

EGIDIO MELLINI

Istituto di Entomologia « Guido Grandi » dell'Università di Bologna

Importanza dello stadio postembrionale degli ospiti olometabolici, al momento dell'attacco, per la biologia degli Imenotteri parassiti

(Ricerche eseguite con il contributo del C.N.R.)

INTRODUZIONE

In questi ultimi anni sono comparse varie trattazioni generali su argomenti cardinali attinenti al parassitoidismo; risulta tuttavia ancora mancante una sintesi sugli effetti esercitati dallo stadio dell'ospite, al momento dell'attacco, sul comportamento e la fisiologia dei parassiti entomofagi. Eppure è, questo, un settore di grande rilievo per una conoscenza approfondita dei fenomeni parassitari, propri di queste particolari simbiosi antagonistiche tra insetti; infatti le caratteristiche biologiche di un parassitoide possono variare non solo in relazione alla specie attaccata, ma anche allo stadio, all'età nell'ambito di un medesimo stadio, nonché al particolare stato fisiologico della vittima, anche se molti Imenotteri parassiti tendono a stabilizzarla attraverso i meccanismi della host regulation.

A questa lacuna tento ora di porre rimedio con alcune pubblicazioni, distinte in base al gruppo di appartenenza degli entomofagi e a quello degli ospiti. Nella prima (Mellini, 1985) sono stati presi in considerazione i Ditteri Larvevoridi; in questa seconda vengono esaminati gli Imenotteri nemici di stadi postembrionali di olometaboli. La trattazione separata di questi due gruppi di parassiti trova la sua giustificazione nelle notevoli differenze che si riscontrano, a vari livelli, tra i suddetti ordini di insetti. Così, pure separatamente, vengono trattati gli Imenotteri che attaccano forme olometaboliche da quelli che aggrediscono forme eterometaboliche, viste, da un lato, le notevoli influenze esercitate dagli ospiti sui loro parassiti e, dall'altro, le profonde differenze tra questi due raggruppamenti di pterigoti, specialmente in riferimento al modello di metamorfosi con relative profonde implicazioni a livello morfologico, etologico e fisiologico.

La bibliografia sui parassiti entomofagi è oramai straripante per cui una sua integrale consultazione, da parte di un solo studioso, risulta praticamente impossibile. Ci si è, perciò, limitati all'esame di un campionario di lavori, con preferenza per quelli pubblicati nell'ultimo ventennio che, oltretutto, offrono, in quanto sovente sperimentali e più approfonditi su problemi specifici, migliori elementi utilizzabili ai fini del tema qui discusso; sovente infatti i dati, anche se pertinenti, riportati in lavori generici sono scarsamente proficui per il nostro scopo.

Certamente, quindi, il presente lavoro di sintesi, al pari degli altri che precedono e che seguono, è ben lungi dall'essere esauriente; tuttavia si ritiene che possa essere sufficientemente rappresentativo dei vari fenomeni che si manifestano nei sistemi ospite-parassita in relazione allo stadio su cui cade la contaminazione.

Come si è visto per i Larvevoridi, anche per gli Imenotteri generalmente vi è, per ciascuna specie, uno stadio ottimale dell'ospite, prima e dopo il quale le caratteristiche biologiche del parassita decadono più o meno rapidamente; tuttavia l'attacco su stadi marginali può risultare in definitiva utile all'entomofago, consentendogli la sopravvivenza in mancanza di quelli più adatti. Naturalmente i livelli delle influenze esercitate dallo stadio dell'ospite, anche se tendenzialmente piuttosto elevati, fluttuano in misura notevole da un sistema all'altro.

A. PARASSITI DI LARVE

1. - ACCETTABILITÀ DELL'OSPITE.

Nei riguardi di ospiti allo stato larvale questo aspetto del fenomeno parassitario è stato meno studiato che nei confronti degli ospiti allo stato di uovo. Ciò, forse, dipende dalle maggiori difficoltà che si incontrano nel condurre simili ricerche su stadi mobili e reattivi quali sono le larve.

Intanto alcuni dati possono essere ricavati anche in modo indiretto. Così *Chrysonotomyia formosa* (Westw.), nemico di *Liriomyza sativae* Blanch., preferisce, a quanto pare, le larve a sviluppo avanzato, visto che le percentuali di parassitizzazione, misurate in base agli sfarfallamenti ⁽¹⁾ dell'eulofide, crescono progressivamente con l'età delle larve ospiti al momento della contaminazione e che la mortalità delle medesime, in seguito alle punture di ovideposizione, aumenta con lo stesso

(1) Le percentuali di parassitizzazione possono essere calcolate con riferimento ai vari stadi del parassita, quali uova, larve di varia età, pupe e adulti. Orbene soltanto il computo delle uova ci offre una stima reale dell'accettabilità dell'ospite, mentre quello degli adulti ci dà la misura della sua idoneità.

ritmo (Lema e Poe, 1979). Similmente dicasi per l'icneumonide *Poecilostictus cothurnatus* (Graven.), persecutore del geometride *Bupalus piniarius* (L.) (Van Veen, 1981), e per *Kratochviliana* sp. che, in *Phytomyza ranunculi* Schrank, non ovidepone nelle L_I, poco nelle L_{II}, che soccombono in numero alle punture di ovideposizione, ed invece in alta misura nelle L_{III} (Sugimoto, 1977). Certi iperparassiti, quali *Dendrocercus carpenteri* (Curtis), nemico di *Aphidius* spp. evolventisi in *Acyrtosiphon pisum* (Harris), cominciano a ovideporre solo quando le larve del parassita primario sono mature e continuano l'opera nei giorni successivi a spese delle pupe, sebbene, in questo caso, le percentuali di parassitizzazione diminuiscono rapidamente fino ad azzerarsi (Walker e Cameron, 1981).

In generale preferiscono attaccare larve a sviluppo avanzato gli ectoparassiti, in quanto essi, non consentendo di solito ulteriori mute all'ospite, debbono disporre, già in partenza, di vittime sufficientemente grandi, tali da garantire lo sviluppo della loro prole. Così le femmine dell'icneumonide *Phytodietus griseanae* Kerr., su *Zeiraphera diniana* Guen., non attaccano L_I e L_{II}, poco le L_{III} mentre concentrano le aggressioni su L_{IV} e L_V (Renfer, 1975); parimenti dicasi per *Bracon hebetor* Say, forma gregaria oltre che ectofaga, la quale, pure insidiando L_{II}-L_V di *Ephestia cautella* (Walk.), concentra quasi il 90% dei suoi attacchi sulle L_V (Hagstrum, 1983).

All'opposto, più comunemente, l'accettabilità diminuisce con l'avanzare dell'età dell'ospite, come hanno osservato Lingren (1977) per l'icneumonide *Campoletis sonorensis* (Cam.) su *Heliothis virescens* (F.), Van Veen (1982) per *Banchus femoralis* Thoms. su un altro nottuido, la *Panolis flammea* (D.-S.)⁽²⁾, Duodu e Lawson (1983) per *Charops diversipes* Roman sul ninfalide *Acraea terpsicore* (L.), Weseloh (1976) per il braconide *Apanteles melanoscelus* (Ratz.) su *Lymantria dispar* L. e Johansson (1951) per *A. glomeratus* L. in *Pieris brassicae* L.

In generale sembra si possa affermare che se i parassiti sono di piccola mole mentre, all'opposto, le vittime sono corpulente, vengano preferiti i primi stadi larvali. In tale caso la curva dell'accettabilità può avere un andamento parabolico, come hanno veduto Noble e Graham (1966), nella coppia *Heliothis virescens* (F.) - *Campoletis perdinctus* (Vier.), sottoponendo a parassitizzazione larve di 1-7 giorni: quelle di 1-2 giorni sono le meno attrattive e più difficili da raggiungere, quelle di 6-7 giorni reagiscono troppo vivacemente alla presenza del parassita, per cui le più colpite restano le larve di 3-5 gg.

(2) Nei rari casi in cui sono state punte le L_V, non si è trovato al loro interno l'uovo del parassita.

L'accettabilità è dunque una variabile che in diversi casi mostra un andamento parabolico; essa infatti risulta massima in un determinato stadio per declinare in quelli precedenti e nei successivi. Perera (1977), in riguardo al sistema *Nephantis serinopa* Meyr. - *Eriborus trochanterratus* Morl., riferisce che prove di laboratorio e osservazioni in campagna concordano nell'indicare che le femmine del terebrante preferiscono le L_{III} nella II metà dello sviluppo, tuttavia parassitizzano, sia pure in misura molto minore, anche le L_{III} giovani nonché le L_{IV} e L_V.

Similmente Isenhour (1985), sperimentando su L_I-L_{IV} di *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), trova che la preferenza da parte di *Campoletis sonorensis* è massima per le L_{III}. Perfettamente simmetrica è poi la « curva » delle preferenze del braconide *Microplitis croceipes* (Cress.) su *Heliothis zea* (Boddie) e *H. virescens* (F.); essa tocca i livelli più alti in L_{III} ed i più bassi in L_I ed L_V, attraverso valori progressivamente decrescenti (Hopper e King, 1984).

Naturalmente l'accettabilità dei vari stadi, di una determinata specie ospite, può variare in relazione alla specie di parassita. Così, mentre l'eulofide *Tetrastichus incertus* (Ratz.) attacca le L_{III}-L_{IV} del curculionide *Hypera postica* (Gyll.), l'icneumonide *Bathyplectes curculionis* (Thoms.) aggredisce le L_I-L_{III} (Miller, 1970).

Circa i fattori che determinano l'accettabilità dell'ospite, le conclusioni degli Autori sono varie. Smilowitz e Iwantsch (1975), accertato che nella coppia *Trichoplusia ni* (Hbn.) - *Hyposoter exiguae* (Vier.) essa cala con l'avanzare dell'età dell'ospite, emettono l'ipotesi che in questo caso, come in altri consimili da essi citati, l'accettabilità possa dipendere da variazioni nella composizione dell'emolinfa della vittima. Ma in vari sistemi, i motivi per cui l'ospite in certi stadi riesce ad evitare il parassitismo sono del tutto semplici. Le L_I iniziali di *Peridroma saucia* (Hbn.), ad esempio, vi sfuggono lasciandosi cadere a terra appena gli adulti dell'icneumonide *Hyposoter exiguae* si avvicinano (Puttler, 1961). Ed ancora, per le forme endofite, le possibilità di attacco diminuiscono con la progressiva penetrazione delle larve negli organi della pianta, fino a raggiungere profondità superiori alla lunghezza della terebra delle femmine ovideponenti, come accade per *Apanteles subandinus* Blanch. (Cardona e Oatman, 1975), *Temelucha* sp. (Oatman e Platner, 1974), *Agathis unicolor* (Schrottky) (Odebiyi e Oatman, 1977) e *A. gibbosa* (Say) (Odebiyi e Oatman, 1972) nei confronti del gelechiide *Phthorimaea operculella* (Zell.).

Per numerose coppie si è riscontrato che larve molto avanti nell'accrescimento non vengono utilizzate, come vittime, causa i tegumenti troppo resistenti che impediscono l'inserimento della terebra (per i braconidi *Apanteles congregatus* (Say) su *Manduca sexta* (L.) vedi Beckage e Riddiford, 1978; per *Opius pallipes* Wesm. su *Liriomyza bryoniae* Kalt. cfr. Hendrikse e Zucchi, 1979; per *Asobara tabida* Nees su *Droso-*

phila melanogaster Meig. cfr. Alphen e Drijver, 1982; per l'icneumonide *Campoletis sonorensis* su *Heliothis zea* (Boddie) cfr. Schmidt, 1974), ovvero per la presenza di lunghe e fitte setole che impediscono il contatto tra femmine prolificanti e vittime potenziali, come accade per le L_v e le L_{vi} di *Lymantria dispar* L. aggredite da *Apanteles melanoscelus* (Weseloh, 1976).

Inoltre l'attacco su larve a sviluppo avanzato può essere ostacolato da una eccessiva mobilità, che consente loro di sfuggire agevolmente alle femmine ovideponenti, od anche dalle violente reazioni di difesa meccanica, che, non di rado, possono danneggiare gravemente e persino uccidere i persecutori (vedi, ad es., *Heliothis* sp. contro *Microplitis demolitor*, Shepard et alii, 1983), magari accompagnate dall'emissione, attraverso l'apparato boccale, di liquidi intestinali, come si è accertato nelle coppie *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) - *Apanteles militaris* (Walsh.) (Calkins e Sutter, 1976) e *Pieris brassicae* - *Apanteles glomeratus* (Johansson, 1951), che, in pochi minuti, possono uccidere il parassitoide adulto.

Peraltro c'è da osservare che tali stadi sono in effetti totalmente idonei per lo sviluppo dell'entomofago, come si è accertato per varie coppie, quali *Trichoplusia ni* - *Hyposoter exiguae* (Smilowitz e Iwantsch, 1973) e *Heliothis* sp. - *Microplitis demolitor* (Shepard et alii, 1983). Addirittura anche adulti opportunamente dealati possono ricevere qualche uovo, come succede nella coppia *Pieris brassicae* - *Apanteles glomeratus*, sebbene in questo stadio il braconide non si sviluppi, e perfino, questa volta con successo, nelle uova in procinto di schiudere (Johansson, 1951).

In certi casi, il grado di accettabilità risulta minore sia nel primo che nell'ultimo stadio larvale, come si è visto, ad esempio, per il braconide *Orgilus elasmopalpi* Mues. nei confronti del piralide *Elasmopalpus lignosellus* Zell. (Johnson e Smith, 1980) e per il confamiliare *Apanteles thompsoni* in *Ostrinia nubilalis* che in breve muore, se colpita in prima età, mentre generalmente sopravvive se attaccata in quinta, grazie alla protezione offertale dai suoi tegumenti (Vance, 1931).

Va notato inoltre che certe specie, quali l'icneumonide *Eriborus trochanteratus*, nemico del lepidottero *Nephantis serinopa*, di solito non accettano larve che abbiano appena subito la muta o siano prossime a compierla; in quest'ultimo caso il motivo risiede, come si è riferito, nella difficoltà di perforare una cuticola troppo resistente, nonché nella vivace reazione opposta dalla larva (Perera, 1977). Un simile rifiuto verso ospiti in muta, o ad essa vicini, è esibito anche dall'eulofide ectofago *Euplectrus* prope *laphygmae* Ferr., il quale scarta altresì le larve di prima e di ultima età del nottuide *Plusia acuta* Walk. (Neser, 1973). In altri sistemi, invece, le larve che hanno appena mutato sono accettate

e ciò rende possibile la perforazione, altrimenti impraticabile, dei loro tegumenti, come accade per *Apanteles congregatus* su *Manduca sexta*, che può essere efficacemente attaccata in quinta età solo nelle tre ore successive alla ecdisi (Beckage e Riddiford, 1978).

Di solito, analogamente a quanto verrà riferito per gli ospiti allo stato di uovo, vi è una buona concordanza tra accettabilità e idoneità dell'ospite. Tuttavia, talora è stata notata una più o meno accentuata divaricazione fra queste due fasi della selezione dell'ospite. Matsumoto e Huffaker (1973) hanno osservato che le femmine dell'icneumonide *Venturia canescens* (Grav.) preferiscono attaccare le larve di *Anagasta kuehniella* (Zell.) più sviluppate, anche se poi in esse una consistente aliquota della loro prole va perduta, mentre tutti gli individui presenti nelle larve giovani riescono a terminare l'accrescimento. Analogamente dicasi per il braconide *Orgilus elasmopalpi* nemico di *Elasmopalpus lignosellus*: le percentuali di uova deposte diminuiscono passando dalla terza alla V età, mentre le percentuali di sfarfallamento del parassita aumentano (Johnson e Smith, 1980). Anche Smilowitz e Iwantsch (1975) ritengono che vi sia un certo contrasto tra accettabilità ed idoneità nella coppia *Trichoplusia ni* - *Hyposoter exiguae*, poiché la prima diminuisce con l'età mentre la seconda tende ad aumentare, almeno con riferimento alla velocità di crescita che è maggiore nelle larve a sviluppo più avanzato.

Sperimentalmente è possibile superare a piacere i limiti dell'accettabilità, ed in tal modo accertare gli effetti sul parassita di stadi dell'ospite mai attaccati in natura. Così Salt (1957), iniettando uova di *Nemeritis canescens*, tipico parassita larvale di Lepidotteri, in adulti di *Diatraea oleracea* L., ha scoperto che le larvette endofaghe crescono e mutano ma non riescono a completare lo sviluppo, semplicemente a causa della prematura morte dell'ospite. Per converso *Perilitus coccinellae* (Schrank), forma nemica di coccinellidi adulti, può attaccare efficacemente, almeno nell'ospite *Hypodamia convergens* (Guer.) anche le larve dei vari stadi, fuoriuscendo però, in ogni caso, dalle immagini (David e Wilde, 1973).

In carenza di quelli ottimali, il parassita può accettare anche stadi poco idonei o del tutto inidonei. E' questo un evento abbastanza generale che talora finisce per coinvolgere persino le pupe. E' quanto accade, ad esempio, per il torimide *Monodontomerus obscurus* Westw., forma ectofaga gregaria che, pure preferendo le larve imbozzolate di *Megachile rotundata* (F.), può aggredire, oltre a quelle giovani, anche le pupe, pure se prossime allo sfarfallamento; in entrambi i due ultimi casi il parassita soccombe in seguito alla morte dell'ospite, causata dalle punture inferte dalle femmine ovideponenti (Eves, 1970).

2. — IDONEITÀ DELL'OSPITE.

Come accade per i parassiti oofagi, anche per quelli che si evolvono a spese di larve il successo è sovente legato allo stadio in cui l'ospite viene aggredito. Tuttavia, non sempre, nei lavori consultati, è possibile discernere in quale misura il fenomeno dipenda dall'accettabilità e in quale dalla idoneità vera e propria. Sovente, infatti, gli Autori si limitano ad indicare le percentuali di parassitizzazione in rapporto allo stadio attaccato, ma esse, in definitiva, rappresentano la risultante delle due « qualità » sopra ricordate. Va tuttavia osservato che esiste quasi sempre una certa tolleranza, per cui il successo del fenomeno parassitario è possibile, per quanto in misura variabile, anche quando non venga attaccato lo stadio ottimale; in tale contingenza, però, il parassita può risentirne, specialmente a livello del ritmo di accrescimento e delle dimensioni finali, o di altre caratteristiche biologiche, come sarà detto nei paragrafi che seguono.

Premesso ciò, si è accertato che in varie coppie ospite-parassita le percentuali di parassitizzazione diminuiscono con l'avanzare dell'età dell'ospite al momento della contaminazione. Ad esempio, Duodu e Davis (1974), per *Bathyplectes curculionis* in *Hypera postica*, notano che esse scendono dal 75%, per larve inoculate alla prima età, al 13,5% per quelle colpite alla quarta età. Similmente Altahtway et alii (1976), per *Microplitis rufiventris* (Kok.) in *Spodoptera littoralis* (Boisd.), rilevano una progressiva caduta passando dalla prima età (28%) alla quarta (10%). Pure Lawrence et alii (1976) osservano che la sopravvivenza delle larve, in tutti gli stadi, di *Biosteres longicaudatus* Ashm. nemico di *Anastrepha suspensa* (Loew), diminuisce progressivamente contaminando le larve nella seconda metà dello sviluppo e cioè dal 5° al 7° giorno compreso. Gobbi e Cunha (1983) riportano che da larve del pieride *Ascia monuste orseis* (God.), contaminate in tutti gli stadi, il braconide *Apanteles ayerzai* (Brethes) fuoriesce in misura progressivamente decrescente, passando dalla prima età (62%) alla quarta (24%) e alla quinta (0), nel qual caso la grande maggioranza degli ospiti riesce ad impuparsi. Cardona e Oatman (1975) segnalano che le percentuali di parassitizzazione, ad opera di *Apanteles subandinus*, appaiono praticamente invariate se l'attacco cade su larve di *Phthorimaca operculella* di 1-4 gg di età, mentre in seguito diminuiscono rapidamente fino ad azzerarsi all'8° giorno; in questo caso non è però implicata l'idoneità dell'ospite, bensì l'impossibilità di raggiungerlo, visto che esso si affonda sempre di più nei tuberi.

Per certe coppie l'idoneità dell'ospite, al momento dell'aggressione, è limitata solo ai primissimi stadi; così ad esempio, il nottuido *Peridroma saucia* (Hbn.) può fungere da vittima per le femmine di *Hyposoter exiguae* solo durante la I e la II età (Puttler, 1961) ed ugualmente di-

casi per il pieride *Pieris rapae* nei riguardi di *Apanteles glomeratus* (Smith e Smilowitz, 1976).

In altri sistemi le percentuali di parassitizzazione si deprimono solo quando l'attacco interessa larve a sviluppo molto avanzato, come accade per la coppia *Heliothis virescens* (F.) - *Cardiochiles nigriceps* Vier. (Lewis e Vinson, 1971), in cui l'ospite è idoneo, sia pure in varia misura, in tutti e cinque gli stadi. Dimostrativa al riguardo è l'esperienza condotta da Lewis (1970) su *Heliothis zea* - *Microplitis croceipes*; rilevato che l'ultima età è assai meno idonea delle precedenti, si è provveduto a sottoporla a parassitizzazione giornalmente fino alla maturità. Si è così potuto osservare che le percentuali di parassitizzazione, alte all'inizio, calano rapidamente fino ad annullarsi al 5° - 7° giorno. Nella coppia *Autographa californica* (Speyer) - *Apanteles yakutatensis* Ashm., invece, tutte le larve parassitizzate durante l'ultima età riescono ad impuparsi regolarmente sfuggendo al parassitismo (Madar e Miller, 1983).

C'è poi da osservare che i risultati possono variare alquanto in rapporto alle modalità con le quali viene condotta la sperimentazione. Significative in proposito sono le esperienze di Smilowitz e Iwantsch (1975) su *Trichoplusia ni* - *Hyposoter exiguae*. Se all'icneumonide i vari stadi larvali dell'ospite vengono offerti separatamente, le percentuali di parassitizzazione risultano ugualmente elevate per la I e la II età, dopo di che il declino è progressivo; se invece sono forniti contemporaneamente, il picco interessa il II e il III stadio.

In linea con quanto sopra esposto, frequentemente fatali, per i parassiti, risultano le aggressioni condotte su larve prossime alla maturità, quando se ne escludano quelli in grado di fare slittare l'accrescimento negli stadi pupali dell'ospite come, ad esempio, *Bathyplectes curculionis* in *Hypera postica* (Berberet, 1982), e quelli in grado di arrestare lo sviluppo dell'ospite in tempo utile perché non passi in uno stadio non idoneo. Citiamo alcuni casi. *Hyposoter exiguae* si evolve nelle larve di *Trichoplusia ni*, qualunque sia lo stadio larvale che ha subito la contaminazione; se però le larve hanno superato la fase intermedia dell'ultima età, il loro sviluppo non è più possibile (Smilowitz, 1974). Le larve di *Hypera postica* di IV età avanzata sfuggono in larga misura al parassitismo di *Bathyplectes curculionis*, perché riescono ad impuparsi prima che l'uovo dell'icneumonide schiuda (Forster e Bishop, 1970). In altri casi invece lo sviluppo si completa, ma poi l'endofago non riesce a sfondare la cuticola pupale, come succede all'icneumonide *Eriborus trochanteratus* nel lepidottero *Nephantis serinopa* (Perera, 1977). *Apanteles glomeratus*, su *Pieris rapae crucivora*, di norma aggredisce larve di I e II età; quando contamina larve di ultima età, queste si impupano, così l'entomofago non riesce a completare lo sviluppo ed a fuoriuscire (Sato, 1980). Lo stesso discorso è valido per attacchi da parte di *A. glo-*

meratus su larve di ultima età di *Pieris brassicae*, nelle quali tuttavia lo sviluppo è possibile se essi avvengono entro il I giorno (Johansson, 1951). Va rilevato che *Apanteles*, essendo un parassita gregario, non induce arresti nell'accrescimento dell'ospite, che è indispensabile proceda per nutrire le numerose larvette che alberga. Altri Terebranti, fra le forme solitarie, sono invece capaci di regolare lo sviluppo della vittima per adattarlo, limitandolo ⁽³⁾, alle proprie necessità ed in genere impedire che esso entri in uno stadio non idoneo (Iwantsch e Smilowitz, 1975); ciò appare provvidenziale specialmente nei casi di contaminazione su stadi troppo avanzati, prossimi al limite della idoneità. Così, ad esempio, il braconide *Microplitis croceipes*, che aggredisce le larve del nottuide *Heliothis zea* in vari stadi, permette il loro accrescimento, sia pure a ritmo ridotto, se esse sono giovani, mentre lo arresta se a sviluppo avanzato, impedendone il passaggio ad uno stadio non idoneo, qual'è sovente la pupa (Lewis, 1970; Jones e Lewis, 1971). La regolazione dell'ospite, che Vinson e Iwantsch (1980) hanno aggiunto come importante fattore per il successo del parassitismo ai 4 illustrati da Salt (1935), rappresenta così un importante meccanismo adattativo evoluto da certi Terebranti che, in tal modo, possono allargare il numero degli stadi dell'ospite idonei per il loro sviluppo (Smilowitz, 1973).

Parimenti possono risultare sterili gli attacchi condotti su larve molto giovani, specialmente se il ritmo di sviluppo del parassita è in larga misura indipendente da quello dell'ospite, poiché in tal caso questo soccombe prematuramente compromettendo la crescita dell'antagonista. È quanto succede, ad esempio, nella coppia *Dacus oleae* Gmel. - *Opius longicaudatus* Ashm. allorché il braconide attacca larve di I età (Liaropoulos et alii, 1977). Peraltro, anche nel caso di parassiti a sviluppo dipendente, l'ospite nel I stadio larvale può, non riuscendo a sopportare la puntura di ovideposizione, soccombere prematuramente. Bartell e Pass (1978), che hanno rilevato ciò nelle coppie *Hypera postica* - *Bathyplectes anurus* e *B. curculionis*, sottolineano l'importanza di questo fattore di mortalità che di solito sfugge ai rilievi, essendo l'impatto dell'entomofago generalmente calcolato in base alle sue percentuali di sfarfallamento dalla vittima. Ovviamente la situazione può aggravarsi

(3) Ad esempio, le larve di *Trichoplusia ni*, vittime di *Hyposoter exiguae*, raggiungono, secondo lo stadio in cui sono state parassitizzate, pesi pari a 1/3 - 1/7 di quelli degli individui indenni (Smilowitz e Iwantsch, 1973). La nanizzazione viene ottenuta, come hanno precisato Vinson e Barras (1970) nella coppia *Heliothis virescens* - *Cardiochiles nigriceps*, limitando l'accrescimento nei vari stadi, dato che le larve colpite compiono lo stesso numero di mute di quelle non parassitizzate, impiegando lo stesso tempo delle indenni per raggiungere la maturità. Ovviamente tali processi di nanizzazione dell'ospite non intervengono per i parassiti gregari, i quali abbisognano, in quanto tali, di un più abbondante substrato alimentare.

nel caso dei parassiti gregari: tutte le larve in I età di *Autographa californica* colpite da *Apanteles yakutatensis* soccombono in breve tempo (Madar e Miller, 1983). Rahman (1970), nella coppia *Pieris rapae* - *Apanteles rubecola* Marsh, quantifica accuratamente, su larve giovanissime del pieride, la mortalità a breve termine procurata dalle punture di ovideposizione del braconide: essa scende progressivamente dal 70%, per larve esposte nel 2° giorno dalla nascita, al 10% per quelle attaccate al settimo. Tuttavia si deve sottolineare che attacchi precoci e e tardivi generalmente vengono condotti, qualora ciò rappresenti un evento nocivo per il parassita, solo in assenza di stadi più idonei.

Per molte coppie le curve di parassitizzazione effettiva, in funzione dello stadio dell'ospite, hanno un andamento di tipo parabolico. È questo, ad esempio, il caso del cinipide *Hexacola prope websteri* (Crawf.) che ovidepone nelle larve del dittero eloropide *Hippelates collusor* (Tns.) e termina l'accrescimento nei pupari; orbene la più alta emergenza degli adulti del parassita si verifica quando vengono contaminate le larve di II età (42%) e le più basse se gli attacchi investono le L_I (4%) e le L_{III} (15%) (Eskafi, 1976). Similmente Lingren et alii (1970), esponendo larve di alcune specie di Lepidotteri di età variante da 1 a 8 giorni all'icneumonide *Campoletis perdistinctus*, hanno riscontrato percentuali di parassitizzazione più alte a carico delle larve contaminate al 3° e al 4° giorno. C'è però da rilevare che in entrambi i casi, come del resto in altri, non è chiaro in quale misura le differenze riscontrate siano riferibili alla scelta operata dalle femmine ovideponenti e quanto all'idoneità dei vari stadi larvali; se ciò, da un punto di vista puramente pragmatico, è pur sempre indicativo, non lo è invece in riguardo alle cause. Anche Calkins e Sutter (1976), esponendo i 6 stadi larvali di *Pseudoaetia unipuncta* (Haw.) ad *Apanteles militaris*, ottengono gli adulti del braconide solo dalle larve di III - V età, mentre gli altri stadi si evolvono fino a lasciare sfarfallare il nottuide; inoltre, nell'ambito dei tre suddetti stadi, si assiste ad un progressivo calo nelle percentuali di parassitizzazione con l'avanzare dell'età. Essi ipotizzano che ciò dipenda o da una minore idoneità fisiologica oppure, visto che le larve che hanno da poco mutato restano più facilmente parassitizzate, dal maggiore spessore della cuticola. Parimenti Smilowitz e Iwantsch (1975), per la coppia *Trichoplusia ni* - *Hyposoter exiguae*, trovano che le percentuali di parassitizzazione effettiva, calcolate in base allo sfarfallamento degli adulti dell'icneumonide, aumentano regolarmente fin verso gli stadi intermedi dell'ospite per declinare nei successivi. Osservazioni più o meno simili sono numerose. Citiamo ancora la coppia *Phthorimaea operculella* - *Temelucha* sp. (Oatman e Platner, 1974), *Heliothis zea* - *Microplitis croceipes* (Lewis, 1970), *Autographa californica* - *Apanteles yakutatensis* (Madar e Miller, 1983). In generale il particolare andamento della

curva può essere compreso considerando che larve troppo giovani non sono in grado di sopportare il parassita e soccombono con esso (ad es. le L₁ di *Autographa californica* periscono tutte nel giro di 24 ore: cfr. Madar e Miller, 1983), mentre quelle troppo sviluppate reagiscono efficacemente all'attacco delle femmine ovideponenti, ovvero entrano in una fase fisiologica non più idonea per il parassita, per cui possono procedere nel loro sviluppo, come nel sistema sopra citato.

In altre coppie ancora, l'ospite diviene idoneo solo a sviluppo larvale avanzato. Così *Opius longicaudatus*, che ovidepone nelle larve di *Dacus oleae* di 1-12 giorni, sfarfalla solo da quelle colpite dall'8° giorno in poi; quando l'attacco è condotto nei primi 7 giorni, il parassita non procede nello sviluppo ed anche l'ospite perisce (Liaropoulos et alii, 1977). Anche il braconide *Heterospilus subfasciatus* Vier. e il pteromalide *Anisopteromalus calandrae* (How.), nemici del bruchide *Zabrotes subfasciatus* (Bohem.), si sviluppano solo in individui che siano entrati nella seconda metà della vita larvale (Kistler, 1985); ciò forse in relazione al fatto che sono entrambe forme ectofaghe che, come tali, non consentono l'ulteriore sviluppo dell'ospite. Pure *Apanteles chilonis* (Munak.) non si accresce in larve di *Chilo suppressalis* (Walk.) sottoposte a contaminazione nel primo e nel secondo stadio, poco nel terzo e bene solo nel quarto; *A. flavipes* (Cam.), addirittura, si evolve esclusivamente nel IV stadio (Kajita e Drake, 1969). Peraltro, al solito, non è chiaro se ciò dipende dalla accettabilità dell'ospite e/o dalla sua idoneità; del resto nelle moderne ricerche, intese a delineare le cosiddette zone rifugio dell'ospite nell'ambito del suo ciclo di sviluppo, cioè quel segmento della ontogenesi dove esso sfugge all'attacco di un determinato entomofago (vedi ad es. Kistler, 1985), tale distinzione non riveste soverchia importanza. In generale il livello del parassitismo aumenta con l'avanzare dell'età dell'ospite per gli ectoparassiti gregari, che, da un lato, abbisognano di una vittima di cospicue dimensioni mentre, dall'altro, non possono consentire l'espletamento di mute che sarebbero per loro fatali; *Bracon hebetor*, su *Ephesthia cautella* (Walk.), intensifica la frequenza dell'attacco, anche nell'ambito di uno stesso stadio, col crescere delle sue dimensioni (Hagstrum, 1983).

Vi sono infine specie, come l'eulofide *Chrysocharis laricinellae* (Ratz.), nemico di *Coleophora laricella* (Hbn.), che possono attaccare, oltre alle larve delle due ultime età, anche le pupe, per quanto in tale caso, le percentuali di parassitizzazione si abbassino, principalmente a causa delle difficoltà incontrate dalle femmine nel perforare la cuticola pupale (Quednau, 1969). Di solito, poi, l'attacco a larve molto sviluppate, o addirittura prossime alla maturità, appare possibile, e magari auspicabile (specialmente fra i parassiti gregari), per i Terebranti capaci di arrestare drasticamente lo sviluppo dell'ospite, impedendogli di passare allo stadio pupale sovente non idoneo.

Anche per certi iperparassiti sono adatte solo larve a sviluppo avanzato del parassita primario. È questo, ad esempio, il caso di un *Tetrastichus* del gruppo *miser* (Nees) che si evolve a spese di *T. hagenowii* Ratz. e *T. astenogmus* Wat., parassiti di uova di *Periplaneta americana* L. (Narasimham, 1984).

Infine sono stati segnalati anche casi in cui le percentuali di parasitizzazione non variano in funzione dello stadio attaccato, come nella coppia *Carpophilus* spp. - *Zeteticontus utilis* Noyes (Blumberg et alii, 1984).

Le cause del mancato sviluppo dell'entomofago, in determinati stadi dell'ospite, sono molteplici. Innanzi tutto, sulle larve più sviluppate, l'attacco può essere frustrato in partenza dalle vigorose reazioni di difesa meccanica messe in atto dalle medesime, che con bruschi ed energici movimenti, accompagnati o meno da rigurgiti stomodeali, impediscono le manovre di ovideposizione, ovvero vanificato dalla resistenza opposta alla penetrazione della terebra da una cuticola divenuta ormai molto consistente. Ma tutto ciò rientra nell'argomento relativo all'accettabilità dell'ospite, di cui si è già trattato nel paragrafo precedente, al quale pertanto si rimanda.

Passando all'idoneità vera e propria, una delle cause più semplici di mancato successo del fenomeno parassitario è rappresentata, per certe coppie, dall'attacco a larve molto giovani che incapaci, per le loro esigue dimensioni, di sopportare il trauma determinato dal parassita, soccombono più o meno precocemente trascinando così a morte anche l'antagonista.

Altra causa di temporanea inidoneità dell'ospite consiste nell'approssimarsi della muta, fenomeno che, fortemente negativo per i parassiti che ovidepongono esternamente, appare in verità piuttosto eccezionale per quelli che inseriscono le uova all'interno del corpo dell'ospite, come la generalità dei Terebranti. Citiamo in proposito il caso riportato da Aeschlimann (1974), relativo all'icneumonide *Chorinaeus funebris* Grav. nemico del lepidottero tortricide *Zeiraphera diniana* Guen.: le femmine ovidepongono nel proctodeo per cui, se l'ospite si impupa, prima che il parassita sia sgusciato e abbia guadagnato la cavità emocelica, esso viene rigettato assieme all'intima proctodeale.

Tra le cause fisiologiche che ostacolano l'attecchimento dei parassiti, in larve a sviluppo più o meno avanzato, vanno innanzi tutto ricordate le reazioni di difesa emocitaria che si intensificano con l'accrescimento dell'ospite. Così Berberet (1982), in riguardo alla coppia *Hypera postica* - *Bathyplectes curculionis*, riferisce che le uova incapsulate dell'icneumonide, pari al 3,3% nelle L_I, salgono al 50% nelle L_{III} del curculionide. Simili sono i reperti di Duodu e Davis (1974) per la stessa coppia e quelli di Lynn e Vinson (1977) per *Cardiochiles nigriceps* in nottuidi del gen.

Heliothis. A questo riguardo significativi sono anche i reperti di Morris (1976), su alcuni icneumonidi nemici di *Hyphantria cunea* Drury, che indicano, oltre ad un incremento della reazione emocitaria con l'avanzare dell'età, anche la varia e forte incidenza di questo fenomeno: per *Sinophorus validus* (Cress.) le percentuali di incapsulamento (che generalmente interessa l'uovo, di rado la larva neonata) salgono dal 52%, in I età, al 100% in ultima e per *Hyposoter pilosolus* (Prov.) da 0, nel I stadio, al 74% nel terzo. Da notare che la reazione emocitaria può essere fatale per il parassita anche in ospiti relativamente giovani, come accade a *H. exiguae* che ovidepone nei primi tre stadi di *Peridroma saucia* (Hbn.), ma riesce a svilupparsi solo nel primo e nel secondo; in L^{III} l'uovo schiude ma poi la L^I dell'icneumonide resta sempre incapsulata dagli emociti, per cui l'ospite riesce a raggiungere la maturità (Puttler, 1961). Per altro bisogna tenere presente che la reazione di difesa perde di efficacia allorché si abbia superparassitizzazione, come ha dimostrato Puttler (1959) nella coppia *Laphygma exigua* - *Hyposoter exiguae*: premesso che questo notturno è scarsamente idoneo, si è notato che se l'icneumonide è solitario, solo l'8% delle uova sfuggono all'incapsulamento, mentre se è gregario tale aliquota sale al 96%; evidentemente l'ospite non è in grado di opporsi alle uova in soprannumero. Anche nella coppia *Hypera postica* - *Bathyplectes curculionis* lo stesso Puttler (1967) pone in rilievo come la immunità possa venire rimossa con la superparassitizzazione.

Per i parassiti ectofagi, che attaccano larve prossime ad impuparsi, la caduta di idoneità dell'ospite dipende dalla maggiore resistenza opposta dalla cuticola della pupa, che si è formata e consolidata durante lo sviluppo embrionale dell'entomofago, per cui le sue larvette, incapaci di perforarla, finiscono col morire di inedia. È questo, ad esempio, il caso della coppia *Promecotheca reichei* - *Dimmockia javanica* Ferr. illustrato da Taylor (1937).

Pure le eccessive dimensioni dell'ospite possono risultare fatali per il parassita. Dimostrative al riguardo sono le esperienze condotte da Salt (1964) sulla coppia *Galleria mellonella* L. - *Nemeritis canescens* (Grav.): se le larve sono piccole l'icneumonide si sviluppa con successo, se di medie dimensioni raggiunge la maturità larvale ma poi soccombe non essendo capace di fuoriuscire dalla vittima, se sono grandi finisce col perire sopraffatto più o meno precocemente dalla reazione emocitaria. Si comprendono pertanto i motivi per cui numerosi Terebranti di piccola taglia nanizzano più o meno drasticamente le loro vittime.

Comunque sulle cause che impediscono il regolare sviluppo dei parassiti, quando la contaminazione cade su larve prossime alla maturità, non si conosce molto. Johansson (1951) in un ottimo lavoro sperimentale sul sistema *Pieris brassicae* - *Apanteles glomeratus*, rilevato che in simili

contingenze il parassita soccombe dopo avere sovente raggiunto la III età, dichiara che nulla può dire sui fattori che impediscono il completo sviluppo del parassitoide in tali stadi. Più recentemente qualche Autore fa invece riferimento a fattori di ordine endocrino. Smilowitz (1974), per la coppia *Trichoplusia ni* - *Hyposoter exiguae*, ha sperimentalmente dimostrato che il mancato sviluppo del parassitoide, in larve contaminate verso la fine dell'accrescimento, quanto meno coincide con l'attivazione delle ghiandole toraciche. Lawrence et alii (1978), nella coppia *Anastrepha suspensa* - *Biosteres longicaudatus*, ritengono che le variazioni di idoneità, con l'avanzare dello sviluppo dell'ospite, suggeriscono possibili implicazioni endocrine, peraltro avanzate anche da vari altri Autori da loro citati (Cals-Usciati, 1969 e 1975; Smilowitz e Iwantsch, 1973); certo è che le applicazioni di iuvenoidi, allontanando l'impupamento, influenzano positivamente l'idoneità dell'ospite facendo aumentare le aliquote di parassitizzazione. Del resto lo stesso parassita può esercitare un'azione iuvenilizzante, nei confronti dell'ospite, mantenendone alto il livello di ormone giovanile, con conseguente ritardo nell'espletamento delle metamorfosi, come ricordano Dittrick e Chiang (1982) riferendosi ai dati della bibliografia. Alla luce dell'ipotesi generale formulata da Mellini (1975 e 1983), sulla dipendenza della giovane larva del parassita dal bilancio ormonale dell'ospite, il mancato attecchimento dell'entomofago, penetrato in larve prossime all'impupamento, deriva dal contrasto tra l'equilibrio endocrino dell'ospite e le esigenze fisiologiche del parassita; la caduta di idoneità dipenderebbe quindi da fattori ormonali.

3. — DURATA DELL'ACCRESIMENTO DEL PARASSITA.

L'accrescimento larvale del parassita è generalmente più rapido, quando vengono attaccate larve negli ultimi stadi, e più lento se l'aggressione cade su quelle giovani. Tale regola è valida tanto se lo sviluppo dell'entomofago è integralmente dipendente da quello dell'ospite (nel senso che è condizionato, per procedere oltre le fasi iniziali, dal raggiungimento di determinati stadi, di solito finali, da parte di quest'ultimo) quanto se è indipendente, anche se in questo caso il fenomeno è meno appariscente. Una eccezione a tale regola, bene documentata e assai interessante, è quella presentata da Hopper e King (1984); essi, nel sistema *Heliothis* spp. - *Microplitis croceipes*, trovano che la durata dello sviluppo del braconide è più breve per contaminazioni in L_{III} , che è lo stadio attaccato di preferenza, e via via più lungo passando ad L_I , da un lato, ed a L_V , dall'altro, che sono i meno preferiti.

Gli effetti dello stadio dell'ospite, sul ritmo di sviluppo dell'antagonista, costituiscono dunque un fenomeno del tutto comune e, come tale,

uno dei più studiati tra le influenze esercitate dalla vittima, in funzione della età, sui parassitoidi. Va osservato che tale regolazione è molto importante per il successo del parassitismo; infatti uno sviluppo lento dell'entomofago, in larve molto giovani, consente alle medesime di accrescersi e quindi di accumulare le sostanze trofiche indispensabili per l'antagonista, mentre uno sviluppo rapido, in larve nelle ultime fasi dell'accrescimento, impedisce a queste ultime di impuparsi e quindi di entrare in uno stadio che, per vari parassiti, non è idoneo. Le citazioni al riguardo sono numerose ed interessano diverse famiglie di Terebranti. A titolo indicativo riportiamo alcuni riferimenti bibliografici.

Per i parassitoidi a sviluppo dipendente l'arresto coinvolge di solito la I età larvale; in riguardo agli Icneumonidi si vedano, ad esempio, *Nemeritis canescens* (Takahashi, 1957; Corbet, 1968), *Charops diversipes* (Duodu e Lawson, 1983), *Thersilochus melanogaster* Thoms. (Jourdheuil, 1960) e per i Braconidi, *Apanteles glomeratus* (Johansson, 1951; Sato, 1980), *Macrocentrus ancylivorus* Roh. (Finney et alii, 1947) e *M. grandii* Goid. (Dittrick e Chiang, 1982). Le larve di questa specie poliembrionica si comportano come endoparassite durante le prime tre età e da ectoparassite nell'ultima; orbene, le variazioni di durata del loro accrescimento riguardano esclusivamente la fase endofaga, visto anche che le larvette fuoriescono solo quando *Ostrinia* passa in V età. Va aggiunto che il fenomeno interessa anche gli iperparassiti, come rilevato, ad esempio, da Jourdheuil (1960) per *Mesochorus phyllostretae* Jourd., persecutore del parassita primario *Microctonus* sp., che non passa in II età finché non inizia l'istolisi pupale del braconide. Alquanto eccezionale appare il blocco allo stato di uovo, come nel caso di *Lophioprolectus luteator* (Thunb.), il cui uovo non schiude fino a quando l'ospite, *Neodiprion sertifer* (Geoff.), che viene attaccato, almeno sperimentalmente, in tutti gli stadi larvali, non ha filato il bozzolo (Griffiths, 1975).

Per i parassitoidi a sviluppo parzialmente indipendente non si hanno arresti, bensì un generale rallentamento del ritmo di crescita in ospiti giovani, come è stato chiaramente dimostrato per l'icneumonide *Hyposoter exiguae* nei nottuidi *Trichoplusia ni* (Jowik e Smilowitz, 1978; Smilowitz e Iwantsch, 1973 e 1975), *Peridroma saucia* (Puttler, 1961), *Heliothis zea* (Campbell e Duffey, 1979), nonché per il confamiliare *Campoletis perdinctus* (Vier.) in *Heliothis virescens* (Noble e Graham, 1966). Gli esempi sono numerosi anche tra i Braconidi quali *Apanteles congregatus* (Beckage e Riddiford, 1978), *A. medicaginis* Mues. (Allen e Smith, 1958), *A. flavipes* (Cam.) (Brewer e King, 1981), e per certi Encirtidi quali *Zeteticontus utilis* in *Carpophilus hemipterus* (L.) e *C. mutilatus* Erich. (Blumberg et alii, 1984).

C'è da aggiungere che differenze nella durata dell'accrescimento del parassita appaiono evidenti anche per contaminazioni in momenti diversi del medesimo stadio. Allen e Smith (1958), ad esempio, nella cop-

pia *Colias philodice eurytheme* Boisd. - *Apanteles medicaginis*, hanno osservato che la vita larvale dell'endofago dura 2 giorni di meno se l'attacco cade su L_I finali anziché su L_I iniziali.

Va ancora sottolineato che il rallentamento dello sviluppo dell'endofago può interessare le larve di tutte le età; ad esempio, Ooi (1980) dichiara che la durata di ciascuno dei quattro stadi larvali dell'icneumonide *Diadegma cerophagus* Grav. dipende dall'età in cui l'ospite *Plutella xilostella* (L.) viene attaccato.

Non mancano peraltro casi in cui la durata dello sviluppo del parassita è indipendente dallo stadio in cui le larve vengono contaminate, come hanno rilevato Lewis (1970) nella coppia *Heliothis zea* - *Microplitis croceipes*, dove in pratica tutti gli stadi larvali sono aggrediti, Madar e Miller (1983) per *Apanteles yakutatensis* in *Autographa californica*, Tagawa et alii (1982) per *A. ruficrus* Hal. in *Leucania separata* Walk. e Sato e Tanaka (1984) per *A. kariyai* Wat. in L_{III} - L_{VI} di *Leucania separata*.

Il fenomeno è tuttavia abbastanza complesso perché il parassita, dal suo canto, può alterare l'accrescimento dell'ospite, che risulta non solo più lento ma anche più modesto, ed inoltre ulteriormente complicato in relazione alla intensità della superparassitizzazione, come hanno veduto Beckage e Riddiford (1978) per la coppia *Manduca sexta* - *Apanteles glomeratus*.

Poco comune è il fenomeno opposto, e cioè l'allungamento della durata dell'accrescimento con l'avanzare dell'età dell'ospite al momento della contaminazione, quale è riferito da Lawrence et alii (1976) in riguardo al braconide *Opius longicaudatus*, nemico del tripetide *Anastrepha suspensa*. La durata totale dello sviluppo del parassita aumenta infatti con l'invecchiamento della vittima: allungati significativamente sono lo stadio di uovo e quello di pupa mentre la vita larvale non subisce variazioni. Nella stessa coppia la durata dell'ontogenesi del braconide è pure significativamente maggiore se la parassitizzazione cade su L_{III} finali rispetto alle L_{III} iniziali, ed inoltre la sua sopravvivenza è minore (Lawrence, 1982). Verso la maturità larvale dell'ospite si inverte quindi la regola generale che indica per il parassita una crescita più rapida negli stadi avanzati della vittima; ma ciò, evidentemente, dipende dal calo di idoneità che di solito si verifica, con l'avvicinarsi delle metamorfosi, per un parassita penetrato tardivamente. Ciò sembra confermato anche dai reperti di Tanaka et alii (1984) nella coppia *Leucania separata* (Walk.) - *Microplitis mediator* (Hal.): il braconide impiega più tempo per raggiungere la maturità in L_{III} - L_{IV} che non nelle L_I - L_{III} del nottuidae; nel contempo le percentuali di parassitizzazione diminuiscono fortemente negli ospiti più vecchi, indicando che nei medesimi il parassita incontra difficoltà a svilupparsi; va segnalato che le differenze sono sensibili addirittura nell'ambito dello stesso stadio tra fasi iniziali ed

avanzate. Anche nella coppia *Heliothis virescens* - *Campoletis sonorensis* il parassita impiega più tempo a completare l'accrescimento larvale se se la contaminazione cade sulle L_{IV} piuttosto che sulle L_I (Vinson, 1972); ciò, forse, è da porre in relazione con l'enorme differenza di mole degli ospiti nei due diversi stadi, e quindi con le risorse trofiche disponibili, visto che il parassita in pratica blocca quasi completamente l'accrescimento della vittima. Più complesso è il comportamento di *Microplitis croceipes* il quale, in *Heliothis zea*, si sviluppa più rapidamente nelle L_{II} finali e nelle L_{III} iniziali e più lentamente nelle L_I e nelle L_{IV} - L_V (Jones e Lewis, 1971). Si fa notare che il rallentamento in L_I rientra nella regola generale, mentre quello nelle fasi avanzate può essere spiegato o con un calo di idoneità dell'ospite o con l'eccezionale disponibilità di pabulum.

Va infine ricordato che talora vengono segnalate anche variazioni nella durata dell'embriogenesi dell'entomofago in relazione allo stadio contaminato; esse però sono modeste, se non altro in rapporto alla brevità di questo stadio (cfr., ad es., Berberet, 1982).

Riguardo ai fattori che regolano la velocità dell'accrescimento del parassita, in funzione dello stadio dell'ospite, Smilowitz e Iwantsch (1973), riferendosi alla coppia *Trichoplusia ni* - *Hyposoter exiguae*, accennano a variazioni del ritmo di nutrizione dell'entomofago, che sarebbe a sua volta regolato dalla concentrazione dei vari componenti non ormonali dell'emolinfa dell'ospite.

Effetti sulla diapausa. - Le indicazioni a questo riguardo sono estremamente scarse. Parrish e Davis (1978) hanno osservato che l'icneumonide *Bathyplectes curculionis* entra più facilmente in diapausa quando, di *Hypera postica*, attacca le L_{IV} anziché gli stadi precedenti, i quali peraltro sono preferiti.

4 — DIMENSIONI E FECONDITA' DEL PARASSITA.

Possono variare, ed anche notevolmente, in relazione allo stadio attaccato. Ciò accade in particolare per i parassiti a sviluppo parzialmente indipendente da quello dell'ospite, i quali, per distruggerlo, non attendono che esso abbia raggiunto la maturità larvale. Inoltre, poiché le femmine di vari Terebranti deprimono l'accrescimento delle vittime, tramite fluidi iniettati in occasione della ovideposizione, ne consegue che la mole raggiunta dall'ospite sarà tanto minore quanto più anticipata è la contaminazione. Pertanto, i parassiti avranno dimensioni viepiù ridotte quanto più precoce è lo stadio larvale attaccato. Gli esempi di questa relazione non mancano.

In riguardo all'icneumonide *Eriborus trochanteratus*, nemico del lepidottero *Nephantis serinopa*, Perera (1977) ha osservato che se ven-

gono attaccate larve molto giovani, l'entomofago resta sottodimensionato e si mostra scarsamente vitale. Jowyk e Smilowitz (1978), per il familiare *Hyposoter exiguae* in *Trichoplusia ni*, hanno potuto rilevare che, già soltanto 52 ore dopo l'ovideposizione, le larvette endofaghe evolventisi in L_{IV} sono costantemente più grandi di quelle che si accrescono in L_{II} ed inoltre che il divario ponderale continua ad aumentare col trascorrere del tempo. Campbell e Duffey (1979), parassitizzando con *H. exiguae* L_I - L_{IV} di *Heliothis zea*, riscontrano un graduale incremento nei pesi dell'entomofago con l'avanzare dello stadio contaminato mentre, parallelamente, si abbrevia la durata dell'accrescimento.

Osservazioni simili sono state effettuate anche a carico di Braconidi. Basti ricordare, fra le più recenti, quelle di Tanaka et alii (1984) su *Microplitis mediator*, specie a sviluppo indipendente, nel nottuido *Leucania separata* e quelle di Temerak (1981) relative a *Bracon brevicornis* Wesm., forma gregaria che, quando attacca larve giovani di *Sesamia cretica* Led., oltre ad abbassare il livello della superparassitizzazione raggiunge anche dimensioni minori, rispetto a quelle realizzate nelle larve a sviluppo avanzato.

In verità sembra possibile, almeno in certe coppie, un incremento ponderale con l'avanzare dello stadio attaccato anche per parassiti a sviluppo dipendente, come hanno veduto Lawrence et alii (1976) per *Biosteres longicaudatus* in *Anastrepha suspensa*; va però precisato che, in questo caso, parallelamente si assiste anche ad un allungamento dei tempi di sviluppo e ad un calo nella sopravvivenza dell'entomofago, come si è riferito in un precedente paragrafo.

È poi evidente che la mole del parassita è automaticamente legata a quella dell'ospite nei casi in cui, fin dal momento della contaminazione, sia impedita a quest'ultimo ogni possibilità di muta, come ha osservato Quednau (1967) per l'eulofide *Chrysocharis laricinellae* su *Coleophora laricella*.

Un fatto curioso è quello esibito dal tifiide *Pterombrus piceus* Kromb., che aggredisce L_{II} ed L_{III} del Cicindelide *Pseudoxychila tarsalis* Bates: le dimensioni raggiunte dal parassita, nei due stadi, all'incirca si equivalgono, mentre i suoi bozzoli appaiono enormemente più grandi sugli ospiti più sviluppati. Secondo Palmer (1976) le maggiori risorse trofiche, offerte dall'ospite, vengono dunque utilizzate per costruire bozzoli più resistenti alle condizioni ambientali avverse.

F e c o n d i t à. È noto che la fecondità è generalmente legata alle dimensioni della femmina. Poiché in vari casi la mole del parassita dipende dallo stadio attaccato ne consegue che, sovente, anche la fecondità ne resta influenzata. Peraltro, indicazioni specifiche in questo senso non sono comuni. Quednau (1967), per la coppia *Coleophora laricella* - *Chrysocharis laricinellae*, trova che la fecondità media dell'eulofide,

pari in media a 183 uova, se la contaminazione ha interessato L_{IV}, cade a sole 59 uova se sono state colpite le L_{III}.

Da ultimo si fa notare che anche la longevità degli adulti può essere positivamente correlata con la mole, come hanno dimostrato Campbell e Duffey (1979) nel sistema *Heliothis zea* - *Hyposoter exiguae*: la durata media della vita degli adulti sale infatti, gradatamente, di pari passo col loro peso, da 13 giorni, per contaminazioni di L_I, a 20 giorni per attacchi su L_{IV}.

5. — SEX RATIO.

Anche questo parametro può variare in relazione con lo stadio attaccato. Ciò è noto da tempo sia per i Terebranti che per gli Aculeati. Brunson (1938), per *Tiphia popilliavora* Roh. su *Popillia japonica* Newm., ha scoperto che se vengono parassitizzate le L_{II} si hanno esclusivamente maschi, mentre se sono contaminate L_{III} la stragrande maggioranza del parassita che ne emerge è rappresentato da femmine. Clausen (1939), poi, cita numerosi casi in cui la sex ratio dell'entomofago risulta dipendente dalle dimensioni dell'ospite; per il vero, in prevalenza, essi si riferiscono a vittime nello stato di pupa, mentre altri riguardano larve per quanto di specie diversa. In ogni caso questi dati concordano nell'indicare l'importanza della mole dell'ospite nei riguardi del sesso del parassitoide che si sviluppa a sue spese. Appare pertanto lecito attendersi che lo stadio della vittima possa sovente influenzare la sex ratio dell'antagonista spostandola, man mano esso avanza, a favore delle femmine. Ed infatti non mancano, specialmente per i Terebranti, citazioni al riguardo.

Fra i Braconidi ricordiamo *Microplitis rufiventris* che, in *Spodoptera littoralis*, attenua decisamente la forte tendenza a produrre maschi col procedere dell'accrescimento del nottuide, come hanno verificate Allah-tawy et alii (1976) fornendo alle femmine dell'entomofago i vari stadi dell'ospite sia contemporaneamente che separatamente. Anche per *Opius concolor* Szépl. la sex ratio è a favore delle femmine, se vengono attaccati ospiti grandi, e a vantaggio dei maschi se sono colpiti ospiti piccoli; ciò indipendentemente dalla età delle femmine del braconide, quando se ne escluda il I giorno di ovideposizione (Avilla e Albajes, 1984).

Fra gli Ictoneumonidi vanno citati i reperti di Noble e Graham (1966), relativi alla coppia *Heliothis virescens* - *Campoletis perdistinctus*, i quali indicano che la sex ratio si sposta decisamente a favore delle femmine con l'avanzare dell'età della larva al momento della contaminazione. Sandlan (1979) che, per *Coccigomymus turionellae* L. parassita pupale di Lepidotteri, ha notato in prevalenza femmine dagli individui di maggior mole, ricorda che per altre specie di entomofagi tale fenomeno è

stato riscontrato in funzione dello stadio larvale dell'ospite. Anche *Eaenterus abruptorius* Thunb., nemico di *Neodiprion sertifer* Geoffr., depone di preferenza uova fecondate su larve di maggore taglia e uova non fecondate, che daranno maschi, su quelle più piccole (Gurjanova, 1974).

Il fenomeno è stato riscontrato anche nell'ambito di altre famiglie. Così l'eulofide *Euplectrus prope laphygmae*, ectoparassita gregario del nottuide *Plusia acuta* Walk., non solo aumenta il carico di uova pro capite, con l'avanzare dello sviluppo dell'ospite, ma accresce altresì la proporzione di quelle destinate ad originare femmine (Neser, 1979). Pure per il pteromalide *Anisopteromalus calandrae*, ectoparassita solitario di *Sitophilus granarius*, Assem et alii (1984) trovano che, in larve a sviluppo avanzato (le più colpite), prevalgono le femmine e in quelle giovani (che sono parassitizzate in misura minore) i maschi.

Chiaramente indicativi al riguardo sono anche i reperti di Taylor (1937) sulla coppia *Pleurotropis parvulus* Ferr. - *Promecotheca reichei* Baly: se vengono attaccate L_I la sex ratio è pari a 1,66, se invece sono contaminate L_{III} essa sale a 4,34; sullo stesso ospite, *Elasmus hispidarum* Ferr. addirittura mostra una sex ratio a favore dei maschi nelle larve giovani e un forte vantaggio delle femmine in quelle mature.

Non mancano infine dati che indicano come la sex ratio non sia influenzata dallo stadio dell'ospite attaccato; ciò accade per i sistemi *Coleophora laricella* - *Chrysocharis laricinellae* (Quednau, 1967) e *Heliothis* spp. - *Microplitis croceipes* (Hopper e King, 1984).

6. — SUPERPARASSITISMO.

In vari casi si è osservato che il numero di larvette del parassita, evolventisi a spese di una sola vittima, è tanto più elevato quanto più avanzato è lo stadio che subisce l'attacco. Ciò si verifica sovente per gli ectoparassiti i quali, paralizzando intensamente la vittima, ne escludono ogni possibilità di ulteriore accrescimento. Così il livello di gregarietà dell'eulofide *Euplectrus plathypenae* How. aumenta progressivamente passando da larve di II età di *Spodoptera exigua* (Hbn.) a quelle di IV età, senza contare che le prime sovente soccombono anzi tempo, cioè quando i parassiti non hanno ancora completato lo sviluppo (Parkman e Shepard, 1982). Similmente si comportano altri due eulofidi ectoparassiti gregari, l'*Hyssopus thymus* Gir. su *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) (Syme, 1974) ed *Euplectrus puttleri* Gordh. su *Anticarsia gemmatalis* (Hbn.) (Puttler et alii, 1980). Una precisa correlazione, tra le dimensioni dell'ospite e il numero di uova deposte, è segnalata da Neser (1973) per la coppia *Plusia acuta* - *E. prope laphygmae*: mediamente il numero di uova è risultato pari a 2 su L_{II}, 5 su L_{III}, 10 su L_{IV} e 16 su L_V (le L_I e le L_{VI} sono rifiutate).

Osservazioni simili sono state effettuate anche su vari Braconidi. Così Temerak (1981) ha constatato che, nella coppia *Sesamia cretica* - *Bracon brevicornis*, il numero di adulti dell'entomofago, che sfarfallano da un singolo ospite, è significativamente maggiore se quest'ultimo viene colpito verso la fine dello sviluppo larvale. Parimenti i livelli di superparassitizzazione aumentano con l'età della larva anche nelle coppie *Diatraea saccharalis* - *Apanteles flavipes* (Brewer e King, 1981), *Pseudoplusia includens* - *A. ruficrus* (McCutcheon et alii, 1983), e *Leucania separata* - *A. kariyai*, dove il numero medio di uova per ospite sale abbastanza progressivamente da 31 in L_{II} fino ad 80 in L_{VI}, anche se non è proporzionale alla mole della vittima nei vari stadi (Sato e Tanaka, 1984).

Per converso, sempre sui Braconidi, sono stati fornite anche segnalazioni opposte. Così Johansson (1951), in merito ad *Apanteles glomeratus*, parassita gregario a sviluppo dipendente che attacca di preferenza larve giovanissime di *Pieris brassicae*, ha trovato che, con l'avanzare dell'età dell'ospite al momento della contaminazione, diminuisce proporzionalmente il numero di larve del braconide che fuoriescono dalla vittima; il rovesciamento della regola sembra sia da attribuire al progressivo calo di idoneità dell'ospite col procedere del suo accrescimento. Anche per la forma poliembrionica *Macrocentrus grandii* si assiste ad una caduta del livello di gregarietà quando la contaminazione cade su stadi avanzati di *Ostrinia nubilalis* (Dittrick e Chiang, 1982).

Pure certi Aculeati, quali i betilidi *Goniozus emigratus* (Rohw.), ectoparassita gregario di *Paramyelois transitella* (Walk.) (Gordh e Hawkins, 1981), e *G. gallicola* Fouts, su *Deoclona yuccasella* Busck. (Gordh, 1976), sono in grado di regolare il numero delle uova deposte sulle singole vittime in base alle loro dimensioni.

Infine non mancano casi in cui il livello del superparassitismo è indipendente dallo stadio attaccato; così quello di *Apanteles ayerszai* (Brethes) in *Ascia monuste orseis* (God.) appare costante nelle prime 4 età (Gobbi e Cunha, 1983) e parimenti dicasi per quello di *A. ruficrus* nelle L_{II} - L_{IV} di *Leucania separata* (Tagawa et alii, 1982).

Per inciso facciamo notare che il livello di superparassitizzazione, aumentando, può prolungare la durata dello sviluppo dell'entomofago, come si è veduto, ad esempio, nella coppia *Pieris brassicae* - *Apanteles glomeratus* (Johansson, 1951).

B. PARASSITI DI PUPE.

Mentre per gli ospiti allo stato di larva la variabile principale è rappresentata dalla mole, per quelli allo stato di pupa, che è megetica-

mente statica ⁽⁴⁾, è costituita dalle caratteristiche fisiologiche legate alla progressiva costruzione dell'adulto. Poiché, come è noto, la fisiologia dell'ospite può incidere più o meno profondamente sullo sviluppo del parassita, ne consegue che, specie in riferimento alle tecniche di moltiplicazione massale di tali entomofagi, vengono sovente fornite indicazioni precise sull'età ottimale dell'ospite da sottoporre a contaminazione. Nella breve trattazione che segue verranno discussi distintamente i principali settori coinvolti dal fattore età nei sistemi ospite-parassita. Precisiamo che di norma non sono qui considerati i casi interessantissimi, anche se poco comuni, di specie che attaccano efficacemente, seppure in misura diversa, tanto le pupe che le larve, perché di solito non vengono indicate le ripercussioni dei differenti stadi sull'entomofago.

1. — ACCETTABILITÀ DELL'OSPITE.

Tende di solito a diminuire con l'avanzare dell'età della pupa. Ciò è particolarmente evidente nel caso dei Lepidotteri, le cui crisalidi sono caratterizzate da un esoscheletro notevolmente sclerificato. Così Chacko e Rao (1966) trovano che l'Ichneumonide *Centeterus alternecoloratus* Cush. (?) preferisce, di *Chilo partellus* (Swinh.) e di *Chilotraea auricilia* (Dudg.), le prepupe di cui riesce a perforare i tegumenti con la terebra nel giro di pochi secondi, mentre di solito rifiuta le pupe di età superiore ai 2 giorni, la cui perforazione richiede 2 minuti ed oltre. O'Neill (1973) riferisce che i diapriidi *Trichopria popei* (Mues.) e *T. atrichomelinae* Mues. ovidepongono nei pupari di alcune specie di sciomizidi solo se di età inferiore ai 4 giorni; su quelli più vecchi ne perforano le pareti ma non vi abbandonano le uova; del resto, molto probabilmente, le larvette non riuscirebbero a svilupparsi nelle pupe contenutevi, in quanto le loro mandibole non appaiono adatte a lacerare i tessuti dell'adulto in formazione.

Il livello di accettabilità può risultare molto ridotto anche per le pupe neoformate, come accade nel sistema *Galleria mellonella* - *Brachymeria intermedia* (Nees); Minot e Leonard (1976) ritengono che la bassa frequenza degli attacchi dipenda dal fatto che le pupe, durante le prime 24 ore, non hanno ancora iniziato la sintesi del kairomone nello strato ceroso della cuticola, il quale stimola l'ovideposizione da parte del parassita.

Per converso, in altre coppie, come *Anagasta kühniella* Zell. - *Itopectis maculator* F., l'accettabilità si protrae, in misura pressoché costante, per tutta la durata della vita pupale (15 gg), anche se la piena idoneità si estende solo nella prima metà (1-8 gg) (Chambon, 1974).

(4) Naturalmente non viene qui tenuto conto dei vari lavori che si limitano a considerare l'importanza della mole e del sesso delle pupe nei confronti dei loro parassiti.

2. — IDONEITÀ DELL'OSPITE.

Decade più o meno rapidamente man mano l'attacco coinvolge fasi vieppiù avanzate della vita pupale, fino ad annullarsi, spesso completamente, nell'adulto farato. È questo un fenomeno molto comune segnalato per vari sistemi: *Pieris rapae* (L.) - *Pimpla turionellae* (L.) (Arthur e Wylie, 1959), *Anagasta kühniella* - *Itopectis maculator* (Chambon, 1974), *Musca domestica* L. - *Muscidifurax zaraptor* Kog. et Legn. (Coats, 1976), *Lymantria dispar* (L.) - *Brachymeria intermedia* (Lashomb et alii, 1983), *Galleria mellonella* - *B. intermedia* (Minot e Leonard, 1976), ed ancora per diverse specie di muscidi e calliforidi attaccati da *Mormoniella vitripennis* (Walk.).

Talvolta, invece, la caduta dell'idoneità si manifesta solo verso la fine della vita pupale, come accade nella coppia *Promecotheca reichei* - *Pleurotropis painei* Ferr. (Taylor, 1937); l'eulofide aggredisce le pupe di qualsiasi età (da 0 a 12 giorni) e non emerge soltanto da quelle colpite nei 2 giorni precedenti lo sfarfallamento; da notare che le pupe soccombono poche ore dopo l'attacco per cui, in ogni caso, lo sviluppo dell'entomofago si svolge integralmente a spese di organismi morti.

Talaltra, l'idoneità si affievolisce precocemente, come nel sistema *Musca domestica* - *Muscidifurax raptor* Gir. et Sand., nel quale la produzione del pteromalide risulta già notevolmente ridotta nei pupari di 3 giorni (Morgan et alii, 1979a) e in quello *M. domestica* - *Spalangia endius* Walk., dove la sopravvivenza del parassita scende addirittura al 2-7% nei pupari di detta età (Morgan et alii, 1979b). Per la medesima coppia, Propp e Morgan (1983) precisano poi che non si notano differenze apprezzabili nelle percentuali di parassitizzazione tra pupari di un giorno e quelli di due.

Tuttavia, anche pupe giovanissime possono risultare scarsamente idonee, come si verifica per vari muscidi e calliforidi ospiti di *Mormoniella vitripennis*; le femmine del pteromalide, che collocano le uova tra il corpo della pupa e le pareti del pupario, non trovano, negli individui che lo hanno formato da meno di 24 ore, lo spazio adatto, per cui le uova sono deposte internamente alla prepupa; così le larvette, tipicamente ectofaghe, si trovano a comportarsi da endofaghe (Beard, 1974; Barras, 1976). Concordemente, Toyama e Ikeda (1980) rilevano che in *Musca domestica* le percentuali di parassitizzazione, ad opera del suddetto terebrante, salgono dal 33,8%, per contaminazione di pupari di 1-12 ore, al 77,8% in quelli di 12-36 ore; un modesto incremento viene riscontrato, in situazioni analoghe, anche per *Spalangia endius* nel medesimo ospite.

In definitiva, l'idoneità può presentare un andamento tendenzialmente parabolico, con livelli bassi nelle fasi iniziali e in quelle finali della vita pupale, come è stato illustrato da Moon et alii (1982) nel

sistema *Stomoxys calcitrans* (L.) - *Spalangia cameroni* Perk.: i pupari neofornati non sono idonei perchè al loro interno manca lo spazio adatto per la ovideposizione, e quelli di età avanzata non lo sono perchè la larveta ectofaga resta ostacolata dalla cuticola immaginale in via di formazione. Anche per la coppia *Musca domestica* - *Mormoniella vitripennis* le percentuali di parassitizzazione più elevate si registrano contaminando pupe di 2-3 giorni e le più basse esponendo pupe giovani di 1 giorno e vecchie di 4-5 gg (Chabora e Pimentel, 1966). Similmente Wylie (1963), in riguardo allo stesso sistema, asserisce che il pteromalide può attaccare e svilupparsi, fino allo stato adulto, in pupe di qualsiasi età, ma il numero e le dimensioni dei parassiti prodotti diminuiscono in quelli di età pari, o superiore, ai 4 gg; l'A. sottolinea che di ciò bisogna tenere conto nel corso di lavori sperimentali sul parassitismo per limitare la variabilità dei risultati.

Peraltro, come fa notare Loughton (1965), a proposito della coppia *Galleria mellonella* - *Pimpla turionellae*, nel caso in cui le femmine dei parassiti non operino una discriminazione tra crisalidi giovani e vecchie, può intervenire un meccanismo di regolazione che impedisce all'ospite di entrare in fasi non idonee; l'uovo dell'entomofago, infatti, emetterebbe, durante l'embriogenesi, un fattore chimico atto ad impedire la formazione dell'adulto dell'ospite.

Curiose sono le fluttuazioni dell'idoneità registrate da Saunders e Hsiao (1970) nel sistema *Musca domestica* - *Amblymerus brucophagi* (Gahan); essa, almeno giudicando dalle percentuali di parassitizzazione calcolate sugli adulti del pteromalide, è massima per le pupe fino a 4 ore, si annulla per quelle contaminate all'età di 1 giorno e si mantiene a livelli bassi per quelle di 2-5 gg; va osservato che, alla fine del 5° giorno, l'ospite si trova ormai in fase di presfarfallamento e tuttavia consente ancora lo sviluppo dell'antagonista; tali fenomeni potrebbero forse essere spiegati tenendo conto che *Musca* è un ospite di sostituzione, sistematicamente assai lontano da quello naturale, rappresentato dal calcidoideo fitofago *Bruchophagus roddi* Guss.

Va infine ricordato che vi sono parassiti capaci di aggredire indifferentemente sia le larve che le pupe; così si comportano, ad es., l'eulofide endofago *Pleurotropis parvulus* nei riguardi del coleottero minatore *Promecotheca reichei* (Taylor, 1937), il pteromalide iperparassita *Mesopolobus graminum* (Hardh), forma ectofaga che, pure preferendo le larve, si evolve anche a spese delle pupe di specie oofaghe nemiche di *Javesella pellucida* (F.) (Raatikainen, 1970), ed il confamiliare parimenti ectofago *Dinarmus acutus* (Thoms.) che, dei bruchidi della vecchia, attacca efficacemente, oltre alle larve ed alle pupe, perfino gli adulti neosfarfallati, sebbene le più colpite siano le larve (Leong e Dickason, 1975).

Da ultimo, merita accennare al fatto che l'età delle pupe ospiti può influire anche su certe caratteristiche delle femmine prolificanti del parassita che si nutrono a loro spese. Wylie (1962) riferisce, infatti, che la longevità e la fecondità di *Mormoniella vitripennis* sono maggiori se essa pratica le punture di nutrizione su pupe di età inferiore alle 48 ore.

3. — DURATA DELLO SVILUPPO DEL PARASSITA.

Almeno in certi sistemi, si è potuto verificare che essa aumenta con l'avanzare dell'età della pupa al momento della contaminazione. Ciò del resto appare logico quando si consideri che, col progressivo invecchiamento dell'ospite, generalmente diminuisce la sua idoneità con conseguenti difficoltà per il suo antagonista. Wylie (1964), ad es., ha constatato questa relazione nella coppia *Musca domestica* - *Mormoniella vitripennis*: nelle pupe di età inferiore a 48 ore, il tempo di sviluppo, dalla deposizione dell'uovo all'emergenza dell'adulto, è il più breve in assoluto; ciò, secondo l'A., dipenderebbe dal fatto che il contenuto di tali pupari è, trovandosi l'organogenesi ancora all'inizio, più fluido, e quindi suscettibile di essere aspirato più agevolmente dalle larvette ectofaghe e ingerito con un ritmo più accelerato.

Particolarmente interessanti sono poi i reperti del medesimo Autore (Wylie, 1963) sulla diapausa del parassita nello stesso sistema; egli infatti ha constatato che le probabilità di entrare in diapausa, per le larve mature del pteromalide, aumentano quando esse si sono evolute in pupe vecchie e ne attribuisce la causa a differenze qualitative nel cibo assunto.

4. — DIMENSIONI DEL PARASSITA.

Sovente risultano dipendere anche dall'età della pupa al momento della contaminazione, pure mantenendosi invariata nel tempo la sua mole. Evidentemente il fenomeno è in relazione non con la quantità del substrato trofico ma con la sua qualità, che varia man mano procede l'istogenesi e l'organogenesi dell'adulto.

Coats (1976), per il sistema *Musca domestica* - *Muscidifurax zaraptor*, riporta che la taglia del pteromalide, praticamente costante per attacchi su pupari di 1-3 giorni, appare ridotta sensibilmente in pupari di 4 giorni, e addirittura in modo drammatico in quelli di cinque; da notare che il veleno iniettato dalla femmina può uccidere l'ospite nel giro di poche ore.

Pure Wylie (1963), nella coppia *Musca domestica* - *Mormoniella vitripennis*, rileva che gli adulti del pteromalide provenienti da ospiti vecchi sono più piccoli ed aggiunge che contemporaneamente aumenta

l'aliquota di quelli incapaci di sfarfallare; secondo l'A. la tendenza verso la nanizzazione è da imputare ad un calo nel valore nutrizionale di tali pupe. Va osservato poi che, nello stesso sistema, alla minore mole del parassita si accompagnano tempi di sviluppo più lunghi (Wylie, 1964), conseguenze queste dell'abbassamento nel livello di idoneità.

Altri AA., come Chambon (1974) per il sistema *Anagasta kühniella* - *Itoplectis maculator*, oltre a segnalare la più o meno spinta nanizzazione dell'entomofago in pupe di età avanzata, accennano alla concomitante caduta di vitalità degli adulti.

Kalmes (1975) riferisce che quando *Pimpla instigator* F. attacca crisalidi di *Pieris brassicae* in diapausa, nelle quali l'organogenesi non è ancora iniziata, essa raggiunge pesi superiori rispetto a quelli realizzati negli individui non in diapausa, in cui, di contro, l'istogenesi procede rapidamente. Egli conclude, perciò, che le variazioni megetiche dell'icneumonide, in funzione dell'età dell'ospite, dipendono da fattori nutrizionali, di cui illustra le variazioni mediante l'analisi biochimica comparata delle crisalidi a sviluppo diretto e indiretto ⁽⁵⁾.

5. — SEX RATIO DEL PARASSITA.

In alcuni sistemi si è appurato che essa tende a spostarsi a favore dei maschi con l'avanzare dell'età della pupa al momento dell'attacco. Coats (1976), nella coppia *Musca domestica* - *Muscidifurax zaraptor*, dove in ogni caso la sex ratio è a vantaggio delle femmine, osserva un netto calo nella loro produzione dai pupari di 4-5 giorni, mentre quella dei maschi si mantiene costante lungo tutto l'arco della vita pupale dell'ospite.

Analogamente Wylie (1963), nella coppia *Musca domestica* - *Mormoniella vitripennis*, rileva che, con l'invecchiamento dell'ospite, diminuisce il numero delle femmine del parassita che ne emergono, ferma restando, anche in questo sistema, l'aliquota dei maschi. Egli ritiene che il meccanismo risieda in una più elevata mortalità a carico delle larvette femminili col diminuire del quantitativo di pabulum idoneo.

6. — SUPERPARASSITISMO.

Anche i valori di questo parametro possono variare in funzione dell'età dell'ospite al momento dell'aggressione. Chabora e Pimentel (1966), ad es., riportano che, nella coppia *Musca domestica* - *Nasonia*

⁽⁵⁾ Tra le forme eclettiche, che attaccano efficacemente sia le larve che le pupe, *Eupelmus urozonus* Dalm., forma ectofaga su *Dacus oleae*, raggiunge le dimensioni maggiori proprio quando si evolve nelle pupe, in quanto possono essere meglio sfruttate (Roberti e Monaco, 1967).

vitripennis, il livello di gregarità si abbassa notevolmente per attacchi su pupe di 4-5 giorni, pure mantenendosi costante il numero di uova deposte in ogni vittima. A risultati simili era del resto già pervenuto, in riguardo allo stesso sistema, anche Wylie (1964).

In appendice forniamo qualche cenno sui parassiti larva-pupali. Accanto a parassiti larvali che occasionalmente, in conseguenza di attacchi su larve prossime alla maturità, sono in grado di terminare il loro sviluppo nelle rispettive pupe, ve ne sono altri che esibiscono questo comportamento come regola. Si tratta di specie a sviluppo completamente dipendente dall'ospite giacché, qualunque sia lo stadio contaminato, essi attendono che la vittima si impupi per completare l'accrescimento. Anche per questa categoria valgono alcune regole già vedute in riguardo ai parassiti delle larve. Così, ad es., l'accettabilità dell'ospite tende ad annullarsi verso la fine della vita larvale. Il cinipide *Trybliographa rapae* (Westw.) ovidepone in tutti e 3 gli stadi larvali di antomiidi del genere *Hylemyia*, ma non riesce ad inserire la terebra in quelli prossimi alla maturità, causa l'eccessivo spessore del tegumento (Wishart e Monteith, 1954). Ovviamente anche la durata dell'accrescimento, essendo lo sviluppo dipendente da quello dell'ospite, sarà tanto più lungo quanto più precoce è lo stadio dell'ospite al momento della contaminazione.

Precisiamo da ultimo che gli effetti dell'età dell'ospite, con riferimento agli adulti delle forme olometaboliche, non vengono qui discussi per l'assoluta inadeguatezza del materiale bibliografico reperito. Si può tuttavia supporre che, anche in questi sistemi, tutti i parametri vitali tendano a deprimersi con l'invecchiamento dell'adulto, visto, se non altro, il progressivo depauperamento dell'organismo col procedere dell'attività riproduttiva e di proliferazione, e, per quanto riguarda l'accettabilità, la crescente sclerificazione dell'esoscheletro.

RIASSUNTO

Anche per gli Imenotteri parassiti lo stadio dell'ospite, al momento della contaminazione, riveste una notevole importanza in riguardo all'andamento dei fenomeni parassitari.

Per le specie nemiche di larve, l'esame della bibliografia comparsa nell'ultimo decennio indica quanto segue.

L'accettabilità dell'ospite sovente mostra un andamento tendenzialmente parabolico, con valori massimi che di solito interessano gli stadi intermedi. Le L_1 , infatti, sfuggono alle femmine dell'entomofago lasciandosi cadere, mentre quelle a sviluppo avanzato spesso reagiscono vivacemente allontanandole o addirittura uccidendole. Tuttavia, specialmente gli ectoparassiti gregari aggrediscono di preferenza larve negli ultimi stadi, mentre parassiti di piccola taglia, su ospiti di notevoli dimensioni, preferiscono larve negli stadi iniziali. Per ospiti endofiti, che si affondano progressivamente nel substrato, l'accettabilità è necessariamente limitata alle larve nelle prime fasi dell'accrescimento.

Pure l'idoneità dell'ospite presenta di solito un andamento parabolico. Essa infatti è nulla o minima per le larve di I età, che sovente soccombono in seguito alle punture di ovideposizione, nonché per quelle di ultima età causa la consistenza dei tegumenti, l'aumentata intensità della reazione emocitaria e, per quelle prossime alla maturità, causa il particolare equilibrio ormonale che prelude alle metamorfosi. Comunque la curva dell'idoneità può risultare variamente spostata, nei vari sistemi ospite-parassita, verso gli stadi iniziali o quelli avanzati dello sviluppo larvale, in rapporto a specifiche caratteristiche biologiche dei due partner. Così si estende sui primi stadi, se il parassita è di piccola mole o a sviluppo dipendente (discontinuo), e sugli ultimi se è di cospicua taglia o a sviluppo indipendente (continuo) ovvero è gregario. Ovviamente, di solito, esiste una buona concordanza tra accettabilità e idoneità; tuttavia in certi sistemi si è sperimentalmente provato che non vengono accettati stadi idonei e, per converso, attaccati stadi che non lo sono, particolarmente in carenza di quelli ottimali.

La durata dell'accrescimento del parassita generalmente dipende, in larga misura, dallo stadio dell'ospite al momento dell'attacco. Essa, infatti, è tanto più breve quanto più l'età è avanzata, sia per le forme a sviluppo discontinuo, ove il fenomeno è più manifesto, sia per quelle a sviluppo continuo, le quali non si arrestano in attesa che la vittima sia pervenuta alla maturità larvale.

Le dimensioni raggiunte dal parassita, per le specie a sviluppo continuo e per quelle che deprimono l'accrescimento dell'ospite, mediante fluidi iniettati durante l'ovideposizione, sono tanto minori quanto più giovanile è lo stadio aggredito. Di conseguenza anche il livello della fecondità si abbassa in relazione alla precocità dell'attacco.

La sex ratio del parassita è sovente influenzata dalla mole dell'ospite. Così, se la contaminazione cade su larve giovani, essa tende a spostarsi in favore dei maschi, mentre se interessa larve a sviluppo avanzato essa si sposta, anche vistosamente, a vantaggio delle femmine.

Anche il livello del superparassitismo, per le forme gregarie, può dipendere dallo stadio dell'ospite al momento dell'aggressione, innalzandosi progressivamente con l'avanzare del medesimo.

In definitiva le influenze esercitate dallo stadio della vittima sugli Imenotteri parassiti sono spesso simili, o addirittura uguali, a quelle riscontrate per i Ditteri Larvevoridi, e ciò nonostante le profonde differenze nella biologia di questi due gruppi di entomofagi ed a conferma della sostanziale unità dei fenomeni del parassitoidismo.

Per le specie nemiche di pupa, le quali costituiscono un sistema chiuso caratterizzato però da un dinamismo fisiologico eccezionalmente intenso, le conclusioni sono abbastanza simili a quelle sopra prospettate. L'accettabilità dell'ospite, di solito, diminuisce progressivamente con l'avanzare dell'età della pupa. La sua idoneità presenta variazioni simili anche se, talora, ha un andamento tendenzialmente parabolico. La durata dello sviluppo del parassita è, generalmente, tanto più lunga quanto più l'ospite, al momento dell'attacco, è vicino allo sfarfallamento; in certi sistemi, per contaminazioni in età molto avanzata, può addirittura manifestarsi lo stato di diapausa. Le dimensioni raggiunte dal parassita, nonché la sua vitalità, tendono a ridursi progressivamente con l'invecchiamento dell'ospite. La sex ratio tende a spostarsi a favore dei maschi man mano, nella pupa, avanza l'organogenesi dell'adulto. Il livello del superparassitismo si abbassa procedendo nella medesima direzione. In conclusione, tutti i parametri vitali del sistema si flettono con l'invecchiamento della pupa ospite. Tale fenomeno va attribuito a variazioni nella qualità del nutrimento offerto dalla pupa, visto che la quantità rimane praticamente costante.

Biology of parasitic Hymenoptera: the importance of the postembryonal stages at infestation in holometabolous hosts.

SUMMARY

The host stage, at the moment of attack, plays a key role in the biology of parasitic Hymenoptera as well as of Diptera Tachinidae. This paper presents a review of the literature on larval and pupal parasite species published over the last decade.

For larval parasite species *host acceptance* often displays a parabolic trend, with maximum values usually being recorded in the intermediate stages. In fact the L_1 escape from the attacking females by dropping to the ground, whereas the last instar host larvae often react sharply, i.e. either repelling or even killing the parasitic females.

However, especially gregarious ectoparasites are known to prefer larvae in the last stages, while small-sized parasites on large hosts will attack larvae in the initial stages. Moreover, acceptance for endophytic hosts, which progressively penetrate into the substrate, is necessarily restricted to larvae in the initial stages.

Even *host suitability* usually displays a parabolic trend. Not only are the first and last instar larvae generally unsuitable (i. e. the former often die after the oviposition punctures and the latter on account of tegument strength and the increased intensity of hemocytic defense reaction) but so are those larvae close to maturity because of their hormonal balance preceding metamorphosis.

At any rate, the suitability curve can vary, shifting towards the initial or advanced larval developmental stages, depending on the specific biological features of the host and the parasite. It shifts to the first stages, when the parasite is small or has a dependent (discontinuous) development, and to the last stages when large in size, gregarious or has an independent (continuous) development. It is obvious that acceptance and suitability are usually closely linked, although experiments have shown that suitable stages have not been accepted and, conversely, unsuitable stages have been attacked, i.e. especially when optimal stages are not available.

Parasite development duration depends to a great extent on the host stage at the time of attack. It is shorter the more advanced the infestation, both for discontinuous development parasites, where the phenomenon is more manifest, and for continuous development species which does not wait for the victim to reach larval maturity.

Parasite size, whether for continuous development species or those which depress host growth by means of fluid injection during oviposition, is smaller the younger the stage of infestation. This consequently results in a lowering of fecundity in relation to the earliness of attack.

The *parasite sex ratio* is often affected by host size. Hence, if young larvae are attacked, it will shift in favour of the males, whereas it tilts, even sharply, towards the females if the larvae are infested at an advanced stage.

The level of *superparasitism* of the gregarious species, too, can depend on the host stage upon infestation, progressively increasing as it gets more and more advanced.

In general it can be said that the effects of the host stage on Hymenoptera parasites are similar, or indeed equal to those detected on Diptera Tachinidae, despite the pronounced biological differences between these two groups, thus confirming the basic unity among parasitoidism-related phenomena.

For pupal parasite species, which constitute a closed system albeit characterized by an exceptionally intense physiological dynamism, the conclusions are often similar to the foregoing. Host acceptance usually displays a progressive decrease as the age of the pupa increases. Pupal suitability also shows similar variations, although it sometimes has a parabolic curve. Parasite development duration is longer the nearer the host to

emergence at the moment of infestation; sometimes the parasite can reach the diapause, in certain systems, when infestation occurs at a very advanced age. The size of the parasite, as well as its vitality, tends towards a progressive decrease as the host age increases, and the sex ratio tends to gradually favour the males as adult organogenesis in the pupa progresses. The level of superparasitism lowers, as the host age increases.

In conclusion, all the life parameters of the host-parasite systems diminish as the host pupa matures. This phenomenon is to be ascribed to variations in the quality of the nutrients provided by the pupa, given that the amount remains basically constant.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- AESCHLIMANN J. - P., 1974. — Biologie et comportement de *Chorinaeus funebris* Gra-venhorst (Hymenoptera: Ichneumonidae). — *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 6: 529-538.
- ALLEN W. W., SMITH R. F., 1958. — Some factors influencing the efficiency of *Apanteles medicaginis* Muesebeck (Hymenoptera: Braconidae) as a parasite of the alfalfa caterpillar, *Colias philodice eurytheme* Boisduval. — *Hilgardia*, 28: 1-42.
- ALPHEN J. J. M. van, DREIJVER R. A. B., 1982. — Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae; Alysiinae) a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. 1. Host stage selection with *Drosophila melanogaster* as host species. — *Neth. J. Zool.*, 32: 215-231.
- ALTAHTAWY M. M., HEGAZI E. M., HAMMAD S. M., 1976. — Conveniency of ages and instars of *Spodoptera littoralis* (Boisd.) larvae for *Microplitis rufiventris* Kok. mass rearing and biological control of the cotton leafworm. — *Z. ang. Ent.*, 81: 270-285.
- ARTHUR A. P., WYLIE H. G., 1959. — Effects of host size on sex ratio, development time and size of *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). — *Entomophaga*, 4: 297-301.
- ASSEM J. van den, PUTTERS F. A., PRINS Th. C., 1984. — Host quality effects on sex ratio of the parasitic wasp *Anisopteromalus calandrae* (Chalcidoidea, Pteromalidae). — *Neth. J. Zool.*, 34: 33-62.
- AVILLA J., ALBAJES R., 1984. — The influence of female age and host size on the sex ratio of the parasitoid *Opius concolor*. — *Entomol. exp. appl.*, 35: 43-47.
- BARRASS R., 1976. — Rearing jewel wasps *Mormoniella vitripennis* (Walker) and their use in teaching biology. — *J. Biol. Educ.*, 10: 119-126.
- BARTELL D. P., PASS B. C., 1978. — Effects of *Bathyplectes curculionis* and *Bathyplectes anurus* (Hym.: Ichneumonidae) on the growth and development of *Hypera postica* (Col.: Curculionidae). — *Entomophaga*, 23: 281-291.
- BEARD R. L., 1964. — Pathogenic stinging of house-fly pupae by *Nasonia vitripennis* (Walker). — *J. Insect Pathol.*, 6: 1-7.
- BECKAGE N. E., RIDDIFORD L. M., 1978. — Developmental interactions between the tobacco hornworm *Manduca sexta* and its braconid parasite *Apanteles congregatus*. — *Ent. exp. & appl.*, 23: 139-151.
- BERBERET R. C., 1982. — Effects of host age on embryogenesis and encapsulation of the parasite *Bathyplectes curculionis* in the alfalfa weevil. — *J. Inv. Pathol.*, 40: 359-366.
- BLUMBERG D., DEMETER M., KEHAT M., WILLIAMS R. N., 1984. — Biological studies of *Zeteticontus utilis* (Hymenoptera: Encyrtidae), a parasite of *Carpophilus* spp. (Coleoptera: Nitidulidae). — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77: 130-133.
- BREWER F. D., KING E. G., 1981. — Food consumption and utilization by sugarcane borers parasitized by *Apanteles flavipes*. — *J. Georgia Entomol. Soc.*, 16: 185-192.
- BRUNSON M. H., 1938. — Influence of Japanese beetle instar on the sex and population of the parasite *Tiphia popilliavora*. — *J. Agr. Res.*, 57: 379-386.

- CALKINS C. O., SUTTER G. R., 1976. — *Apanteles militaris* and its host *Pseudaletia unipuncta*: biology and rearing. — *Environ. Entomol.*, 5: 147-150.
- CAMPBELL B. C., DUFFEY S. S., 1979. — Effect of density and instar of *Heliothis zea* on parasitization by *Hyposoter exiguae*. — *Environ. Entomol.*, 8: 127-130.
- CARDONA C., OATMAN E. R., 1975. — Biology and physical ecology of *Apanteles subandinus* Blanchard (Hymenoptera: Braconidae), with notes on temperature responses of *Apanteles scutellaris* Muesebeck and its host, the potato tuberworm. — *Hilgardia*, 43: 1-51.
- CHABORA P. C., PIMENTEL D., 1966. — Effect of host (*Musca domestica* Linnaeus) age on the pteromalid parasite *Nasonia vitripennis* (Walker). — *Can. Ent.*, 98: 1226-1231.
- CHACKO M. J., RAO V. P., 1966. — *Centeterus alternecoloratus* Cushman? Var., a pupal parasite of the graminaceous borers, *Chilo partellus* (Swinhoe) and *Chilotraea auricilia* (Dudgeon). — *Entomophaga*, 11: 297-303.
- CHAMBON J. P., GENESTIER G., 1974. — Mise au point d'un élevage permanent en laboratoire d'*Itoplectis maculator* F. (Hyménoptère « Ichneumonidae »), parasite de *Onephasia punicana* Zell. (Lépidoptère « Tortricidae ») sur *Anagasta kühniella* Zell. (Lépidoptère « Pyralidae »). — *Rev. Zool Agr. & Path. Veg.*, 73: 117-128.
- CLAUSEN C. P., 1939. — The effect of host size upon the sex ratio of hymenopterous parasites and its relation to methods of rearing and colonization. — *J. New York Entomol. Soc.*, 47: 1-9.
- COATS S. A., 1976. — Life cycle and behavior of *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 69: 772-780.
- CORBET S. A., 1968. — The influence of *Ephestia kuehniella* on the development of its parasite *Nemeritis canescens*. — *J. Exp. Biol.*, 48: 291-304.
- DAVID M. H., WILDE G., 1973. — Susceptibility of the convergent lady beetle to parasitism by *Perilitus coccinellae* (Schrank) (Hymenoptera: Braconidae). — *J. Kansas Entomol. Soc.*, 46: 359-362.
- DITTRICK L. E., CHIANG H. C., 1982. — Developmental characteristics of *Macrocentrus grandii* as influenced by temperature and instar of its host, the european corn borer. — *J. Insect Physiol.*, 28: 47-52.
- DUODU Y. A., DAVIS D. W., 1974. — Selection of alfalfa weevil larval instars by, and mortality due to, the parasite *Bathyplectes curculionis* (Thomson). — *Environ. Entomol.*, 3: 549-552.
- DUODU Y. A., LAWSON B. W. L., 1983. — Natural enemies of *Acraea terpsicore* (Lep.: Nymphalidae) in Ghana, with particular reference to the parasite *Charops diversipes* (Hym.: Ichneumonidae). — *Entomophaga*, 28: 271-276.
- ESKAFI F. M., 1976. — Host instar, habitat, and host exposure affecting parasitization by *Hexacola* sp. near *websteri* of *Hippelates collusor*. — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 69: 42-44.
- EVES J. D., 1970. — Biology of *Monodontomerus obscurus* Westwood, a parasite of the alfalfa leafcutting bee, *Megachile rotundata* (Fabricius) (Hymenoptera: Torymidae; Megachilidae). — *Melandria*, 4: 1-53.
- FINNEY G. L., FLANDERS S. E., SMITH H. S., 1947. — Mass culture of *Macrocentrus ancylivorus* and its host, the potato tuber moth. — *Hilgardia*, 17: 437-483.
- FOSTER D. E., BISHOP G. W., 1970. — Distribution and life history of *Bathyplectes curculionis* (Thomson) (Ichneumonidae, Hymenoptera) in northern Idaho. — *Idaho Agric. Exp. Stn. Res. Bull.*, 78, 20 pp.
- GOBBI N., CUNHA M. C., 1983. — Observações preliminares referentes ao relacionamento entre a lagarta de *Ascia monuste orseis* (Godart, 1818) (Lepidoptera, Pieridae) e seu parasita *Apanteles ayerzai* (Brethes, 1920) (Hymenoptera, Braconidae). — *Naturalia*, 8: 193-196.

- GORDH G., 1976. — *Goniozus gallicola* Fouts, a parasite of moth larvae, with notes on other Bethyids (Hymenoptera: Bethyliidae; Lepidoptera: Gelechiidae). — *A.R.S., U.S.D.A., Techn. Bull.* n. 1524, 27 pp.
- GORDH G., HAWKINS B., 1981. — *Goniozus emigratus* (Rohwer), a primary external parasite of *Paramyelois transitella* (Walker), and comments on Bethyids attacking Lepidoptera (Hymenoptera: Bethyliidae; Lepidoptera: Pyralidae). — *J. Kansas Entomol. Soc.*, 54: 787-803.
- GRIFFITHS K. J., 1975. — The biology of *Lophyoprolectus luteator* (Hym.: Ichneumonidae) on *Neodiprion sertifer* (Hym.: Diprionidae) in Ontario. — *Entomophaga*, 20: 97-103.
- GURJANOVA T. M., 1974. — Influence of host size and period of parasite flight on sex ratio in *Ewenterus abruptorius* (Hymenoptera, Ichneumonidae). — *Zool. Zhurn.*, 53: 205-211.
- HAGSTRUM D. W., 1983. — Self-provisioning with paralyzed hosts and age, density, and concealment of hosts as factors influencing parasitization of *Ephestia cautella* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae) by *Bracon hebetor* Say (Hymenoptera: Braconidae). — *Environ. Entomol.*, 12: 1727-1732.
- HENDRIKSE A., ZUCCHI R., 1979. — The importance of observing parasite behaviour for the development of biological control of the tomato leafminer (*Liriomyza bryoniae* Kalt.). — *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, 44: 107-116.
- HOPPER K. R., KING E. G., 1984. — Preference of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) for instars and species of *Heliiothis* (Lepidoptera: Noctuidae). — *Environ. Entomol.*, 13: 1145-1150.
- ISENHOOR D. J., 1985. — *Campoletis sonorensis* (Hym.: Ichneumonidae) as a parasitoid of *Spodoptera frugiperda* (Lep.: Noctuidae): host stage preference and functional response. — *Entomophaga*, 30: 31-36.
- IWANTSCH G. F., SMILOWITZ Z., 1975. — Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* and *Trichoplusia ni*: prevention of host pupation at the endocrine level. — *J. Insect Physiol.*, 21: 1151-1157.
- JOHANSSON A. S., 1951. — Studies on the relation between *Apanteles glomeratus* L. (Hym., Braconidae) and *Pieris brassicae* L. (Lepid., Pieridae). — *Norsk Entomol. Tidsskrift*, 8: 145-186.
- JOHNSON S. J., SMITH J. W. Jr., 1980. — Biology of *Orgilus elasmopalpi* (Hym.: Braconidae) with *Elasmopalpus lignosellus* (Lep.: Pyralidae) as host. — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73: 572-575.
- JONES R. L., LEWIS W. J., 1971. — Physiology of the host-parasite relationship between *Heliiothis zea* and *Microplitis croceipes*. — *J. Insect Physiol.*, 17: 921-927.
- JOURDHEUIL P., 1960. — Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire: étude relative à quelques Hyménoptères (Ophioninae, Diopsilinae, Euphorinae) parasites de divers Coléoptères inféodés aux Crucifères. — *Ann. Epiphyties*, 11: 445-658.
- JOWYK E. A., SMILOWITZ Z., 1978. — A comparison of growth and developmental rates of the parasite *Hyposoter exiguae* reared from two instars of its host, *Trichoplusia ni*. — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 71: 467-472.
- KAJITA H., DRAKE E. F., 1969. — Biology of *Apanteles chilonis* and *A. flavipes* (Hymenoptera: Braconidae), parasites of *Chilo suppressalis*. — *Mushi*, 42: 163-179.
- KALMES R., 1975. — Influence de l'état de développement et du poids de la chrysalide de *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae) sur l'efficacité du transfert d'énergie à *Pimpla instigator* F. (Hymenoptera: Ichneumonidae). — *C. R. Acad. Sc. Paris*, s. D, 280: 2025-2028.
- KISTLER R. A., 1985. — Host-age structure and parasitism in a laboratory system of two hymenopterous parasitoids and larvae of *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae). — *Environ. Entomol.*, 14: 507-511.

- LASHOMB J. H., NG Y.-S., METTERHOUSE W., 1983. — Gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) pupal age as a determinant of suitability by *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae). — *Environ. Entomol.*, 12: 855-857.
- LAWRENCE P. O., 1982. — *Biosteres longicaudatus*: developmental dependence on host (*Anastrepha suspensa*) physiology. — *Exp. Parasitol.*, 53: 396-405.
- LAWRENCE P. O., BARANOWSKI R. M., GREANY P. D., 1976. — Effect of host age on development of *Biosteres (Opus) longicaudatus*, a parasitoid of the caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. — *Fla. Ent.*, 59: 33-39.
- 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.
- LEMA K.-M., POE S. L., 1979. — Age specific mortality of *Liriomyza sativae* due to *Chrysonotomyia formosa* and parasitization by *Opus dimidiatus* and *Chrysonotomyia formosa*. — *Environ. Entomol.*, 8: 935-937.
- LEONG K. L., DICKASON E. A., 1975. — Biology of *Dinarmus acutus*, a chalcidoid parasite of the vetch bruchid. — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 68: 943-948.
- LEWIS W. J., 1970. — Study of species and instars of larval *Heliothis* parasitized by *Microplitis croceipes*. — *J. Econ. Entomol.*, 63: 363-365.
- LEWIS W. J., VINSON S. B., 1971. — Suitability of certain *Heliothis* (Lepidoptera: Noctuidae) as hosts for the parasite *Cardiochiles nigriceps*. — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64: 970-972.
- LIAROPOULOS O., CANARD M., LAUDEHO Y., 1977. — Aptitude d'*Opus longicaudatus* Ashm. (Hym., Braconidae) a parasiter *Dacus oleae* Gmel. (Dipt., Trypetidae) a l'intérieur d'olives a différents états de maturité. — *Biol. Gallo-Hell.*, 7: 1-12.
- LINGREN P. D., 1977. — *Campoletis sonorensis*: maintenance of a population on tobacco budworms in a field cage. — *Environ. Entomol.*, 6: 72-76.
- LINGREN P. D., GUERRA R. J., NICKELSEN J. W., WHITE C., 1970. — Hosts and host-age preference of *Campoletis perdistinctus*. — *J. Econ. Entomol.*, 63: 518-522.
- LOUGHTON B. G., 1965. — The effect of parasitization by *Pympla turionellae* (L.) on the emergence from the pupal case of its host, *Galleria mellonella* (L.). — *Can. Ent.*, 97: 314-316.
- LYNN D. C., VINSON S. B., 1977. — Effects of temperature, host age, and hormones upon the encapsulation of *Cardiochiles nigriceps* eggs by *Heliothis* spp. — *J. Invert. Pathol.*, 29: 50-55.
- MADAR R. J., MILLER J. C., 1983. — Developmental biology of *Apanteles yakutatensis* (Hymenoptera: Braconidae), a primary parasite of *Autographa californica* (Lepidoptera: Noctuidae). — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 76: 683-687.
- MATSUMOTO B. M., HUFFAKER C. B., 1973. — Regulatory processes and population cyclicity in laboratory populations of *Anagasta kühniella* (Zeller) (Lepidoptera: Phycitidae). IV. The sequential steps in the behavioral process of host finding and parasitization by the entomophagous parasite, *Venturia canescens* (Gravenhorst) (Hymenoptera: Ichneumonidae). — *Res. Popul. Ecol.*, 15: 23-31.
- MCCUTCHEON G. S., SALLEY W. Z., TURNIPSEED S. G., 1983. — Biology of *Apanteles ruficrus*, an imported parasitoid of *Pseudoplusia includens*, *Trichoplusia ni*, and *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). — *Environ. Entomol.*, 12: 1055-1058.
- 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., 1983. — L'ipotesi della dominazione ormonale, esercitata dagli ospiti sui parassitoidi, alla luce delle recenti scoperte nella endocrinologia degli insetti. — *Boll. Ist. Ent. «Guido Grandi» Univ. Bologna*, 38: 135-166.

- MELLINI E. — Importanza dello stadio dell'ospite, al momento della parassitizzazione, per la biologia dei Ditteri Larvevoridi. — *Frustula Entomologica* (in corso di stampa).
- MILLER M. C., 1970. — Studies of interspecific competition between *Tetrastichus incertus* and *Bathyplectes curculionis*, larval endoparasites of the alfalfa weevil. — *J. Econ. Entomol.*, 63: 719-721.
- MINOT M. C., LEONARD D. E., 1976. — Host preference and development of the parasitoid *Brachymeria intermedia* in *Lymantria dispar*, *Galleria mellonella*, and *Choristoneura fumiferana*. — *Environ. Entomol.*, 5: 527-532.
- MOON R. D., BERRY I. L., PETERSEN J. J., 1982. — Reproduction of *Spalangia cameroni* Perkins (Hymenoptera: Pteromalidae) on stable fly (Diptera: Muscidae) in the laboratory. — *J. Kansas Entomol. Soc.*, 55: 77-85.
- MORGAN P. B., LABRECQUE G. C., WEIDHAAS D. E., PATTERSON R. S., 1979. — Interrelationship between two species of muscoid flies and the pupal parasite *Spalangia endius* (Hymenoptera; Pteromalidae). — *J. med. Entomol.*, 16: 331-334.
- MORGAN P. B., WEIDHAAS D. E., LABRECQUE G. C., 1979. — Host-parasite relationship of the house fly, *Musca domestica* L., and the microhymenopteran pupal parasite, *Muscidifurax raptor* Girault and Sanders (Diptera: Muscidae and Hymenoptera: Pteromalidae). — *J. Kansas Entomol. Soc.*, 52: 276-281.
- MORRIS R. F., 1976. — Influence of genetic changes and other variables on the encapsulation of parasites by *Hyphantria cunea*. — *Can. Ent.*, 108: 673-684.
- NARASIMHAM A. V., 1984. — Comparative studies on *Tetrastichus hagenowii* (Ratzeburg) and *T. astenognmus* (Waterston), two primary parasites of cockroach oothecae and on their hyperparasite *Tetrastichus* sp. (*T. miser* (Nees) group) (Hymenoptera: Eulophidae). — *Bull. ent. res.*, 74: 175-189.
- NESEB S., 1973. — Biology and behaviour of *Euplectrus* species near *laphygmae* Ferrière (Hymenoptera: Eulophidae). — *Entomology Mem. Dep. agric. tech. Serv. Repub. S. Afr.*, no. 32, 31pp.
- NOBLE L. W., GRAHAM H. M., 1966. — Behavior of *Campoletis perdistinctus* (Viereck) as a parasite of the tobacco budworm. — *J. Econ. Ent.*, 59: 1118-1120.
- OATMAN E. R., PLATNER G. R., 1974. — The Biology of *Temelucha* sp., *platensis* group (Hymenoptera: Ichneumonidae), a primary parasite of the potato tuberworm. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67: 275-280.
- ODEBIYI J. A., OATMAN E. R., 1972. — Biology of *Agathis gibbosa* (Hymenoptera: Braconidae), a primary parasite of the potato tuberworm. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 65: 1104-1114.
- ODEBIYI J. A., OATMAN E. R., 1977. — Biology of *Agathis unicolor* (Schrottky) and *Agathis gibbosa* (Say) (Hymenoptera: Braconidae), primary parasites of the potato tuberworm. — *Hilgardia*, 45: 123-151.
- O'NEILL W. L., 1973. — Biology of *Trichopria popei* and *T. atrichomelinae* (Hymenoptera: Diapriidae), parasitoids of the Sciomyzidae (Diptera). — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 66: 1043-1050.
- OOI P. A. C., 1980. — Laboratory studies of *Diadegma cerophagus* (Hym.: Ichneumonidae) a parasite introduced to control *Plutella xylostella* (Lep.: Hyponomeutidae) in Malaysia. — *Entomophaga*, 25: 249-259.
- PALMER M., 1976. — Notes on the biology of *Pterombrus piceus* Krombein (Hymenoptera: Tiphidae). — *Proc. Ent. Soc. Washington*, 78: 369-375.
- PARKMAN P., SHEPARD M., 1982. — Searching ability and host selection by *Euplectrus plathypenae* Howard (Hymenoptera: Eulophidae). — *J. Georgia Entomol. Soc.*, 17: 150-156.
- 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.

- PERERA P. A. C. R., 1977. — A technique for laboratory mass-breeding of *Eriborus trochanteratus* (Hym.: Ichneumonidae) a parasite of the coconut caterpillar, *Nephantis serinopa* (Lep.: Xylorictidae). — *Entomophaga*, 22: 217-221.
- PROPP G. D., MORGAN P. B., 1983. — Superparasitism of house fly, *Musca domestica* L., pupae by *Spalangia endius* Walker (Hymenoptera: Pteromalidae). — *Environ. Entomol.*, 12: 561-566.
- PUTTLER B., 1961. — Biology of *Hyposoter exiguae* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasite of lepidopterous larvae. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 54: 25-30.
- PUTTLER B., 1967. — Interrelationship of *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae) and *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) in the Eastern United States with particular reference to encapsulation of the parasite eggs by the weevil larvae. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 60: 1031-1038.
- PUTTLER B., BOSCH R. van den, 1959. — Partial immunity of *Laphygma exigua* (Hübner) to the parasite *Hyposoter exiguae* (Viereck). — *J. Econ. Ent.*, 52: 327-329.
- PUTTLER B., GORDH G., LONG S. H., 1980. — Bionomics of *Euplectrus puttleri*, new species, an introduced parasite of the Velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatalis*, from South America. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 73: 28-35.
- QUEDNAU F. W., 1967. — Ecological observations on *Chrysocharis laricinellae* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasite of the larch casebearer (*Coleophora laricella*). — *Can. Ent.*, 99: 631-641.
- QUEDNAU F. W., 1969. — Laboratory propagation of the parasite *Chrysocharis laricinellae* (Hymenoptera: Eulophidae) and notes on interaction with its host, *Coleophora laricella*. — *Can. Ent.*, 101: 100-106.
- RAATIKAINEN M., 1970. — *Mesopolobus graminum* (Härdh) (Hym., Pteromalidae), its population dynamics and influence on *Javesella pellucida* (F.). — *Ann. Agr. Fenn.*, 9: 99-106.
- RAHMAN M., 1970. — Effect of parasitism on food consumption of *Pieris rapae* larvae. — *J. Econ. Ent.*, 63: 820-821.
- RENFER A., 1975. — Caractéristiques biologiques de *Phytodietus griseanae* (Hym., Ichneumonidae) parasitoïde de la tordeuse grise du mélèze *Zeiraphera diniana* (Lep. Tortricidae) en haute montagne. — *Ann. Soc. ent. Fr.* (N.S.), 11: 425-455.
- ROBERTI D., MONACO R., 1967. — Osservazioni eseguite in Puglia nel 1966 sui parassiti ectofagi delle larve della mosca delle olive (*Dacus oleae* Gmel.) in relazione anche ai trattamenti con esteri fosforici. — *Entomologica*, 3: 237-275.
- SALT G., 1935. — Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. — *Proc. R. Ent. Soc. London*, 117: 414-435.
- SALT G., 1957. — Experimental studies in insect parasitism. X. The reactions of some endopterygote insects to an alien parasite. — *Proc. Royal Soc., B*, 147: 167-184.
- SALT G., 1964. — The ichneumonid parasite *Nemeritis canescens* (Gravenhorst) in relation to the wax moth *Galleria mellonella* (L.). — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 116: 1-14.
- SANDLAN K., 1979. — Sex ratio regulation in *Coccygomimus turionellae* Linnaeus (Hymenoptera: Ichneumonidae) and its ecological implications. — *Ecol. Ent.*, 4: 365-378.
- SATO Y., 1980. — Experimental studies on parasitization by *Apanteles glomeratus*. V. Relationships between growth rate of parasitoid and host age at the time of oviposition. — *Entomophaga*, 25: 123-128.
- SATO Y., TANAKA T., 1984. — Effect of the number of parasitoid (*Apanteles kariyai*) eggs (Hym.: Braconidae) on the growth of host (*Leucania separata*) larvae (Lep.: Noctuidae). — *Entomophaga*, 29: 21-28.
- SAUNDERS R. C., HSIAO T. H., 1970. — Biology and laboratory propagation of *Amblymerus bruchophagi* (Hymenoptera: Pteromalidae), a parasite of the alfalfa seed chalcid. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 63: 744-749.

- SCHMIDT G. T., 1974. — Host-Acceptance Behavior of *Campoletis sonorensis* toward *Heliothis zea*. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67: 835-844.
- SHEPARD M., POWELL J. E., JONES W. A. Jr., 1983. — Biology of *Microplitis demolitor* (Hymenoptera: Braconidae), an imported Parasitoid of *Heliothis* (Lepidoptera: Noctuidae) spp. and the Soybean Looper, *Pseudoplusia includens* (Lepidoptera: Noctuidae). — *Environ. Entomol.*, 12: 641-645.
- SMILOWITZ Z., 1974. — Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* (Viereck) and cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Hübner): evidence for endocrine involvement in successful parasitism. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67: 317-320.
- SMILOWITZ Z., IWANTSCH G. F., 1973. — Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* and the cabbage looper, *Trichoplusia ni*: effects of host age on developmental rate of the parasitoid. — *Env. Ent.*, 2: 759-763.
- SMILOWITZ Z., IWANTSCH G. F., 1975. — Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* and the cabbage looper, *Trichoplusia ni*: the effect of host age on ovipositional rate of the parasitoid and successful parasitism. — *Can. Ent.*, 107: 689-694.
- SMITH C. L., SMILOWITZ Z., 1976. — Growth and development of *Pieris rapae* larvae parasitized by *Apanteles glomeratus*. — *Ent. exp. appl.*, 19: 189-195.
- SUGIMOTO T., (1977). — Ecological studies on the relationship between the *Ranunculus* leaf mining fly, *Phytomyza ranunculi* Schrank (Diptera: Agromyzidae) and its parasite, *Kratochviliana* sp. (Hymenoptera: Eulophidae) from the viewpoint of spatial structure. I. Analysis of searching and attacking behaviors of the parasite. — *Appl. Ent. Zool.*, 12: 87-103.
- SYME P. D., 1974. — Observations on the fecundity of *Hyssopus thymus* (Hymenoptera: Eulophidae). — *Can. Ent.*, 106: 1327-1332.
- TAGAWA J., SATO Y., TANAKA T., 1982. — Developmental interactions between the army worm *Leucania separata* (Lep.: Noctuidae) and its parasite *Apanteles ruficrus* (Hym.: Braconidae). — *Entomophaga*, 27: 447-454.
- TAKAHASHI F., 1957. — Synchrony between the parasitoid wasp and its hosts in their interacting system. — *Jap. J. appl. Ent. Zool.*, 1: 259-264.
- TANAKA T., SATO Y., HIDAKA T., 1984. — Developmental interaction between *Leucania separata* (Lepidoptera: Noctuidae) and its braconid parasitoid, *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae). — *J. Econ. Entomol.*, 77: 91-97.
- TAYLOR T. H. C., 1937. — The Biological control of an insect in Fiji. — The Imperial Institute of Entomology, London, 239 pp., 23 tav.
- TEMERAK S. A., 1981. — Über Eignung und Reaktion überwinternder 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.
- TOYAMA G. M., IKEDA J. K., 1980. — Parasites as the cause of high incidence of non-viable fly puparia at animal farms. — *Proc. Haw. Ent. Soc.*, 23: 293-299.
- VANCE A. M., 1931. — *Apanteles thompsoni* Lyle, a braconid parasite of the european corn borer. — *U.S.D.A., Tech. Bull.*, N. 233, 28 pp.
- VEEN J. C. van, 1981. — The biology of *Poecilostictus cothurnatus* (Hymenoptera, Ichneumonidae) an endoparasite of *Bupalus piniarius* (Lepidoptera, Geometridae). — *Ann. Ent. Fenn.*, 47: 77-93.
- VEEN J. C. van, 1982. — Notes on the biology of *Banchus femoralis* Thomson (Hym., Ichneumonidae) an endoparasitoid of *Panolis flammea* (D. & S.) (Lep., Noctuidae). — *Z. ang. Ent.*, 94: 300-311.
- VINSON S. B., 1972. — Effect of the parasitoid, *Campoletis sonorensis*, on the growth of its host, *Heliothis virescens*. — *J. Insect Physiol.*, 18: 1509-1514.

- VINSON S. B., BARRAS D. J., 1970. — Effects of the parasitoid, *Cardiochiles nigriceps*, on the growth, development, and tissues of *Heliothis virescens*. — *J. Insect Physiol.*, 16: 1329-1338.
- VINSON S. B., IWANTSCH G. F., 1980. — Host regulation by insect parasitoids. — *Quart. Rev. Biol.*, 55: 143-165.
- WALKER G. P., CAMERON P. J., 1981. — The biology of *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Ceraphronidae), a parasite of *Aphidius* species, and field observations of *Dendrocerus* species as hyperparasites of *Acyrtosiphon* species. — *New Zealand J. Zool.*, 8: 531-538.
- WESELOH R. M., 1976. — Reduced effectiveness of the gypsy moth parasite, *Apanteles melanoscelus*, in Connecticut due to poor seasonal synchronization with its host. — *Environ. Entomol.*, 5: 743-746.
- WISHART G., MONTEITH E., 1954. — *Trybliographa rapae* (Westw.) (Hymenoptera: Cynipidae), a parasite of *Hylemya* spp. (Diptera: Anthomyiidae). — *Can. Ent.*, 86: 145-154.
- WYLIE H. G., 1962. — An effect of host age on female longevity and fecundity in *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). — *Can. Ent.*, 94: 990-993.
- WYLIE H. G., 1963. — Some effects of host age on parasitism by *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). — *Can. Ent.*, 95: 881-886.
- WYLIE H. G., 1964. — Effect of host age on rate of development of *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). — *Can. Ent.*, 96: 1023-1027.