

Ritmo di accrescimento delle larve di I età del parassita in relazione allo stadio dell'ospite al momento della contaminazione nel sistema *Galleria mellonella* L. - *Pseudogonia rufifrons* Wied. (*)

(Ricerche eseguite col contributo del Ministero della Pubblica Istruzione)

INTRODUZIONE

La durata dello sviluppo larvale del parassita è largamente influenzata dallo stadio di sviluppo dell'ospite che ha subito la contaminazione, sia che si tratti di entomofagi a sviluppo continuo, sia, ed in modo più evidente, che si tratti di forme a sviluppo discontinuo (Mellini, 1985; 1986).

Nel sistema *Galleria mellonella* L. - *Pseudogonia rufifrons* Wied., il parassita, penetrato in larve di penultima ed ultima età, di norma compie la I muta entro il muscolo che ha invaso allorché nella larva matura dell'ospite iniziano i fenomeni di apolisi che portano alla formazione della crisalide.

Nel corso di una precedente ricerca sulla stessa coppia (Mellini et alii, 1985) erano state studiate le variazioni del livello di idoneità dell'ospite col procedere del suo accrescimento larvale al momento della parassitizzazione. Nel corso della presente ricerca, invece, viene analizzato il ritmo di sviluppo della larva di I età (L₁) del parassita, in rapporto allo stadio in cui l'ospite è sottoposto a contaminazione, e si tenta di correlarlo con l'andamento del bilancio ormonale della vittima nei due ultimi stadi larvali. Sulla endocrinologia di *G. mellonella* disponiamo di una buona documentazione grazie ai contributi di Bollenbacher et alii (1978), Hsiao e Hsiao (1977), Peferoen e De Loof (1979), Senhal et alii (1981; 1986).

Questa indagine prende spunto dalla cosiddetta « ipotesi ormonale », secondo la quale lo sviluppo di molti Larvevoridi, nonché di altri parasitoidi, è regolato in modo più o meno palese, durante il primo periodo della vita larvale, quando essi si comportano da veri parassiti, dal bilancio endocrino dell'ospite (Mellini, 1975; 1983).

(*) Studi sui Ditteri Larvevoridi. XLVI contributo.

MATERIALI E METODI

La ricerca è stata condotta sul sistema ospite-parassita *Galleria mellonella* - *Pseudogonia rufifrons*. Con una dose di circa 6-8 uova microtipiche pro capite sono stati contaminati gruppi di larve nei seguenti stadi: penultima età (LVI), ultima età (LVII) in varie fasi dell'accrescimento, e precisamente al 1° giorno (LVII 1g), al terzo (LVIII 3gg) ed al quinto (LVII 5gg), nonché larve mature estratte da bozzoli di recente formazione.

Per ciascun gruppo si è provveduto a dissezionare, ad intervalli di 1-3 giorni, fino al raggiungimento dello stadio di eopupa, un campione composto da 5 individui parassitizzati, al fine di prelevare le larvette endofaghe e determinarne il peso con una bilancia di grande precisione (Mettler H 51). Poiché quasi tutte le larve alberganti il parassita sono apparse superparassitizzate, e sovente anche in alta misura, ogni media ponderale è stata calcolata su oltre una ventina di dati. Tale procedimento, sebbene distruttivo, ha consentito di delineare il ritmo di accrescimento delle larvette parassite in ognuna delle 5 condizioni sperimentali previste. Nel rilevare il peso di tali larve non si è tenuto conto della loro localizzazione, peraltro concentrata in larga maggioranza nei muscoli somatici del IV e V urite, dato che, in un precedente lavoro, si era accertato che non c'è relazione tra queste due variabili (Mellini e Campadelli, 1986). Complessivamente sono state pesate 652 larve di prima e di II età.

Le differenze ponderali tra i parassiti, all'atto di ciascun rilievo, sono risultate notevoli non solo tra un ospite e l'altro, nell'ambito della medesima tesi, ma anche nello stesso individuo. Tale variabilità dipende in parte da caratteristiche intrinseche del parassita, come è dimostrato nei casi di superparassitizzazione, e in parte da caratteristiche proprie delle vittime, che, pur avendo la stessa età cronologica, possono avere una età fisiologica diversa, specialmente a partire dal 4°-5° giorno dell'ultimo stadio larvale; ed è proprio lo stato fisiologico dell'ospite il fattore determinante per il parassita.

Il peso delle LI iniziali, difficilmente reperibili nell'ospite, è stato determinato su 3 campioni, ciascuno di 10 uova a sviluppo embrionale concluso, previamente liberate dal corion. Le LI, tuttavia, erano ancora avvolte nell'esilissima membrana vitellina. Il loro peso è risultato mediamente pari a mg 0,004. Da notare che l'uovo, con i suoi involucri, pesa in media mg 0,009, per cui il peso del corion è addirittura leggermente superiore a quello della larvetta in esso contenuta.

Nel corso della ricerca si sono incontrati ostacoli tecnici notevoli. Il più grave deriva dal fatto che le larve di *G. mellonella* presentano una notevole variabilità nella durata dello sviluppo, ed in particolare nel corso dell'ultimo stadio. Pure operando una scelta precisa al mo-

mento del passaggio in ultima età, lo stadio di eopupa viene raggiunto con uno scarto di qualche giorno tra i vari individui di ciascun gruppo sperimentale. A ciò si aggiunga che la presenza del parassita tende ad alterare i tempi di sviluppo dell'ospite, ed in misura tanto più accentuata quanto più il suo accrescimento, all'atto della contaminazione, è avanzato, provocando un ritardo di 1-3 giorni nel raggiungimento dello stadio eopupale.

RISULTATI

1. - Ritmo di accrescimento del parassita in ospiti contaminati alla penultima età larvale.

Sono stati parassitizzati 3 gruppi di LVI rispettivamente di 1-2-3 giorni di età. La dissezione di numerose larve, scaglionata nel tempo, ha con-

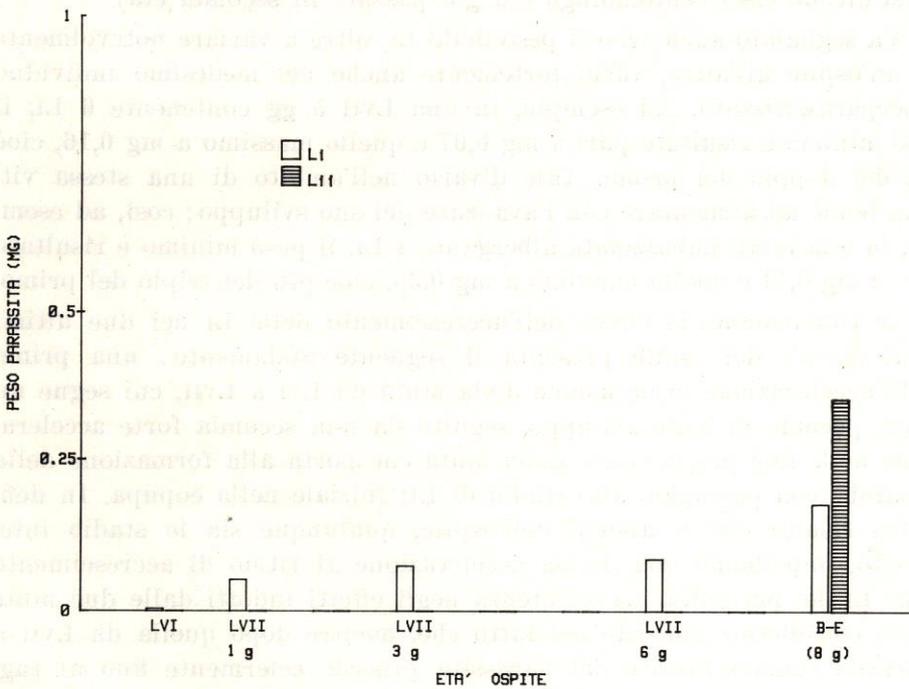


FIG. I

Ritmo di accrescimento delle L1 di *Pseudogonia rufifrons* in larve di *Galleria mellonella* parassitizzate nella penultima età (LVI). Simboli: g = giorni; B = larve mature estratte dal bozzolo; E = eopupe.

Growth rate of *Pseudogonia rufifrons* first-instar larvae (L1) in *Galleria mellonella* parasitized during the penultimate larval instar (LVI). Symbols: g = days; B = mature larvae from cocoon; E = eopupae.

sentito, innanzi tutto, di stabilire che l'accrescimento delle *LI* del parassita è notevole anche in ospiti nel penultimo stadio larvale; infatti mentre la larveta appena sgusciata pesa mediamente solo mg 0,004, dopo 1-3 gg, essa ha raggiunto, nelle larve appena mutate in ultima età, un peso medio variante da mg 0,05 a mg 0,08 (in relazione al tempo di permanenza), e quindi pari a 12-20 volte quello iniziale. In seguito, nella *LVII*, il ritmo di accrescimento risulta rallentato fin verso la maturità larvale dell'ospite, per accelerare di nuovo prima e durante la formazione del bozzolo (fig. 1).

Poiché nello stesso gruppo di vittime la maturità larvale viene raggiunta in tempi diversi, lo sviluppo dell'entomofago nelle varie *LVII*, che pure hanno la stessa età cronologica, ma età fisiologica diversa, varia enormemente. Così nella II prova, dopo 6 giorni di permanenza alla *VII* età, troviamo, accanto a larve ancora in attività trofica, larve imbozzolate ed eopupe; il peso medio delle larvete parassite al loro interno è risultato pari, rispettivamente, a mg 0,08, 0,28 e 0,57 (in quest'ultimo caso l'entomofago era già passato in seconda età).

Va segnalato anche che il peso delle *LI*, oltre a variare notevolmente da un'ospite all'altro, varia fortemente anche nel medesimo individuo superparassitizzato. Ad esempio, in una *LVII* 5 gg contenente 6 *LI*, il peso minimo è risultato pari a mg 0,07 e quello massimo a mg 0,16, cioè più del doppio del primo. Tale divario nell'ambito di una stessa vittima tende ad aumentare con l'avanzare del suo sviluppo; così, ad esempio, in una larva imbozzolata albergante 4 *LI*, il peso minimo è risultato pari a mg 0,11 e quello massimo a mg 0,36, cioè più del triplo del primo.

In conclusione, la curva dell'accrescimento delle *LI* nei due ultimi stadi larvali dell'ospite presenta il seguente andamento: una prima forte accelerazione in occasione della muta da *LVI* a *LVII*, cui segue un lungo periodo di lento sviluppo, seguito da una seconda forte accelerazione nelle fasi preparatorie della muta che porta alla formazione della crisalide, con passaggio allo stadio di *LII* iniziale nella eopupa. In definitiva risulta che le apolisi dell'ospite, qualunque sia lo stadio interessato, imprimono una decisa accelerazione al ritmo di accrescimento delle *LI* del parassita. La differenza negli effetti indotti dalle due mute sopra considerate consiste nel fatto che, mentre dopo quella da *LVII* a crisalide l'accrescimento del parassita procede celermente fino al raggiungimento della maturità larvale, dopo la muta da *LVI* a *LVII* subentra per la *LI* del parassita una relativa stasi, come se l'ambiente in cui vive avesse perduto la sua piena idoneità.

A complemento di quanto sopra, aggiungiamo che la durata della permanenza delle *LI* del parassita nella *LVI* dell'ospite ha scarsa importanza agli effetti dell'incremento ponderale; come si è sopra ricordato, contro un peso medio di mg 0,053 raggiunto in un sol giorno,

si ottiene un peso medio di mg 0,080 per una permanenza di 3 giorni. Così, mentre nel giorno in cui l'ospite compie la muta, il peso iniziale aumenta di una dozzina di volte, in due giorni supplementari esso nemmeno raddoppia.

Per quanto riguarda gli effetti del parassita sull'ospite, si è notato che, mentre nel corso delle prime dissezioni le percentuali di parassitizzazione erano piuttosto basse, all'esame dei primi ospiti imbozzolati esse sono risultate assai alte; ciò sembra confermare i reperti di Dindo (1983), che indicano un anticipo dell'imbozzolamento e dell'impupamento negli individui contaminati in penultima età.

Aggiungiamo che la dissezione di un elevato numero di ospiti ha rivelato la presenza, sia pure eccezionale, di LII iniziali del parassita nel lacunoma di larve mature vaganti. Evidentemente il comportamento dell'entomofago non è completamente standardizzato; esso, in particolari contingenze, può compiere la I muta prima che l'ospite si sia imbozzolato; in tal caso però le LII iniziali risultano alquanto sotto-dimensionate (mg 0,30).

2. - Ritmo di accrescimento del parassita in ospiti contaminati al 1° giorno dell'ultima età larvale.

L'accrescimento della LI, nel caso di parassitizzazione di LVII 1 g, procede in modo graduale e celermente (Fig. II), a differenza di quanto accade per contaminazioni coinvolgenti le LVI, dove si assiste ad una caduta del ritmo dopo il passaggio dell'ospite in VII età. Pertanto viene a manifestarsi una curiosa inversione, nel senso che i parassiti, penetrati in uno stadio successivo, raggiungono, nello stesso intervallo di tempo, un peso maggiore rispetto a quelli penetrati nello stadio precedente e che quindi hanno avuto più giorni a disposizione per l'accrescimento. Così, all'imbozzolamento dell'ospite, il peso delle LI per contaminazione in LVII 1 g è notevolmente superiore (media mg 0,36) a quello registrato per contaminazioni in LVI (mg 0,18).

Il confronto con la tesi precedente ci indica dunque che l'attacco su LVI finisce col condizionare negativamente il ritmo di sviluppo del parassita nel successivo stadio dell'ospite, almeno fino all'imbozzolamento del medesimo; una parassitizzazione relativamente precoce, lungi dal rappresentare un vantaggio per l'entomofago, ne compromette addirittura, nell'immediato, l'accrescimento. Tale fenomeno, davvero sorprendente, verrà discusso più avanti, in base al bilancio endocrino dell'ospite.

Come nella prova precedente, lo sviluppo degli ospiti non è risultato omogeneo, pur trovandosi essi praticamente sincronizzati all'inizio dell'ultima età. Così in uno dei due gruppi sperimentali, di cui si compone la presente prova, al 9° giorno dall'inizio dell'ultimo stadio lar-

vale coesistono larve imbozzolate, eopupe e crisalidi neoformate; di conseguenza pesi e stadi raggiunti dal parassita variano enormemente: nelle prime le L_I pesano mediamente mg 0,31, nelle seconde le L_{II} iniziali pesano mg 0,51, ed infine nelle pupe sono state reperite tanto L_{III} con peso medio di mg 1,83 che L_{III} neoformate con peso medio pari a mg 6,38.

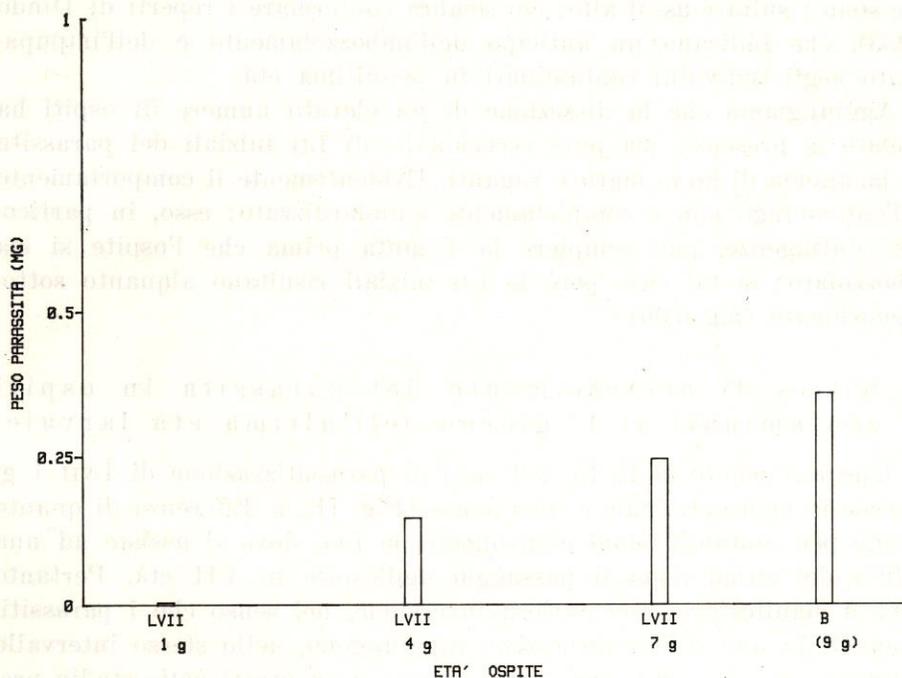


FIG. II

Ritmo di accrescimento delle L_I di *P. rufifrons* in larve di *G. mellonella* parassitizzate al 1° giorno dell'ultima età (L_{VII} 1g). Simboli: vedi fig. I.

Growth rate of *P. rufifrons* L_I in *G. mellonella* larvae parasitized at the 1st day of final instar (L_{VII} 1g). Symbols: see fig. I.

A questo punto è opportuno sottolineare che nell'ultimo periodo della vita larvale dell'ospite l'accrescimento della L_I del parassita è estremamente rapido. Posto ciò e dato che la fase di larva matura e vagante, nonché quella di larva imbozzolata e di eopupa durano ciascuna molte ore, ed in molti casi è difficile stabilire con sicurezza il momento del loro inizio, resta assai arduo procedere ad un confronto ponderale dei parassiti in tale periodo; basta infatti anche un modesto sfasamento all'atto dei rilievi per ottenere differenze notevoli nei pesi, che pertanto possono mascherare quelle strettamente dipendenti dal-

l'età di contaminazione. Il confronto, invece, si mantiene valido durante il periodo di attività trofica della vittima, e per la sua discreta durata e per il comparativamente modesto incremento ponderale realizzato nel frattempo dal parassita.

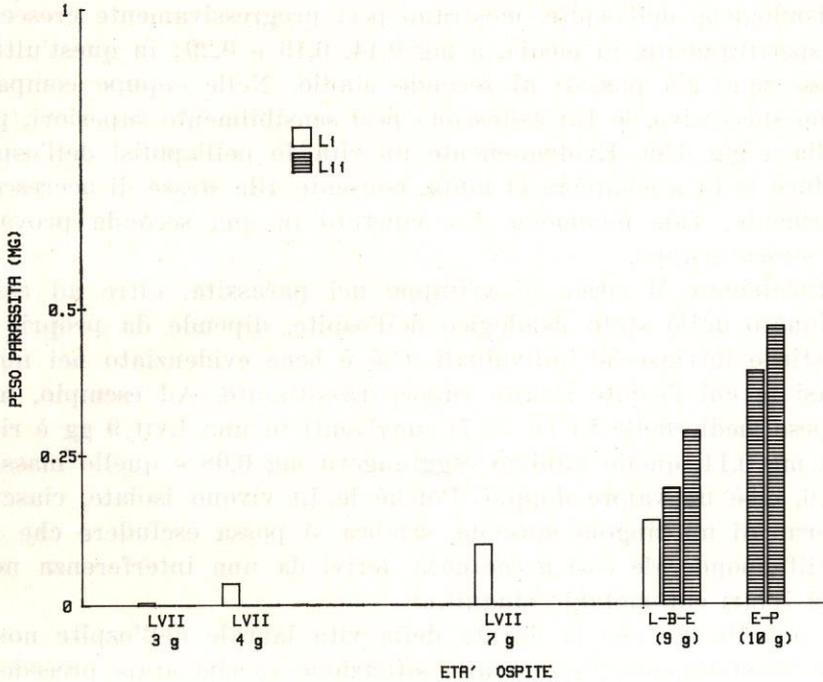


FIG. III

Ritmo di accrescimento delle L₁ di *P. rufifrons* in larve di *G. mellonella* parassitizzate al 3° giorno dell'ultima età (LVII 3gg). Simboli: vedi fig. I; L = LVII; P = pupe.

Growth rate of *P. rufifrons* L₁ in *G. mellonella* larvae parasitized at the 3rd day of final instar (LVII 3gg). Symbols: see fig. I; L = LVII; P = pupae.

Per quanto riguarda il ritmo di accrescimento dell'ospite, si nota un lieve ritardo, mediamente di un giorno, rispetto alle tesi parassitizzate in VI età, nel raggiungimento della maturità larvale.

3. - Ritmo di accrescimento del parassita in ospiti contaminati al 3° giorno dell'ultima età larvale.

Lo sviluppo della L₁ procede assai meno celermente che nella prova precedente, e con un ritmo simile a quello registrato per contamina-

zione di LVI (1). Al solito, il ritmo si accelera poi fortemente al momento della filatura del bozzolo. Al pari delle prove precedenti si verifica uno sfasamento nello sviluppo delle larve dell'ospite, che pure erano state scelte tra quelle passate all'ultima età nel giro di alcune ore. Così, al 9° giorno dall'inizio di questo stadio, coesistono LVII mature o quasi, larve imbozzolate ed eopupe; i parassiti all'interno, sensibili alle variazioni fisiologiche dell'ospite, mostrano pesi progressivamente crescenti, pari rispettivamente, in media, a mg 0,14, 0,19 e 0,29; in quest'ultimo caso essi sono già passati al secondo stadio. Nelle eopupe comparse il giorno successivo, le LII esibiscono pesi sensibilmente superiori, pari in media a mg 0,39. Evidentemente un ritardo nell'apolisi dell'ospite, che induce le LI a compiere la muta, consente alle stesse di accrescersi ulteriormente. Tale fenomeno si è ripetuto in una seconda prova di questo stesso gruppo.

Naturalmente il ritmo di sviluppo del parassita, oltre ad essere condizionato dallo stato fisiologico dell'ospite, dipende da proprie caratteristiche intrinseche individuali. Ciò è bene evidenziato nei numerosi casi in cui l'ospite risulta superparassitizzato. Ad esempio, mentre il peso medio delle LI ($n = 7$) conviventi in una LVII 9 gg è risultato di mg 0,11, quello minimo raggiungeva mg 0,08 e quello massimo mg 0,16, cioè un valore doppio. Poiché le LI vivono isolate, ciascuna all'interno di un singolo muscolo, sembra si possa escludere che una variabilità ponderale così accentuata derivi da una interferenza negativa tra i vari entomofagi coinquilini.

Va sottolineato che la durata della vita larvale dell'ospite non si allunga sensibilmente rispetto alla situazione sperimentale precedente.

4. - Ritmo di accrescimento del parassita in ospiti contaminati al 5° giorno dell'ultima età larvale.

Il ritmo di accrescimento della LI dell'entomofago è in pratica uguale a quello rilevato in ospiti contaminati allo stadio di LVII 3 gg. Così nel primo giorno di vita nella LVII 5 gg, la LI aumenta di 8 volte il proprio peso. Tuttavia, all'imbozzolamento dell'ospite, il livello ponderale raggiunto dalla LI è notevolmente minore. Infatti, quanto più tardiva è la contaminazione della LVII, tanto più bassi sono i pesi raggiunti dal parassita nella larva imbozzolata, e ciò nonostante che, come verrà

(1) Va tuttavia rilevato che l'accrescimento della LI nel primo giorno è notevole, come del resto si è constatato nella prova successiva; il suo peso infatti aumenta di 8-9 volte rispetto a quello iniziale. Tale incremento è tuttavia sensibilmente inferiore a quello realizzato nello stesso periodo nella I prova, dove nel frattempo l'ospite ha compiuto la muta da LVI ad LVII.

riportato più avanti, l'ospite contaminato in fasi avanzate ritardi l'im-pupamento.

Lo stadio di LII viene raggiunto, al solito, nelle eopupe, dopo 7 giorni dalla penetrazione, dunque in un tempo all'incirca uguale a quello impiegato per contaminazioni più precoci. Non si verifica, quindi,

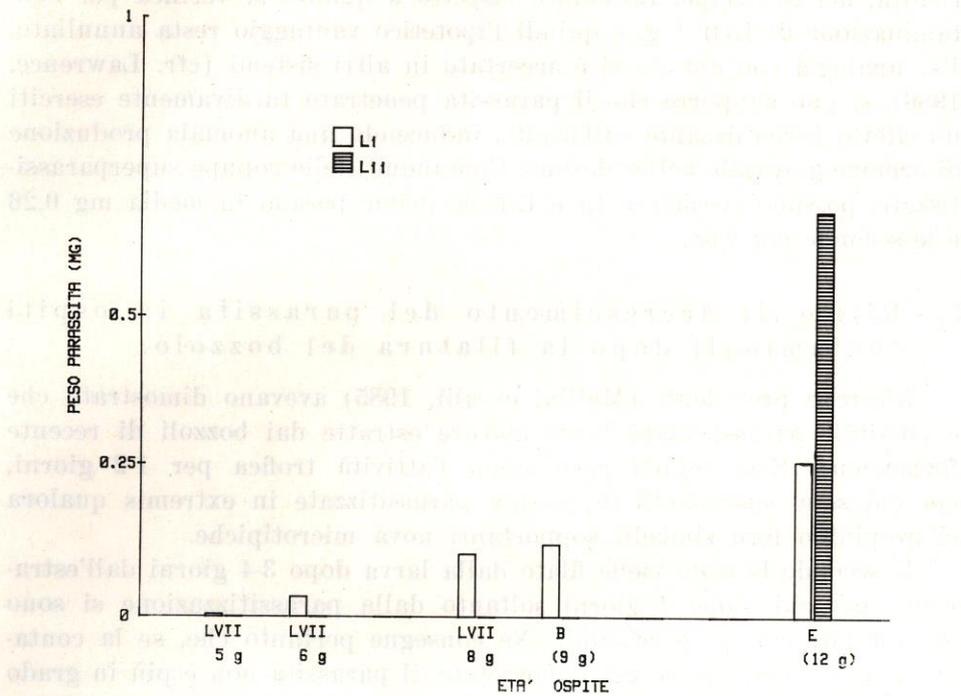


FIG. IV

Ritmo di accrescimento delle L_I di *P. rufifrons* in larve di *G. mellonella* parassitizzate al 5° giorno dell'ultima età larvale (LVII 5gg). Simboli: vedi fig. I.

Growth rate of *P. rufifrons* L_I in *G. mellonella* larvae parasitized at the 5th day of final instar (LVII 5gg). Symbols: see fig. I.

come si poteva supporre, una progressiva accelerazione dello sviluppo del parassita, con l'avanzare dell'età della LVII al momento della contaminazione. Ciò sembra dipendere dal fatto che la durata dello sviluppo dell'ospite contaminato si allunga più o meno sensibilmente, per cui di fatto la larva vittima si mantiene in uno stato fisiologico di immaturità.

Lo stadio di eopupa viene conseguito dall'ospite mediamente dopo 12 giorni di vita all'ultima età larvale, quindi con un ritardo, in LVII, di circa 4 giorni rispetto ai gruppi parassitizzati in LVI. La presenza del parassita tende dunque a rallentare il ciclo; questo fenomeno si

intensifica con l'avanzare dell'età dell'ospite al momento della contaminazione fino a rendersi evidentissimo quando la parassitizzazione cade nelle ultime fasi della vita larvale ⁽²⁾. Tale meccanismo solo in apparenza è utile all'entomofago, allungandogli il tempo disponibile per raggiungere la II età, e cioè lo stadio incaricato di prendere possesso della crisalide; in realtà, però, il suo ritmo di accrescimento risulta, nel contempo, rallentato rispetto a quanto si verifica per contaminazione di LVII 1 g, e quindi l'ipotetico vantaggio resta annullato. Per analogia con quanto si è accertato in altri sistemi (cfr. Lawrence, 1986), si può supporre che il parassita penetrato tardivamente eserciti un effetto juvenalizzante sull'ospite, inducendo una anomala produzione di ormone giovanile nel medesimo. Comunque, nelle eopupe superparassitizzate, possono coesistere LI e LII; le prime pesano in media mg 0,26 e le seconde mg 0,68.

5. - Ritmo di accrescimento del parassita in ospiti contaminati dopo la filatura del bozzolo.

Ricerche precedenti (Mellini et alii, 1985) avevano dimostrato che è possibile parassitizzare larve mature estratte dai bozzoli di recente formazione. Esse infatti riprendono l'attività trofica per 1-2 giorni, per cui sono suscettibili di restare parassitizzate in extremis qualora si propinino loro zimbelli sopportanti uova microtipiche.

Il secondo bozzolo viene filato dalla larva dopo 3-4 giorni dall'estrazione, per cui, dopo 4 giorni soltanto dalla parassitizzazione si sono già formate eopupe e crisalidi. Ne consegue pertanto che, se la contaminazione investe larve già imbozzolate, il parassita non è più in grado di rallentarne il ciclo, come invece si è constatato in modo inequivocabile nella prova precedente. Infatti larve sbozzolate e non contaminate si sono comportate nello stesso modo mantenendo la medesima sequenza temporale.

Nonostante lo scarso tempo disponibile, l'entomofago è in grado ugualmente di attecchire accelerando al massimo il proprio accrescimento; in molti casi, infatti, aumentando di circa 100 volte il proprio peso iniziale, esso riesce, in soli 4 giorni dalla schiusura dell'uovo, a pervenire nel II stadio, contro i 7 impiegati per contaminazione in LVII 5 gg. Si evidenzia così ancora una volta l'effetto fortemente attivante per lo sviluppo del parassita, esercitato dall'ospite nelle fasi che precedono l'impupamento. Anche le fasi preparatorie delle mute larva-

(2) Questo effetto del parassita sull'ospite, per contaminazione in fasi avanzate dell'ultima età larvale, era già stato osservato in un precedente lavoro (Mellini et alii, 1985).

larva, sono, come si è visto, stimolanti per il parassita, però l'effetto si annulla nel successivo stadio larvale; dopo la muta larva-pupa, invece, l'entomofago non subisce più rallentamenti, così che esso può, in tempi brevi, completare lo sviluppo.

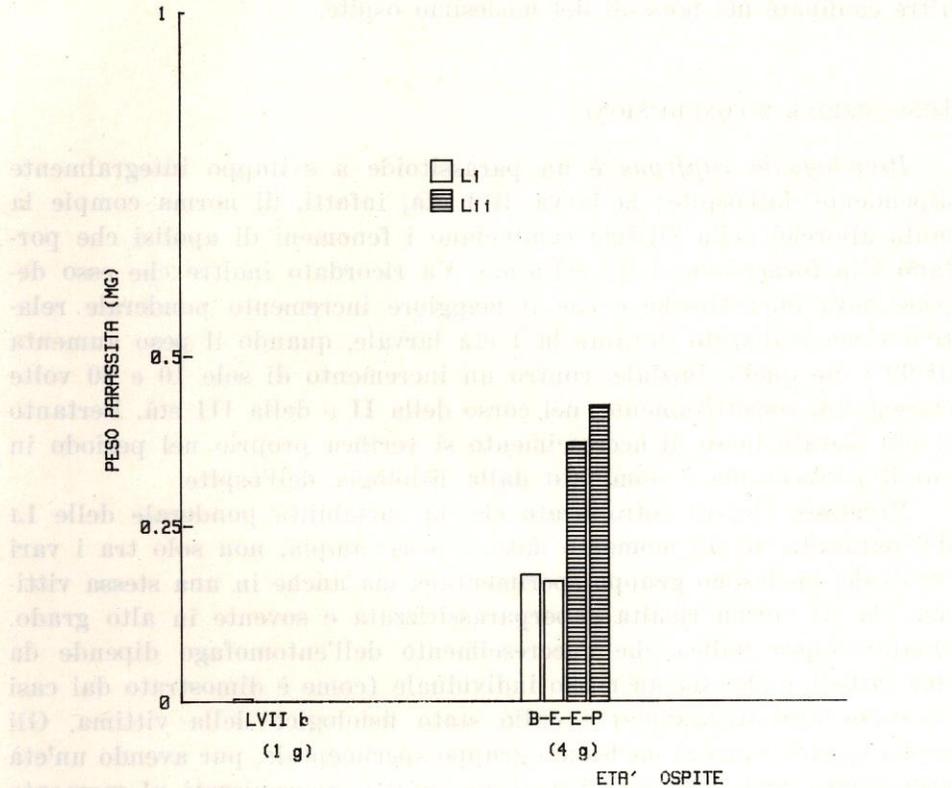


FIG. V

Ritmo di accrescimento delle L_I di *P. rufifrons* in larve di *G. mellonella* parassitizzate dopo l'inizio della filatura del bozzolo, previa estrazione dallo stesso (LVII b). Simboli: vedi figg. I e III.

Growth rate of *P. rufifrons* L_I following parasitization of *G. mellonella* mature larvae from cocoon (LVII b). Symbols: see fig. I and III.

Nelle eopupe coesistono, accanto alle L_{II}, al solito incuneate tra le due cuticole, varie L_I; queste si trovano libere nell'emocele, anziché all'interno dei muscoli ove di regola viene compiuta la muta. Evidentemente l'apolisi dell'ospite le ha mobilitate anzi tempo; rimane tuttavia da chiarire se esse siano in grado di trasferirsi tra le due cuticole dell'eopupa, secondo lo standard comportamentale, garantendosi così il successo. Il loro peso medio (mg 0,18) è all'incirca pari alla metà di quello delle consorelle che hanno compiuto la muta (mg 0,38).

Da notare che, in qualche caso, si sono trovate L1 all'interno delle ghiandole salivari. Tale fenomeno, però, non appare connesso con la tardiva parassitizzazione, poiché casi simili si sono registrati anche nei precedenti gruppi sperimentali. Va rilevato inoltre che il peso della L1 in tale localizzazione aberrante è praticamente uguale a quello delle altre confinate nei muscoli del medesimo ospite.

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Pseudogonia rufifrons è un parassitoide a sviluppo integralmente dipendente dall'ospite; la larva di I età, infatti, di norma compie la muta allorché nella vittima cominciano i fenomeni di apolisi che portano alla formazione della crisalide. Va ricordato inoltre che esso depone uova microtipiche e che il maggiore incremento ponderale relativo viene realizzato durante la I età larvale, quando il peso aumenta di 90 volte quello iniziale, contro un incremento di sole 10 e 20 volte conseguito, rispettivamente, nel corso della II e della III età. Pertanto il più elevato tasso di accrescimento si verifica proprio nel periodo in cui il parassitoide è dominato dalla fisiologia dell'ospite.

Premesso ciò, va sottolineato che la variabilità ponderale delle L1 del parassita, in un momento dato, è assai ampia, non solo tra i vari ospiti del medesimo gruppo sperimentale, ma anche in una stessa vittima, che di norma risulta superparassitizzata e sovente in alto grado. Quanto sopra indica che l'accrescimento dell'entomofago dipende da due fattori, e cioè da un ritmo individuale (come è dimostrato dai casi di superparassitizzazione) e dallo stato fisiologico della vittima. Gli ospiti appartenenti al medesimo gruppo sperimentale, pur avendo un'età cronologica pressoché identica (sono infatti sincronizzati al momento del passaggio da LVI a LVII, quando vengono scelti per la sperimentazione), non hanno la stessa età fisiologica, com'è provato dal fatto che il raggiungimento dello stato di eopupa, il quale rappresenta un momento cruciale per la vita dell'antagonista, avviene in tempi diversi sfasati di 1-2 giorni.

Per questi motivi è difficile delineare con esattezza il ritmo di accrescimento delle L1 del parassita in relazione allo stadio in cui l'ospite viene contaminato. Ciò nonostante è possibile affermare quanto segue.

Nel caso in cui l'ospite venga parassitizzato nel penultimo stadio larvale, la L1 realizza un rapido incremento ponderale in concomitanza con la muta della vittima ad LVII, ma poi, durante tale stadio, segue una « lunga » fase di crescita lenta fino a quando l'ospite non ha raggiunto la maturità larvale, allorché subentra di nuovo un accrescimento rapidissimo nelle larve imbozzolate. E' pertanto evidente come le mute dell'ospite stimolino lo sviluppo dell'entomofago, mentre i pe-

riodi di intermuta lo rallentino. E' vero che, nella LVII, già al 2° giorno l'ormone giovanile è sceso a livelli minimi, ma è probabile che l'effetto ritardante da esso esercitato sull'antagonista si prolunghi alquanto, forse in relazione ai tempi necessari per la sua demolizione nel medesimo.

Nel caso invece che la parassitizzazione coinvolga larve dell'ultima età al 1° giorno, l'accrescimento della LI procede in modo sostenuto durante tutto l'ultimo stadio larvale dell'ospite. Se la contaminazione cade su LVII 3 gg e su LVII 5 gg, il ritmo di crescita della LI dell'entomofago, anziché ulteriormente accelerato, come pareva lecito attendersi, risulta rallentato, seguendo un modello simile a quello già illustrato nel caso di parassitizzazione di LVI; si accelera poi, come di norma, alle soglie dell'imbozzolamento dell'ospite. La muta della vittima risulta agire, al solito, come fattore attivante.

Nel caso, infine, di larve parassitizzate dopo la filatura del bozzolo, previa loro estrazione e riesumazione di un breve periodo di attività trofica, la crescita delle LI procede in modo estremamente celere sin dall'inizio, così che, nel giro di soli 4 giorni, molte di esse riescono a raggiungere la II età.

In pratica, dunque, l'accrescimento delle LI di *P. rufifrons* non subisce un vero e proprio arresto in attesa che l'ospite costruisca il bozzolo, come affermato da Baronio e Senhal (1980), ma procede con vario ritmo, lento o sostenuto, in rapporto all'età in cui la larva di *G. mellonella* viene parassitizzata.

Tentiamo ora di interpretare i ritmi di accrescimento delle LI in base al bilancio ormonale dell'ospite negli ultimi due stadi larvali. Secondo il grafico presentato da Hsiao e Hsiao (1977) sulle variazioni del bilancio endocrino in *G. mellonella* con l'avanzare dello sviluppo larvale, la LI di *P. rufifrons* penetrata in LVI viene a trovarsi in presenza di alti livelli di ormone giovanile e ad un picco di ecdisone nel giorno che precede la muta ad LVII, in concomitanza del quale subisce un forte incremento ponderale. Nella LVII, fin dall'inizio, l'ecdisone si trova a valori minimi, mentre l'ormone giovanile vi scende nei due giorni successivi; in tale situazione lo sviluppo della LI risulta rallentato per accelerare poi nella larva matura e nella eopupa quando il tasso di ecdisone è in rapida ascesa.

La LI penetrata in LVII 1 g si trova in presenza di livelli di ormone giovanile (O.G.) in rapido declino e di ecdisone a livelli assai bassi e il suo accrescimento procede a ritmo costante ed abbastanza sostenuto per poi accelerare nelle larve imbozzolate. La LI penetrata in LVII 3 gg, quando entrambi i suddetti ormoni si trovano ai livelli minimi, si accresce con un ritmo piuttosto lento come per attacchi su LVI. La LI penetrata in LVII 5 gg, quando il livello di ecdisone comincia ad

innalzarsi, mentre quello dell'O.G. continua a mantenersi sui valori più bassi, si accresce all'incirca con lo stesso ritmo rallentato.

A questo punto è però necessario precisare che il bilancio ormonale prospettato da Hsiao e Hsiao (1977), per larve non sottoposte a parassitizzazione, non può ritenersi pienamente valido per forme parassitizzate. E' noto infatti che in vari sistemi ospite-parassita l'entomofago esercita un effetto juvenalizzante sulla vittima (Lawrence, 1986). Del resto la stessa *G. mellonella*, specialmente se parassitizzata nell'ultimo periodo della vita larvale, prolunga di alcuni giorni la durata dell'ultimo stadio. Ciò evidentemente complica il quadro sopra prospettato, con relative ripercussioni a catena sulla larveta endofaga. Così il ritmo di sviluppo della L_I, per parassitizzazione di L_{VII} in fasi avanzate, rallenta, anziché accelerare, come farebbe supporre invece il bilancio endocrino che incomincia ad instaurarsi negli individui non contaminati; ciò dipende, verosimilmente, da un innalzamento, provocato dal parassita, dell'O.G., come pare dimostrato dal fatto che contemporaneamente si allunga la durata dello stadio larvale dell'ospite ⁽³⁾. Solo nelle larve contaminate dopo l'imbozzolamento il ritmo risulta sempre fortemente accelerato.

Comunque, tutto ciò sembra confermare che l'O.G. dell'ospite esplica un'azione rallentante la crescita del parassita e l'ecdisone una attivante. L'entomofago ha dunque un suo proprio ritmo di accrescimento, quale ci potrebbe essere indicato, se esso non interferisse sull'ospite, dalla prova di contaminazione di L_{VII} 3 gg, quando entrambi i suddetti ormoni si trovano in *G. mellonella* ai livelli più bassi e tra loro « equivalenti »; orbene, tale ritmo viene semplicemente influenzato dal bilancio ormonale dell'ospite, nel senso che viene rallentato dall'O.G. ed accelerato dall'ecdisone, come del resto era stato prospettato nel lavoro generale di Mellini (1983) sulle influenze esercitate, per via ormonale, dell'ospite sull'accrescimento dell'antagonista.

Ma accanto agli effetti esercitati dall'ospite sul ritmo di sviluppo del parassita, si manifestano quelli indotti dal parassita sull'ospite. Dindo (1983) ha osservato che se la contaminazione cade sulle L_{VI} l'impupamento della vittima risulta anticipato. Nella presente ricerca è emerso che, parassitizzando L_{VII} 5 gg, l'imbozzolamento viene invece posticipato di 3 gg rispetto a contaminazioni in fasi anteriori. Ne consegue pertanto che l'effetto esercitato dal parassita sul ritmo di sviluppo

(3) Sakurai (1984), riferendosi a larve dell'ultima età di *Bombyx mori* L., ritiene che titoli di O.G. superiori al normale inibiscano la secrezione sia dell'ormone protoracotropo che dell'ecdisone. Similmente Senhal et alii (1986), sperimentando su *Galleria mellonella*, concludono che l'O.G. causa una interruzione nel ciclo di produzione degli ecidisteroidi e di conseguenza un allungamento nella durata dell'ultimo stadio larvale.

dell'ospite non è univoco, ma varia in funzione dello stadio che ha subito la parassitizzazione.

In conclusione, le influenze esercitate dal parassita sul ritmo di accrescimento dell'ospite, e per di più il fatto che esse siano differenziate in relazione allo stadio di contaminazione, rendono più complesso il quadro che si è voluto delineare, ma con tutto ciò non sembra scalfita l'attendibilità delle conclusioni cui siamo pervenuti.

RIASSUNTO

Sono stati sottoposti a parassitizzazione, separatamente, gruppi di larve di *Galleria mellonella* di penultima età (LVI) e di ultima età in varie fasi di sviluppo (LVII 1 giorno, LVII 3 giorni, LVII 5 giorni e LVII mature estratte dai bozzoli). Il ritmo di accrescimento delle L_I del parassita *Pseudogonia ruffrons* (che aumentano di circa 90 volte il loro peso nel corso di questo stadio) è stato determinato mediante periodiche dissezioni di campioni prelevati dalle varie categorie di ospiti.

Quando la contaminazione viene effettuata su LVI, la L_I del parassita presenta un ritmo di crescita rapido in corrispondenza della muta dell'ospite ad LVII, cui segue un «lungo» periodo di sviluppo lento, fino a quando l'ospite non ha raggiunto la maturità larvale. Quando la contaminazione cade su LVII 1 g, il ritmo delle L_I risulta invece uniformemente sostenuto, per accelerare, al solito, ulteriormente, all'approssimarsi dell'imbozzolamento. Se la parassitizzazione inizia su LVII 3 gg e LVII 5 gg, il ritmo di crescita della L_I dell'entomofago è lento, seguendo un modello assai simile a quello illustrato nel caso di contaminazione di LVI. Tale fenomeno, per il vero inatteso, va posto in relazione col fatto che la durata dello sviluppo delle LVII parassitizzate in queste fasi tende ad allungarsi notevolmente. Pertanto il parassita, come è stato dimostrato in altri sistemi, provocherebbe un effetto juvenalizzante a carico della vittima, e tale effetto finisce col ripercuotersi negativamente sul ritmo di crescita dello stesso parassita. Nel caso di contaminazione di larve estratte dai bozzoli, il ritmo di sviluppo delle L_I è rapidissimo, per cui esse compiono la muta dopo 4 giorni soltanto dalla penetrazione, sfruttando il tempo resosi disponibile grazie ad una breve ripresa dell'attività trofica dell'ospite (che consente la contaminazione) ed alla filatura del nuovo bozzolo. Come di norma, infatti, il passaggio ad L_{II} avviene nelle eopupe dell'ospite in fase di apolisi.

In conclusione, il ritmo di accrescimento delle L_I del parassita dipende da caratteristiche proprie (come è dimostrato dalla notevole variabilità ponderale delle L_I presenti in vittime superparassitizzate) e dal ritmo di sviluppo dell'ospite; questo però viene a sua volta alterato dalla presenza delle L_I endofaghe, ed in particolare sensibilmente rallentato per penetrazioni in fasi avanzate dell'ultima età, per cui il ritmo di crescita delle L_I resta a sua volta modificato dagli effetti che esse stesse hanno indotto nell'ospite. Tutto ciò dimostra la complessità dei rapporti fisiologici che si instaurano tra i due simbiotici, date le reciproche influenze, con ripercussioni a catena, che vengono a manifestarsi nel sistema.

Effects of host age at parasitization on growth rate of parasite first instar larvae in the system *Galleria mellonella* L. - *Pseudogonia rufifrons* Wied.
(Lep. Galleriidae - Dipt. Tachinidae)

S U M M A R Y

Growth rate of first-instar larvae (L_I) of *Pseudogonia rufifrons*, a solitary larval-pupal tachinid parasite, varies according to age at parasitization of the host, *Galleria mellonella*.

Groups of larvae of the penultimate instar (L_{VI}) and of different ages of the final instar (L_{VII} — namely 1 day, 3 days, 5 days and mature larvae from cocoon — were separately parasitized.

Growth rate of parasite L_I was determined by periodically dissecting hosts of each age class. During the first larval instar, the parasite weight increases 90 times on average.

In larvae parasitized in the penultimate instar, parasite L_I undergo rapid growth in synchrony with host moulting to final instar. Parasite growth is then slowed, up to host mature stage (fig. I).

In larvae parasitized at the 1st day of final instar, parasite L_I grow fast and continuously up to host cocoon spinning, when their growth is accelerated further on (fig. II).

When parasitization occurs at the 3rd or at the 5th day of final instar, growth patterns of parasite L_I are similar to the one resulting from parasitization in the penultimate instar (fig. III and IV). This unexpected phenomenon can be related to marked slowing of larval development of hosts parasitized at the 3rd and 5th day of final instar. As it was demonstrated in other host-parasite systems, *Pseudogonia rufifrons* probably induces a juvenilizing effect in the host. Such effect negatively affects growth rate of parasite itself.

Parasitization of mature larvae from cocoon results in a very fast developmental rate of tachinid L_I (fig. V). Host contamination is possible because larvae from cocoon restart feeding for a short time. They spin the new cocoon about 3-4 days after. At that time, parasite larvae undergo moult to the second instar. As a rule the latter happens during apolysis of host eopupae, independently of host age at parasitization.

We can conclude that growth rate of tachinid L_I depend on both their own features — as it is proved by the great weight variability of parasite larvae from super-parasitized host — and host development. This is affected by the parasite larval activity, i.e. slowed when parasitization occurs in late host stages. Therefore, growth rate of parasitoid larvae is influenced also by the effects they themselves induce in the host.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- BARONIO P., SEHNAL F., 1980. — Dependence of the parasitoid *Gonia cinerascens* on the hormones of its lepidopterous hosts. - *J. Insect Physiol.*, 26: 619-626.
- BOLLENBACHER W. E., ZVENKO H., KUMARAN A. K., GILBERT L. I., 1978. — Changes in ecdysone content during postembryonic development of the wax moth, *Galleria mellonella*: the role of the ovary. - *Gen. Comp. Endocrin.*, 34: 169-179.
- DINDO M. L., 1983. — Effetti indotti dai Ditteri Tachinidi nei loro ospiti. Il caso della coppia *Galleria mellonella* L. - *Gonia cinerascens* Rond. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 37: 137-155.

- HSIAO T. H., HSIAO C., 1977. — Simultaneous determination of molting and juvenile hormone titers of the greater wax moth. - *J. Insect Physiol.*, 23: 89-93.
- LAWRENCE P., 1986. — Host-parasite hormonal interactions: an overview. - *J. Insect Physiol.*, 32: 295-298.
- 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. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 38: 135-166.
- MELLINI E., BORGATTI M., BRATTI A., 1984. — Sulla idoneità di *Galleria mellonella* L. nei confronti del parassitoide *Pseudogonia ruffrons* Wied., penetrato durante le ultime fasi della vita larvale dell'ospite. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 39: 161-186.
- MELLINI E., 1985. — Importanza dello stadio postembrionale degli ospiti olometabolici, al momento dell'attacco, per la biologia degli Imenotteri parassiti. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 40: 13-49.
- MELLINI E., 1986. — Importanza dello stadio dell'ospite, al momento della parassitizzazione, per la biologia dei Ditteri Larvevoridi. - *Frustula Entomologica*, N.S., 7-8: 395-419.
- MELLINI E., CAMPADELLI G., 1986. — Sulla distribuzione delle larve di prima e di seconda età di *Pseudogonia ruffrons* Wied., rispettivamente nelle larve e nelle eopupe di *Galleria mellonella* L. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 40: 151-166.
- PEFEROEN M., DE LOOF A., 1979. — The juvenile hormone titer in *Galleria mellonella*. - *Ann. Soc. r. Zool. Belg.*, 109: 87-90.
- SAKURAI S., 1984. — Temporal organization of endocrine events underlying larval-pupal metamorphosis in the silkworm, *Bombyx mori*. - *J. Insect Physiol.*, 30: 657-664.
- SEHNAL F., DELBECQUE J.-P., MAROY P., MALA J., 1986. — Ecdysteroid titres during larval life and metamorphosis of *Galleria mellonella*. - *Insect Biochem.*, 16: 157-162.