

Importanza degli stadi postembrionali degli ospiti  
eterometabolici, al momento dell'attacco, per la biologia  
degli Imenotteri parassiti

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

INTRODUZIONE.

In un precedente lavoro (Mellini, 1985) l'argomento relativo all'importanza, per gli Imenotteri parassiti, dello stadio attaccato, è stato discusso con riferimento agli ospiti olometabolici; nella presente nota esso viene esaminato nei confronti degli eterometaboli. Le trattazioni separate, pur avendo entrambe come denominatore comune i parassitoidi dell'ordine degli Imenotteri, sono giustificate dalle grandi differenze che caratterizzano le due categorie di ospiti a vari livelli e soprattutto in riguardo alle modalità dello sviluppo postembrionale. Poiché la fisiologia dell'ospite influisce su quella del parassita in modo più o meno accentuato, parrebbe lecito attendersi risposte diverse da parte degli entomofagi nei due gruppi di vittime.

Data la vastità della bibliografia, la sua consultazione è stata necessariamente limitata, salvo eccezioni, agli ultimi anni, nella presunzione, peraltro giustificata, che essa abbia in buona parte assorbito le conoscenze precedenti. Inoltre i parassiti sono stati presi in considerazione globalmente, senza cioè operare distinzioni tra le numerose famiglie, e così dicasi per gli ospiti che sono ancora più difforni, per aspetto e comportamento, in relazione alla loro posizione sistematica. Nonostante tutte queste limitazioni, si ritiene che il breve lavoro qui presentato possa risultare largamente indicativo delle influenze derivate al parassita dallo stadio contaminato.

Questo tentativo di sintesi su aspetti basilari dei rapporti ospite-parassita, per quanto imperfetto e parziale, e quindi suscettibile di ogni miglioramento, ci sembra possa rendersi utile per orientarsi nelle enorme e disparata massa dei dati offertici da lavori su singole

specie. Naturalmente le influenze dello stadio contaminato, sul suo antagonista, possono variare notevolmente nei differenti sistemi ospite-parassita, in relazione alle caratteristiche biologiche specifiche sia dell'uno che dell'altro partner; tuttavia ci sembra che i fenomeni illustrati, sia pure nella loro variabilità, indichino delle chiare linee di tendenza nonché una sostanziale unità nei meccanismi e nelle manifestazioni del parassitoidismo in generale.

Come si noterà, non emergono grandi differenze tra i fenomeni illustrati in riguardo agli olometaboli e quelli relativi agli eterometaboli, quando se ne escludano l'accettabilità e l'idoneità dell'ospite le quali, mentre nei primi, salvo rare eccezioni, sono limitate o agli stadi preimmaginali o agli adulti, nei secondi, in conseguenza della forte somiglianza, sotto molti aspetti, dei vari stadi postembrionali, possono, per la stessa specie di parassita, estendersi su tutti.

#### 1. — ACCETTABILITA' DELL'OSPITE.

L'accettabilità dei vari stadi è largamente condizionata dalle caratteristiche dell'ospite, in primo luogo dalla sua mobilità e dalle capacità di reazione contro le femmine ovideponenti del parassita, che possono sovente vanificare l'aggressione (<sup>1</sup>).

Se l'ospite è mobile ed è in grado di reagire, generalmente l'accettabilità diminuisce con l'avanzare dello stadio, dato che, parallelamente, aumentano le sue capacità di difesa. Così accade per *Aphelinus asychis* (Walk.), nemico dell'afide *Schizaphis graminum* (Rond.) (Cate et alii, 1977); per *Peristenus pseudopallipes* (Loan), le cui femmine attaccano tutti gli stadi preimmaginali dell'eterottero *Lygus lineolaris* (P. De B.), ma riescono ad ovideporre solo nelle neanidi delle prime tre età (Lim e Stewart, 1976); per *P. stygius* Loan, che pure tenta di ovideporre in tutti gli stadi di *L. hesperus* Knight ma ne viene scacciato da quelli più avanzati (Van Steenwijk e Stern, 1976).

In altri casi l'accettabilità, in funzione dello stadio dell'ospite, può avere, al pari di altri parametri biologici, uno spiccato andamento parabolico. Così *Lysiphlebus fabarum* (Marsh.), su *Aphis fabae* Scop., in pratica parassitizza solo gli stadi intermedi, dato che le neanidi di I età spesso si lasciano cadere dalla pianta, quando l'entomofago tenta di ovideporre, mentre gli adulti vengono scartati in partenza (Tremblay, 1964). Il fenomeno è stato illustrato sperimentalmente da Liu et alii

---

(<sup>1</sup>) Tralasciamo ovviamente, date le finalità della presente discussione, incentrata sullo stadio dell'ospite, altri fattori, quali la pianta ospite del medesimo, che pure gioca un ruolo determinante.

(1984) in riguardo al sistema *Hyperomyzus lactucae* (L.) — *Aphidius sonchi* Marsh.: modesta per il I stadio, l'accettabilità, misurata in base al numero di uova deposte, cresce toccando il massimo nel III, quindi diminuisce fino a raggiungere valori minimi per le forme adulte alate dell'afide; tale curva si ottiene quando i vari stadi siano esposti collettivamente, se invece essi sono offerti separatamente il picco si sposta sul II stadio. Pure l'accettabilità di *Sitobion avenae* F., verso *A. rhopalosiphi* (De Stef. — Per.), mostra un andamento tendenzialmente parabolico: il parassitoide infatti, da un lato, ha difficoltà a localizzare le neanidi di I età dell'afide, causa le loro minute dimensioni, e dall'altro, ad attaccare gli stadi avanzati per l'energica reazione meccanica di difesa (Shirota et alii, 1983).

Le suddette indicazioni non hanno valore assoluto perché, fra l'altro, vi sono specie, quali, ad esempio, *Aphidius matricariae* Hal., nemico di *Myzus persicae* (Sulz.), le cui femmine non mostrano una chiara preferenza per i vari stadi (Hart et alii, 1978) ed altre che prediligono, nonostante gli inconvenienti cui si è accennato, stadi avanzati, come ad esempio, *Tetrastichus flavigaster* Broth. — Mor., per il quale le percentuali di uova deposte salgono con l'avanzare dell'età dello psillide *Paurocephala calodendri* Mor.: da 0 nella terza, arrivano al 42% nella quinta (Moran et alii, 1969), pure esibendo anche gli stadi giovanili una certa mobilità. Alcune specie, poi, come *Gonatopus sepsoides* Westw., nemico di cicadellidi (Waloff, 1974), nonché *Holdawayella juglandis* Loan e *H. tingiphaga* Loan, parassiti di tingidi del genere *Corythuca* Stal (Loan et alii, 1971), preferiscono gli stadi ninfali e gli adulti neosfarfallati che sono, notoriamente, forme mobili. A questo riguardo è opportuno sottolineare come, non di rado, parassiti di insetti eterometabolici possano attaccare sia forme giovanili che immaginali, favoriti in ciò, frequentemente, dalla loro notevole somiglianza sia strutturale che etologica. Tale fenomeno, per gli ospiti olometabolici, si verifica invece solo eccezionalmente; le differenze tra le forme preimmaginali e quelle immaginali sono, infatti, generalmente enormi sotto ogni aspetto e comportano quindi, per l'attaccante, specializzazioni profondamente diverse che difficilmente possono coesistere nel medesimo parassita.

Se invece l'ospite è immobile o pressoché tale, come si verifica per i Coccidi, l'accettabilità tende ad aumentare con l'avanzare dello stadio. Ad esempio, *Leptomastix dactylopii* How. generalmente si limita ad ovideporre, in *Pseudococcus citri* (Risso), nel III stadio e negli adulti; le femmine tentano di deporre le uova anche in neanidi della II età, ma l'operazione risulta meccanicamente impossibile a causa della particolare positura che deve essere conferita all'uovo pedunculato (Zinna, 1959). Similmente *Pteroptria smithi* (Comp.) sceglie femmine di *Chry-*

*somphalus aonidum* L. del III stadio, preferibilmente prossime alla ovideposizione; in loro assenza può attaccare anche neanidi di II età ed in esse riuscire eccezionalmente a svilupparsi, poiché, essendo specie gregaria, può trovare, rinunciando al superparassitismo, cibo sufficiente anche in ospiti piccoli (Gerling e Bar, 1971). *Encarsia formosa* Gahan accetta tutti e 4 gli stadi preimmaginali di *Trialeurodes vaporariorum* Westw., ma preferisce il penultimo e le fasi iniziali dell'ultimo che risultano, in definitiva, i più idonei (Nechols e Tauber, 1977; Nell et alii, 1976). Anche l'afelinide *Eretmocerus mundus* Mer. accetta tutti e 4 gli stadi preimmaginali dell'aleurodide *Bemisia tabaci* Genn., ma ovidepone di preferenza nel secondo e nel terzo, tanto se le femmine sono state inseminate quanto se vergini (Foltyn e Gerling, 1985). In generale, poi, gli *Aphytis* How. ectoparassiti di diaspidine, coccidi statici per eccellenza e che una volta punti non compiono più mute, prediligono la III ed ultima età; il I e il II stadio di certe specie sono rifiutati, all'approssimarsi della muta, perché il follicolo aderisce al loro corpo impedendo la collocazione dell'uovo del parassita sopra il tegumento dell'ospite (Baker, 1976).

Il livello di accettabilità dei diversi stadi varia se essi vengono offerti, alle femmine prolificanti del parassita, separatamente ovvero cumulativamente. Dimostrative al riguardo sono le esperienze di Nechols e Kikuchi (1985) sulla coppia *Nipaecoccus vastator* (Mask.) — *Anagyrus indicus* Shafee et alii; se i vari stadi del coccide vengono esposti singolarmente l'encirtide ovidepone in tutti, per quanto in misura significativamente superiore nelle femmine giovani (senza ovisacco) e in quelle adulte (con ovisacco); se invece sono offerti cumulativamente, esso non aggredisce il I e il II stadio, moderatamente le femmine giovani, mentre concentra l'ovideposizione nelle femmine adulte.

In altri sistemi invece, pure con ospiti poco mobili, l'accettabilità si flette con l'avanzare dello stadio; così, secondo Wisoki (1977), il numero delle uova deposte da *Hungariella peregrina* Comp., in *Pseudococcus longispinus* (Targ. Tozz.), diminuisce progressivamente con l'avanzare dell'età dell'ospite.

Infine va ricordato che certi parassitoidi attaccano solo uno stadio ben definito, anche se tale mancanza di adattabilità finisce, ovviamente, col rivolgersi a loro danno. Ad esempio, *Aspidiotophagus citrinus* (Craw.), nemico del diaspidino *Fiorinia externa* Ferris, persegue solo le neanidi femminili di II età; tuttavia quando si rivolge contro *Tsugaspidotus tsugae* (Marl.), pure mostrando preferenza per le femmine, attacca anche i maschi nonché le femmine del III stadio nelle quali riesce talora a svilupparsi (McClure, 1978). È del resto noto che la biologia, in senso lato, di un parassita è largamente influenzata dalla specie ospite.

C'è da aggiungere, ancora, che l'accettabilità dell'ospite può variare per la stessa specie di parassita in relazione al ceppo di quest'ultimo; così in *Metaphycus lounsburyi* How., nemico di femmine all'ultimo stadio di *Saissetia oleae* (Oliv.), il ceppo spagnolo preferisce attaccare le femmine in I fase, l'italiano quelle in II fase, e il californiano quelle in III fase che precede l'inizio della ovideposizione (Panis e Marro, 1978).

Come si è potuto notare, spesso vi è una sostanziale concordanza tra accettabilità e idoneità; il fatto è del resto logico, tenuto conto della lunghissima evoluzione dei rapporti parassitari che, con l'affermazione del parassita, ha portato alla eliminazione dei fattori per esso negativi.

## 2. — IDONEITA' DELL'OSPITE.

Il campo di idoneità degli ospiti eterometabolici, estendendosi non di rado, nei confronti della stessa specie di parassita, dagli stadi preimmaginali agli adulti, è generalmente più ampio di quello degli ometabolici per i quali, di regola, vi è netta separazione tra parassiti che attaccano le forme preimmaginali e quelli che perseguono gli adulti. Tuttavia il livello di idoneità può variare, in misura anche notevole, in relazione allo stadio aggredito. In certi sistemi l'idoneità, sovente misurata, anche se impropriamente, in base alle percentuali di parassitizzazione, aumenta con l'avanzare dello stadio al momento dell'attacco, in altre, all'opposto, diminuisce, in altre ancora sembra mantenersi su livelli costanti indipendentemente dallo stadio aggredito. Esaminiamo partitamente le varie condizioni.

Il tasso di parassitismo, calcolato sul numero di adulti ottenuti, si innalza dallo 0,2% al 67,8%, passando dalla contaminazione del I stadio a quella del terzo, nella coppia *Planococcus citri* (Risso) — *Anagyrus pseudococci* (Gir.) (Chandler et alii, 1980). Similmente si accresce, con l'aumentare delle dimensioni dell'ospite, nella coppia *Trialeurodes vaporariorum* — *Encarsia formosa*, anche se poi crolla negli adulti (Burnett, 1962), pur essendo lo sviluppo del parassita dipendente. La forte flessione negli adulti farati dipende dalla particolare collocazione dell'uovo che, posto tra le due cuticole, viene rigettato con l'ecdisi dell'ospite prima che la larvetta sia sgusciata (Nell et alii, 1976; Nechols e Tauber, 1977).

Va tuttavia precisato che le percentuali di parassitizzazione offrono solo una misura parziale dell'idoneità dell'ospite nei vari stadi, perché esse dipendono anche, ed in primo luogo, dalla sua accettabilità. Ad esempio, *Nipaeococcus vastator* è idoneo per *Anagyrus indicus* in tutti

gli stadi, ma il primo ed il secondo non vengono di norma attaccati quando siano presenti i successivi, che sono quelli preferiti dalle femmine ovideponenti (Nechols e Kikuchi, 1985).

Ed ancora, *Coccophagus caridei* (Brethes) solo raramente si accresce negli stadi giovanili di *Saissetia oleae* mentre si sviluppa normalmente nelle femmine adulte; il motivo dell'insuccesso nel primo caso va attribuito, secondo Flanders (1952), all'impropria collocazione dell'uovo (all'interno del mesentero, anziché nel lacunoma) che ne ostacola la schiusa.

Le percentuali di parassitizzazione di *Aulacaspis tegalensis* (Zhnt.), ad opera di *Physcus seminotus* Silv., mostrano un andamento sostanzialmente parabolico; estremamente basse, per contaminazioni nel I e II stadio, raggiungono i valori più elevati nelle femmine in fase di preovideposizione per calare in quelli successivi (Williams, 1972). Da notare che lo sviluppo del parassita è dipendente, visto che l'accrescimento delle  $L_1$  si arresta negli stadi giovanili dell'ospite, per riprendere nell'adulto allorché inizia l'ovogenesi. La idoneità di *Aspidiotus hederæ* (Vallot), nei confronti di *Aphytis lignanensis* Comp., si estende dalla II età fino a fasi avanzate dell'ovideposizione; ma poiché lo sviluppo del terebrante è indipendente, quando aggredisce il II stadio esso resta nanizzato con tutte le conseguenze del caso, tra cui la riduzione del potenziale riproduttivo; pertanto De Bach e White (1960) sconsigliano di utilizzare tale stadio ai fini della moltiplicazione massale dell'entomofago. L'idoneità di *Aonidiella aurantii* (Mask.), nei riguardi del medesimo parassita, è invece più limitata poiché si estende dalla II età fino ai primi 5-6 giorni della terza, annullandosi quindi molto prima che la femmina del diaspino inizi l'ovideposizione (DeBach, 1960). Ciò costituisce un'ulteriore conferma dell'importanza della specie ospite nei riguardi di uno stesso parassitoide. D'altro canto il campo di idoneità di un dato ospite può variare nei riguardi di specie diverse di parassiti anche se affini. Così *Saissetia oleae*, che è adatta per lo sviluppo di *Metaphycus bartletti* Ann. -Mynh. dal II stadio fino all'adulto in corso di ovideposizione, nei confronti di *M. swirskii* Ann. -Mynh. lo è solo fino alle femmine giovani (Blumberg e Swirski, 1982). Comunque, in generale, l'idoneità si flette in ospiti femminili col procedere della ovideposizione, che depaupera fortemente il loro organismo a scapito delle larvette endofaghe. Così, ad esempio, quando *Phenacoccus aceris* (Sign.) viene aggredito da *Leptomastidea bifasciata* (Mayr) allo stadio adulto, le femmine fanno in tempo a deporre gran parte o tutte le uova, causando la morte dell'antagonista (Panis, 1969). Anche Gerson et alii (1975), per il sistema *Antonina graminis* (Mask.) — *Neodusmetia sangwani* (Rao), hanno accertato che, nelle femmine adulte, le percentuali di parassitizzazione diminuiscono progressivamente, passando da

attacchi su individui giovani a forme ormai giunte alla fine del periodo riproduttivo, le quali risultano del tutto inidonee.

In altri sistemi le percentuali di parassitizzazione si abbassano col procedere dell'accrescimento preimmaginale dell'ospite al momento della contaminazione. Così accade in *Planococcus vitis* (Nied.) insidiato da *Clausenia josephi* Rosen (Berlinger, 1973), anche se non è chiaramente indicato in quale misura ciò dipenda dalla accettabilità dell'ospite e in quale dalla sua idoneità. Pure nella coppia *Myzus persicae* — *Aphidius matricariae* si manifesta lo stesso fenomeno; in questo caso le femmine del parassita non mostrano una decisa preferenza per i vari stadi dell'ospite, ma la percentuale di individui che si evolvono è maggiore quando l'attacco cade sulle forme più piccole; rilevato che, in tale contingenza, l'aggressione si conclude più rapidamente e che l'afide non riesce ad entrare in fase riproduttiva, Hart et alii (1978) ne sottolineano l'importanza dal punto di vista applicato. Pure il braconide *Leiophron uniformis* (Gahan) aggredisce tutti e 5 gli stadi preimmaginali del miride *Lygus hesperus* ma si sviluppa solo se l'attacco investe i primi 4 ed in particolare il II ed il III; da notare che la fuoriuscita delle larve mature può avvenire anche dagli adulti, in relazione allo stadio che ha subito l'ovideposizione (Debolt, 1981). Nello stesso modo diminuisce progressivamente la produzione di *Peristenus stygicus*, nel suddetto eterottero, con l'avanzare dello stadio attaccato: massima nel primo, si azzera infatti nel quinto (Van Steenwyk e Stern, 1976), anche se ciò dipende, in larga misura, dall'intensificarsi della difesa meccanica del rincote e quindi dall'accettabilità.

La caduta delle percentuali di parassitizzazione, con l'avanzare dello stadio che viene contaminato, può dipendere, in vari casi, dal rafforzamento dei meccanismi di difesa emocitaria e quindi dalla idoneità vera e propria. Così Blumberg (1977) ha trovato che l'intensità dei processi di incapsulamento nei riguardi di *Metaphycus prope stanleyi* Comp., *M. helvolus* (Comp.) e *M. flavus* (How.), in *Saissetia coffeae* (Walk.), è più forte negli adulti che nelle forme giovanili; analogamente ha veduto che, in *Coccus hesperidum* L. attaccato dai primi 2 encirtidi sopraccitati, le percentuali di incapsulamento delle uova aumentano con l'età delle femmine adulte del coccide ed in misura notevolissima in quelle in fase riproduttiva. L'A. sottolinea poi che i suoi dati collimano pienamente con quelli denunciati per altri sistemi ospite-parassita. In *Aonidiella aurantii* (Mask.), l'aliquota delle uova di *Comperiella bifasciata* How. incapsulate risulta raddoppiata passando dalla II alla III età (Brewer, 1971). Questi fenomeni sono del resto abbastanza diffusi, come ha segnalato Salt (1968), ponendo in rilievo i vantaggi dell'attacco ad ospiti in stadi giovanili. Peraltro Blumberg (1982), in riguardo alla coppia *Saissetia oleae* — *Metaphycus swirskii* fa notare che, oltre all'età

dell'ospite, ha grande importanza il suo vigore, giacchè individui indeboliti hanno minore attitudine ad incapsulare le uova dell'endofago. Il quadro è poi ulteriormente complicato dalle interferenze dei fattori esterni, quali la temperatura, che innalzandosi esalta i processi di difesa. È opportuno precisare che, in altri sistemi, la frequenza dell'incapsulamento non è legata all'età della vittima, come accade nella coppia *Aonidiella aurantii* — *Habrolepis rouxi* Comp., dove peraltro si mantiene costantemente elevata (Blumberg e De Bach, 1979).

Va infine ricordato che, in certi sistemi, l'idoneità dell'ospite si estende su tutti gli stadi postembrionali. Cloutier et alii (1981), ad esempio, non colgono differenze statisticamente significative nelle percentuali di sfarfallamento di *Aphidius nigripes* Ashm., contaminando i vari stadi di *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas).

### 3. — DURATA DELL'ACCRESIMENTO DEL PARASSITA.

Anche negli ospiti eterometabolici, come in quelli olometabolici, la durata dello sviluppo del parassitoide generalmente varia in funzione dello stadio che ha subito la contaminazione, nel senso che è tanto più breve quanto più esso è avanzato.

Tale regola, ovviamente, non presenta eccezioni quando lo sviluppo del parassita è integralmente dipendente da quello della vittima, poiché esso si arresta, di solito nella I età larvale, in attesa che l'ospite abbia raggiunto le fasi finali dell'accrescimento. Così accade, ad esempio, nella coppia *Trialeurodes vaporariorum* — *Encarsia formosa* dove l'afelinide, pure se penetrato nelle neanidi di I età, compie la I muta solo quando l'aleirodide è pervenuto nel IV stadio (Nechols e Tauber, 1977; Arakawa, 1982), nonché nei sistemi *Aulacaspis tegalensis* — *Phyiscus seminotus* (Williams, 1972) e *Nipaecoccus vastator* — *Anagyrus indicus* (Nechols e Kikuchi, 1985). Più in generale, Viggiani (1984) afferma, poi, che gli afelinidi parassiti di Sternorinchi (aleirodidi, afidi e coccidi) ovidepongono entro o sopra le forme giovanili e che le loro larvette si arrestano alla I età, fino a quando l'ospite non abbia raggiunto il giusto stadio o la necessaria grandezza; ne consegue pertanto che, per tutti questi entomofagi, la durata dell'accrescimento è funzione dello stadio attaccato. Doult (1966) quantifica il fenomeno nella coppia *Parlatoria oleae* (Colvée) — *Coccophagoides utilis* Doult; premesso che l'afelinide aggredisce i coccidi di età variante da 1 a 32 giorni, l'A. rileva che, quando la contaminazione coinvolge neanidi di 1-12 gg, il suo accrescimento è ritardato di circa una dozzina di giorni rispetto agli attacchi compresi fra il 13° e il 32° giorno, mentre entro quest'ultimo intervallo di tempo la durata dello sviluppo, fino allo sfarfallamento degli adulti, non varia in modo significativo; ciò vale per i parassiti di sesso femminile, non

per i maschi che sono iperparassiti di eoupe e pupe femminili della loro stessa specie.

Variazioni nella durata dell'accrescimento si verificano anche in parassiti a sviluppo indipendente, cioè quelli che non presentano una vera e propria stasi in attesa che l'ospite si sia convenientemente accresciuto. Tale fenomeno è stato verificato, ad esempio, per *Leiophron uniformis* nemico del miride *Lygus hesperus*, le cui larve mature fuoriescono dalle vittime a cominciare dalle neanidi di III età fino agli adulti compresi, in relazione allo stadio attaccato (Debolt, 1981), e per *Lysiphlebus fabarum*, persecutore di *Aphis fabae*, che pure può completare lo sviluppo in vari stadi dell'ospite, impiegandovi tempi tanto minori quanto più avanzato è lo stadio attaccato (Tremblay, 1964).

Il fenomeno è abbastanza generale, ed è citato anche in riguardo a parassiti per i quali non appare chiaro se lo sviluppo è di tipo dipendente (discontinuo) o indipendente (continuo). Riportiamo alcuni esempi. *Pteroptria smithi* di solito aggredisce *Chrysomphalus aonidum* alla III età, ma quando attacca le neanidi di II età il tempo del suo accrescimento resta allungato di circa un terzo (Gerling e Bar, 1971). Anche per *Aphidius rapae* (Curtis), nemico di *Brevicoryne brassicae* (L.), Hafez (1961) ha constatato che la durata dello sviluppo è tanto più lunga quanto più precoce è lo stadio aggredito.

Almeno in certi casi, pare che la temperatura possa influire sul fenomeno generale sopra enunciato. Rabasse e Shalaby (1980), per il sistema *Myzus persicae* — *Aphidius matricariae*, trovano infatti che, mentre a + 10 °C, la durata dello sviluppo del parassita (fino al raggiungimento dello stadio pupale) tende ad essere tanto maggiore quanto più precoce è lo stadio attaccato, a 20 °C la situazione propende ad invertirsi.

Va da ultimo ricordato che, per certi sistemi, lo stadio dell'ospite non influisce sulla durata dell'accrescimento del suo parassita. Cate et alii (1977), ad esempio, asseriscono che il tempo impiegato da *Aphelinus asychis*, per giungere dallo stadio di uovo allo sfarfallamento, si mantiene costante sugli 11-12 giorni, qualunque sia l'età di *Schizaphis graminum* al momento della contaminazione. Ad analoga conclusione pervengono Stary (1964), in riguardo al sistema *Megoura viciae* Bekt. — *Aphidius megourae* Stary, e Liu e Hughes (1984) per la coppia *Heteromyzus lactucae* — *Aphidius sonchi*.

#### 4. — DIMENSIONI DEL PARASSITA.

Similmente a quanto è stato ampiamente documentato in riguardo ad ospiti olometabolici, anche per quelli eterometabolici la mole del parassita può variare sensibilmente in relazione allo stadio in cui l'ospite

viene attaccato. Tale regola sembra assoluta per gli entomofagi a sviluppo indipendente, ed in particolare per le forme ectofaghe che, paralizzando la vittima, al fine di evitare che con l'ecdisi siano rigettate, assieme all'esuvia, anche le proprie larvette, ne impediscono la muta e di conseguenza l'accrescimento. Si è tuttavia accertato, in alcune occasioni, che la durata dello stadio attaccato risulta notevolmente incrementata, come accade per *Paurocephala calodendri* che, se aggredita nel IV stadio, da *Tetrastichus flavigaster* vi permane una decina di giorni contro i 4 delle forme indenni (Moran et alii, 1969).

Le dimensioni raggiunte dal parassita saranno pertanto, entro certi limiti, tanto maggiori quanto più avanzato è lo stadio dell'ospite al momento della contaminazione. Ad esempio Liu (1985), sottoponendo a parassitizzazione *Hyperomyzus lactucae* nel I e nel III stadio, ha verificato che la mole raggiunta da *Aphidius sonchi* è significativamente maggiore se l'afide viene attaccato in III età.

Vi sono tuttavia eccezioni, peraltro facilmente spiegabili. Così la mole di *Phycus seminotus* addirittura diminuisce con l'invecchiamento dell'ospite (femmine di *Aulacaspis tegalensis*) poiché, col procedere dell'ovideposizione, questo si impoverisce progressivamente dei materiali trofici sfruttabili da parte del parassita (Williams, 1972). *Coccophagus trifasciatus* Comp., parassita solitario di *Saissetia oleae*, si sviluppa in tutti gli stadi dell'ospite, escluse le neanidi di I età, mantenendo pressoché inalterata la propria taglia (Flanders, 1952): ciò è possibile perché, qualunque sia lo stadio attaccato, l'entomofago incontra quasi sempre risorse trofiche eccedenti le sue necessità.

C'è da aggiungere che, assieme alle dimensioni, possono variare certe caratteristiche morfologiche del parassita. Ad esempio, Wilbert (1965) (citato da Gerling e Bar, 1971) riporta che le femmine di *Aphelinus semiflavus* How., sviluppatasi in ospiti ad accrescimento avanzato, non solo hanno mole maggiore ma anche un più elevato numero di ommatidi, rispetto a quelle evolute in stadi giovanili. Sempre in relazione alla taglia dell'ospite si possono manifestare, come per l'afelinide su citato, variazioni nei rapporti megetici delle diverse parti del corpo; si tratterebbe, secondo l'A., di caratteri fissati geneticamente che assicurano vitalità agli esemplari più piccoli, rendendo così possibile anche l'utilizzazione di ospiti minuti.

Per i parassitoidi a sviluppo dipendente, invece, lo stadio attaccato praticamente non influisce sulla mole, dato che le loro larvette, per svilupparsi, attendono in ogni caso che la vittima abbia raggiunto le fasi finali dell'accrescimento.

Va infine tenuto presente che, legata alle dimensioni, vi è anche la fecondità delle femmine, la quale, di regola, aumenta con la taglia. Così Liu (1985) rileva che, se l'attacco di *Aphidius sonchi* cade sul III stadio

di *Hyperomyzus lactucae* le femmine, oltre a raggiungere dimensioni maggiori, hanno anche una fecondità più elevata che nel caso di contaminazioni sul I stadio.

##### 5. — SEX RATIO DEL PARASSITA.

In vari sistemi la sex ratio dei parassitoidi è largamente condizionata dall'età dell'ospite al momento dell'attacco. Numerosi, infatti, sono gli AA. che hanno constatato una simile relazione, rilevando un aumento della progenie femminile dell'entomofago con l'avanzare dello stadio che subisce la parassitizzazione. Così, Blumberg e Swirski (1982) riportano che mentre le femmine di *Metaphycus bartletti* rappresentano il 70% degli individui sfarfallati, se l'attacco investe le femmine giovani di *Saissetia oleae*, esse salgono all'84% in ospiti aggrediti nella fase di preovideposizione. Ancora più evidente è il fenomeno nella coppia *Schizaphis graminum* — *Aphelinus asychis*, studiata da Cate et alii (1977): le femmine passano dal 54,7%, per attacchi su forme giovanili, al 95,4% per attacchi su adulti. Chandler et alii (1980), nel sistema *Planococcus citri* — *Anagyrus pseudococci*, hanno addirittura trovato valori pari al 7,2%, se vengono colpite neanidi di II età, contro valori del 93,9% se l'aggressione cade su forme immaginali. Moran et alii (1969), poi, hanno veduto che, mentre tutti gli adulti di *Tetrastichus flavigaster* emergenti dal IV stadio di *Paurocephala calodendri* sono maschi, quelli che sfarfallano dal V stadio sono in maggioranza femmine. Meno spinti, ma pur sempre dimostrativi, sono i reperti di Van Steenwyk e Stern (1976) sulla coppia *Lygus hesperus* — *Peristenus stygicus*: la sex ratio che, per contaminazioni del I stadio, è a vantaggio dei maschi (1: 3,8), si sposta gradatamente fino a divenire favorevole per le femmine quando l'aggressione coinvolge il IV stadio (1: 0,7). Cloutier et alii (1981), pur avendo trovato che il numero delle femmine è significativamente più alto negli ospiti di maggiori dimensioni, sottolineano, relativamente alla coppia *Macrosiphum euphorbiae* — *Aphidius nigripes*, che si manifestano differenze tra i risultati in campo e quelli ottenuti in condizioni sperimentali.

Circa il determinismo del fenomeno, Moran et alii (1969) accennano ad una possibile mortalità differenziata, a scapito dei parassiti di sesso femminile, in ospiti di piccole dimensioni, viste le loro maggiori esigenze trofiche; tuttavia, in definitiva, ritengono più probabile l'insorgenza della partenogenesi arrenotoca di fronte ad ospiti di piccola taglia. Tchumakova (1968) insiste su quest'ultimo meccanismo, affermando che la deposizione di uova fecondate (che daranno femmine) su ospiti grandi e di uova non fecondate (che produrranno maschi) in

ospiti piccoli è una regola valida per tutti i gruppi di Imenotteri parassiti, siano essi solitari o gregari. Le sue ricerche sulla coppia *Pseudococcus citri* — *Leptomastix dactylopii*, oltre a confermare ciò, indicano che lo stato fisiologico dell'ospite non influisce sulla sex ratio del parassita; determinante è soltanto il fattore grandezza, dato che la sex ratio è la stessa in adulti piccoli e in forme giovanili di mole simile, ottenuti in seguito a differenti condizioni nutrizionali. A conferma dell'importanza capitale delle dimensioni dell'ospite, al momento dell'aggressione, vanno citati i casi in cui lo sviluppo del parassita è dipendente. Esso infatti, esaurando la vittima solo ad accrescimento terminato, viene a disporre di risorse trofiche pressoché costanti, qualunque sia lo stadio aggredito, e tuttavia la sua sex ratio è proprio influenzata da questo. Basti citare al riguardo il sistema *Nipaecoccus vastator* — *Anagyrus indicus*: se la contaminazione interessa neanidi di I e di II età, sfarfallano in prevalenza maschi, mentre se cade su femmine giovani e mature fuoriescono femmine, sebbene la vittima raggiunga in ogni caso lo stadio immaginale (Nechols e Kikuchi, 1985).

Sono state trovate eccezioni che però non infirmano la regola generale. Così Gerling e Bar (1971) riportano che la sex ratio di *Pteroptria smithi*, in *Chrysomphalus aonidum*, non varia per attacchi su femmine giovani e femmine in corso di ovideposizione. Si tratta però, sempre, di forme adulte ed è presumibile quindi che le differenze megetiche, in quanto modeste, non siano sufficienti a scatenare il fenomeno. Per *Microterys flavus* (How.), parassita gregario di *Coccus hesperidum*, la percentuale delle femmine addirittura si abbassa col crescere delle dimensioni dell'ospite; ciò, però, è legato al fatto che contemporaneamente si innalza il livello del superparassitismo (Kfir e Rosen, 1980). Stary (1964), infine, afferma di non avere riscontrato influenze evidenti dello stadio aggredito sulla sex ratio dell'aggressore nel sistema *Megoura viciae* — *Aphidius megourae*. A conclusioni simili per viene anche Liu (1985), sottoponendo il I e il III stadio dell'afide *Hyperomyzus lactucae* ad *Aphidius sonchi*.

## 6. — SUPERPARASSITISMO.

Per i parassiti gregari, il numero delle larve che si sviluppano in un solo individuo dell'ospite spesso aumenta con l'avanzare dello stadio che subisce l'attacco. Dati in questo senso ci vengono forniti da vari Autori tra cui Kfir e Rosen (1980), per la coppia *Coccus hesperidum* — *Microterys flavus*, e Blumberg e DeBach (1981) per lo stesso coccide aggredito da *Metaphycus stanleyi* e *M. helvolus*. Pure nel sistema *Chrysomphalus aonidum* — *Pteroptria smithi*, il livello di gregarietà

sale con l'età dell'ospite per poi abbassarsi nelle femmine prolificanti (Gerling e Bar, 1971).

Blumberg e Swirski (1982), che hanno accuratamente quantificato il fenomeno nella coppia *Saissetia oleae* — *Metaphycus bartletti*, forniscono i seguenti valori medi: 2,3 individui dell'encirtide nelle femmine giovani, 16,4 in quelle prossime all'ovideposizione, è addirittura 39,5 nelle forme ovideponenti. Nel contempo essi segnalano che tale fenomeno è invece appena accennato per l'affine *M. swirskii*, pure evolventesi sul medesimo ospite.

Modesto è anche lo scarto per un altro encirtide, l'*Anagyrus indicus* che, in *Nipaecoccus vastator*, sale da un solo individuo/ospite, per contaminazioni in I età, a una media di 3,55 per attacchi su femmine mature (Nechols e Kikuchi, 1985). Da notare che il parassita ha sviluppo dipendente, e quindi il fattore determinante, nel regolare il livello di superparassitismo, è unicamente la mole dell'ospite all'atto dell'aggressione, proprio come si è veduto, nel paragrafo precedente, per la sex ratio.

#### RIASSUNTO

Anche lo stadio degli ospiti eterometabolici, al momento dell'aggressione, può condizionare profondamente vari parametri biologici nei sistemi ospite-parassitoide. Le indicazioni di ordine generale qui riportate, pure non rivestendo valore assoluto, possono tuttavia risultare utili per orientarsi nell'enorme groviglio dei dati disparati reperibili in bibliografia.

L'accettabilità dell'ospite, se mobile, sovente diminuisce con l'avanzare dello stadio, intensificandosi le reazioni di difesa meccanica contro le femmine prolificanti del parassita; viceversa tende ad aumentare, col procedere dello sviluppo, se esso è statico. A differenza degli olometaboli, gli eterometaboli possono essere attaccati dallo stesso parassita sia negli stadi giovanili che in quello adulto, data la loro notevole somiglianza sia morfologica che comportamentale. In ogni caso si manifesta una buona concordanza tra accettabilità dell'ospite e sua idoneità.

Il campo di idoneità degli ospiti eterometabolici è sovente più ampio di quello degli olometaboli, estendendosi, per molti parassiti, dalle forme giovanili a quelle immaginali. Il livello di idoneità dell'ospite nei riguardi di vari Terebranti, ed in particolare per quelli a sviluppo indipendente (continuo), tende ad innalzarsi con l'avanzare dello stadio; per altri invece diminuisce col procedere dello sviluppo della vittima, specialmente in relazione alle aumentate capacità di difesa emocitaria negli stadi più avanzati.

La durata dell'accrescimento larvale del parassita è generalmente più lunga se la contaminazione coinvolge ospiti in stadi giovanili; ciò è particolarmente manifesto per gli entomofagi a sviluppo dipendente (discontinuo), visto che, per crescere, essi debbono attendere che la vittima abbia raggiunto le fasi finali dello sviluppo.

Le dimensioni del parassita di norma non variano in funzione dello stadio attaccato, se il suo sviluppo è dipendente da quello dell'ospite; variano invece, ed in misura notevole, se è indipendente, nel senso che risultano, entro certi limiti, tanto maggiori

quanto più avanzata è l'età dell'ospite; tale fenomeno è, poi, particolarmente evidente per le forme ectofaghe che, paralizzando la vittima, ne impediscono la muta e quindi l'accrescimento. Assieme alla mole possono variare anche certe caratteristiche morfologiche nonché la fecondità delle femmine.

I valori della *sex ratio* del parassita risultano spesso regolati dallo stadio raggiunto dall'ospite al momento della contaminazione; essi infatti si spostano a favore delle femmine con l'avanzare dell'età della vittima e a vantaggio dei maschi quanto più l'attacco è precoce. La causa di tale fenomeno viene generalmente attribuita al manifestarsi della partenogenesi arrenotoca di fronte ad ospiti di piccola taglia e, talora, al più elevato tasso di mortalità, nei medesimi, a carico dei parassiti femminili.

Il livello del *superparasitismo*, in vari sistemi ospite-parassita, si innalza notevolmente con l'avanzare dello stadio attaccato, tanto se lo sviluppo dell'entomofago è indipendente, quanto se dipendente da quello della vittima.

Va da ultimo rilevato che molte delle suddette conclusioni, tratte per i Terebranti nemici di eterometaboli, sono le stesse già da noi indicate per i Terebranti nemici di olometaboli, a conferma della sostanziale unità dei fenomeni del parassitoidismo.

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

### SUMMARY

Also for heterometabolous hosts the stage at infestation is an important factor which can seriously affect host-parasite relationships. Although generalisations cannot be made, the indications reported herein may prove useful as guidelines in finding one's way about the enormous mass of data contained in the literature.

*Host acceptance*, if the host is mobile, often diminishes as the stage advances, owing to the intensification of the defence mechanisms against the parasite females, whereas it tends to increase, if the host is static, as development proceeds. Unlike the holometabolous hosts, the heterometabolous species may be attacked by the same parasite in both preimaginal and adult stages, given their striking morphological and behavioural resemblance. At any rate, there is often a close connection between host acceptance and host suitability.

The *host suitability* range of heterometabolous hosts is often wider than that of the holometabolous species, i.e. it extends from preimaginal to imaginal stages for many parasites. The host suitability level *vis-à-vis* various Terebrantia, especially those of independent (continuous) development, tends to rise as the stage advances, whereas it drops in others as victim development proceeds, particularly in relation to augmented hemocytic defence capability in the most advanced stages.

The *duration of parasite larval development* is generally longer when infestation involves hosts in juvenile stages. This is particularly evident in parasites having a dependent (discontinuous) development, as the victim must reach the final stages of development in order for them to grow.

*Parasite size* does not as a rule vary in relation to the stage infested when parasite development rhythm depends on the host's. Size variation do occur, and quite noticeably, if development is independent, i. e. the size is, to a certain extent, greater the more advanced the age of the host. This phenomenon is particularly evident in

ectophagous species which, by paralyzing the victims, impede the moults and, consequently, their growth. Along with size, other traits such as certain morphological characteristics and female fecundity can also vary.

*Parasite sex ratio* is often a function of the development stage attained by the host at the time of infestation. It often swings in favour of the females the older the victim, and tilt towards the males the earlier the attack. This phenomenon is generally ascribed to the occurrence of arrhenotoky in small hosts and, at times, to the higher mortality rate of female parasites in these same hosts.

The *level of superparasitism* markedly increases in many host-parasite systems the more advanced the stage at infestation, irrespective of whether parasite development is independent or dependent of the victims.

It should be underscored in closing that many of the above conclusions concerning Terebrantia enemies of heterometabolous species are the same as those we have already indicated for Terebrantia enemies of holometabolous species, further confirming the substantial conformity of parasitoidism phenomena.

#### BIBLIOGRAFIA CITATA

- ARAKAWA R., 1982. — Reproductive capacity and amount of host-feeding of *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera, Aphelinidae). — *Z. ang. Ent.*, 93: 175-182.
- BAKER J. L., 1976. — Determinants of host selection for species of *Aphytis* (Hymenoptera: Aphelinidae), parasites of Diaspine scales. — *Hilgardia*, 44: 1-25.
- BERLINGER M. J., 1973. — Biological studies of *Clausenia josefi* (Hym. Encyrtidae), a parasite of *Planococcus vitis*. — *Entomophaga*, 18: 279-286.
- BLUMBERG D., 1977. — Encapsulation of parasitoid eggs in soft scales (Homoptera: Coccidae). — *Ecol. Entomol.*, 2: 185-192.
- BLUMBERG D., 1982. — Further studies of the encapsulation of *Metaphycus swirskii* by soft scales. — *Ent. exp. & appl.*, 31: 245-248.
- BLUMBERG D., DeBACH P., 1979. — Development of *Habrolepis rouxi* Compere (Hymenoptera: Encyrtidae) in two armoured scale hosts (Homoptera: Diaspididae) and parasite egg encapsulation by California red scale. — *Ecol. Entomol.*, 4: 299-306.
- BLUMBERG D., DeBACH P., 1981. — Effects of temperature and host age upon the encapsulation of *Metaphycus stanleyi* and *Metaphycus helvolus* eggs by brown soft scale *Coccus hesperidum*. — *J. Inv. Path.*, 37: 73-79.
- BLUMBERG D., SWIRSKI E., 1982. — Comparative studies of the development of two species of *Metaphycus* (Hymenoptera: Encyrtidae), introduced into Israel for the control of the Mediterranean black scale, *Saissetia oleae* (Olivier) (Homoptera: Coccidae). — *Acta Oecol., Oecol. Applic.*, 3: 281-286.
- BREWER R. H., 1971. — The influence of the parasite *Comperiella bifasciata* How. on the populations of two species of armoured scale insects, *Aonidiella aurantii* (Mask.) and *A. citrina* (Coq.) in South Australia. — *Austral. J. Zool.*, 19: 53-63.
- BROODRYK S. W., DOUTT R. L., 1966. — The biology of *Coccophagoides utilis* Doutt (Hymenoptera: Aphelinidae). — *Hilgardia*, 37: 233-254.
- BURNETT T., 1962. — An effect of parasite attack on host mortality as exemplified by *Encarsia formosa* and *Trialeurodes vaporariorum*. — *Can. Entomol.*, 94: 673-679.
- CATE R. H., EIKENBARY R. D., MORRISON R. D., 1977. — Preference for and effect of greenbug parasitism and feeding by *Aphelinus asychis*. — *Environ. Entomol.*, 6: 547-550.
- CHANDLER L. D., MEYERDIRK D. E., HART W. G., GARCIA R. G., 1980. — Laboratory studies of the development of the parasite *Anagyrus pseudococci* (Girault) on insectary-reared *Planococcus citri* (Risso). — *Southw. Entomol.*, 5: 99-103.

- CLOUTIER C., McNEIL J. N., REGNIERE J., 1981. — Fecundity, longevity, and sex ratio of *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae) parasitizing different stages of its host, *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae). — *Can. Ent.*, 113: 193-198.
- DeBACH P., WHITE E. B., 1960. — Commercial mass culture of the California red scale parasite *Aphytis lignanensis*. — *Cal. Agr. Exp. Stn., Bulletin* 770, 58 pp.
- DEBOLT J. W., 1981. — Laboratory biology and rearing of *Leiophron uniformis* (Gahan) (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of *Lygus* spp. (Hemiptera: Miridae). — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 74: 334-337.
- FLANDERS S. E., 1952. — Biological observations on parasites of the black scale. — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 45: 543-549.
- FOLTYN S., GERLING D., 1985. — The parasitoids of the aleyrodid *Bemisia tabaci* in Israel: development, host preference and discrimination of the aphelinid wasp *Eretmocerus mundus*. — *Entomol. exp. appl.*, 38: 255-260.
- GERLING D., BAR D., 1971. — Reciprocal host-parasite relations as exemplified by *Chrysomphalus aonidum* (Homoptera: Diaspididae) and *Pteroptria smithi* (Hymenoptera: Aphelinidae). — *Entomophaga*, 16: 37-44.
- GERSON U., MESCHELOFF E., DUBITZKI E., 1975. — The introduction of *Neodusmetia sangwani* (Rao) (Hymenoptera: Encyrtidae) into Israel for the control of the rhodesgrass scale, *Antonina graminis* (Maskell) (Homoptera: Pseudococcidae). — *J. appl. Ecol.*, 12: 767-779.
- HAFEZ M., 1961. — Seasonal fluctuations of population density of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (L.) in the Netherlands, and the role of its parasite, *Aphidius* (*Diaeretiella*) *rapae* (Curtis). — *T. Pl. Zlekt.*, 67: 1-104.
- HART J. T., DE JONGE J., COLLÉ C., DICKE M., VAN LENTEREN J. C., RAMAKERS P., 1978. — Host selection, host discrimination and functional response of *Aphidius matricariae* Haliday (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.). — *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, 43: 441-453.
- KFIR R., ROSEN D., 1980. — Biological studies of *Microterys flavus* (Howard) (Hymenoptera: Encyrtidae), a primary parasite of soft scales. — *J. ent. Soc. sth. Afr.*, 43: 223-237.
- LIM K. P., STEWART R. K., 1976. — Laboratory studies on *Peristenus pallipes* and *P. pseudopallipes* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (Hemiptera: Miridae). — *Can. Ent.*, 108: 815-821.
- LIU SHU-SHENG, 1985. — Development, adult size and fecundity of *Aphidius sonchi* reared in two instars of its aphid host, *Hyperomyzus lactucae*. — *Entomol. exp. appl.*, 37: 41-48.
- LIU SHU-SHENG, HUGHES R. D., 1984. — Effect of host age at parasitization by *Aphidius sonchi* on the development, survival, and reproduction of the sowthistle aphid, *Hyperomyzus lactucae*. — *Entomol. exp. appl.*, 36: 239-246.
- LIU SHU-SHENG, MORTON R., HUGHES R. D., 1984. — Oviposition preferences of a hymenopterous parasite for certain instars of its aphid host. — *Entomol. exp. appl.*, 35: 249-254.
- LOAN C. C., GERBER G. H., REID D. G., 1971. — Biosystematics of the tingid parasite *Holdawayella* in Ontario (Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae). — *Can. Ent.*, 103: 1273-1284.
- McCLURE M. S., 1978. — Seasonal development of *Fiorinia externa*, *Tsugaspidotus tsugae* (Homoptera: Diaspididae), and their parasite, *Aspidiotiphagus citrinus* (Hymenoptera: Aphelinidae): importance of parasite-host synchronism to the population dynamics of two scale pests of hemlock. — *Environ. Entomol.*, 7: 863-870.
- MELLINI E., 1985. — Importanza dello stadio degli ospiti olometabolici, al momento dell'attacco, per la biologia degli Imenotteri parassiti. — *Boll. Ist. Ent. « G. Grandi » Univ. Bologna*, 40: 13-49.

- MORAN V. C., BROTHERS D. J., CASE J. J., 1969. — Observations on the biology of *Tetrastichus flavigaster* Brothers & Moran (Hymenoptera: Eulophidae), parasitic on psyllid nymphs (Homoptera). — *Trans R. ent. Soc. Lond.*, 121: 41-58.
- NECHOLS J. R., KIKUCHI R. S., 1985. — Host selection of the spherical mealybug (Homoptera: Pseudococcidae) by *Anagyrus indicus* (Hymenoptera: Encyrtidae): influence of host stage on parasitoid oviposition, development, sex ratio, and survival. — *Environ. Entomol.*, 14: 32-37.
- NECHOLS J. R., TAUBER M. J., 1977. — Age-specific interaction between the greenhouse whitefly and *Encarsia formosa*: influence of host on the parasite's oviposition and development. — *Environ. Entomol.*, 6: 143-149.
- NELL H. W., SEVENSTER-VAN DER LELIE L. A., WOETS J., VAN LENTEREN J. C., 1976. — The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). II. Selection of host stages for oviposition and feeding by the parasite. — *Z. ang. Ent.*, 81: 372-376.
- PANIS A., 1969. — *Aphycus apicalis* (Dalman) et *Leptomastidea bifasciata* (Mayr) (Hym. Encyrtidae), parasites de *Phenacoccus aceris* (Signoret) (Hom. Pseudococcidae) dans les Alpes-Maritimes. — *Entomophaga*, 14: 383-391.
- PANIS A., MARRO J. P., 1978. — Variation du comportement chez *Metaphycus lounsburyi* (Hym.: Encyrtidae). — *Entomophaga*, 23: 9-18.
- RABASSE J. M., SHALABY F. F., 1980. — Laboratory studies on the development of *Myzus persicae* Sulz. (Hom., Aphididae) and its primary parasite, *Aphidius matricariae* Hal. (Hym., Aphidiidae) at constant temperatures. — *Acta Oecol., Oecol. Appl.*, 1: 21-28.
- SALT G., 1968. — The resistance of insect parasitoids to the defence reactions of their hosts. — *Biol. Rev.*, 43: 200-232.
- SHIROTA Y., CARTER N., RABBINGE R., ANKERSMIT G. W., 1983. — Biology of *Aphidius rhopalosiphii*, a parasitoid of cereal aphids. — *Ent. exp. & appl.*, 34: 27-34.
- STARY P., 1964. — Biological control of *Megoura viciae* Bekt. in Czechoslovakia. — *Acta Soc. ent. Cechoslov.*, 61: 301-322.
- TCHUMAKOVA B. M., 1968. — Offspring sex ratio control in the parasitic Hymenoptera. — *Proc. XIII Int. Congr. Entom.*, 2: 197-198.
- TREMBLAY E., 1964. — Ricerche sugli imenotteri parassiti. I. Studio morfo-biologico sul *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). — *Boll. Lab. Ent. Agr. «F. Silvestri» Portici*, 22: 1-119.
- VAN STEENWYK R. A., STERN V. M., 1976. — The biology of *Peristenus stygicus* (Hymenoptera: Braconidae), a newly imported parasite of *Lygus* bugs. — *Environ. Entomol.*, 5: 931-934.
- VIGGIANI G., 1984. — Bionomics of the Aphelinidae. — *Ann. Rev. Entomol.*, 29: 257-276.
- WALOFF N., 1974. — Biology and behaviour of some species of Dryinidae (Hymenoptera). — *J. Ent. (A)*, 49: 97-109.
- WILLIAMS J. R., 1972. — The biology of *Physcus seminotus* Silv. and *P. subflavus* Annecke & Insley (Aphelinidae), parasites of the sugar-cane scale insect *Aulacaspis tegalensis* (Zhnt.) (Diaspididae). — *Bull. ent. Res.*, 61: 463-484.
- WYSOKI M., 1977. — Overwintering, oversummering, and the effect of extreme temperature and humidity levels on the parasitic wasp *Hungariella peregrina* Compere (Hymenoptera, Encyrtidae). — *Phytoparasitica*, 5: 15-25.
- ZINNA G., 1959. — Ricerche sugli insetti entomofagi. I. Specializzazione entomoparasitica negli Encyrtidae: studio morfologico, etologico e fisiologico del *Leptomastix dactylopii* Howard. — *Boll. Lab. Ent. Agr. «F. Silvestri» Portici*, 18: 1-150.