. Per le ragioni più volte indicate, analizziamo separatamente i due grandi ordini comprendenti forme entomofaghe.

#### A. Imenotteri Terebranti

È questo il gruppo che, per la sua enorme vastità e forse per la facilità di allevamento continuato in laboratorio, maggiormente attira l'interesse degli sperimentatori.

Cals-Usciati (1975) trova che, in larve permanenti di *Ceratitis capitata* Wied., ottenute per irradiazione, lo sviluppo del braconide *Opius concolor* Szep. si arresta alla I età larvale; tuttavia se nelle larve del tripetide viene iniettato ecdisone, esse si impupano sbloccando nel contempo il parassita. L'Autore peraltro sostiene la cosiddetta ipotesi nutrizionale, e cioè che non è il suddetto ormone responsabile della attivazione dell'entomofago, bensì le modificazioni dell'attività metabolica che esso induce nell'ospite.

Claret e Carton (1975), in riguardo a *Pimpla instigator* F., dichiarano che la diapausa dipende dal fotoperiodo e dalla temperatura. Facciamo però rilevare che l'icneumonide si arresta allo stadio di larva matura e cioè alla fine dell'accrescimento, quando ormai esso è completamente svincolato dall'ospite. Nessuna meraviglia, quindi, che la sua diapausa dipenda dagli stessi fattori che regolano quella degli insetti menanti vita libera (4). Al pari di essi, le larve mature di *Pimpla* che entrano in diapausa non presentano il picco di ecdisone che caratterizza, invece, quelle che si impupano (Claret et alii, 1978). L'indipendenza del parassita dalla fisiologia dell'ospite è peraltro dimostrata anche dal fatto che, in adatte condizioni di laboratorio, esso procede nel proprio sviluppo anche in crisalidi della vittima in stato di diapausa (Kalmès, 1975). È opportuno però precisare che *Pimpla* ovidepone direttamente nelle crisalidi, per cui non sono più necessari gli adattamenti al ritmo di accrescimento della vittima, atti a garantirgli il massimo di risorse trofiche.

Hodek et alii (1977), per *Perilitus coccinellae* Schrank, che invece iberna allo stadio di larva giovane negli adulti di *Coccinella septem-*

---

(4) Sono numerosi i parassiti per i quali viene segnalata una diapausa indipendente da quella dell'ospite. Molti tuttavia, per quanto ho potuto constatare in bibliografia, si arrestano nello stadio di larva matura o di prepupa, sia che attacchino stadi embrionali (cfr. ad esempio, Anderson e Kaya, 1975; Voegelé, 1976) che postembrionali (cfr. Louskas e Laudeho, 1977; Renfer, 1975) e magari svolgono 2 generazioni su ospiti monovoltini (vedi ad es. Hoy, 1975).

*punctata* L. parimenti in diapausa, ritengono che l'arresto del braco-nide dipenda molto probabilmente, in modo complesso, sia dal bilancio ormonale dell'ospite che dagli stimoli ambientali.

Una situazione per certi versi simile sembra quella prospettata da Parrish e Davis (1978) in riguardo a *Bathyplectes curculionis* (Thomson) parassita larvale di *Hypera postica* Gyll. Sebbene l'icneumonide si arresti come prepupa, in relazione ai fattori ambientali, la sua diapausa è in qualche misura influenzata dall'ospite, giacché prove di laboratorio hanno dimostrato che la stasi è favorita se vengono attaccate larve dell'ultima età.

Eichhorn (1977), a proposito degli icneumonidi *Olesicampe* spp. e *Lamachus pini* Bridg., parassiti altamente specifici di *Diprion pini* (L.), rileva che essi prolungano lo stato di diapausa anche per 4-5 anni, in concomitanza con quella dell'ospite, e conclude che ciò dimostra come lo sviluppo del parassita sia sotto il controllo degli ormoni della vittima (5). In base ad ulteriori ricerche sui medesimi insetti, Eichhorn (1983) riconferma che i due Terebranti sono sincronizzati con lo sviluppo dell'ospite, adattandosi al suo sistema endocrino, ed aggiunge che ciò garantisce la coordinazione del loro sviluppo con la vittima, indipendentemente dall'azione di fattori esterni (6).

Lawrence et alii (1978), premesso che le influenze endocrine dell'ospite sul parassita sono state dimostrate in modo convincente da alcuni Autori, rilevano che, nella coppia *Anastrepha suspensa* (Loew) - *Biosteres longicaudatus* Ash., l'idoneità dell'ospite, nei riguardi della larvetta del parassita all'inizio dello sviluppo, diminuisce rapidamente con l'avvicinarsi dell'impupamento. Gli Autori mettono ciò in relazione con l'abbassamento del livello di ormone giovanile ed il concomitante incremento nel titolo di ecdisone. Infatti, se le femmine parassi-

---

(5) Effettivamente questi casi di diapausa protratta per vari anni, in ospiti a diapausa pluriannuale, rappresentano una prova difficilmente confutabile della dipendenza della diapausa del parassita da quella dell'ospite.

Simili casi non sono rari. Del tutto particolare è quello illustrato da Sunose (1978) per *Platygaster* sp. e *Semiotellus sasacolae* Kamijo, parassiti del cecidomiide *Hasegawaia sasacola* Monzen. Tanto il platigasteride che il pteromalide si arrestano come prepupa, quindi in uno stadio indipendente dalla vittima, e tuttavia al pari di essa protraggono in varia misura lo stato di diapausa per 2 anni. L'Autore suggerisce che tale ritardo dipende dall'ospite.

(6) E del resto un fatto ben noto che, sovente, i parassiti adeguano automaticamente il proprio voltinismo a quello degli ospiti, restando in diapausa, come larva giovanissima, in vittime che entrano in diapausa. Di ciò viene tenuto conto nei laboratori adibiti alla moltiplicazione degli entomofagi a scopo di lotta biologica, ricorrendo o a ceppi dell'ospite non soggetti a diapausa ovvero ad ospiti di sostituzione polivoltini a ciclo continuo (cfr., ad esempio, Shon e Shea, 1976).

tizzano il tripetide dopo tale periodo critico, le larvette endofaghe non riescono più a svilupparsi (7).

In un lavoro successivo Lawrence (1982) dimostra, tra l'altro, mediante esperimenti di legatura e parabiosi delle larve di *Anastrepha*, che l'impupamento dell'ospite è indispensabile per l'ulteriore sviluppo di *Biosteres*, per cui conclude che il bilancio ormonale della vittima regola lo sviluppo del parassita e che, in particolare, l'ecdisione è indispensabile per attivare la larveta endofaga e indurla a compiere la I muta. Sul probabile meccanismo d'azione di tale ormone l'Autore emette 3 ipotesi: a) che esso sia usato dalla larva parassita semplicemente come Zeitgeber; b) ovvero che, una volta ingerito con l'emolinfa, esso determini direttamente cambiamenti nei suoi tessuti (nel caso in cui l'entomofago non abbia ghiandole protoraciche funzionali (8)); c) infine che l'ecdisione assorbito possa stimolare la secrezione delle suddette ghiandole nello stesso parassita e così dare inizio alla muta che porta alla II età. L'Autore conclude che ulteriori informazioni, circa l'azione degli ormoni dell'ospite sullo sviluppo dei parassitoidi, possono essere ottenute allevandoli in vitro.

Temerak (1981) nota che *Bracon brevicornis* Wesm. si accresce sia in larve attive che ibernanti del nottuido *Sesamia cretica* Led., impiegando lo stesso tempo, nelle due categorie di ospiti. Visto poi che il numero di adulti per vittima nonché le loro dimensioni sono maggiori nelle forme ibernanti, trae la conclusione che queste ultime sono da preferirsi nei programmi di moltiplicazione del braconide. Si deve però sottolineare che *Sesamia* viene paralizzata, con conseguenti modificazioni della sua fisiologia, per cui non sorprende che lo stato di diapausa non venga trasmesso all'antagonista.

Beckage e Riddiford (1982 a), manipolando il titolo di ormone giovanile dell'ospite nella coppia *Manduca sexta* (L.) - *Apanteles congregatus* (Say), dimostrano che un alto tasso di questo ormone esercita

---

(7) Una situazione simile era stata descritta da Mellini e Baronio (1972) per un larvevoride, la *Steiniella callida* Meig. nemica delle larve del crisomelide *Melasoma populi* L. Parassitizzazioni condotte sperimentalmente su larve prossime all'impupamento, nonché su eopupe, portano ad una progressiva nanizzazione del parassita e spesso alla sua morte in stadi larvali più o meno avanzati.

(8) L'ipotesi, suggerita nel mio precedente lavoro (Mellini, 1975), di una probabile riduzione di certe ghiandole nel sistema endocrino delle larve entomofaghe, come adattamento alla vita parassitaria, non mi sembra più necessaria, ricorrendo, come sarà illustrato più avanti, al concetto che l'ormone giovanile dell'ospite agisca quale fattore diapausigeno sulle giovanissime larvette dei parassiti.

Matsuda (1978) che pure ammette, in riguardo alla generalità degli Artropodi parassiti, l'importanza degli ormoni dell'ospite, aggiunge che è teoricamente possibile che « the hormonal milieu changes drastically, as an animal enters the endoparasitic stage ».

un effetto inibitorio sull'ecdisi del parassita. Esse aggiungono che fenomeni simili sono stati riscontrati anche per stadi giovanili di altri insetti, ma che il meccanismo d'azione resta sconosciuto. Nello stesso anno, lavorando sulla medesima coppia (Beckage e Riddiford, 1982 b), precisano che non la I muta dell'entomofago, bensì la seconda, nonché la sua fuoriuscita dall'ospite vengono stimolate da un aumento nel titolo di ecdisteroidi nella vittima. Infine (Beckage e Riddiford, 1983), sottoponendo l'ospite a digiuno durante l'ultima età larvale, notano che le larve del braconide non raggiungono la maturità e attribuiscono ciò a limitazioni di ordine nutrizionale, piuttosto che a fattori endocrini dell'ospite (9).

Legner (1983), studiando 3 specie di Terebranti nemici del piralide *Amyelois transitella* (Walk.), rileva che la loro diapausa è determinata da cambiamenti endocrini della vittima. E cogliamo qui l'occasione per sottolineare come la dominazione ormonale dell'ospite sul parassita risulta operante anche in riguardo a certi Terebranti, le cui femmine generalmente modificano la fisiologia dell'ospite con l'iniezione di secreti biologicamente molto attivi.

Porter (1983), invece, spiega la sincronizzazione della diapausa di *Apanteles bignellii* Marsh., con il suo ospite Ninfalide *Euphydryas aurinia* (Rottemb.), in base all'azione dei fattori ambientali. Ma in questo caso dobbiamo osservare che il braconide svolge 3 generazioni su una vittima monovoltina, dimostrando con ciò la sua relativa indipendenza dalla fisiologia di quest'ultima, ed inoltre che iberna come larva imbozzolata e quindi in uno stadio oramai indipendente dal suo partner.

Infine ricordiamo il caso veramente speciale del pteromalide *Nasonia vitripennis* Walk.; la diapausa delle larve mature di questo parassita è di origine materna e quindi del tutto indipendente dall'ospite. De Loof et alii (1979) reputano che l'arresto sia dovuto a deficienze nel sistema ecdisotropina-ecdisione la cui inibizione non dipende dall'ormone giovanile, bensì da un fattore già presente nell'uovo, la cui natura deve essere ancora chiarita. Peraltro sono stati scoperti di recente casi simili nei confronti di altri calcidoidei, quali certi *Trichogramma* (cfr. Qui e Zaslowsky, 1983).

---

(9) Fanti (1983), sottoponendo a vari periodi di digiuno larve dell'ultima età di *Galleria mellonella* L., nota invece che il larvevoride parassita, *Gonia cinerascens* Rond., si sblocca puntualmente, alla fine della I età, nell'eopupa dell'ospite; l'unica influenza macroscopica che il dittero subisce è a livello megetico. I suoi pupari sono infatti più piccoli in relazione alle minori dimensioni delle crisalidi in cui si sono formati.

## B. Ditteri

La grande maggioranza è compresa nella vasta famiglia dei Larvevoridi, che è anche quella di gran lunga più studiata e certamente la più evoluta dal punto di vista parassitario.

Jacquemard (1976) osserva che *Eucarcelia* sp. si sviluppa seguendo i cambiamenti fisiologici del suo ospite, *Diparopsis watersi* (Roths.), per cui afferma che il bilancio ormonale, responsabile dello stato di diapausa del Nottuide, induce l'arresto del parassita alla I età, così come il bilancio che ne caratterizza l'attività provoca il risveglio dell'antagonista.

Baronio e Senhal (1980), nella coppia *Galleria mellonella* L. - *Gonia cinerascens* Rond., dimostrano sperimentalmente la dipendenza del parassita dagli ormoni dell'ospite; infatti la muta delle larve di I età del larvevoride è indotta dagli ecdisteroidi della vittima in assenza di ormone giovanile <sup>(10)</sup>. Essi precisano, inoltre, che l'ecdisone agisce direttamente sull'entomofago e nel contempo provoca i cambiamenti fisiologici e biochimici dell'ospite, indispensabili per lo sviluppo del parassitoide. Anche gli spostamenti delle larvette alla fine della I età, dai muscoli verso lo spazio esuviale durante l'incrisalidamento di *Galleria*, sono determinati da tale ormone.

Wylie (1977) esclude che la diapausa pupale del larvevoride univoltino *Athrycia cinerea* (Coq.) possa dipendere da quella dell'ospite *Mamestra configurata* Walk., che è invece polivoltina. Anche lo sviluppo larvale del parassita appare in certa misura indipendente da quello della vittima, visto che esso raggiunge la maturità sia in larve della penultima che dell'ultima età, secondo lo stadio in cui è penetrato. Questo dittero che, forse per le sue piccole dimensioni in confronto a quelle del nottuide, non ha necessità di una stretta sincronizzazione, mostra tuttavia una leggera tendenza a soggiacere alla fisiologia della vittima, dato che i casi in cui gli adulti sfarfallano nella stessa annata sono più numerosi se lo sviluppo è avvenuto in larve ospiti non programmate ad entrare in diapausa.

## C. Parassiti non entomofagi.

Anche nella classica parassitologia dei Vertebrati non mancano studi recenti, in aggiunta a quelli citati nella mia precedente memoria (Mellini, 1975), che affermano l'importanza degli ormoni degli ospiti

---

(10) Una volta attivato, il parassita continua a svilupparsi normalmente anche in presenza di alti livelli di iuvenoidi; infatti Mellini e Boninsegni (1983), trattando con idroprene eopupe e pupae di *Galleria*, hanno ottenuto la regolare formazione dei pupari del dittero nei tempi normali.

per i loro parassiti, e ciò, nonostante la grande distanza sistematica tra gli organismi associati. Brand (1979) ritiene che, in simili casi, gli ormoni dell'ospite non agiscano direttamente sui loro antagonisti, bensì attraverso modificazioni nella fisiologia dell'ospite stesso. Peraltro, in riguardo agli ormoni delle gonadi, non esclude la possibilità di una azione diretta sugli Elminti. Yanion (1979) afferma addirittura che gli ormoni presenti nel sangue dei Roditori sono indispensabili per la maturazione delle uova di insetti epizoi quali i Sifonatteri.

Per una visione generale delle interazioni endocrine tra ospiti e parassiti, ivi compresi i Nematodi nemici di esapodi, si rimanda alla moderna revisione bibliografica fatta da Thompson (1983).

Il fenomeno della dominazione per via ormonale, esercitata dagli ospiti sui loro parassiti, è dunque un fatto biologico abbastanza generale nel campo della parassitologia; non si vede dunque per quale ragione lo si debba escludere proprio per gli insetti parassiti di altri insetti, dove, per di più, vi è strettissima affinità chimica tra le secrezioni endocrine dei due simbionti.

#### V. SVILUPPO E DIAPAUSE DEI PARASSITOIDI AD ACCRESCIMENTO DIPENDENTE DALLA FISIOLOGIA DELL'OSPITE.

Per discutere in modo chiaro questo argomento, bisogna innanzitutto distinguere le 3 fasi che caratterizzano la regolazione della diapausa e cioè: a) l'induzione, b) il mantenimento, c) la rottura. Ciò del resto vale tanto per i parassiti quanto per le forme che conducono vita libera.

Per i parassitoidi bisogna inoltre distinguere, almeno provvisoriamente, tra diapausa breve e diapausa lunga o stagionale; la prima si manifesta negli ospiti in via di accrescimento e perdura finché questi non lo hanno terminato; la seconda compare in concomitanza con la diapausa della vittima durante la cattiva stagione.

Ed ancora, nei riguardi dei nostri entomofagi, è necessario operare la distinzione tra diapausa sostenuta nei primissimi stadi larvali <sup>(11)</sup>, quando essi sono fisiologicamente dipendenti dall'ospite, e diapausa al termine dell'accrescimento (larva matura, pupa o adulto), quando il parassita è ormai autonomo rispetto alla vittima che nel frattempo è stata condotta a morte. In quest'ultimo caso è chiaro che la sua diapausa può benissimo essere indipendente da quella dell'ospite e soggiacere ai fattori ambientali.

Infine è indispensabile procedere ad una netta separazione tra parassiti Imenotteri e parassiti Ditteri. I primi infatti, tramite l'inie-

---

(11) Di regola nella I età o agli inizi della seconda e sempre in uno stadio ben definito, secondo la specie, come accade per le forme libere.

zione di secreti operata dalla femmina ovideponente, possono modificare, ed anche in modo drammatico, la fisiologia degli ospiti, mentre per i secondi tali possibilità sono assai più modeste, dipendendo esclusivamente dall'attività delle larvette endofaghe.

È opportuno sottolineare che tutte le sopraelencate distinzioni sono sempre da tenere presenti, per potersi orientare in una casistica tanto varia ed apparentemente contraddittoria, com'è quella relativa alle diapause dei parassitoidi, e mettervi un po' di ordine.

Gli Autori, che in tempi recenti hanno presentato delle buone trattazioni generali sulla diapausa, non hanno, in genere, una diretta esperienza sui parassiti. Chippendale (1977), nella sua discussione sulle basi endocrine della diapausa larvale, pone i parassitoidi in una categoria speciale, ritenendo, sulla scorta di dati bibliografici relativi ad alcune specie, che il loro arresto sia sovente di origine materna e cioè dipendente da un ipotetico ormone della diapausa che, secreto dalla madre, passa nelle uova determinando la stasi una volta che il parassita ha raggiunto l'ultima età larvale. Tauber et alii (1983) invece, in un'ampia panoramica dedicata espressamente alla diapausa dei parassitoidi, riconoscono tre modalità di induzione e rottura: I) diapausa regolata da fattori ambientali; II) diapausa regolata sia da fattori abiotici che dall'ospite; III) diapausa regolata esclusivamente dagli ospiti. Tali modalità non vengono però correlate né con lo stadio del parassita né con l'ordine di appartenenza, mentre, come si è insistito, tali correlazioni sono assolutamente necessarie per comprendere i meccanismi che stanno alla base delle varie possibilità prospettate.

Premesso tutto ciò, consideriamo ora, a grandissime linee, il bilancio ormonale che caratterizza la diapausa nella generalità degli insetti menanti vita libera. Esso naturalmente varia secondo lo stadio in cui l'arresto si manifesta.

Per quanto riguarda le larve, l'inizio della diapausa è spesso contrassegnato da alti tenori di ormone giovanile, magari presenti nelle prime fasi dell'ultima età, mentre l'arresto si manifesta in seguito e cioè al conseguimento della maturità larvale (Sieber e Benz, 1980; Yagi, 1981) <sup>(12)</sup>; il suo mantenimento dipende dall'inattività del sistema neuroendocrino ovvero da sensibili livelli di ormone giovanile (come si è visto in un capitolo precedente) ed infine la sua rottura è causata

---

(12) È noto che applicazioni topiche di ormone giovanile, a specie che di norma non entrano in diapausa, prolungano la vita larvale e ritardano l'impupamento. Orbene, secondo Staal (1975) questa situazione è sotto parecchi aspetti simile alla diapausa vera e propria.



dall'intervento dell'ecdisione <sup>(13)</sup>, secreto dalle ghiandole toraciche in seguito ad una catena di eventi che inizia con la recezione di un segnale fotoperiodico (cfr., ad esempio, Berry, 1981). Quest'ultima, poi, è una condizione abbastanza comune a molti olometaboli, essendo stata riscontrata da numerosi Autori in Lepidotteri, Ditteri e Imenotteri.

Assai simile appare anche la regolazione della diapausa nelle p u p e , preceduta e caratterizzata da bassissimi livelli di ecdisione e magari accompagnata, in certi casi, dalla presenza di ormone giovanile, che favorisce l'inizio ed il mantenimento, mentre l'ecdisione ne determina la rottura, come si è dimostrato sperimentalmente nei grandi ordini di olometaboli.

La diapausa degli a d u l t i dipende, secondo vari Autori, dalla mancanza di ormone giovanile in funzione gonadotropica. C'è però da rilevare che le moderne ricerche hanno indicato la presenza di elevati tassi di ecdisteroidi nelle gonadi dell'adulto durante la fase riproduttiva.

La diapausa e m b r i o n a l e , infine, almeno in *Bombyx mori* L., è indotta da un ormone ad hoc, secreto dal gnatocerebro della madre (per la caratterizzazione chimica vedansi Isobe et alii, 1975); ma l'esistenza di un ormone della diapausa, sebbene ripetutamente proposto in vari casi, secondo De Wilde (1981) è stato dimostrato solo per questa specie; in verità Raabe (1982) la ripropone anche per altre. Aggiungiamo che Gharib et alii (1981) hanno veduto che la diapausa embrionale, in alcune forme di eterometaboli e di olometaboli, può essere interrotta da trattamenti con ecdisteroidi.

E possiamo ora a considerare la diapausa dei parassitoidi che si sviluppano a spese di insetti olometabolici.

#### A. Parassiti evolventisi in stadi preimmaginali dell'ospite.

Per i motivi già espressi, ci si limita qui ad esaminare quei casi, peraltro comunissimi, in cui la diapausa si manifesta nei primi stadi dello sviluppo.

Premesso che non si intravedono differenze, se non di ordine temporale, tra diapausa breve e diapausa lunga o stagionale, precisiamo che

---

(13) È stato dimostrato sperimentalmente che la diapausa larvale e pupale di varie specie di insetti (si consulti l'elenco presentato da Sieber e Benz, 1980) può essere terminata iniettando ecdisione nei rispettivi stadi che, a differenza di quelli attivi, sono caratterizzati da bassi livelli di questo ormone. In relazione a quanto sarà prospettato più avanti, è pertinente insistere sul concetto che l'effetto sbloccante dell'ecdisione sembra essere un fenomeno generale.

la prima automaticamente si continua nella seconda quando l'ospite, giunto al termine dell'accrescimento, si arresta a sua volta <sup>(14)</sup>.

In ogni caso l'inizio della diapausa breve può essere attribuito, come si è visto nel secondo paragrafo per certi insetti menanti vita libera, ad un alto tenore di ormone giovanile, che la larvetta endofaga acquisisce progressivamente fino a raggiungere un livello critico, nutrendosi dell'emolifa di vittime in stadi giovanili. Per contro la sua rottura dipende dai picchi di ecdisione che segnano la fine dell'accrescimento e l'inizio della metamorfosi del suo ospite <sup>(15)</sup>. Se tali picchi vengono a mancare e l'ospite si arresta, il parassita continua a permanere nel suo stato di diapausa, venendogli a mancare i fattori necessari per la sua attivazione <sup>(16)</sup>. Quindi la diapausa del parassita precede di gran lunga quella eventuale della sua vittima, conservandosi lo stato di diapausa breve iniziale. In altri termini, il parassita entra in diapausa in ospiti in stadi giovanili che si trovano in piena attività ed in tale stato permane se il loro sviluppo finisce con l'arrestarsi.

Per quanto riguarda il mantenimento della diapausa lunga, forse non è indispensabile postulare la permanenza di alti livelli di ormone giovanile nell'ospite; la larvetta endofaga si è oramai arrestata e a questo punto, più che fattori che conservino tale stato, sembrano necessari nuovi fattori che la sblocchino col ritorno della buona stagione.

Si deve ora rilevare che il concetto di diapausa del parassitoide, regolata dall'ormone giovanile dell'ospite in accrescimento, rappresenta un meccanismo di dominazione fisiologica esercitato dalla vittima non chiaramente prospettato in occasione della prima stesura dell'ipotesi ormonale (Mellini, 1975), nella quale si insisteva invece, prevalentemente, sull'effetto attivante dell'ecdisione sui medesimi stadi dell'entomofago.

Queste diapause indotte sono molto importanti per il parassita perché, grazie a quella breve, esso si garantisce la disponibilità di un ospite giunto alla fine dell'accrescimento (ciò è indispensabile quando la differenza di mole tra i due antagonisti è modesta e in particolare modo se

---

<sup>(14)</sup> Per inciso si fa rilevare che gli entomofagi che subiscono la diapausa breve nell'ospite, e che quindi dipendono fisiologicamente da esso, sono, molto probabilmente, i più idonei ad essere introdotti in nuovi ambienti a scopo di lotta biologica. Essi infatti, come si è detto, restano in diapausa nell'ospite che entra in diapausa e ciò rappresenta una modalità di ibernamento che offre maggiore sicurezza rispetto ad un arresto indipendente alla fine dell'accrescimento, e consistente magari in una semplice quiescenza.

<sup>(15)</sup> Tauber et alii (1983), non applicando il criterio della dipendenza dal bilancio ormonale dell'ospite, per i parassiti a diapausa dipendente, concludono che, se da un lato si hanno dati sui fattori che regolano l'induzione della diapausa nei parassitoidi, dall'altro se ne hanno pochissimi su quelli che ne regolano il mantenimento e la rottura.

<sup>(16)</sup> In realtà, per certe specie, la diapausa breve non si manifesta nettamente (si ha solo un rallentamento dello sviluppo non un suo arresto) mentre può comparire la diapausa lunga.

il parassita è un dittero che di regola conduce rapidamente a morte la vittima) e, grazie alla diapausa lunga, si assicura la sincronizzazione del proprio ciclo con quello del partner (condizione, questa, particolarmente favorevole per le forme monofaghe ed oligofaghe).

Lo sviluppo larvale del parassitoide è dunque spesso regolato, tra i Ditteri, da questo gioco di diapause, che trova il suo determinismo nel bilancio ormonale dell'ospite. Al pari di quanto accade in quest'ultimo, l'ormone giovanile agisce come fattore di arresto e l'ecdisione come fattore attivante e, si noti, il primo ormone prevale negli stadi giovanili dell'ospite ed il secondo in quelli al termine dell'accrescimento <sup>(17)</sup>.

Il fatto che livelli normali di ormone giovanile non blocchino l'accrescimento della vittima, mentre arrestano precocemente il suo parassita, può essere spiegato considerando che quest'ultimo consegue titoli più elevati di tale ormone, in rapporto alle sue minutissime dimensioni ed alla sua attività esclusivamente ematofaga.

Quanto sopra esposto è valido soprattutto per i Larvevoridi le cui femmine, ripetiamo, non interferiscono sulla fisiologia dell'ospite all'atto della ovideposizione ed in particolare per quelle forme, del resto assai numerose, ad attività parassitaria altamente evoluta, in cui si manifesta una precisa dipendenza dal ritmo di sviluppo dell'ospite.

È del resto una constatazione relativamente banale che il passaggio alla vita parassitaria porta ad una vistosa contrazione del voltinismo, come chiaramente risulta, ad esempio fra i Ditteri, dal confronto tra i cicli dei Larvevoridi, che sono tutti parassiti, e quelli degli affini Calliforidi e Sarcofagidi, che nella generalità conducono invece vita libera o come predatori o come zoonecrofagi.

Da ultimo ci sembra pertinente aggiungere che lo studio della diapausa dei suddetti parassitoidi, decisamente integrati con la fisiologia della vittima e pertanto funzionanti da test biologico, può portare un contributo valido per la teoria che indica nell'ormone giovanile un importante fattore nella regolazione della diapausa degli insetti.

#### B. Parassiti evolventisi in stadi adulti dell'ospite.

Nel primo lavoro sulla ipotesi ormonale (Mellini, 1975) ci si era scontrati sul ruolo apparentemente contraddittorio dell'ormone giova-

---

(17) Anche per certi parassitoidi, nei quali la diapausa è indipendente da quella dell'ospite, il gioco ormonale è simile. In *Nasonia vitripennis* Walk., ad esempio, l'arresto delle larve mature, dipendente da fattori ambientali che hanno agito sulle femmine prolificanti, può essere eliminato con applicazioni topiche di ecdisteroidi; se però tale trattamento viene preceduto da somministrazioni di ormone giovanile, la percentuale di larve che terminano la diapausa diminuisce notevolmente (De Loof et alii, 1979).

nile, nei confronti del parassita, in relazione allo stadio della vittima. Mentre negli ospiti allo stato di larva esso risultava agire quale fattore rallentante l'accrescimento delle larvette entomofaghe, negli ospiti adulti appariva invece come fattore attivante. Tali larve, infatti, riprendono ad evolversi quando la vittima entra in fase riproduttiva, la quale, com'è noto, è contrassegnata appunto dalla ripresa attività dei corpi allati in funzione gonadotropica.

L'apparente contraddizione può essere oggi superata alla luce delle recenti scoperte nella endocrinologia della riproduzione. Come si è illustrato nel III capitolo, numerosi Autori hanno riscontrato la presenza di notevoli quantitativi di ecdisteroidi negli adulti <sup>(18)</sup> di esapodi appartenenti a vari ordini. Ora si è dimostrato che questi secreti sono implicati, congiuntamente all'ormone giovanile, e a quanto pare anche in fasi più precoci, nel processo di maturazione delle gonadi. Si può pertanto ritenere che sia proprio la produzione di ecdisteroidi, come abbiamo veduto negli ospiti in stadi preimmaginali, ad attivare le larvette del parassita pure in vittime allo stato adulto <sup>(19)</sup>.

I parassiti che si evolvono negli adulti in fase riproduttiva si trovano, quindi, in una situazione ormonale simile a quella propria degli ospiti in accrescimento. Il loro ritmo di sviluppo sarebbe stimolato dagli ecdisteroidi in presenza di ormone giovanile <sup>(20)</sup>, esattamente come avviene per certi entomofagi che si sbloccano in occasione di una semplice muta larvale dell'ospite. A differenza di questi, però, essi si trovano in una vittima che ha oramai completato l'accrescimento e quindi in grado di offrire il massimo di risorse trofiche.

In questo modo l'azione degli ormoni dell'ospite sul parassita può essere spiegata in modo unitario durante tutto lo sviluppo postembrionale della vittima, superando così il presunto e poco convincente dualismo prospettato in occasione della prima stesura dell'ipotesi ormonale.

---

<sup>(18)</sup> La tabella a p. 181 del lavoro citato, nella quale viene prospettato il bilancio tra ormone giovanile ed ecdisione nei vari stadi degli insetti, va pertanto aggiornata, indicando la presenza di ecdisonici negli stadi immaginali sia delle forme olometaboliche che eterometaboliche.

<sup>(19)</sup> Anche se non ci nascondiamo che, in seguito alla somministrazione di iuvenoidi ad ospiti adulti in diapausa, si può ottenere la riattivazione di entrambi i simbionti, come hanno constatato Ascerno et alii (1980) nella coppia *Hypera postica* (Gyll.) - *Microctonus aethiopoidea* Loan. D'altro canto è noto che l'ormone giovanile, almeno in certe larve e pupe di lepidotteri, può stimolare la produzione di ecdisione (per la discussione di questo argomento vedi Safranek et alii, 1980; Bhaskaran et alii, 1980).

<sup>(20)</sup> Va però precisato che alcuni Autori fanno distinzione tra gli ormoni giovanili degli stadi preimmaginali e quelli propri degli adulti. Nei primi sarebbero prevalenti l'OG I e II, a funzione morfogenetica, nei secondi l'OG III con funzione gonadotropica. Per tale questione si consultino De Kort et alii (1982).

Nel presente lavoro non viene preso in esame il lato opposto del problema e cioè l'influenza del parassita sullo sviluppo dell'ospite, che peraltro fu considerato in occasione della precedente memoria (Mellini, 1975). Per un aggiornamento si può consultare la recentissima revisione generale di Thompson (1983), dalla quale si rileva come questo aspetto sia generalmente più studiato; ciò perché l'ovvio concetto del parassita quale organismo dannoso alla vittima è senz'altro prevalente su ogni altra considerazione.

## VI. CONCLUSIONI

La cosiddetta ipotesi ormonale, che identifica negli ormoni dell'ospite i fattori che largamente condizionano il ritmo di accrescimento delle larve dei parassitoidi, spiega in modo soddisfacente il meccanismo della perfetta sincronizzazione che spesso si instaura tra i due simbiotici. Tale regolazione è chiaramente operante solo durante le prime fasi dello sviluppo dell'entomofago, e cioè nel corso della I età larvale e al massimo fino agli inizi della seconda, quando esso si comporta da vero parassita in equilibrio con la vittima. In seguito il parassita appare largamente indipendente, fino a divenire del tutto libero appena giunto allo stato adulto. È dunque soprattutto nel primo periodo della vita, che il parassitoide riceve i segnali interni provenienti dal proprio ospite, svincolandosi in questo modo, completamente o quasi, dalle condizioni ambientali esterne.

Ciò è particolarmente evidente tra i Ditteri Larvevoridi; meno per gli Imenotteri Terebranti i quali, tramite secreti iniettati dalla femmina nell'ospite, all'atto dell'ovideposizione, possono modificarne, anche profondamente, la fisiologia dell'accrescimento. Poiché la stragrande maggioranza dei ricercatori conduce la sperimentazione proprio sui Terebranti, si comprende come la « ipotesi ormonale » stenti ad incontrare larghi consensi.

L'ormone giovanile dell'ospite, che caratterizza appunto gli stadi giovanili degli insetti, esercita un effetto rallentante, o addirittura inibente, l'accrescimento del suo antagonista durante le prime fasi dello sviluppo. Ciò si accorda con le nostre conoscenze generali sugli effetti dell'applicazione di dosi aggiuntive di ormone giovanile e di inuvenoidi su forme libere, per le quali, in questi ultimi anni, si è addirittura dimostrato, almeno in riguardo ad alcune specie, l'effetto diapausigeno di questo ormone nelle popolazioni naturali <sup>(21)</sup>. Facciamo notare come

---

(21) Del resto nella fisiologia generale degli esapodi è universalmente accettato il concetto che l'ormone giovanile eserciti un effetto frenante sull'ontogenesi, se non altro in quanto inibisce lo sviluppo dei caratteri immaginali.

L'indicazione dell'ormone giovanile, quale fattore di diapausa, spiega il meccanismo della dominazione esercitata dall'ospite sulla fisiologia del parassita, senza ricorrere all'ipotesi di una sua riduzione, funzionale e/o anatomica, a livello del sistema neuroendocrino.

L'ecdisione dell'ospite ha, di contro, un effetto stimolante l'accrescimento delle medesime larvette endofaghe, accelerandone lo sviluppo o addirittura interrompendone lo stato di diapausa. Questi effetti degli ecdisteroidi sono del resto stati comprovati anche nei confronti delle forme menanti vita libera. Proprio in ciò risiede il motivo per cui, in ospiti olofaghi, il parassita, presente in stadi larvali, ben difficilmente riesce, salvo poche specie nemiche di Coleotteri (cfr. Mellini, 1968 e 1971), a passare nei rispettivi adulti. I livelli di ecdisonici che preludono ed accompagnano lo stadio pupale sono tali da indurlo, in ogni caso, a proseguire l'accrescimento.

Il bilancio ormone giovanile-ecdisione della vittima agisce dunque sul suo antagonista nello stesso senso in cui agisce sull'ospite stesso. L'effetto bloccante dell'ormone giovanile sul parassita, che si manifesta dopo un breve periodo di attività ematofaga, in ospiti giovani in accrescimento e quindi non in fase di arresto, è con ogni probabilità dovuto all'eccessiva assunzione di tale ormone in rapporto alla sua dieta e alle sue minutissime dimensioni.

La dipendenza del parassitoide dagli ormoni della vittima, il cui emocele costituisce spesso l'ambiente di vita dal quale riceve i segnali per il suo sviluppo (come le forme libere li ricevono dall'ambiente esterno), risulta estremamente utile all'entomofago per due principali motivi.

- I) Gli consente di procrastinare la distruzione della vittima al momento in cui essa, terminato l'accrescimento, si appresta a compiere le metamorfosi, e quindi ha accumulato tutte le risorse trofiche necessarie per lo sviluppo dell'antagonista. Ciò appare indispensabile nei casi, peraltro assai frequenti, in cui le differenze di mole tra i due simbionti sono modeste anche se, ovviamente, a vantaggio dell'ospite. Non sussiste invece questa necessità nel caso di parassiti oofagi e di forme che attaccano direttamente gli stadi finali dell'ontogenesi, poiché, in tali situazioni, l'entomofago dispone già in partenza di tutto il pabulum che la vittima può offrire.
- II) Gli permette di realizzare un sicuro agganciamento temporale con l'ospite, generazione dopo generazione, fenomeno questo che appare utile per le specie oligofaghe e addirittura indispensabile per quelle monofaghe.

Peraltro non tutti i parassiti dipendono così strettamente dalla fisiologia dell'ospite. Vi sono infatti vari gradi di dipendenza dagli ormoni della vittima che possiamo suddividere nelle seguenti categorie.

- a) L'accrescimento del parassita procede più lentamente in ospiti giovani e più celermente in quelli a sviluppo avanzato, senza che si manifestino vere e proprie interruzioni.
- b) L'accrescimento si interrompe nelle fasi iniziali, ma poi riprende allorché l'ospite compie una semplice muta.
- c) Lo sviluppo del parassita si arresta alla I età, o al massimo nella seconda iniziale, per essere ripreso solo quando l'ospite ha terminato l'accrescimento. È questo il grado più avanzato di integrazione tra la fisiologia dei due simbiotici. Pare quindi lecito affermare che l'evoluzione del fenomeno parassitario negli insetti entomofagi sia regolato da successive fasi di crescente sensibilità del parassita nei confronti degli ormoni dell'ospite.

In tale situazione il parassita subisce due periodi di diapausa: una diapausa breve (valutabile in giorni) nell'ospite attivo, in attesa che esso abbia completato l'accrescimento, ed una diapausa lunga (valutabile in mesi) se l'ospite nel frattempo si arresta. La prima gli garantisce il massimo di risorse trofiche, la seconda gli assicura la sincronizzazione col ciclo del suo partner. La diapausa breve si continua automaticamente in quella lunga se l'ospite finisce con l'entrare in diapausa.

La contraddizione, rilevata in occasione della prima stesura della cosiddetta « ipotesi ormonale », tra l'azione attivante esercitata sulle larvette entomofaghe dagli ecdisonici negli ospiti alla fine dell'accrescimento larvale e l'analogo effetto stimolante ipotizzato per l'ormone giovanile negli ospiti adulti in fase riproduttiva, può essere oggi superata in base alla sensazionale scoperta di alti livelli di ecdisteroidi anche nelle forme immaginali. Infatti può essere imputato a questi ormoni, analogamente a quanto si è dimostrato accadere negli stadi preimmaginali, l'effetto attivante l'accrescimento dell'entomofago in occasione della maturazione delle gonadi della sua vittima, e così spiegare in modo unitario l'attivazione del parassitoide durante tutto l'arco dello sviluppo postembrionale dell'ospite.

Gli insetti entomofagi parassiti costituiscono un gruppo vastissimo ed eterogeneo; è pertanto naturale che, in relazione a ciò ed alla grande varietà di vittime e di stadi attaccati, i loro comportamenti siano diversificati. Orbene l'ipotesi ormonale, che in questa seconda memoria abbiamo confermato e perfezionato, anche alla luce delle recenti scoperte nel campo dell'endocrinologia degli insetti, mostra la sua piena validità per i parassitoidi a sviluppo dipendente da quello dei loro ospiti, categoria peraltro assai numerosa, specialmente in relazione al modesto scarto megetico spesso esistente tra loro e le rispettive vittime.

## RIASSUNTO

Circa una decina di anni fa, sulla base dell'esperienza personale nello studio del parassitismo dei Ditteri Larvevoridi, e sulla scorta di numerosi dati tratti dalla bibliografia, l'autore (Mellini, 1975) emise la cosiddetta «ipotesi ormonale», preannunciata fin dal 1969, secondo la quale l'accrescimento di molti parassitoidi è influenzato, o addirittura regolato, dagli ormoni dei loro ospiti. Tale dipendenza si manifesta in modo evidentissimo soltanto nel corso della I età larvale e, al massimo, nelle fasi iniziali della seconda, allorché l'entomofago si comporta da vero parassita in equilibrio con la vittima.

In questi ultimi anni, sensazionali scoperte nel campo dell'endocrinologia degli insetti hanno fornito ulteriori elementi a sostegno della suddetta ipotesi. Particolare importanza assumono, al riguardo, il dimostrato ruolo dell'ormone giovanile nel regolare la diapausa delle larve mature di alcune specie di Lepidotteri e la segnalata presenza di rilevanti titoli di ecdisteroidi nelle forme immaginali di etero- ed olometaboli, in fase riproduttiva, che pure sono prive di ghiandole toraciche.

Premesso che nella vastissima categoria dei parassitoidi si manifesta una grande varietà di comportamenti, una prima fondamentale distinzione va fatta tra gli entomofagi appartenenti all'ordine degli Imenotteri e quelli compresi nell'ordine dei Ditteri. I primi, infatti, tramite l'iniezione di secreti operata dalle femmine al momento dell'ovideposizione, possono modificare, già in partenza ed in modo drammatico, la fisiologia dell'ospite. I secondi invece, con femmine prive di ovopositore perforante, non hanno la possibilità di alterare preliminarmente il normale sviluppo delle loro vittime; tutt'al più, e solo in seguito, si possono manifestare influenze ad opera delle larvette in accrescimento. È pertanto in riguardo ai Ditteri che l'ipotesi ormonale appare più chiaramente valida.

Inoltre va precisato, per entrambi gli ordini, che il grado di dipendenza dalla fisiologia dell'ospite varia moltissimo secondo la specie di parassita e lo stadio della vittima in cui viene concluso lo sviluppo. Accanto a forme totalmente dipendenti, ve ne sono altre in cui le influenze della vittima appaiono modeste o pressoché nulle. Orbene è nei confronti delle prime che l'ipotesi ormonale palesa tutta la sua validità.

Tali specie soggiacciono a due periodi di arresto nel corso della prima o agli inizi della II età larvale: una diapausa breve e una lunga.

La prima, valutabile in giorni, insorge durante l'accrescimento dell'ospite e perdura fino alla sua conclusione; la seconda, valutabile in mesi, si manifesta quando l'ospite interrompe il suo ciclo. Non vi sono differenze sostanziali tra le due diapause se non di ordine temporale; infatti esse sono sostenute sempre dal medesimo stadio iniziale del parassita e la diapausa lunga non è che la continuazione di quella breve, quando la vittima entra a sua volta in diapausa senza realizzare le condizioni che attivano il suo antagonista.

Il fattore dell'ospite inducente l'arresto nel parassita è l'ormone giovanile, che la minutissima larveta assume in dosi elevate nutrendosi di emolinfa; il fattore attivante è rappresentato dall'ecdisione della vittima, sia nei suoi stadi preimmaginali che in quello adulto. I due ormoni dell'ospite agirebbero dunque sul parassita in modo simile a quello registrato per varie specie di insetti menanti vita libera.

La dipendenza dagli ormoni dell'ospite, manifestantesi nel modo più evidente attraverso l'induzione delle suddette diapause, offre al parassitoide due grandi vantaggi: I) procrastinare la distruzione della vittima al termine del suo accrescimento e così garantirsi il massimo di risorse trofiche, considerato il modesto scarto spesso esistente tra la mole dei due simionti (diapausa breve); II) sincronizzare il proprio ciclo con quello dell'ospite, con la conseguente sicurezza di ritrovarlo puntualmente nel corso delle generazioni, condizione questa particolarmente importante per le forme monofaghe ed oligofaghe (diapausa lunga).



## Hypothesis on the hormonal control exerted by hosts on parasitoids, on the basis of the latest discoveries in insect endocrinology.

### SUMMARY

Approx. ten years ago, the author (Mellini, 1975), on the basis of his personal experience in the study of parasitism of Diptera Larvaevoridae and on the basis of several data taken from literature, formulated the so called «hormonal hypothesis». According to this hypothesis, announced since 1969, the growth of many parasitoids is affected, or even controlled, by the hormones of their hosts. This becomes very clear only during the I larval stage and, at the latest, in the initial period of the II stage, when the parasitoid behaves like a real parasite in equilibrium with its victim.

In these last years sensational discoveries in the field of insect endocrinology have supplied further elements supporting this hypothesis. In this connection, a particular importance is represented by the rôle played by the juvenile hormone in diapausing the mature larvae of some Lepidopteran species. Another important incidence is the noticed presence of considerable amounts of ecdysteroids in the adults of Hetero- and Holometabola, during the reproduction phase, although they have no thoracic glands.

Considering that in the wide category of parasitoids we have a great variety of behaviours, the first essential distinction is to be made between the entomophagous insects belonging to the order of Hymenoptera and those included in the order of Diptera. In fact, the former, through the injection of secretions made by females when depositing the eggs, can immediately and strongly affect the host physiology. The latter, on the contrary, whose females do not have a piercing ovipositor, cannot affect the normal development of their victims at the beginning; possibly, and only later on, influences due to the growing larvae can be noticed. Therefore, the hormonal hypothesis seems to be more valid with regard to Diptera.

Furthermore, for both orders, it is to be pointed out that the degree of dependency on the host physiology varies considerably according to the parasite species and the victim stage at which the development is concluded. Besides parasites of full dependency, there are other species where the influence of the victim turns out to be slight or almost absent. Therefore, the hormonal hypothesis presents all its validity towards the former.

These species are subject to two diapauses during the first larval stage or at the beginning of the II larval stage: a short and a long diapause.

The first one, that can be estimated in days, occurs during the host growth and lasts until its conclusion. The second one, that can be estimated in months, occurs when the host interrupts its cycle. There are no substantial differences between the two diapauses, the only differences being related to time. In fact, in both cases the parasite enters the diapause during its initial stage; the long diapause is nothing but the continuation of the short one, when the victim, in its turn, enters the diapause without creating the conditions that activate its antagonist.

The host factor causing the parasite diapause is the juvenile hormone, that the very small larva ingests in large quantities by feeding on hemolymph. The activating factor is represented by the ecdysone of the host, both at its pre-imaginal and adult stages. The two host hormones, therefore, seem to act on the parasite in a similar way to that noticed for various species of non parasitic insects.

The dependency on the host hormones, most clearly revealed by the above mentioned diapauses, gives the parasitoid two great advantages: 1) to defer the victim destruction until the end of its growth, thus securing the maximum amount of the trophic resources, considering the often slight difference of size between the two symbionts (short dia-

pause); 2) to synchronize its own cycle with that of the host, with the certainty of always reaching it again in the course of generations, this condition being particularly important for the monophagous and oligophagous species (long diapause).

#### BIBLIOGRAFIA CITATA

- ANDERSON J. F., KAYA H. K., 1975. — Influence of temperature on diapause termination in *Ooencyrtus ennomus*, an elm spanworm egg parasitoid. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 68: 671-672.
- ASCERNO M. E., SMILOWITZ Z., HOWER A. A. Jr., 1980. — Effects of the insect growth regulator hydroprene on diapausing *Microctonus aethiopoidea* a parasite of the alfalfa weevil. - *Env. Ent.*, 9: 262-264.
- BANG L., LAGUEUX M., HIRN M., HOFFMANN J. A., 1976. — Identification par chromatographie en phase vapeur et spectrométrie de masse de l'ecdysone synthétisée dans les ovaires de femelles adultes de *Locusta migratoria* (Insecte Orthoptère). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, s. D, 283: 1081-1084.
- BARONIO P., SEHNAL F., 1980. — Dependence of the parasitoid *Gonia cinerascens* on the hormones of its Lepidopterous hosts. - *J. Insect Physiol.*, 26: 619-626.
- BEAN D. W., BECK S. D., 1980. — The role of juvenile hormone in the larval diapause of the european corn borer *Ostrinia nubilalis*. - *J. Insect Physiol.*, 26: 579-584.
- BEAN D. W., BECK S. D., 1983. — Haemolymph ecdysteroid titres in diapause and nondiapause larvae of the european corn borer, *Ostrinia nubilalis*. - *J. Insect Physiol.*, 29: 687-693.
- BEAN D. W., BECK S. D., GOODMAN W. G., 1982. — Juvenile hormone esterases in diapause and nondiapause larvae of the european corn borer, *Ostrinia nubilalis*. - *J. Insect Physiol.*, 28: 485-492.
- BECKAGE N. E., RIDDIFORD L. M., 1982 a. — Effects of methoprene and juvenile hormone on larval ecdysis, emergence, and metamorphosis of the endoparasitic wasp, *Apanteles congregatus*. - *J. Insect Physiol.*, 28: 329-334.
- BECKAGE N. E., RIDDIFORD L. M., 1982 b. — Effects of parasitism by *Apanteles congregatus* on the endocrine physiology of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. - *Gen. Comp. Endocr.*, 47: 308-322.
- BECKAGE N. E., RIDDIFORD L. M., 1983. — Growth and development of the endoparasitic wasp *Apanteles congregatus*: dependence on host nutritional status and parasite load. - *Physiol. Ent.*, 8: 231-241.
- BERRY S. J., 1981. — Hormones and metabolism in the pupal diapause of silkmoths (Lepidoptera: Saturniidae). - *Ent. Gen.*, 7: 233-243.
- BHASKARAN G., DELEON G., LOOMAN B., SHIRK P. D., RÖLLER H., 1980. — Activity of juvenile hormone acid in brainless, allatectomized diapausing *Cecropia* pupae. - *Gen. Comp. Endocr.*, 42: 129-133.
- BOLLENBACHER W. E., ZVENKO H., KUMARAN A. K., GILBERT L. I., 1978. — Changes in ecdysone content during postembryonic development of the wax moth, *Galleria mellonella*: the role of the ovary. - *Gen. Comp. Endocr.*, 34: 169-179.
- BORDEREAU C., HIRN M., DELBECQUE J. P., DE REGGI M., 1976. — Présence d'ecdysones chez un Insecte adulte: la reine de Termite. - *C. R. Acad. Sci. Paris*, s. D, 282: 885-888.
- BRAND T., 1979. — Biochemistry and physiology of endoparasites. - Elsevier, 447 pp.

- BRIERS T., DE LOOF A., 1981. — Moulting hormone activity in the adult yellow mealworm, *Tenebrio molitor* (Coleoptera). - *Ann. Soc. r. Zool. Belg.*, 110:173-177.
- BRIERS T., DE LOOF A., 1981. — Moulting hormone activity in the adult colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say in relation to reproduction and diapause. - *Int. J. Inv. Repr.*, 3: 145-155.
- BRIERS T., DE LOOF A., 1983. — Distribution and metabolism of ecdysteroids in the adult yellow mealworm beetle, *Tenebrio molitor*. - *Insect Biochem.*, 13: 513-522.
- BRIERS T., PEFFEROEN M., DE LOOF A., 1982. — Ecdysteroids and adult diapause in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. - *Physiol. Ent.*, 7: 379-386.
- CALS-USCIATI J., 1975. — Répercussion de la modification du cycle normal de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptère Trypetidae), par irradiation  $\gamma$  et injection d'ecdysone, sur le développement de son parasite *Opius concolor* Szepi. (Hyménoptère Braconidae). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, s. D, 281: 275-278.
- CAMPADELLI G., 1983. — Relazioni tra l'età della madre e alcuni caratteri della prole in *Galleria mellonella* L. (Lep. Galleriidae). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 37: 193-207.
- CHIPPENDALE G. M., 1977. — Hormonal regulation of larval diapause. - *Ann. Rev. Entomol.*, 22: 121-138.
- CHIPPENDALE G. M., 1982. — Insect diapause, the seasonal synchronization of life cycle, and management strategies. - *Ent. exp. & appl.*, 31: 24-35.
- CHIPPENDALE G. M., TURUNEN S., 1981. — Hormonal and metabolic aspects of the larval diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella* (Lepidoptera: Pyralidae). - *Ent. Gen.*, 7: 223-231.
- CHIPPENDALE G. M., YIN C. M., 1976. — Endocrine interactions controlling the larval diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. *J. Insect Physiol.*, 22: 989-995.
- CHIPPENDALE G. M., YIN C. M., 1979. — Larval diapause of the european corn borer, *Ostrinia nubilalis*: further experiments examining its hormonal control. - *J. Insect Physiol.*, 25: 53-58.
- CLARET J., CARTON Y., 1975. — Influence de l'espèce-hôte sur la diapause de *Pimpla instigator* F. (Hyménoptère, Ichneumonidae). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 281: 279-282.
- CLARET J., PORCHERON P., DRAY F., 1978. — La teneur en ecdysones circulantes au cours du dernier stade larvaire de l'Hyménoptère endoparasite *Pimpla instigator*, et l'entrée en diapause. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 286: 639-641.
- DE KORT C. A. D., BERGOT B. J., SCHOOLEY D. A., 1982. — The nature and titre of juvenile hormone in the colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. - *J. Insect Physiol.*, 28: 471-474.
- DELEURANCE S., BAEHR J.-C., PORCHERON P., CASSIER P., 1981. — Dosages radioimmunologiques des ecdystéroïdes et des hormones juvéniles chez la larve du dernier stade, la nymphe et l'imago de *Choleva angustata* Fab. (Coléoptères Catopides). - *C. R. Acad. Sc. Paris.*, s. III, 292: 221-226.
- DE LOOF A., HUYBRECHTS R., BRIERS T., 1980. — The role of ecdysones in vitellogenesis in *Sarcophaga bullata*. - *Sc. Pap. Inst. Org. Phys. Chem.*, Wroclaw Tech. Univ., No. 22, Conf. 7, 629-635.
- DE LOOF A. J., HUYBRECHTS R., BRIERS T., 1981. — Induction of de novo synthesis of vitellogenin in adult male *Sarcophaga bullata* (Insecta, Diptera) by 20-hydroxy-ecdysone. - *Ann. Endocr.*, 42: 71-72.

- DE LOOF A., VAN LOON J., VANDERROOST C., 1979. — Influence of ecdysterone, precocene and compounds with juvenile hormone activity on induction, termination and maintenance of diapause in the parasitoid wasp, *Nasonia vitripennis*. - *Physiol. Ent.*, 4: 319-328.
- DE REGGI M., 1977. — L'ecdysone, hormone de la différenciation sexuelle. - *La Recherche*, 8: 479-481.
- DE WILDE J., 1981. — Insect diapause, an example of environment-controlled homeostasis. - *Ent. Gen.*, 7: 193-194.
- EICHHORN O., 1977. — Autökologische Untersuchungen an Populationen der gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* (L.) (Hym.: Diprionidae). II. Zur Kenntnis der Larvenparasiten und ihrer Synchronisation mit dem Wirt. - *Z. ang. Ent.*, 83: 15-36.
- EICHHORN O., 1983. — Dormanzverhalten der Gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe (*Diprion pini* L.) (Hym., Diprionidae) und ihrer Parasiten. - *Z. ang. Ent.*, 95: 482-498.
- FANTI P., 1983. — Effetti del digiuno dell'ospite sulla coppia ospite-parassita *Galleria mellonella* L. - *Gonia cinerascens* Rond. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 38: 41-54.
- FUCHS M. S., KANG S.-H., 1981. — Ecdysone and mosquito vitellogenesis: a critical appraisal. - *Insect Biochem.*, 11: 627-633.
- GERSCH M., 1978. — Die klassische Vorstellung der hormonalen Steuerung der Insektenentwicklung im Lichte neuer experimenteller Tatsachen: Produktion von Häutungshormon außerhalb der Prothoracaldrüse. - *Zool. Jb. Physiol.*, 82: 171-184.
- GHARIB B., LEGAY J.-M., DE REGGI M., 1981a. — Potentiation of developmental abilities of diapausing eggs of *Bombyx mori* by 20-hydroxyecdysone. - *J. Insect Physiol.*, 27: 711-713.
- GHARIB B., GIRARDIE A., DE REGGI M., 1981b. — Ecdysteroids and control of embryonic diapause: changes in ecdysteroid levels and exogenous hormone effects in the eggs of cochineal *Lepidosaphes*. - *Experientia*, 37: 1107-1108.
- GILBERT L. I., BOLLENBACHER W. E., GRANGER N. A., 1980. — Insect endocrinology: regulation of endocrine glands, hormone titer, and hormone metabolism. - *Ann. Rev. Physiol.*, 42: 493-510.
- GOLTZENÉ F., LAGUEUX M., CHARLET M., HOFFMANN J. A., 1978. — The follicle cell epithelium of maturing ovaries of *Locusta migratoria*: a new biosynthetic tissue for ecdysone. - *Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem.*, 359: 1427-1434.
- HAGEDORN H. H., 1980. — Ecdysone, a gonadal hormone in insects. In: Clark W. H. Jr., Adams T. S. - *Advances in Invertebrate reproduction*, pp. 97-107.
- HODEK I., IPERTI G., ROLLEY F., 1977. — Activation of hibernating *Coccinella septempunctata* (Coleoptera) and *Perilitus coccinellae* (Hymenoptera) and the photoperiodic response after diapause. - *Ent. exp. & appl.*, 21: 275-286.
- HOFFMANN J., 1980. — Ecdysone et reproduction chez les femelles adultes d'insectes. - *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 20: 443-456.
- HOY M. A., 1975. — Hybridization of strains of the gypsy moth parasitoid, *Apanteles melanoscelus*, and its influence upon diapause. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 68: 261-264.
- HUYBRECHTS R., DE LOOF A., 1981. — Effect of ecdysterone on vitellogenin concentration in haemolymph of male and female *Sarcophaga bullata*. - *Int. J. Inv. Reprod.*, 3: 157-168.

- ISOBE M., HASEGAWA K., GOTO T., 1975. — Further characterization of the silkworm diapause hormone A. - *J. Insect Physiol.*, 21: 1917-1920.
- JACQUEMARD P., 1976. — Relations entre la diapause de *Diparopsis watersii* (Roths.) (Lep. Noct.) et la diapause de son parasite *Eucarcelia* sp. (? *evolans* (Wied.)) (Dipt. Tachin.) dans le nord du Cameroun. - *Coton et fibres Tropicales*, 31: 313-321.
- JANION S. M., 1979. — Ecological control of parasite - host system. - *Pol. ecol. Stud.*, 5: 61-96.
- KACZOR W. J., HAGEDORN H. H., 1980. — The effects of  $\alpha$ -amanitin and cordycepin on vitellogenin synthesis by mosquito fat body. - *J. Exp. Zool.*, 214: 229-233.
- KALMÈS R., 1975. — Influence de certaines caractéristiques périodiques de l'écosystème sur l'utilisation alimentaire de *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae) en diapause par un parasitoïde (*Pimpla instigator* F: Hymenoptera: Ichneumonidae). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, s. D, 280: 1881-1884.
- KELLY T. J., FUCHS M. S., KANG S. H., 1981. — Induction of ovarian development in autogenous *Aedes atropalpus* by juvenile hormone and 20-hydroxyecdysone. - *Int. J. Inv. Reprod.*, 3: 101-112.
- LAWRENCE P. O., GREANY P. D., NATION J. L., OBERLANDER H., 1978. — Influence of hydroprene on caribbean fruit fly suitability for parasite development. - *Fla. Ent.*, 61: 93-99.
- LAWRENCE P. O., 1982. — *Biosteres longicaudatus*: developmental dependence on host (*Anastrepha suspensa*) physiology. - *Exp. Paras.*, 53: 396-405.
- LEGNER E. F., 1983. — Patterns of field diapause in the navel orangeworm (Lepidoptera: Phycitidae) and three imported parasites. - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 76: 503-506.
- LEUBERT F., EIBISCH H., KROSCWITZ H., SCHEFFEL H., 1982. — Ecdysteroid-Biosynthese durch das Ovar von *Lithobius forficatus* (L.) (Chilopoda). - *Zool. Jb. Physiol.*, 86: 465-476.
- LOUSKAS C., LAUDEHO Y., 1977. — Phénomènes d'arrêt de développement de la larve de 5ème stade d'*Eupelmus urozonus* chez un hôte expérimental: *Ceratitis capitata*. - *Ent. exp. & appl.*, 22: 243-250.
- MATSUDA R., 1978. — Abnormal metamorphosis and arthropod evolution. - In: GUPTA A. P. - *Arthropod phylogeny*, Van Nostrand & Reinhold, pp. 137-256.
- MELLINI E., 1968. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. XVII. Destino di *Meigenia mutabilis* Fall. in ospiti parassitizzati verso la fine della vita larvale. - *Atti Acc. Naz. Ital. Ent., Rendiconti*, 15: 32-42.
- MELLINI E., 1969. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. XX. Influenze esercitate dalla vittima sul parassita. - *Mem. Soc. Ent. Ital.*, 48: 324-350.
- MELLINI E., 1971. — Sullo sviluppo di *Ptilopsina nigrisquamata* Zett., parassita di larve, differito in ospiti adulti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 30: 55-63.
- MELLINI E., 1975. — Studi sui Ditteri Larvevoridi. XXV. Sul determinismo ormonale delle influenze esercitate dagli ospiti sui loro parassiti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 31: 165-203.
- MELLINI E., BARONIO P., 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.
- MELLINI E., BONINSEGGI G., 1983. — Ripercussioni sul parassita *Gonia cinerascens* Rond. di trattamenti con idroprene effettuati su ospiti nelle fasi

- finali dello sviluppo preimmaginale. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 37: 171-191.
- MELLINI E., CESARI R., 1982. — Effetti dello iuvenoide ZR 512 4E (Idroprene) sulla coppia ospite-parassita *Galleria mellonella* L. - *Gonia cinerascens* Rond. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 36: 141-158.
- OHNISHI E., MIZUNO T., CHATANI F., IKEKAWA N., SAKURAI S., 1977. — 2-Deoxy- $\alpha$ -ecdysone from ovaries and eggs of the silkworm, *Bombyx mori*. - *Science*, 197: 66-67.
- OHNISHI E., MIZUNO T., IKEKAWA N., IKEDA T., 1981. — Accumulation of 2-deoxy-ecdysteroids in ovaries of the silkworm, *Bombyx mori*. - *Insect Biochem.*, 11: 155-159.
- PARRISH D. S., DAVIS D. W., 1978. — Inhibition of diapause in *Bathyplectes curculionis*, a parasite of the alfalfa weevil. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 71: 103-107.
- PORTER K., 1983. — Multivoltinism in *Apanteles bignellii* and the influence of weather on synchronisation with its host *Euphydryas aurinia*. - *Ent. exp. appl.*, 34: 155-162.
- POSTLETHWAIT J. H., HANDLER A. M., 1979. — The roles of juvenile hormone and 20-hydroxy-ecdysone during vitellogenesis in isolated abdomens of *Drosophila melanogaster*. - *J. Insect Physiol.*, 25: 455-460.
- POSTLETHWAIT J. H., SHIRK P. D., 1981. — Genetic and endocrine regulation of vitellogenesis in *Drosophila*. - *Am. Zool.*, 21: 687-700.
- QUI M. P., ZASLAVSKY V. A., 1983. — Photoperiodic and temperature reactions in *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). - *Zool. Zhurn.*, 62: 1676-1680.
- RAABE M., 1982. — Insect neurohormones. - Plenum Press, New York, 352 pp. (cfr. pp. 89-99).
- RAO K. D. P., NORRIS D. M., CHU H. M., 1982. — Ecdysteroids in adults, ovaries and eggs of *Xyleborus ferrugineus* (Coleoptera: Scolytidae). - *Insect Biochem.*, 12: 531-536.
- RENFER A., 1975. — Contribution à l'étude de la diapause larvaire de *Phytodictus griseanae* Kerrich (Hym., Ichneumonidae) parasitoïde de la tordeuse grise du mélèze, *Zeiraphera diniana* Guénéée (Lep., Tortricidae). - *Mitt. Schw. Ent. Ges.*, 48: 59-67.
- RIDDIFORD L. M., 1975. — Host hormones and insect parasites. - In: MARAMOROSCH K., SHOPE R. E. - *Invertebrate immunity*, pp. 339-353. Academic Press.
- ROMER F., 1977. — Sex-specific differences in the moulting-hormone titre in adult crickets. - *Naturwissenschaften*, 64: 42-43.
- SAFRANEK L., CYMBOROWSKI B., WILLIAMS C. M., 1980. — Effects of juvenile hormone on ecdysone-dependent development in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. - *Biol. Bull.*, 158: 248-256.
- SCHELTES P., 1978. — Ecological and physiological aspects of aestivation-diapause in the larvae of two pyralid stalk borers of maize in Kenya. - *Ph. D. Dissertation, Agric. Univ. Wageningen*, 110 pp.
- SHON F. L., SHEA P. J., 1976. — Increased rearing efficiency of two Hymenopterus parasites using a non-diapausing host species, *Choristoneura occidentalis*. - *Environ. Ent.*, 5: 277-278.
- SIEBER R., BENZ G., 1977. — Juvenile hormone in larval diapause of the codling moth, *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae). - *Experientia*, 33: 1598-1599.

- SIEBER R., BENZ G., 1980. — The hormonal regulation of the larval diapause in the codling moth, *Laspeyresia pomonella* (Lep. Tortricidae). - *J. Insect Physiol.*, 26: 213-218.
- SLAMA K., 1983. — Illusive functions of the prothoracic gland in *Galleria*. - *Acta ent. bohemoslov.*, 80: 161-176.
- SMILOWITZ Z., IWANTSCH G. F., 1973. — Relationships between the parasitoid *Hyposoter caiguae* and the cabbage looper, *Trichoplusia ni*: effects of host age on developmental rate of the parasitoid. - *Environ. Ent.*, 2: 759-763.
- SUNOSE T., 1978. — Studies on extended diapause in *Hasegawaia sasacola* Monzen (Diptera, Cecidomyiidae) and its parasites. - *Kontyû*, Tokyo, 46: 400-415.
- STAAL G. B., 1975. — Insect growth regulators with juvenile hormone activity. - *Ann. Rev. Ent.*, 20: 417-460.
- TAKEDA N., 1977. — Histophysiological studies on the corpus allatum during prepupal diapause in *Monema flavescens* (Lepidoptera). - *J. Morph.*, 153: 245-262.
- TAKEDA N., 1978. — Hormonal control of prepupal diapause in *Monema flavescens* (Lepidoptera). - *Gen. & Comp. Endocr.*, 34: 123-131.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., NECHOLS J. R., OBRYCKI J. J., 1983. — Seasonal activity of parasitoids: control by external, internal and genetic factors. - In: BROWN V. K., HODEK I. - Diapause and life cycle strategies in Insects. - pp. 87-108. Ed. Junk.
- TEMERAK S. A., 1981. — Über Eignung und Reaktion überwinterner und aktiver Raupen von *Sesamia cretica* Led. (Lepid., Noctuidae) in bezug auf den Parasitoiden *Bracon brevicornis* Wesm. (Hymen., Braconidae). - *Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 54: 149-151.
- THOMPSON S. N., 1983. — Biochemical and physiological effects of metazoan endoparasites on their host species. - *Comp. Biochem. Physiol.*, 74B: 183-211.
- TURUNEN S., CHIPPENDALE G. M., 1979. — Possible function of juvenile hormone-dependent protein in larval insect diapause. - *Nature*, 280: 836-838.
- VOEGELE J., 1976. — La diapause et l'hétérogénéité du développement chez les *Aelia* (Heteroptera, Pentatomidae) et les *Trichogrammes* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). - *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, 8: 367-371.
- WALKER G. P., DENLINGER D. L., 1980. — Juvenile hormone and moulting hormone titres in diapause- and non-diapause destined flesh flies. - *J. Insect Physiol.*, 26: 661-664.
- WYLIE H. G., 1977. — Preventing and terminating pupal diapause in *Athrycia cinerea* (Diptera: Tachinidae). - *Can. Ent.*, 109: 1083-1090.
- YAGI S., 1981. — Physiological aspects of diapause in rice stem borers and the effect of juvenile hormone (Lepidoptera: Pyralidae). - *Ent. gen.*, 7: 213-221.
- YAGI S., AKAIKE N., 1976. — Regulation of larval diapause by juvenile hormone in the european corn borer, *Ostrinia nubilalis*. - *J. Insect Physiol.*, 22: 389-392.
- 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., 1973a. — Endocrine system of mature diapause and nondiapause larvae of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 66: 943-947.

- YIN C.-M., CHIPPENDALE G. M., 1973b. — Juvenile hormone regulation of the larval diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. - *J. Insect Physiol.*, 19: 2403-2420.
- YIN C.-M., CHIPPENDALE G. M., 1974. — Juvenile hormone and the induction of larval polymorphism and diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. - *J. Insect Physiol.*, 20: 1833-1847.
- YIN C.-M., CHIPPENDALE G. M., 1976. — Hormonal control of larval diapause and metamorphosis of the southwestern corn borer *Diatraea grandiosella*. - *J. exp. Biol.*, 64: 303-310.
- YIN C.-M., CHIPPENDALE G. M., 1979. — Diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*: further evidence showing juvenile hormone to be the regulator. - *J. Insect Physiol.*, 25: 513-523.
- ZHU X. X., GFELLER H., LANZREIN B., 1983. — Ecdysteroids during oogenesis in the ovoviviparous cockroach *Nauphoeta cinerea*. - *J. Insect Physiol.*, 29: 225-235.