

EGIDIO MELLINI

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

Importanza dell'età dell'uovo, al momento della parassitizzazione, per la biologia degli Imenotteri oofagi

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

INTRODUZIONE

Le uova, pure mantenendo generalmente costanti le dimensioni e le caratteristiche esterne, col procedere della embriogenesi, cambiano drasticamente, ed in modo rapido, la compagine interna a livello strutturale, fisiologico e biochimico; è naturale quindi che i loro parassiti possano risentirne in maniera più o meno profonda.

Da uno stadio iniziale di uovo pressoché indifferenziato, si passa infatti, in breve tempo, alla formazione di tessuti e di organi, per cui l'endofago viene a trovarsi di fronte a situazioni notevolmente diverse in relazione al momento in cui è penetrato nonché col procedere del proprio sviluppo. Peraltro le femmine di varie specie oofaghe, mediante l'iniezione di particolari secreti, arrestano l'embriogenesi, ovvero, con movimenti ad hoc dell'ovopositore inserito, spesso sconvolgono ed uccidono il giovane embrione che si sta sviluppando, per cui di fatto l'accrescimento del parassita può avvenire, fin dagli esordi, a spese di un organismo privo di vita. A questo proposito si fa notare come le tecniche di produzione dei parassitoidi su diete artificiali abbiano dato, proprio in riguardo alle specie oofaghe, i risultati migliori, talché le uova artificiali sono non di rado utilizzate per la loro moltiplicazione.

L'ospite allo stato di uovo è dunque, per molti versi, paragonabile all'ospite nello stato di pupa; infatti questi stadi, oltre ad essere caratterizzati da una durata relativamente breve, rappresentano, entrambi, dei sistemi chiusi, cioè svincolati da apporti energetici esterni, ma in compenso caratterizzati da un eccezionale dinamismo fisiologico ed ontogenetico che porta, in breve tempo, alla costruzione di un nuovo organismo, partendo da materiali relativamente poco differenziati. Per queste loro peculiarità essi si contrappongono agli ospiti negli stadi

di larva nonché di neanide e ninfa, contraddistinti invece da un rapido accrescimento somatico e per contro da una certa stabilità fisiologica, quando se ne escludano le fasi finali.

Come per gli altri parassitoidi, anche la bibliografia concernente le forme oofaghe è esorbitante e comunque tale da non poter essere passata integralmente in rassegna. Ci si è pertanto limitati ad esaminare la letteratura dell'ultimo ventennio, ritenendo che essa potesse fornire materiale sufficiente per illustrare, sia pure a grandi linee, il tema qui trattato.

Il presente lavoro, quarto della serie, viene a completare lo studio generale sull'importanza dell'età di contaminazione degli ospiti, dei vari ordini e nei diversi stadi, per la biologia dei parassitoidi tanto Imenotteri che Ditteri Larvevoridi. Per i contributi precedenti vedasi Mellini (1985 e 1986).

1. - ACCETTABILITÀ DELL'OSPITE.

Di solito l'accettabilità, da parte delle femmine dei Terebranti oofagi, varia con l'età delle uova ospiti (1).

Sovente essa diminuisce gradatamente con l'avanzare dell'embriogenesi, come si è riscontrato per certi Tricogrammatidi quali *Trichogramma minutum* Ril. (Dolphin et alii, 1971) e *T. prope californicum* (Nagak.-Nagaraya) (Juliano, 1982), per alcuni Mimaridi come *Patasson lameerei* (Debauche) (Leibee et alii, 1979) (2), e per certi Scelionidi quali *Telenomus fariai* Costa Lima (Rabinovich, 1970) e *T. heliothidis* Ashm. (Strand e Vinson, 1983).

In altri casi, invece, essa termina bruscamente; ad esempio le femmine di *Trichogramma evanescens* Westw. depongono indifferentemente nelle uova di 1-4 giorni dei Piralidi *Ephestia kuehniella* Z. e *Ostrinia nubilalis* Hb., ma tendono a scartare, completamente o quasi, quelle di

(1) Merita ricordare che, occasionalmente, le uova possono essere attaccate con successo anche da specie evolventisi di norma in stadi postembrionali immobili, come quelli degli Aleirodidi e delle Diaspidine. Viggiani e Currado (1976), oltre a ricordare i rari reperti della bibliografia, segnalano il nuovo caso dell'afelinide *Cales noacki* How., nemico dell'aleirodide *Aleurotrixus floccosus* Mask., ottenuto da uova del notodontide *Phalera bucephala* L. Va aggiunto che, per converso, specie tipicamente oofaghe possono attaccare efficacemente anche stadi postembrionali. Dimostrativo è il caso illustrato da Strand e Vinson (1984) in riguardo a *Trichogramma pretiosum* Ril. quando attacca le uova di *Heliothis virescens* (F.); se queste ospitano già L_{II} finali o L_{III} dello scelionide *Telenomus heliothidis*, le femmine ovidepongono al loro interno, così che la prole, in tali casi, si comporta da iperparassita.

(2) L'intensità dell'attacco alle uova di un giorno è però modesta; le femmine infatti preferiscono rivolgersi a quelle che hanno già virato dal giallo al nero.

5-6 giorni anche se, in mancanza degli stadi preferiti, possono ovideporre persino in uova prossime alla schiusa (Benoit e Voegelé, 1979).

La durata dell'accettabilità, nei confronti di un dato oofago, può variare con la specie ospite. Secondo Parker e Pinnell (1974) *T. evanescens*, sul nottuide *Trichoplusia ni* (Hb.), depone in alta misura nelle uova giovani emesse da non più di 24 ore, nonché in quelle di 3 giorni, e meno in quelle di età intermedia, mentre in *Pieris rapae* (L.) il ritmo di ovideposizione decresce costantemente col procedere della embriogenesi.

Va soggiunto che l'accettabilità, in funzione temporale, può variare non solo in rapporto alla specie ospite, ma anche in relazione al ceppo di provenienza dell'oofago. Dimostrative al riguardo sono le esperienze di Brand et alii (1984) con *T. evanescens* su *Pieris brassicae* L., *P. rapae* e *Mamestra brassicae* L.; il ceppo di Wageningen accetta indifferentemente le uova di qualsiasi età delle tre specie, mentre quello della Francia settentrionale attacca in misura decrescente con l'età quelle di *M. brassicae*, ed il ceppo della Moldavia tende a preferire, di *P. brassicae* e *P. rapae*, le uova giovani.

L'accettabilità può inoltre variare in rapporto alla densità di popolazione dei due simbionti; ad es. nel sistema *Cydia pomonella* (L.) - *T. minutum*, aumentando quella del parassita sono fortemente colpite anche le uova di 3 giorni, mentre a bassa densità del medesimo sono preferite quelle di 1-2 giorni (Yu et alii, 1984).

Poiché le possibilità di sviluppo delle larvette endofaghe spesso diminuiscono con l'avanzare dell'età delle uova, viene dunque a realizzarsi una più o meno perfetta corrispondenza tra il comportamento delle femmine ovideponenti e le esigenze delle loro larve, con conseguente vantaggio per la specie entomofaga. Sovente accettabilità e idoneità dell'ospite vanno, pertanto, di pari passo, come si è del resto accertato in riguardo ai parassiti di stadi postembrionali. Naturalmente non mancano eccezioni. Ad esempio, lo scelionide *Telenomus remus* Nixon attacca le uova del nottuide *Spodoptera littoralis* Bois. in tutte le fasi dell'embriogenesi, mentre le sue larvette riescono a svilupparsi soltanto nelle uova di età inferiore alle 42 ore; in quelle di 43-70 ore, infatti, il parassita soccombe assieme all'ospite (Gerling e Schwartz, 1974) ⁽³⁾. Anche per *T. heliothidis* l'accettabilità delle uova di *Heliothis virescens* si estende su un arco della embriogenesi più ampio di quello dell'idoneità, che decade assai prima (Strand e Vinson, 1983).

(3) Per questa sua incapacità a distinguere le uova idonee (oltre che ad evitare il superparassitismo, pur essendo specie solitaria), i suddetti Autori la considerano una forma primitiva che conserva ancora comportamenti dannosi per la specie.

Osservazioni simili sono state fatte anche da Bustillo e Drooz (1977) per *Telenomus alsophilae* Vier., le cui femmine depongono nelle uova del geometride *Oxydia trychiata* (Guenée) fino a tutto il VI giorno dalla loro emissione (sugli 8 gg che dura l'incubazione), pure risultando la produzione degli adulti dell'entomofago già dimezzata a partire dal II giorno e con forte e progressivo declino in quelli successivi. Peraltro dal punto di vista pratico del contenimento del fitofago nell'immediato, c'è da rilevare che non tutta l'attività del parassita va perduta, in quanto le uova attaccate finiscono comunque col morire anche se in esse l'antagonista non riesce a svilupparsi. Pure Eichhorn e Pschorn-Walcher (1976) riportano che alcuni oofagi nemici dell'imenottero *Diprion pini* (L.), tra cui prevale *Achrysocharella ruforum* Krausse, attaccano le uova del sinfite dal momento dell'emissione fino alla schiusa, mentre possono svilupparsi quasi esclusivamente in uova che non abbiano superato la I metà dell'embriogenesi. Tuttavia, ripetiamo, spesso esiste una concordanza, anche se tendenziale, tra accettabilità e idoneità come per il tricogrammatide *Oligosita utilis* Kow., nel coleottero *Promecotheca reichei* Baly, il quale, pure attaccando le uova di tutte le età, mostra una spiccata preferenza per quelle deposte da poco, e correlativamente può svilupparsi solo nelle uova durante i primi due terzi dell'incubazione (Taylor, 1937). Va inoltre sottolineato che sovente l'aggressione su stadi inidonei viene effettuata solo in carenza di quelli ottimali.

Per quanto poco comunemente, in altri sistemi vengono preferite le uova « vecchie »; così le femmine di *Tetrastichus asparagi* Crawf. e *Tetrastichus* sp. scelgono, per la ovideposizione, uova di Crisomelidi in età avanzata ⁽⁴⁾, rispettivamente di *Crioceris asparagi* L. e di *C. duodecimpunctata* L., mentre riservano quelle giovani per nutrirsi direttamente; in tal modo viene evitata la competizione tra stadi diversi dello stesso parassitoide (Alphen, 1980) ⁽⁵⁾. Va rilevato che, invece, l'attacco su stadi avanzati dell'ospite è frequentemente condotto dai parassiti di stadi postembrionali, ed in particolare da quelli a sviluppo indipendente (continuo), che in tal modo riescono ad assicurare una maggiore massa trofica alla loro prole. Nel caso degli oofagi, come del resto per le forme nemiche di pupe, tale strategia non avrebbe senso, restando praticamente costante nel tempo la quantità di pabulum (tuorlo + embrione) offerto dalla vittima.

Mentre per certi oofagi la vitalità dell'uovo non è una condizione necessaria per la sua accettabilità (cfr., ad esempio, Voegelé et alii,

(4) Talora, quando le uova scarseggiano, possono ovideporre addirittura nelle giovani larve.

(5) L'Autore fa notare che tale diversificazione di attacco è stata riscontrata anche in riguardo ai parassiti di stadi postembrionali di eterometaboli.

1974), per altri invece essa appare indispensabile. Così le femmine dello scelionide *Gryon gnidus* (Nixon) non depongono nelle uova del pentatomide *Acanthomia tomentosicollis* (Stal) uccise col freddo o con radiazioni atomiche, ovvero semplicemente non fecondate (Egwuatu e Taylor, 1977). Ma la risposta, anche a questo proposito, varia persino nell'ambito della stessa famiglia di Terebranti, dato che altre specie, citate dai suddetti Autori, depongono e si sviluppano in uova morte.

L'accettabilità può dipendere dalla consistenza del corion. Così Leibe et alii (1979), notata, col procedere dell'età, la solita caduta nelle percentuali di parassitizzazione delle uova del cureulionide *Sitona hispidulus* (F.) ad opera del mimaride *Patasson lameerei*, ne indicano la causa nel progressivo indurimento del corion che ostacola l'inserimento della terebra da parte dell'antagonista.

Da notare, infine, che le femmine di certe specie accettano, per la puntura, le uova di tutte le età ma, poi, ovidepongono soltanto in quelle che non hanno oltrepassato un certo stadio, come succede, ad esempio, per *Trichogramma minutum* (Marston e Ertle, 1969).

2. - IDONEITÀ DELL'OSPITE.

Nel presente paragrafo, come nei precedenti lavori di questa serie, attribuiamo al concetto di idoneità, al fine di semplificare la trattazione, un significato restrittivo, limitandoci a considerare la possibilità, per l'ospite, di consentire lo sfarfallamento dei parassiti, indipendentemente dalle loro caratteristiche biologiche. In realtà la caduta dell'idoneità prima di tradursi drasticamente nella morte degli antagonisti, si manifesta per gradi attraverso un progressivo deterioramento nei loro parametri vitali, come viene prospettato nei paragrafi successivi.

In molti sistemi l'idoneità diminuisce fortemente e progressivamente, fino ad annullarsi, o quasi, col procedere della embriogenesi al momento della parassitizzazione, sebbene la larveta endofaga possa attaccare, come accade per i *Trichogramma* Westw. (Benoit e Voegelé, 1979), tanto il vitello quanto l'embrione. Questo modello di caduta progressiva è stato riscontrato e studiato in molte specie appartenenti a varie famiglie di Terebranti: Tricogrammatidi (*Trichogramma evanescens*, cfr. Benoit e Voegelé, 1979; *T. prope californicum*, cfr. Juliano, 1982; *T. japonicum* Ashm., cfr. Navarajan, 1979; *T. cacociae* March., cfr. Reznik e Umarova, 1985), Mimaridi (*Anaphes ovijentatus* Crosby-Leon, cfr. Stoner e Surber, 1969), Scelionidi (*Telenomus fariae*, cfr. Rabinovich, 1970; *T. alsophilae*, cfr. Bustillo e Drooz, 1977; *Trissolcus basalis* Woll., cfr. Powell e Shepard, 1982). Tale nozione è largamente acquisita ed applicata, tant'è vero che molti Autori, nelle tecniche di moltiplicazione degli oofagi, utilizzano di norma uova deposte da 1-2 giorni.

Bisogna peraltro ricordare che in vari casi l'embrione viene ucciso, o comunque il suo sviluppo arrestato ad opera dei secreti iniettati dalle femmine dei Terebranti, anche immediatamente prima dell'ovideposizione, come succede per lo scelionide *Telenomus heliothidis* nel nottuide *Heliiothis virescens* (Strand et alii, 1980), per cui l'endofago si trova di fatto ad evolversi in un ospite morto e quindi sottratto alle influenze dell'eccezionale dinamismo fisiologico che caratterizza l'embriogenesi. L'interruzione dello sviluppo, ad opera degli adulti del parassitoide o delle loro larvette in accrescimento, nonché la necrosi dei tessuti embrionali, determinata dagli enzimi emessi dai teratociti nel caso degli Scelionidi (Strand, 1984), appaiono, secondo i suddetti Autori, fenomeni utili, o addirittura indispensabili per alcuni Tricogrammatidi e Scelionidi, data la modesta durata dello stadio di uovo, che, lasciando sgusciare in breve tempo il giovane, diverrebbe inidoneo per il parassita evolventesi al suo interno. Anche per le specie oofaghe valgono, dunque, le stesse regole valide per molti Terebranti infeudati a stadi postembrionali.

Il problema di effettuare un attacco precoce viene risolto brillantemente dalle femmine delle specie foretiche, le quali si aggrappano alle femmine dell'ospite facendosi trasportare; grazie a questa strategia esse sono sempre pronte ad aggredire le uova fin dal momento della loro emissione (Clausen, 1976; Bin, 1985).

La capacità di arrestare l'embriogenesi non sembra indispensabile, oltre che per le suddette specie, anche per quelle le cui femmine mostrano una spiccata preferenza per le uova da poco deposte. Comunque, negli altri casi, tale abilità è molto vantaggiosa, perché consente il successo del parassitismo durante gran parte dello sviluppo embrionale. In conclusione, data la breve durata di questo stadio, è importante, per l'entomofago, assicurarsi che l'uovo non passi in una fase non idonea per il proprio sviluppo e ciò è ottenuto almeno in 2 modi: a) scelta rigorosa da parte delle femmine di uova giovani, b) iniezione di sostanze o comunque azioni meccaniche atte a bloccare i processi dell'embriogenesi. Tali sostanze, nelle femmine di *Telenomus heliothidis*, sarebbero incluse entro vescichette, contenenti materiali proteici, presenti nel citoplasma delle cellule epiteliali dell'ovidutto comune; esse sono in grado di prevenire la schiusa delle uova di *Heliiothis virescens* se iniettate entro 62 ore dalla deposizione (Strand et alii, 1980).

Oltre al suddetto modello di variazione dell'idoneità nel tempo, ve ne sono altri che tentiamo di definire qui di seguito.

Per certi oofagi l'idoneità dell'uovo permane nel corso della I metà dell'embriogenesi per annullarsi totalmente nella seconda, come si verifica per lo scelionide *Telenomus utahensis* Ashm. nel pentatomide *Chlorochroa sayi* Stal (Jubb e Watson, 1971) e per i confamiliari *Trissolcus*

bodkini (J. C. Crawf.) e *Phanuropsis semiflaviventris* Gir. (che sostano in prossimità delle femmine ovideponenti del pentatomide *Antiteuchus tripterus limbiventris* Ruckes) (Eberhard, 1975), ovvero per decrescere rapidamente, come accade per *Trichogramma minutum* nel gelechiide *Sitotroga cerealella* (Oliv.) e nel tortricide *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Houseweart et alii, 1983).

Per altre specie di parassiti le uova dell'ospite appaiono adatte, in egual misura per l'ovideposizione e lo sviluppo, durante quasi tutta l'embriogenesi; la caduta di idoneità si manifesta solo nel giorno precedente la schiusa, quando le caratteristiche morfologiche del capo del nascituro sono ormai evidenti, come avviene per *Trichogramma evanescens* allorché si evolve a spese del piralide *Cadra cautella* (Walk.) (Lewis e Redlinger, 1969). La stessa forma su altri due Piralidi, *Ephestia kuehniella* e *Ostrinia nubilalis*, può, in mancanza di uova giovani, svilupparsi anche in quelle prossime alla schiusa, comportandosi come ectofaga (rispetto all'embrione) nel I caso, ovvero da endofaga nel secondo (Benoit e Voegelé, 1979). Per *T. minutum*, in *Choristoneura fumiferana*, la caduta delle percentuali di parassitizzazione è anticipata al terzultimo giorno (sugli 8 impiegati nell'embriogenesi), ma sporadici sfarfallamenti si verificano anche dalle uova contaminate nei giorni successivi (Housewearth et alii, 1982). Nel caso di *Trissolcus* prope *aloyisabaudiae* (Fouts), nemico del pentatomide *Bathycoelia thalassina* (Herr.-Schaeff.), le percentuali di parassitizzazione, che si mantengono prossime o toccano il 100% in uova di 1-4 giorni, addirittura si azzerano in quelle di 5 gg (Owusu-Manu, 1976); similmente dicasi per il sistema *Spodoptera litura* (F.) - *Telenomus remus* dove, da valori aggirantisi attorno al 70% nei primi giorni, si scende di colpo a zero nel quarto (Dass e Parshad, 1983).

Per altri oofagi, ancora, l'idoneità delle uova mostra un andamento tendenzialmente parabolico, con minimi all'inizio e verso la fine dello sviluppo embrionale; è questo il caso di *Patasson lameerei* nel curculionide *Sitona hispidulus* (Leibee et alii, 1979) e di *Trichogramma evanescens* nei confronti del pieride *Pieris rapae* (Schmidt, 1970). In questo sistema, come del resto in altri, c'è da rilevare che la mortalità delle uova può invece risultare pressoché costante, perché quelle attaccate dalle femmine del terebrante finiscono sempre col soccombere anche se poi l'endofago non si sviluppa.

Un modello inverso di curva dell'idoneità, anche se raro, è quello che si ricava dai dati di Marston e Ertle (1969) relativi a *Trichogramma minutum* su *Trichoplusia ni*; le percentuali di uova uccise (che in larga misura lasciano uscire l'adulto del parassita) sono massime (vicine al 100%) all'inizio (entro le 20 ore) e verso la fine dell'embriogenesi, mentre risultano minime nelle fasi intermedie.

Non mancano anche casi in cui l'oofago depone e si sviluppa qualunque sia l'età dell'embrione, come, ad esempio, *Trichogramma australicum* Gir. sul galleriide *Corcyra cephalonica* Stt. (Brenière, 1965), *Ooencyrtus kuwanae* How. su *Lymantria dispar* L. (citato da Masutti, 1966), *O. pityocampae* Mercet nel pentatomide *Nezara* sp., *Anastatus bifasciatus* Fonsc. e *Tetrastichus servadeii* Dom. in *Thaumetopoea pytiocampa* Schiff. (Masutti, 1966), *Anastatus* sp. in *Dendrolimus punctatus* Walk., anche se certi parametri vitali del parassita tendono a flettersi con l'invecchiamento dell'uovo (Ye-Ling e Cui-Ying, 1985), *Anagrus incarnatus* Hal. in alcuni Delfacidi (Chantarasa-Ard et alii, 1984) nonché altre specie citate da Benoit e Voegelé (1979). A tale proposito Van de Berg (1971), per l'eupelmide *Mesocomys pulchriceps* Cam., fa notare che sebbene le femmine, tanto in natura quanto in laboratorio, attacchino più frequentemente uova deposte da poco tempo, le loro larvette sono capaci di divorare anche embrioni quasi completamente sviluppati, di cui rifiutano solo la capsula cranica e parte della restante cuticola. I Mimaridi *Anagrus atomus* L. e *A. incarnatus*, che riescono a svilupparsi nelle uova del cicadellide *Tettigella viridis* L. dal momento della deposizione fino ad embriogenesi conclusa, possono ovideporre addirittura in neanidi già per metà schiuse, anche se in questo caso entrambi i simbionti periscono; c'è da osservare, per inciso, che in relazione al fatto che le uova sono colpite con successo durante tutto il corso dello sviluppo embrionale, questi oofagi possono svolgere 2 generazioni a carico di una sola generazione dell'ospite (Whalley, 1969). Similmente accade per *Anastatus disparis* Ruschka, pure bivoltino sulla univoltina *Lymantria dispar* (Bjegovic, 1964), e per *Ooencyrtus kuwanae* che, a spese del suddetto limantride, può compiere annualmente da 4 a 7 generazioni (citato da Masutti, 1966).

Sono stati segnalati anche casi che possiamo considerare di transizione verso il parassitismo ovo-larvale. Così l'eulofide *Achrysocharis promecothecae* Ferr. aggredisce soltanto uova contenenti embrioni a sviluppo avanzato dell'ispide *Promecotheca reichei* ed ovidepone più prontamente in uova prossime a schiudere, per cui la larvetta dell'ospite può anche sgusciare sebbene finisca in breve col soccombere; se sperimentalmente viene indotta l'ovideposizione in uova giovani, la larva del parassita perisce più o meno precocemente (Taylor, 1937).

Infine per alcuni oofagi la curva dell'idoneità dell'uovo mostra un andamento piuttosto complesso. Ad esempio, nella coppia *Trichoplusia ni* - *Trichogramma brevicapillum* Pinto-Plat., l'idoneità è massima allo stadio di blastula, diminuisce quindi fortemente nelle fasi successive per aumentare poi in quelle subfinali e precipitare infine a zero in prossimità della schiusa (Pak e Oatman, 1982).

Va sottolineato poi che, per certi parassiti, il periodo di idoneità

delle uova può variare in funzione della specie ospite. Oltre al caso precedentemente citato di *Trichogramma evanescens* in uova di *Cadra cautella* e di *Pieris brassicae*, merita segnalare il fatto che, per il medesimo parassita, la curva di idoneità delle uova ha un andamento parabolico in *Pieris rapae* ed uno lineare decrescente in *Trichoplusia ni* (Schmidt, 1970). Significativo è anche il caso di *Ooencyrtus ennemophagus* Yosh. che, nel geometride *Ennomos subsignarius* (Hb.), si sviluppa soltanto se le uova non sono embrionate mentre in altri ospiti, come nel lasiocampide *Malacosoma americanum* (F.), riesce a terminare l'accrescimento, per quanto non comunemente, pure in uova embrionate (Kaya e Anderson, 1976). Anche Dolphin et alii (1971), in riguardo a *T. minutum*, hanno notato che mentre le uova di *Laspeyresia pomonella* sono idonee solo nei primi 2 giorni dalla deposizione, quelle di un altro tortricide, l'*Argyrotaenia velutinana* (Walk.), si conservano tali fino al quarto compreso; tuttavia tale differenza sembra dipendere dalla diversa durata dello sviluppo embrionale nelle due specie, visto che essa è pari, rispettivamente, a 6 e a 10 giorni.

A complemento di quanto riferito in questo paragrafo, è comunque bene sottolineare che vari Autori si limitano a registrare gli sfarfallamenti degli oofagi in funzione dell'età delle uova al momento della loro esposizione, per cui non sempre è possibile stabilire se le variazioni osservate nelle percentuali di parassitizzazione dipendano realmente da cambiamenti di idoneità delle uova nel tempo, ovvero, semplicemente, da fluttuazioni nella loro accettabilità, pure in funzione temporale, nei confronti delle femmine dei Terebranti. Va peraltro ricordato che sovente la mancata accettazione si accompagna con la non idoneità.

Va pure tenuto presente che il tasso di fuoriuscita dell'entomofago è di solito inferiore, ed anche notevolmente, al numero delle uova uccise dal medesimo. Ad esempio, tutte quelle del pentatomide *Nezara viridula* (L.), colpite da *Trissolcus basalis*, periscono indipendentemente dallo sviluppo dell'entomofago, come hanno rilevato Powell e Shepard (1982). Tale divario generalmente aumenta con l'invecchiamento dell'uovo (per *Trichogramma minutum* cfr. Marston e Ertle, 1969); l'embrione infatti soccombe ai ripetuti attacchi delle femmine, ma in esso la larvetta del parassita non si sviluppa (Dolphin et alii, 1971).

Occorre ripetere che la vitalità dell'uovo spesso non è una condizione indispensabile per lo sviluppo dell'entomofago. Infatti, non solo le femmine di vari oofagi uccidono previamente l'embrione ⁽⁶⁾, laceran-

(6) Non mancano tuttavia casi in cui l'embriogenesi prosegue regolarmente anche in presenza di uova e di giovani larve del parassita, qualora la loro penetrazione sia stata tardiva, come accade per l'ospite di sostituzione *Attacus cynthia ricini* Boisd. contaminato da *Trichogramma evanescens* (cfr. Tsui-Ying, 1961).

dolo a livello dell'area cefalica ed in altre zone con appositi movimenti della terebra, o intossicandolo mediante iniezione di veleni provenienti dalle ghiandole annesse all'apparato genitale, come hanno puntualizzato Voegelé et alii (1974), ma anche uova sterili o comunque non fecondate ⁽⁷⁾, ovvero provenienti da femmine sterilizzate (per *Telenomus alsophilae*, cfr. Bustillo e Drooz, 1977; per *Trichogramma minutum*, cfr. Houseweart et alii, 1982; per *T. evanescens* su *Laspeyresia pomonella*, cfr. Nagy, 1973; per *T. fasciatum* Perk. su *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith, cfr. Young e Hamm, 1967) sono largamente idonee. E così dicasi per uova uccise sperimentalmente mediante radiazioni atomiche ⁽⁸⁾, raggi ultravioletti, alte temperature (53 °C per 15 minuti in ambiente saturo di umidità, come fanno Ashley et alii, 1974, per *Trichogramma pretiosum* sui Nottuidi *Heliothis zea* e *Trichoplusia ni*) ovvero basse temperature (impiegate da Powell e Shepard, 1982, per la coppia *Nezara viridula* - *Trissolcus basalus*) ⁽⁹⁾.

Di tutto ciò si tiene conto in certi programmi di lotta biologica in cui è prevista la liberazione di consistenti masse di uova incapaci di schiudere, allo scopo di incrementare la popolazione dell'ospite per favorire la moltiplicazione del parassita, senza correre il rischio di potenziare nel contempo la dannosità del fitofago. Inoltre tali procedimenti risolvono anche uno dei maggiori problemi connessi con l'uso degli entomofagi, e cioè l'eccessivo declino della popolazione dell'ospite, con conseguente affamamento e rarefazione del parassita. Brower (1982), ad esempio, ha adottato simili tecniche per combattere alcuni Lepidotteri delle derrate con la diffusione di *Trichogramma pretiosum*. In verità, almeno per alcune specie come *T. evanescens* in *Heliothis zea*, si è accertato che le uova emesse da femmine trattate con Tepa, ovvero accoppiatesi con maschi sottoposti allo stesso chemiosterilizzante, sono meno attrattive o meno idonee di quelle normali (Lewis e Young, 1972) ⁽¹⁰⁾.

(7) Ticehurst e Allen (1973), che denunciano tale possibilità anche per *Telenomus coelodasidis* Ashm., fanno osservare che invece altre specie dello stesso genere non sono in grado di svilupparsi in uova non fecondate, e così dicasi per *Trissolcus* prope *aloyisabaudiae* nel pentatomide *Bathycoclia thalassina* (Owusu-Manu, 1976).

(8) Bjegovic (1972) riferisce che, addirittura, gli individui di *Ooencyrtus kuvanae*, sviluppatisi in uova di *Lymantria dispar* uccise con tale tecnica, raggiungono dimensioni maggiori di quelli evolutisi in uova vitali.

(9) Vale la pena di segnalare che, mentre le uova non sottoposte al freddo generalmente non sono più idonee dopo 3 giorni dalla deposizione, quelle conservate a — 75 °C per un mese (dopo 4-6 giorni dall'emissione) lo sono ancora in larga misura.

(10) È interessante notare che l'idoneità delle uova, in questa coppia ospite-parassita, diminuisce con l'età anche nel caso che siano sterili.

In conclusione, quanto sopra riferito costituisce una ulteriore prova che l'embriogenesi dell'ospite, in molti casi, non è un fattore indispensabile per lo sviluppo del parassita, ma anzi può rappresentare addirittura, se in fasi avanzate, un fattore negativo per il medesimo.

Circa le cause della caduta nelle percentuali di parassitizzazione, in rapporto all'età delle uova, i pochi Autori che le hanno discusse non sono concordi. In vari casi tale caduta dipende semplicemente dal fatto che le femmine prolificanti degli entomofagi scartano in partenza le uova ad incubazione avanzata, ovvero, pure pungendole, non vi depongono i loro germi. Così Hiehata et alii (1976), in riguardo a 3 specie di *Trichogramma*, notano che mentre le femmine parassitano quasi il 100% delle uova di *Papilio xuthus* L. deposte da non più di 12 ore, generalmente non ovidepongono invece in quelle di età superiore alle 18 ore (la durata dello sviluppo embrionale a 25 °C si aggira sui 4 giorni), pure avendovi inserita la terebra.

Per il mimaride *Anaphes oviventatus* che attacca uova del miride *Lygus hesperus* Knight, Stoner e Surber (1969) prospettano, oltre ad un calo di attrattività dell'uovo col procedere dell'embriogenesi, altre ipotesi quali la maggiore durezza acquisita dal corion con l'invecchiamento, che ostacola l'inserzione dell'ovopositore, ed una più accentuata resistenza dell'embrione.

Schmidt (1970), per *Trichogramma evanescens* in *Pieris rapae* e *Trichoplusia ni*, ritiene che il mancato sviluppo del parassita, in uova a sviluppo avanzato, dipenda da variazioni di ordine fisico, quali pH e pressione osmotica, nonché da fattori biologici come l'intensità della risposta immunitaria che, verosimilmente, aumenta col progredire dello sviluppo embrionale.

Rabinovich (1970), per *Telenomus fariai*, riconduce i vari effetti dipendenti dall'età dell'uovo, soprattutto a fattori di ordine nutrizionale, sia qualitativi che quantitativi che variano con lo sviluppo embrionale dell'ospite.

Similmente, secondo Taylor (1937), le larvette di *Oligosita utilis* soccombono nelle uova vecchie dell'ispide *Promecotheca reichei* a causa del cibo insufficiente e non adatto, in dipendenza dell'avanzato stato di sviluppo dell'embrione. Una spiegazione simile è anche quella fornita da Lee (1961) per *Trichogramma evanescens* nell'ospite di sostituzione *Attacus cyntia*; il momento cruciale, per l'attecchimento del parassita è dato dalla rotazione dell'embrione dell'ospite: se la contaminazione cade prima, l'oofago completa lo sviluppo, se invece interviene dopo, esso soccombe causa la mancanza di materiali trofici.

Infine, Paul et alii (1980), per il braconide *Chelonus blackburni* Cam., parassita ovo-larvale di *Coreyra cephalonica*, ipotizzano che il mancato attecchimento, in uova di età avanzata, possa dipendere dal fatto che

in tale periodo si attua la chiusura dorsale dell'embrione, con conseguente difficoltà per il parassitoide di penetrare al suo interno; peraltro non sarebbero estranei anche i cambiamenti biochimici, non meglio precisati, che intervengono durante l'embriogenesi.

Passiamo ora ad esaminare altre influenze, meno macroscopiche e meno studiate, ma non per questo meno interessanti, dell'età delle uova ospiti sulla biologia dei loro antagonisti.

3. - DURATA DELLO SVILUPPO DEL PARASSITA.

I dati a questo riguardo, sebbene decisamente scarsi, ci consentono di rilevare che anche il tempo di sviluppo dell'entomofago può variare in rapporto all'età delle uova al momento della loro contaminazione. Rabinovich (1970), ad esempio, trova che per lo scelionide *Telenomus fariai*, nemico di Reduviidi, l'accrescimento è più rapido se vengono colpite uova nelle fasi intermedie dell'embriogenesi. Similmente Ye-Ling e Cui-Ying (1985), nel sistema *Dendrolimus punctatum* - *Anastatus* sp., trovano che la durata del ciclo del parassita, in uova in cui non si è ancora formata la banda germinativa, è più breve di 3 giorni rispetto a uova in cui la larva sia prossima a schiudere. Masutti (1966), a proposito di *Ooencyrtus pityocampae*, *Anastatus bifasciatus* e *Tetrastichus servadeii*, nelle uova di *Thaumetopoea pityocampa*, ha osservato che nei casi in cui la parassitizzazione in fasi avanzate dell'embriogenesi abbia successo, non solo le dimensioni degli oofagi sono minori ma essi, il più delle volte, sfarfallano con un anno di ritardo.

Whalley (1969) invece, per i Mimaridi *Anagrus atomus* e *A. incarnatus* non osserva differenze nel ritmo di sviluppo del parassita in funzione dello stadio raggiunto dall'embrione quando viene aggredito.

4. - DIMENSIONI DEL PARASSITA.

Come si è già riferito, quando la contaminazione dell'uovo è tardiva sovente entrambi i simbionti soccombono. Tuttavia, talora, il parassita riesce a completare lo sviluppo; in questo caso, però, sfarfallano individui più piccoli rispetto alla norma; così accade, ad esempio, per *Anastatus bifasciatus* e *Tetrastichus servadeii* parassiti delle uova di *Thaumetopoea pityocampa* (Masutti, 1966). E' questo un fenomeno del tutto simile a quello che si riscontra a carico di certi Larvevoridi quando attaccano l'ospite verso la fine della vita larvale (Mellini, 1986).

Per i Mimaridi *Anagrus atomus* e *A. incarnatus*, parassiti di *Tettigella viridis*, Whalley (1969) non trova invece differenze di ordine genetico tra adulti fuoriusciti da uova contaminate all'inizio dello svi-

luppo e quelli emergenti da uova aggredite nelle fasi finali dell'embriogenesi.

Pure le caratteristiche morfologiche immaginali di certe specie oofaghe possono variare in relazione all'età dell'uovo, al momento dell'attacco, come ha indicato genericamente Masutti (1966).

5. - SEX RATIO DEL PARASSITA.

Anche i valori della sex ratio nelle forme oofaghe possono variare in funzione dell'età dell'uovo al momento della contaminazione. Juliano (1982), in *Trichogramma* prope *californicum*, scopre che mentre gli adulti sfarfallati da uova di età inferiore ai 2 giorni sono in maggioranza femmine, quelli emergenti da uova di 3 giorni sono tutti maschi (uova più vecchie non sono accettate). In riguardo ad *Anastatus disparis*, Bjegovic (1964), dimostrato sperimentalmente che esso può svilupparsi in tutti gli stadi embrionali dell'ospite (per quanto con maggiore successo in quelli iniziali), rileva che in questi ultimi la sex ratio è largamente a favore delle femmine, mentre nelle fasi finali dell'embriogenesi si sposta fortemente a vantaggio dei maschi. Pure Chantarasa-Ard et alii (1984), in simile situazione, notano un sensibile calo nella produzione di femmine di *Anagrus incarnatus*. Del resto è noto che, per gli Imenotteri parassiti, ospiti inadeguati tendono a favorire la partenogenesi arrenotoca e tali sono da considerarsi sovente le uova ad embriogenesi avanzata, vista anche la minore taglia che in esse gli oofagi riescono a raggiungere.

Non mancano tuttavia indicazioni in senso opposto. Secondo Vu Quang Con (1985) la sex ratio in *Trichogramma japonicum* si sposta a favore delle femmine con l'avanzare dell'età delle uova ospiti; il determinismo del fenomeno non risiede però in una caduta della partenogenesi, bensì in una mortalità differenziata dei due sessi del parassita nei vari stadi dello sviluppo embrionale dell'ospite.

Per altre specie infine, come *Trichogramma australicum*, i valori della sex ratio non cambiano con l'età dell'uovo aggredito (Navarajan, 1979).

6. - FECONDITÀ E LONGEVITÀ DEGLI ADULTI DEL PARASSITA.

Per vari sistemi è lecito supporre che la fecondità tenda a diminuire quando vengano attaccate uova ad embriogenesi avanzata, visto che, in tale caso, le dimensioni raggiunte dagli entomofagi possono risultare ridotte e considerato che il numero di uova deposte generalmente diminuisce assieme alla mole. Comunque la risposta varia secondo la specie

oofaga considerata. Così, mentre la fecondità di *Trichogramma australicum* si abbassa progressivamente con l'avanzare dell'età dell'uovo di *Corcyra cephalonica*, quella di *T. japonicum* rimane praticamente costante (Navarajan, 1979).

Anche in riguardo alla longevità i dati scarseggiano. Navarajan (1979), riferendosi ai suddetti Tricogrammatidi, afferma che essa non subisce variazioni in relazione all'età delle uova al momento dell'attacco. Peraltro si può presumere che in generale con l'abbassarsi del livello di idoneità, come sovente accade in stadi avanzati dell'embriogenesi, la durata della vita immaginale del parassita si abbrevi.

7. - LIVELLO DI SUPERPARASSITIZZAZIONE.

Come si è visto, con l'invecchiamento dell'uovo all'atto della parassitizzazione, tendono a flettersi vari parametri vitali dell'entomofago.

Juliano (1982), per *Trichogramma prope californicum*, trova che i casi di superparassitismo sono più numerosi nelle uova giovani. Similmente Marston e Ertle (1969) dichiarano che il numero di uova deposte da *T. minutum*, in ciascun ospite, diminuisce con l'avanzare dell'età di quest'ultimo; ed ancora Pak e Oatman (1982), per *T. brevicapillum* in *Trichoplusia ni*, rilevano che la superparassitizzazione con 2 uova/ospite, che ha una frequenza pari alla monoparassitizzazione nelle uova di un giorno, cala progressivamente con l'invecchiamento fino a divenire trascurabile a 54 ore.

8. - APPENDICE: PARASSITI OVO-LARVALI.

I Terebranti che ovidepongono nelle uova, ma le cui larve si sviluppano poi negli stadi postembrionali, costituiscono un caso particolare, proprio soprattutto di certi Braconidi, che sembra opportuno qui ricordare.

Anche per questi entomofagi può manifestarsi una caduta nelle percentuali di parassitizzazione quando aggrediscono uova ad embriogenesi avanzata, come accade a *Chelonus blackburni* in *Corcyra cephalonica* (Paul et alii, 1980). Tale flessione, a carico dello stesso braconide quando attacca *Pectinophora gossypiella* (Saund.), dipende dall'accettabilità delle uova, che, alta nei primi tre giorni, appare più che dimezzata nel quarto (Jackson et alii, 1979). Per *Ascogaster quadridentatus* Wesm. in *Laspeyresia pomonella*, le percentuali di parassitizzazione si flettono, oltre che durante gli ultimi 3 giorni dello sviluppo embrionale, anche nel I giorno (Rupf e Russ, 1976). Per *A. reticulatus* Watan., nel tortricide *Adoxophyes* sp., la flessione è continua con l'avanzare dell'età

dell'uovo; poiché di pari passo aumenta il tempo impiegato nell'ovideposizione, c'è da supporre che il suddetto calo dipenda dalle difficoltà incontrate dalle femmine dell'entomofago in questa operazione (Kainoh e Tamaki, 1982).

Peraltro in riguardo a *Phanerotoma flavitestacea* Fisch., Hawlitzky (1979) fa notare che le femmine ovidepongono nel vitello, se l'uovo è giovane, e direttamente nell'embrione se l'uovo è in età avanzata. Poiché il braconide si svilupperà in ogni caso nella larva, sembrerebbe lecito dedurre che una parassitizzazione tardiva sia più vantaggiosa, dato che, in tal modo, la sua larva viene sollevata dal compito di trasferirsi nell'embrione.

Stoner e Weeks (1976) riferiscono invece che l'encirtide *Copidosoma truncatellum* (Dalm.), ben nota forma poliembrionica parassita di Nottuidi, attacca e si sviluppa con successo quale che sia l'età dell'uovo di *Trichoplusia ni*; parimenti si comporta il braconide *Chelonus annulipes* Wesm. che aggredisce le uova di *Ostrinia nubilalis* dal momento della deposizione fino nell'imminenza della schiusa (Vance, 1932). Ci sembra pertanto lecito concludere che, per questa speciale categoria di entomofagi, l'età dell'uovo non rivesta, salvo casi particolari, soverchia importanza in riguardo all'andamento del fenomeno parassitario. Ciò del resto sembra abbastanza naturale, visto che il loro accrescimento si svolge, in ogni caso, a spese degli stadi successivi.

RIASSUNTO

I parassiti oofagi, a differenza delle forme evolventisi a spese di stadi in accrescimento, si sviluppano in sistemi chiusi, privi cioè di apporti energetici esterni, ma contraddistinti da un eccezionale dinamismo fisiologico e da una breve durata. Tali caratteristiche condizionano ovviamente, a vari livelli, questa speciale categoria di entomofagi.

Accettabilità dell'ospite. - In molti sistemi essa diminuisce progressivamente col procedere dell'embriogenesi, ovvero cessa bruscamente col raggiungimento di un determinato stadio; tale caduta, in certi casi, dipende dal graduale indurimento del corion che ostacola l'inserimento della terebra da parte delle femmine prolificanti. Nei confronti di parassiti polifagi, la durata dell'accettabilità delle uova può variare in relazione alle diverse specie ospiti, mentre nello stesso ospite può presentare un andamento diverso in relazione alla specie di parassita. Talora l'accettabilità si estende su un arco dell'embriogenesi più ampio di quello della idoneità, ma ciò, di solito, accade solo in carenza degli stadi ottimali; pertanto generalmente esiste una buona corrispondenza fra queste due tappe della selezione dell'ospite. In vari sistemi l'accettabilità si estende anche sulle uova morte.

Idoneità dell'ospite. - Al pari dell'accettabilità, l'idoneità (intesa come possibilità di attecchimento del parassita) di solito decade in modo progressivo con l'avanzare dello sviluppo embrionale. In alcuni sistemi, invece, essa si annulla di colpo

in determinati stadi dell'embriogenesi, talora solo nelle fasi finali o addirittura nell'imminenza della schiusa; in questi ultimi casi l'oofago può compiere 2 o più generazioni su ospiti monovoltini. In altri sistemi, poi, essa mostra un andamento tendenzialmente parabolico. Inoltre, per lo stesso parassita, la durata dell'idoneità può variare con la specie ospite. Per impedire il rapido sviluppo dell'embrione, con conseguente perdita di idoneità, spesso le femmine parassite lo uccidono con la terebra ovvero mediante iniezione di secreti; così tutto l'accrescimento dell'endofago si svolge a spese di ospiti morti. Ciò consente l'applicazione di particolari tecniche di lotta biologica, in cui è prevista la liberazione in campo di masse di uova sperimentalmente uccise, o non fertili, per favorire la moltiplicazione degli oofagi senza correre il rischio di potenziare, nel contempo, la dannosità dei fitofagi.

Circa le cause della caduta dell'idoneità, con l'avanzare dell'embriogenesi, sono state emesse varie ipotesi che coinvolgono sia variazioni di ordine fisico, quali pH e pressione osmotica, che fattori biologici, come incremento della risposta immunitaria, e nutrizionali sia di ordine qualitativo che quantitativo.

Sui parametri biologici del parassita, che in definitiva dipendono più o meno strettamente dalle variazioni nel livello di idoneità dell'ospite, i dati scarseggiano. Comunque in alcuni sistemi si è accertato che la durata dello sviluppo dell'entomofago si allunga per contaminazioni in stadi avanzati dell'embriogenesi, mentre le sue dimensioni si riducono con concomitanti modificazioni in alcuni caratteri morfologici. Anche i valori della sex ratio variano, spostandosi a favore dei maschi nel caso di attacchi tardivi, e così dicasi per il grado di superparassitizzazione che si abbassa col progredire dello sviluppo embrionale al momento della contaminazione.

Pertanto il declino dell'idoneità, che di solito accompagna l'avanzare della embriogenesi, si ripercuote negativamente su varie caratteristiche biologiche del parassita e non soltanto sul suo attecchimento.

In conclusione anche per le forme oofaghe, l'età dell'ospite riveste una notevole importanza, come per i parassiti degli stadi postembrionali, coinvolgendo gli stessi parametri biologici benché in modo meno complesso.

Per i parassiti ovo-larvali, poi, l'età dell'uovo svolge un ruolo piuttosto secondario, dato che il loro accrescimento si svolge a spese degli stadi successivi.

Oophagous Hymenoptera biology: the importance of egg age at parasitization.

SUMMARY

Unlike the species which evolve at the expense of growing stages, oophagous parasites develop in closed systems, i.e. independently of external nutritional support, yet characterized by both an exceptional physiological dynamism and brief duration. Such factors obviously affect this special category of parasites in a variety of ways.

Host acceptance. It progressively diminishes as embryogenesis advances in many systems, or abruptly comes to an end once a certain stage has been reached. This drop depends in some cases on the gradual chorion hardening which prevents laying females from inserting their terebra. The duration of egg acceptance in regard to polyphagous parasites can vary depending on host species, whereas in the same host it may exhibit a different pattern *vis-à-vis* the parasite species. At times, acceptance extends along the span of embryogenesis beyond the suitability limit. Since, however,

this usually occurs only in the absence of optimal growth stages, these two facets of host selection generally evince good compatibility. Acceptance in other systems extends even to dead eggs.

Host suitability. As with acceptance, suitability (here used to mean successful parasite development) usually diminishes the more advanced embryo development becomes. There are some systems, however, where it suddenly drops off completely in certain stages of embryogenesis, sometimes only in the final stages or even just prior to hatching. The eggs parasite in these last cases can produce two or more generations on univoltine hosts.

There are yet other systems in which suitability evidences a parabolic trend. In addition, the duration of suitability can vary, for the same parasite, depending on the host species. The female parasites often kill the embryo either by their terebra or by injecting it with secretions to prevent rapid embryo development and consequently the fall of suitability; in these cases all endophagous parasite growth occurs at the expense of dead hosts. This situation makes possible the use of certain biological pest control techniques, particularly those involving mass releases in the field of dead or unfertile eggs to enhance egg parasites reproduction without enhancing damage by plant pests.

Various hypotheses have been put forward attempting to explain the causes of suitability drop-off in connection with embryogenesis. They entail physical, i.e. pH levels and osmotic pressure, biological, such an increased immune response, and nutritional factors of a quantitative and qualitative order.

Data regarding parasite biological parameters, which depend in the final analysis, to an almost complete extent, on host suitability variations, are scarce. However, it has been found in some systems that parasite development duration is extended on account of attack in advanced stages of embryogenesis, whereas parasite size decreases along with concomitant modifications in certain morphological traits. The sex ratio also varies, with males predominating when infestation occurs late. The same is true for the level of superparasitism, which diminishes with advancing embryo development at the time of infestation.

The decrease of suitability, which usually coincides with embryo development, has thus a negative effect on various biological characters, and not merely on successful parasite attack.

It can then be said in conclusion that host age also plays an important role in egg parasite species, as it does in post-embryonal stages parasites, by affecting the same biological parameters, albeit in a less complex way.

As far as egg-larval parasites are concerned, egg age is a rather secondary factor, since their development occurs at the expense of later stages.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ALPHEN J. J. M. VAN, 1980. — Aspects of the foraging behaviour of *Tetrastichus asparagi* Crawford and *Tetrastichus* spec. (Eulophidae), gregarious egg parasitoids of the asparagus beetles *Crioceris asparagi* L. and *C. duodecimpunctata* L. (Chrysomelidae). I. Host-species selection, host-stage selection and host discrimination. - *Neth. J. Zool.*, 30: 307-325.
- ASHLEY T. R., ALLEN J. C., GONZALEZ D., 1974. — Successful parasitization of *Heliothis zea* and *Trichoplusia ni* eggs by *Trichogramma*. - *Environ. Entomol.*, 3: 319-322.
- BENOIT M., VOEGELÉ J., 1979. — Choix de l'hôte et comportement trophique des larves de *Trichogramma evanescens* (Hym.: Trichogrammatidae) en fonction du développement embryonnaire de *Ephestia kuehniella* et *Ostrinia nubilalis* (Lep.: Pyralidae). - *Entomophaga*, 24: 199-207.

- BIN F., 1985. — Foresia in un parassitoide oofago: *Mantibaria seefelderiana* (De Stef.-Per.) (Hym. Scelionidae). - *Atti XIV Congr. naz. ital. Ent., Palermo, Erice, Bagheria*, 901-902.
- BJEGOVIC P., 1964. — The sex ratio dependence of *Anastatus disparis* Ruschka according to the embryo stage of gypsy moth (*Lymantria dispar* L.). - *Zast. Bilja*, 81: 569-576.
- BJEGOVIC P., 1972. — Reproduction of *Ooencyrtus kuwanae* Howard in the killed gypsy moth eggs with radiation. - *Zast. Bilja*, 23: 3-6.
- BRAND A. M., DIJKEN M. J. VAN, KOLE M., LENTEREN J. C. VAN, 1984. — Host-age and host-species selection of three strains of *Trichogramma evanescens* Westwood, an egg parasite of several lepidopteran species. - *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, 49: 839-847.
- BRENIÈRE J., 1965. — Les Trichogrammes parasites de *Proceras sacchariphagus* Boj. borer de la canne à sucre à Madagascar. II. étude biologique de *Trichogramma australicum* Gir. - *Entomophaga*, 10: 99-117.
- BROWER J. H., 1982. — Parasitization of irradiated eggs and eggs from irradiated adults of the indian meal moth (Lepidoptera: Pyralidae) by *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). - *J. Econ. Entomol.*, 75: 939-944.
- BUSTILLO A. E., DROOZ A. T., 1977. — Cooperative establishment of a Virginia (USA) strain of *Telenomus alsophilae* on *Oxydia trychiata* in Colombia. - *J. Econ. Entomol.*, 70: 767-770.
- CHANTARASA-ARD S., HIRASHIMA Y., HIRAO J., 1984. — Host range and host suitability of *Anagrus incarnatus* Haliday (Hymenoptera: Mymaridae), an egg parasitoid of delphacid plant-hoppers. - *Appl. Ent. Zool.*, 19: 491-497.
- CLAUSEN C. P., 1976. — Phoresy among entomophagous insects. - *Ann. Rev. Entomol.*, 21: 343-368.
- DASS R., PARSHAD B., 1983. — Influence of age of *Spodoptera litura* (Fabricius) egg on parasitisation by *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae). - *J. Entomol. Res.*, 7: 18-20.
- DOLPHIN R. E., CLEVELAND M. L., MOUZIN T. E., 1971. — *Trichogramma minutum* relationship to codling moth and red-banded leaf roller eggs. - *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 80: 305-309.
- EBERHARD W. G., 1975. — The ecology and behavior of a subsocial pentatomid bug and two scelionid wasps: strategy and counterstrategy in a host and its parasites. - *Smithsonian Contr. Zool.*, n. 205, 39 pp.
- EGWUATU R. I., AJIBOLA TAYLOR T., 1977. — Development of *Gryon gnidus* (Nixon) (Hymenoptera: Scelionidae) in eggs of *Acanthomia tomentosicollis* (Stal) (Hemiptera: Coreidae) killed either by gamma irradiation or by freezing. - *Bull. ent. Res.*, 67: 31-33.
- EICHHORN O., PSCHORN-WALCHER H., 1976. — Studies on the biology and ecology of the egg-parasites (Hym.: Chalcidoidea) of the pine sawfly *Diprion pini* (L.) (Hym.: Diprionidae) in Central Europe. - *Z. ang. Ent.*, 80: 355-381.
- GERLING D., SCHWARTZ A., 1974. — Host selection by *Telenomus remus*, a parasite of *Spodoptera littoralis* eggs. - *Ent. exp. & appl.*, 17: 391-396.
- HAWLITZKY N., 1979. — Devenir de l'oeuf et comportement de la larve de *Phanerotoma flavitestacea* (Hym.: Braconidae) lorsque la femelle pond dans des oeufs d'*Anagasta kuehniella* (Lep.: Pyralidae) ayant atteint des stades de développement variés. - *Entomophaga*, 24: 237-245.
- HIEHATA K., HIROSE Y., KIMOTO H., 1976. — The effect of the host age on the parasitism by three species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), egg parasitoids of *Papilio xuthus* Linné (Lepidoptera: Papilionidae). - *Jap. J. appl. Ent. Zool.*, 20: 31-36.

- HOUSEWEART M. W., SOUTHARD S. G., JENNINGS D. T., 1982. — Availability and acceptability of spruce budworm eggs to parasitism by the egg parasitoid, *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). - *Can. Ent.*, 114: 657-666.
- HOUSEWEART M. W., JENNINGS D. T., WELTY C., SOUTHARD S. G., 1983. — Progeny production by *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) utilizing eggs of *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae) and *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera: Gelechiidae). - *Can. Ent.*, 115: 1245-1252.
- JACKSON C. G., NEEMANN E. G., PATANA R., 1979. — Parasitization of 6 lepidopteran cotton pests by *Chelonus blackburni* (Hym.: Braconidae). - *Entomophaga*, 24: 99-105.
- JUBB G. L. JR., WATSON T. F., 1971. — Development of the egg parasite *Telenomus utahensis* in two pentatomid hosts in relation to temperature and host age. - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64: 202-205.
- JULIANO S. A., 1982. — Influence of host age on host acceptability and suitability for a species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) attacking aquatic diptera. - *Can. Ent.*, 114: 713-720.
- KAINOH Y., TAMAKI Y., 1982. — Searching behavior and oviposition of the egg-larval parasitoid, *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae). - *Appl. Ent. Zool.*, 17: 194-206.
- KAYA H. K., ANDERSON J. F., 1976. — Alternate hosts of the elm spanworm egg parasitoid, *Ooencyrtus ennemophagus*. - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 69: 35-37.
- LEIBEE G. L., PASS B. C., YEARGAN K. V., 1979. — Developmental rates of *Patasson lameerei* (Hym.: Mymaridae) and the effect of host egg age on parasitism. - *Entomophaga*, 24: 345-348.
- LEWIS W. J., REDLINGER L. M., 1969. — Suitability of eggs of the almond moth, *Cadra cautella*, of various ages for parasitism by *Trichogramma evanescens*. - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 62: 1482-1484.
- LEWIS W. J., YOUNG J. R., 1972. — Parasitism by *Trichogramma evanescens* of eggs from tepa-sterilized and normal *Heliothis zea*. - *J. Econ. Entomol.*, 65: 705-708.
- MARSTON N., ERTLE L. R., 1969. — Host age and parasitism by *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 62: 1476-1481.
- MASUTTI L., 1966. — Comportamento dei calcidoidei oofagi. - *Atti VI Congr. Naz. Ital. Entomol.*, Padova 11-14 settembre 1965, 45-73.
- MELLINI E., 1985. — Importanza dello stadio degli ospiti olometabolici, al momento dell'attacco, per la biologia degli Imenotteri parassiti. - *Boll. Ist. Ent. « Guido Grandi » Univ. Bologna*, 40: 13-49.
- MELLINI E., 1985. — Importanza degli stadi postembrionali degli ospiti eterometabolici, al momento dell'attacco, per la biologia degli Imenotteri parassiti. - *Boll. Ist. Ent. « Guido Grandi » Univ. Bologna*, 40: 67-83.
- MELLINI E., 1986. — Importanza dello stadio dell'ospite, al momento della parassitizzazione, per la biologia dei Ditteri Larvevoridi. - *Frustula Entomologica*, 7: 1-23.
- NAGY B., 1973. — The possible role of entomophagous insects in the genetic control of the codling moth, with special reference to *Trichogramma*. - *Entomophaga*, 18: 185-191.
- NAVARAJAN A. V., 1979. — Influence of host age on parasitism by *Trichogramma australicum* Gir. and *T. japonicum* Ashm. (Trichogrammatidae: Hymenoptera). - *Z. ang. Ent.*, 87: 277-281.
- OWUSU-MANU E., 1976. — Natural enemies of *Bathycoelia thalassina* (Herrich-Schaeffer) (Hemiptera: Pentatomidae), a pest of cocoa in Ghana. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 8: 217-244.
- PAK G. A., OATMAN E. R., 1982. — Biology of *Trichogramma brevicapillum*. - *Ent. exp. & appl.*, 32: 61-67.

- PARKER F. D., PINNELL R. E., 1974. — Effectiveness of *Trichogramma* spp. in parasitizing eggs of *Pieris rapae* and *Trichoplusia ni* in the laboratory. - *Environ. Entomol.*, 3: 935-938.
- PAUL A. V. N., PARSHAD B., KUMAR P., 1980. — Age and density effect of the laboratory host, *Corcyra cephalonica* Stainton (Lep., Pyral.), on the egg-larval parasitoid *Chelonus blackburni* Cameron (Hym., Braconidae). - *Z. ang. Ent.*, 90: 391-395.
- POWELL J. E., SHEPARD M., 1982. — Biology of Australian and United States strains of *Trissolcus basalis*, a parasitoid of the green vegetable bug, *Nezara viridula*. - *Austr. J. Ecol.*, 7: 181-186.
- RABINOVICH J. E., 1970. — Population dynamics of *Telenomus fariai* (Hymenoptera: Scelionidae), a parasite of chagas' disease vectors. - *J. Med. Ent.*, 7: 477-481.
- REZNIK S. Y., UMAROVA T. Y., 1985. — Reaction of *Trichogramma cacoeciae* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) females to the duration of host egg development. - *Zool. Zhurn.*, 64: 709-714.
- RUFF O., RUSS K., 1976. — Beobachtungen über die Zucht und die Parasitierungsleistung von *Ascogaster quadridentatus* Wesm. (Hymenoptera: Braconidae), einem wichtigen Parasiten des Apfelwicklers (*Laspeyresia pomonella* L.). - *Zeitschr. angew. Zool.*, 63: 267-272.
- SCHMIDT G. T., 1970. — The effect of host development on parasitism and mortality of two pests attacked by *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 63: 1319-1322.
- STONER A., SURBER D. E., 1969. — Notes on the biology and rearing of *Anaphes ovijenatus*, a new parasite of *Lygus hesperus* in Arizona. - *J. Econ. Entomol.*, 62: 501-502.
- STONER A., WEEKS R. E., 1976. — *Copidosoma truncatellum*, a polyembryonic parasite of *Trichoplusia ni*: age of host eggs parasitized, searching, fecundity, and effectiveness. - *Environ. Entomol.*, 5: 323-328.
- STRAND M. R., 1984. — Pathological responses of lepidopteran eggs to parasitism by Scelionids and Trichogrammatids. - *XVII Int. Congr. Entomol.*, Hamburg, p. 203.
- STRAND M. R., RATNER S., VINSON S. B., 1980. — Maternally induced host regulation by the egg parasitoid *Telenomus heliothidis*. - *Physiol. Entomol.*, 8: 469-475.
- STRAND M. R., VINSON S. B., 1983. — Factors affecting host recognition and acceptance in the egg parasitoid *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). - *Environ. Entomol.*, 12: 1114-1119.
- STRAND M. R., VINSON S. B., 1984. — Facultative hyperparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera Trichogrammatidae). - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77: 679-686.
- TAYLOR T. H. C., 1937. — The biological control of an insect in Fiji. - *The Imp. Inst. Ent.*, 239 pp.; cfr. pp. 59-62.
- TICEHURST M., ALLEN D. C., 1973. — Notes on the biology of *Telenomus coelodasidis* (Hymenoptera: Scelionidae) and its relationship to the saddled prominent, *Heterocampa guttivitta* (Lepidoptera: Notodontidae). - *Can. Ent.*, 105: 1133-1143.
- TSUI-YING L., 1961. — The development of *Trichogramma evanescens* Westw. and its influence on the embryonic development of its host, *Attacus cynthia ricini* Boisd. - *Acta Ent. Sin.*, 10: 339-354.
- VANCE A. M., 1932. — The biology and morphology of the braconid *Chelonus annulipes* Wesm., a parasite of the european corn borer. - *U.S.D.A., Technical Bulletin* n. 294, 48 pp.
- VAN DEN BERG M. A., 1971. — Studies on the egg parasites of the mopani emperor moth *Nudaurelia belina* (Westw.) (Lepidoptera: Saturniidae). - *Phytophylactica*, 3: 33-36.

- VIGGIANI G., CURRADO I., 1976. — Sul parassitismo di *Cales noacki* (How.) (Hym. Aphelinidae) in uova di *Phalera bucephala* L. (Lep. Notodontidae). - *Atti XI Congr. Naz. Ital. Ent.*, Portici-Sorrento, 10-15 maggio 1976, 317-319.
- VOEGELÉ J., BRUN P., DAUMAL J., 1974. — Les Trichogrammes. I. Modalités de la prise de possession et de l'élimination de l'hôte chez le parasite embryonnaire *Trichogramma brasiliensis* (Hym. Chalcidoidea). - *Ann. Soc. ent. Fr.* (N.S.), 10: 757-761.
- VOEGELÉ J., DAUMAL J., BRUN P., ONILLON J., 1974. — Action du traitement au froid et aux ultraviolets de l'oeuf d'*Ephestia kuehniella* (Pyralidae) sur le taux de multiplication de *Trichogramma evanescens* et *T. brasiliensis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). - *Entomophaga*, 19: 341-348.
- VU QUANG CON, 1985. — Influence of oviposition rate, host density and embryonic development of host egg on sex ratio in *Trichogramma japonicum* Ashmead (Hymenoptera, Trichogrammatidae). - *Rev. Ent. URSS*, 64: 450-457.
- WHALLEY P. E. S., 1970. — The mymarid (Hym.) egg-parasites of *Tettigella viridis* L. (Hem., Cicadellidae) and embryo-parasitism. - *Ent. Monthly Mag.*, 105: 239-243.
- YE-LING C., CUI-YING L., 1985. — The parasite-host interaction between *Anastatus* sp. and *Dendrolimus punctatus* Walker in relevant phases of their development. - *Acta Ent. Sin.*, 28: 266-270.
- YOUNG J. R., HAMM J. J., 1967. — Reproduction of *Trichogramma fasciatum* in eggs from tepa-sterilized fall armyworms. - *J. Econ. Entomol.*, 60: 723-724.
- YU D. S. K., HAGLEY E. A. C., LAING J. E., 1984. — Biology of *Trichogramma minutum* Riley collected from apples in Southern Ontario. - *Environ. Entomol.*, 13: 1324-1329.