PAOLO FANTI - ALESSANDRO BRATTI Illegating al saistillable

Istituto di Entomologia «G. Grandi» dell'Università degli Studi di Bologna

Sulla possibilità di mute precoci di *Pseudogonia rufifrons* Wied. (Diptera Tachinidae) in larve immature di *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera Galleriidae).

(Ricerche eseguite con il contributo del Ministero della Pubblica Istruzione)

Introduzione

Lo sviluppo di numerosi parassitoidi risulta regolato dalle condizioni endocrine delle loro vittime (Mellini, 1983; Beckage, 1985; Lawrence, 1986), sia direttamente sia tramite cambiamenti fisiologici mediati ormonalmente: tale dipendenza risulta vantaggiosa per l'entomofago in quanto è funzionale alla sincronizzazione del suo ciclo vitale con quello dell'ospite.

Nel sistema G. mellonella - P. rufifrons la larvetta entomofaga compie la prima muta nella larva matura dell'ospite, allorché esso sta per incrisalidarsi. Baronio e Sehnal (1980), operando su questo sistema ospite-parassita, sono giunti alla conclusione che il tachinide viene attivato solo dalla muta pupale della vittima, in una situazione in cui il bilancio ormonale di quest'ultima è caratterizzato da due picchi di ecdisone e da un calo del livello dell'ormone giovanile.

Nella presente indagine abbiamo voluto verificare se anche una muta larvale di *G. mellonella* è in grado di indurre il passaggio della larvetta di *P. rufifrons* alla 2ª età, in considerazione delle osservazioni di Mellini *et al.* (1986) che hanno riscontrato un effetto stimolante sull'accrescimento ponderale delle L₁ esercitato dalla muta dell'ospite da penultima ad ultima età.

Limitandosi a contaminare il penultimo stadio larvale, peraltro, difficilmente l'entomofago potrebbe compiere una muta precoce, tenuto conto che la breve durata della 6ª età di *G. mellonella* (3-4 gg. a 30°C) non consente probabilmente al simbionte di raggiungere dimensioni sufficienti prima del passaggio dell'ospite all'ultima età. La sperimentazione è stata impostata in modo da allungare il tempo di permanenza delle L₁ del parassita nelle larve immature di *G. mellonella*. A differenza del lavoro di Baronio e Sehnal (1980), in cui tale allungamento veniva ottenuto con vari accorgimenti sperimentali, ma sempre partendo da contaminazioni effettuate nell'ultimo stadio larvale della vittima, abbiamo preferito

effettuare la parassitizzazione in 5ª età.

MATERIALI E METODI

La sperimentazione è stata condotta sul sistema ospite-parassita *G. mellonella - P. rufifrons*, mantenuto in allevamento secondo le tecniche illustrate da Baronio e Campadelli (1978).

Le larve dell'ospite impiegate nella sperimentazione sono state sottoposte a parassitizzazione nel corso della 5^a età larvale, determinata in base alle dimensioni della capsula cefalica.

Si è seguita la tecnica della contaminazione individuale, isolando cioè ogni larva in una piccola capsula Petri (r = 3 cm) contenente una lamina di cera con 8 uova microtipiche del tachinide. Dopo circa 12-24 h., verificata l'ingestione delle uova, le larve venivano riunite in contenitori con pabulum in quantitativo sufficiente al raggiungimento della maturità, divise in tre gruppi, composti da circa 250-300 individui, corrispondenti alle seguenti condizioni:

- a) controllo, allevato in condizioni standard;
- b) individui mantenuti in cella climatizzata a $20 \pm 1^{\circ}\text{C}$, per allungarne così i tempi di sviluppo, consentendo al tempo stesso un buon livello termico per il parassita;
- c) individui sottoposti, all'inizio della 7ª età, a 0°C per 3 ore, per indurre così una o più mute sovrannumerarie nel lepidottero (Cymborowski e Bogus, 1976).

Le larve di G. mellonella dei vari gruppi venivano quindi sottoposte a dissezione in diversi momenti per verificare la presenza, le dimensioni e lo stadio raggiunto dal parassita.

L'età larvale di *P. rufifrons* è facilmente determinabile in base all'esame degli spiracoli tracheali posteriori ed alla morfologia dell'apparato boccale. Il peso delle larvette del tachinide è stato determinato usando una bilancia di precisione Mettler.

Una parte delle larve di G. mellonella non è stata sottoposta a dissezione per confrontare le percentuali finali di parassitizzazione.

Ad eccezione della tesi a 20° C, la temperatura è stata mantenuta a $30 \pm 1^{\circ}$ C, tranne nel periodo di contaminazione, in cui tutti gli individui isolati erano in armadio climatizzato a 35° C. Infatti, in base alle osservazioni di Bratti (1985), le larve di G. mellonella aumentano, con la loro attività motoria e respiratoria, la temperatura della massa trofica in cui vivono di diversi gradi rispetto alla temperatura dell'ambiente circostante. Mantenere gli individui isolati, sia pure per parte del loro ciclo di sviluppo, significa sottoporli praticamente ad una temperatura più bassa di quella di allevamento. Per questo motivo si è preferito condurre l'operazione di contaminazione a 35° C.

RISULTATI

L'esame ad intervalli regolari, tramite dissezione, delle larve di G. mellonella ha permesso di osservare, in ognuno dei gruppi sottoposti a diverso trattamento, che una percentuale variabile (fig. I) di parassitoidi compie la prima muta larvale ben prima che l'ospite si appresti ad incrisalidarsi.

Le caratteristiche apparenti di tali mute precoci sembrano riassumersi in quanto segue.

La muta larvale dell'ospite è l'evento fisiologico cui è correlato il passaggio anticipato in seconda età di parte dei parassitoidi.

Nel gruppo mantenuto in condizioni standard di allevamento, le dissezioni, effettuate giornalmente, non hanno rivelato la presenza di L_2 fino all'apolisi fra 6^a e 7^a età di G. mellonella (fig. II), dopo 6 giorni dal momento della contaminazione. Durante l'ultimo stadio larvale (1), non si sono verificate mute del parassitoide, fino alla fase dell'ospite cosiddetta di larva «vagante», dopodiché, in concomitanza con la metamorfosi dello stesso, la totalità dei tachinidi ha compiuto la prima muta larvale.

Nel gruppo mantenuto a 20°C, la minore temperatura di allevamento ha comportato, in alcuni individui, il verificarsi di una muta sovrannumeraria, nonché un allungamento generalizzato della durata dei vari stadi larvali. In tali condizio-

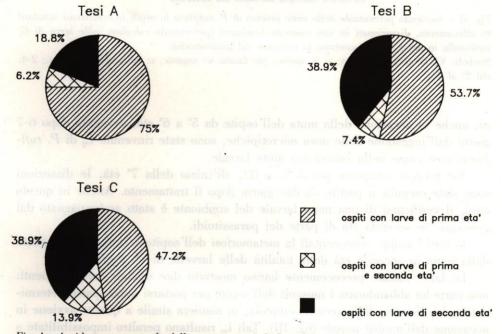


Fig. 1 - Incidenza percentuale delle mute precoci di *P. rufifrons* in ospiti dissezionati in momenti fisiologici precedenti la metamorfosi. Tesi A: ospiti mantenuti a 30°C durante la sperimentazione; Tesi B: ospiti mantenuti a 20°C durante la sperimentazione; Tesi C: ospiti mantenuti a 0°C per 3 ore all'inizio della settima età. (per ulteriori spiegazioni vedi testo).

⁽¹) Va ricordato, a questo proposito, che G. mellonella mantenuta alle descritte condizioni di allevamento, svolge normalmente la sua vita larvale in sette stadi di crescita.

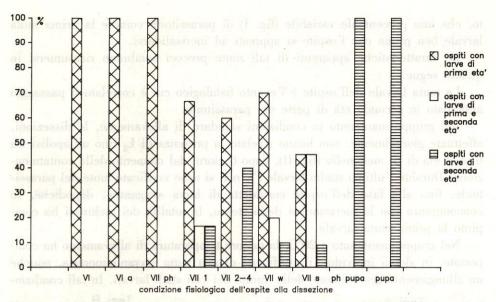


Fig. II - Incidenza percentuale delle mute precoci di *P. rufifrons* in ospiti in condizioni standard di allevamento, dissezionati in vari momenti fisiologici (percentuale calcolata sulle larve di *G. mellonella* in cui è stata riscontrata la presenza del parassitoide).

Simboli- VI: 6^a età; VII: 7^a età; a: in apolisi; ph: farata; w: vagante; s: imbozzolata; 1: 1^o g.; 2-4: dal 2^o al 4^og.

ni, anche in occasione della muta dell'ospite da 5^{a} a 6^{a} età, avvenuta dopo 6-7 giorni dall'ingestione delle uova microtipiche, sono state rinvenute L_{2} di P. rufifrons, così come nella successiva muta larvale.

Nel gruppo sottoposto per 3 h. a 0°C all'inizio della 7ª età, le dissezioni sono state eseguite a partire da due giorni dopo il trattamento. Anche in questo caso, il verificarsi di una muta larvale del simbionte è stato accompagnato dal passaggio in seconda età di parte dei parassitoidi.

In tutti i gruppi sperimentali la metamorfosi dell'ospite è stata accompagnata dalla muta in seconda età della totalità delle larvette di *P. rufifrons*.

Le larve mutate precocemente hanno mostrato due distinti comportamenti: una parte ha abbandonato i muscoli dell'ospite per portarsi nello spazio determinatosi dal distacco della vecchia cuticola, in maniera simile a quanto avviene in occasione dell'apolisi pupale (fig. III). Tali L_2 risultano peraltro impossibilitate a ripenetrare nell'ospite, come avviene normalmente quando si insinuano sotto le pteroteche, e vanno incontro a sicura morte. Un certo numero di L_2 è stato infatti rinvenuto nelle esuvie larvali di cui il simbionte si era liberato.

Altre L_2 «precoci» permangono invece nell'emocele, quando non addirittura nei muscoli, della larva ospite. Il destino di tali parassitoidi non può essere determinato con sicurezza. La L_2 di P. rufifrons è incapace di stabilire connessioni tracheali con la vittima, per cui una prima difficoltà che deve attraversare è di natura respiratoria. Inoltre la permanenza nell'emocele la espone ai mecca-



Fig. III - Larva di G. mellonella in apolisi prima della muta a 7ª età. La L₂ di P. rufifrons, mutata precocemente, è visibile fra le due cuticole, sotto le zampe metatoraciche.

nismi di difesa dell'ospite. Alcune L_2 sono infatti state rinvenute incapsulate in seguito ad una reazione di tipo emocitario. Tale evento è stato usato per stabilire, per dissezioni temporalmente sucessive ad una muta larvale di G. mellonella, se il passaggio in seconda età del parassitoide era già avvenuto da qualche tempo.

In base alle osservazioni svolte non si può escludere completamente che alcune L₂ «precoci» possano sopravvivere fino alla metamorfosi dell'ospite per poi proseguire il loro sviluppo, ma si può affermare che il probabile destino della maggioranza di esse sia di soccombere.

Nelle larve in cui la dissezione ha rivelato la presenza di mute precoci di *P. rufifrons* sono state rinvenute anche L₁ del parassitoide, anche se la percentuale di ospiti in cui tale fenomeno è stato osservato è minore (fig. I). Alcune di queste larvette sono state poste in soluzione salina di Ephrussi-Beadle e sono passate in seconda età entro 24 h., mentre ciò non si è verificato con L₁ prelevate da larve di *G. mellonella* in cui non erano stati trovati parassitoidi mutati precocemente. Tale procedura non è stata peraltro eseguita sistematicamente.

L'accrescimento dei parassitoidi estratti dalle larve mantenute in condizioni standard di allevamento è stato rappresentato in fig. IV, in relazione allo stadio fisiologico di G. mellonella. I pesi delle L_1 di P. rufifrons presentano un incremento costante, ma, in occasione della muta larvale del simbionte, alcuni di

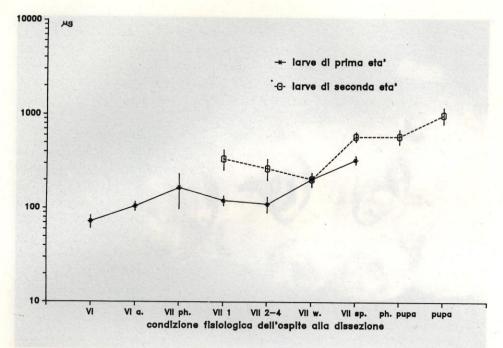


Fig. IV - Peso medio (in g) \pm E.S. delle larve di P. rufifrons rinvenute in ospiti in condizioni standard di allevamento, dissezionati in vari momenti fisiologici (per la spiegazione dei simboli vedi Fig. 2).

essi (come testimoniato dal valore più elevato dell'errore standard della media) presentano un maggiore incremento di peso, seguito in breve da una muta precoce. Le L₂ rinvenute dal secondo al quarto giorno dell'ultima età dell'ospite erano prevalentemente mutate in occasione della apolisi da 6^a a 7^a età e, per le considerazioni precedentemente esposte, erano dotate di scarsa vitalità ed il loro peso medio presentava valori più bassi.

Le percentuali di parassitizzazione, riscontrate alla formazione delle crisalidi di G. mellonella, indicano valori più elevati nel gruppo mantenuto in condizioni standard di allevamento (54.0%), rispetto al 48.1% ed al 43.8% rispettivamente per il gruppo mantenuto a 20°C e quello «raffreddato» all'inizio della settima età, il che coincide con la minore incidenza percentuale del fenomeno delle mute precoci (fig. I).

DISCUSSIONE

Le osservazioni svolte indicano che, almeno per una percentuale di parassioidi, il verificarsi della metamorfosi dell'ospite non è una condizione indispensabile per il passaggio dalla prima alla seconda età. Questo fatto costituisce una novità rispetto a quanto osservato da Baronio e Sehnal (1980) nel loro lavoro sul determinismo ormonale dello sviluppo di *P. rufifrons*.

Campadelli e Fanti (1987), studiando l'andamento delle percentuali di parassitizzazione in funzione dello stadio di contaminazione, hanno evidenziato come i valori decrescano progressivamente per età larvali dell'ospite più lontane dalla metamorfosi. Tale osservazione risulta significativa in relazione a quanto visto in questa sede e può essere spiegato, almeno in parte (²), in termini di eliminazione di parte dei parassitoidi a causa di mute precoci.

Nell'ipotesi che l'ormone giovanile funzioni come un fattore inibente lo sviluppo delle L₁ di *P. rufifrons*, il passaggio in seconda età in occasione di mute larvali dell'ospite potrebbe essere spiegato ipotizzando che i titoli di JH possano avere forti oscillazioni da un individuo all'altro e risultare così insufficienti a frenare l'accrescimento del tachinide, o addirittura che la concentrazione sia in generale meno elevata nei primi stadi larvali. In effetti, Gilbert *et al.* (citato da Staal, 1987), studiando l'andamento dell'O.G. nelle varie età preimmaginali di *Manduca sexta* L., indicano che il titolo di neotenina cresce progressivamente fino all'inizio dell'ultima età del lepidottero, pur con variazioni all'interno di ogni stadio.

L'ipotesi che le mute precoci siano quindi dovute ad un livello insufficiente di O.G. si rivela però non esauriente nello spiegare il fenomeno, in considerazione dei risultati di Plantevin et al. (1987). Questi ricercatori, nel corso di una ricerca sulle relazioni ormonali nella coppia ospite-parassita G. mellonella-Pseudoperichaeta nigrolineata, hanno infatti determinato i livelli ormonali del lepidottero quando questo venga mantenuto a 21°C, il che corrisponde alla condizione di uno dei gruppi di individui esaminato nella presente sperimentazione. I loro dati indicano che un trasferimento di G. mellonella a tale temperatura comporta un significativo incremento, da 10 a 20 volte, dei livelli di ormone giovanile, rispetto alle larve mantenute alla più elevata temperatura di allevamento. Nella tesi mantenuta a 20°C le mute precoci si sono manifestate in misura percentualmente più elevata rispetto al gruppo in condizioni standard, il che inficerebbe la precedente ipotesi.

Era lecito a questo punto chiedersi se il fenomeno osservato nella presente ricerca non dovesse essere considerato come una sorta di anomalia di laboratorio, e se il prolungato allevamento del tachinide su un ospite di sostituzione non ne avesse originato delle alterazioni nella fisiologia e nel comportamento. Peraltro, ripetendo parte delle prove effettuate da Baronio e Sehnal nel 1980, sono stati ottenuti risultati paragonabili (Fanti e Bratti, dati non-pubblicati), per cui pensiamo di poter escludere tale eventualità.

Ci sembra quindi di poter affermare che il ruolo dell'ormone giovanile all'interno di questa particolare relazione ospite-parassita debba essere approfondito da ulteriori ricerche.

⁽²) Va peraltro ricordato che un fattore concorrente al calo della parassitizzazione è rappresentato dalla maggiore difficoltà per le uova del tachinide di passare indeni attraverso l'apparato boccale, di minori dimensioni, delle larve giovani (Mellini e Braga, 1982).

Un'altra considerazione che emerge è la seguente. Operando su un substrato in vivo, sia pure con vari accorgimenti sperimentali (legature, trapianti di organi endocrini, trattamenti ormonali esogeni, ecc.) è possibile dimostrare la connessione fra lo sviluppo del parassitoide e gli eventi endocrini dell'ospite, come hanno fatto fra gli altri, per esempio, Cals-Usciati (1975) per la coppia ospite-parassita Ceratitis capitata-Opius concolor, Weseloh (1984) per la coppia G. mellonella-Compsilura concinnata e Baronio e Sehnal (1980) per G. mellonella-Pseudogonia rufifrons. Non risulta peraltro in tal modo possibile distinguere fra un'azione ormonale diretta sull'entomofago ed una indiretta, mediata da cambiamenti biochimici dell'ospite che si riflettono sul simbionte. Il fatto che le larvette di P. rufifrons compiano la muta in occasione di un'apolisi larvale di G. mellonella sembra invalidare una spiegazione, per tale coppia, di tipo nutrizionale, ancorché mediata ormonalmente.

D'altra parte le osservazioni eseguite confermano che un ruolo decisivo nello sviluppo del parassitoide è svolto dall'ecdisone.

Va ricordato a questo proposito che Mellini *et al.* (1986) hanno evidenziato come tale ormone abbia in *P. rufifrons* non solamente un'azione promuovente la prima muta larvale, ma anche di stimolazione all'accrescimento ponderale delle L₁. Sempre Mellini (1969) ha sottolineato come in molte specie di Tachinidi sia la muta larvale il fattore attivante lo sviluppo dell'entomofago.

Un elemento che rimane da chiarire su quanto osservato in questa ricerca è se l'evento delle mute precoci interessi, in un determinato ospite, tutti i parassitoidi presenti ovvero solo una parte di essi. In altri termini, dal momento che l'attivazione precoce interessa solo parte delle larvette endofaghe, va stabilito se il meccanismo causale del fenomeno sia collegato alla fisiologia dell'ospite, a quella dell'entomofago, o a tutte e due.

Il carattere distruttivo delle osservazioni effettuate tramite dissezione non permette di propendere con sicurezza per una delle due alternative, per ognuna delle quali esistono elementi a favore e contro. Da un lato la osservata compresenza di L₁ ed L₂ nel medesimo ospite al momento della dissezione non è di per sé un fattore decisivo, perché potrebbe significare semplicemente un breve scarto temporale nella risposta dei vari parassitoidi. Anche nella fase che precede la metamorfosi dell'ospite (che comporta normalmente il passaggio alla 2ª età della totalità dei tachinidi) è possibile rinvenire contemporaneamente L₁ ed L₂.

Il fatto che alcune L₁, compresenti a larve di *P. rufifrons* già mutate, poste in soluzione salina siano mutate entro 24 h., fa ritenere che esse avessero già ricevuto l'induzione necessaria, ma tale procedura non è stata condotta in maniera uniforme e non risulta decisiva.

Non va inoltre dimenticato il fatto, già sottolineato da Mellini et al. (1986) che *P. rufifrons* possiede un ritmo di accrescimento assai variabile da individuo ad individuo.

Ulteriori ricerche su tali aspetti sono senz'altro necessarie ed auspicabili per comprendere a fondo la natura delle osservazioni svolte.

Rimane infine da chiedersi che tipo di significato biologico abbia il fenomeno evidenziato nel presente lavoro, se sia cioè un artefatto dovuto a condizioni sperimentali o possa avere una valenza più generale e presentarsi anche in natura.

È chiaro che una risposta definitiva a tale quesito può essere data solo replicando tali osservazioni su ospiti naturali di *P. rufifrons*, ma vorremmo avanzare comunque in questa sede alcune considerazioni.

Apparentemente questa mancata sincronia di alcuni parassitoidi con la metamorfosi dell'ospite presenta solo aspetti negativi, perché comporta l'incapacità delle larvette endofaghe a compiere con successo il proprio ciclo di sviluppo.

In realtà la sopravvivenza del parassitoide non viene pregiudicata, in quanto l'attivazione precoce delle L₁ non è il fenomeno maggioritario e la gran parte dei parassitoidi muta solo in occasione della metamorfosi dell'ospite.

In secondo luogo, non va dimenticato che, per *P. rufifrons*, che origina un solo adulto per ogni ospite attaccato, la superparassitizzazione risulta un fatto negativo e che può comportare il mancato compimento del ciclo biologico (Mellini e Gironi, 1981).

È noto che i Ditteri Tachinidi non possiedono le strategie evolutesi negli Imenotteri per regolare il carico parassitario (Clausen et al., 1927; Askew, 1971), soprattutto in ragione del fatto che una modalità di contaminazione dell'ospite molto diffusa in questa Famiglia è quella indiretta, attraverso planidi ed uova deposte nell'ambiente.

Peraltro, Burks e Nettles (1978), osservando che la presenza di emolinfa dell'ospite sulla cuticola di *Heliothis virescens* agisce da deterrente alla larviposizione di *Eucelatoria* sp., hanno supposto che tale comportamento sia una strategia volta ad evitare la superparassitizzazione dell'ospite, in seguito, ad esempio, a ferite inferte da precedenti femmine larvideponenti, ma questo caso riguarderebbe pur sempre un Tachinide in cui esiste un rapporto diretto tra l'adulto e la vittima.

Nel caso di *P. rufifrons* che depone le uova microtipiche sul substrato frequentato dall'ospite tale rapporto non esiste. A posteriori, quindi, una eliminazione, parziale, del carico infestante l'ospite, potrebbe costituire una sorta di regolazione per ridurre la superparassitizzazione. Va inoltre considerato che contaminazioni in stadi precoci (come quelle effettuate sperimentalmente in questa ricerca) sono probabilmente seguite in natura da una ulteriore successiva ingestione di altre uova microtipiche fino a un carico troppo elevato per la successiva riuscita dell'entomofago.

Per il singolo individuo, d'altra parte, la spinta ad un accrescimento accelerato risulta vantaggiosa in quanto, una volta penetrata con successo nella crisalide, è la L_2 di maggiori dimensioni che presumibilmente riesce a competere con successo.

Le considerazioni su esposte vanno considerate evidentemente con molta prudenza, ma possono costituire una ipotesi di lavoro interessante per successive ricerche sull'argomento.

RIASSUNTO

In base a precedenti ricerche si riteneva che lo sviluppo delle larve di prima età di *P. rufifrons* venisse promosso solo in occasione dell'incrisalidamento dell'ospite, quando al rilascio di ecdisteroidi si accompagna un declino dell'ormone giovanile.

Parassitizzando larve di *G. mellonella* prima del penultimo stadio larvale, si è accertato che una percentuale di larvette del tachinide passa in seconda età in occasione di una muta larvale dell'ospite.

Poiché l'interazione ormonale fra P. rufifrons e G. mellonella è già stata verificata, si ritiene probabile che il declino dell'ormone giovanile in corrispondenza del picco di ecdisone non sia una condizione essenziale per il verificarsi della prima muta del parassitoide e che altri fattori vedano presi in considerazione per spiegare perché la maggioranza delle larve del tachinide arresta lo sviluppo fino alla metamorfosi dell'ospite.

Possibility of precocious moulting of *Pseudogonia rufifrons* Wied. (Diptera Tachinidae) during the larval stage of *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera Galleriidae).

Summary

Until now the development of 1st instar maggets of *P. rufifrons* was thought to be triggered only by the host larval-pupal moult, in response of the release of the host ecdysteroids when the juvenile hormone is absent.

By parasitizing before the penultimate instar, it was observed that a certain number of maggets moulted at a host larval-larval moult.

As the dependence of this tachinid on the hormones of the host has already been proved, it may be that the absence of juvenile hormone during the release of ecdysone is not an essential condition for the moult of the parasitoid and that additional factors are necessary to explain why most of the maggots do not moult until host metamorphosis.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ASKEW R.R., 1971. Parasitic insects. London, C.F.R. Woodward.
- Baronio P., Campadelli G., 1978. Ciclo biologico di Gonia cinerascens Rond. (Dipt. Tachinidae) allevata in ambiente condizionato sull'ospite di sostituzione Galleria mellonella L. (Lep. Galleriidae). Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, 34: 35-54.
- BARONIO P., SEHNAL F., 1980. Dependence of the parasitoid *Gonia cinerascens* on the hormones of its Lepidopterous hosts. *J. Insect Physiol.*, 26: 619-626.
- Beckage N.E., 1985. Endocrine interactions between endoparasitic insects and their hosts. Ann. Rev. Entomol., 30: 371-413.
- Bratti A., 1985. Relazioni tra densità di popolazione dell'ospite e percentuali di parassitizzazione nella coppia ospite-parassita Galleria mellonella L. Gonia cinerascens Rond. Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna, 39:127-139.
- Burks M.L., Nettles W.C., 1978. Eucelatoria sp.: Effects of cuticolar extracts from Heliothis virescens and other factors on oviposition. Env. Ent., 7: 897-900.
- Cals-Usciati J., 1975. Répercussion de la modification du cycle normal de Ceratitis capitata Wied. (Diptére Trypetidae), par irradiation gamma et injection d'ecdysone, sur le développement de son parasite Opius concolor Szepl. (Hyménoptère Braconidae). C.R. Acad. Sci. Paris. 281: 275-278.
- CAMPADELLI G., FANTI P., 1987. Livelli di parassitizzazione in relazione allo stadio di contaminazione della vittima nella coppia ospite-parassita Galleria mellonella L. Pseudogonia rufifrons Wied. Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna, 42: 71-78.
- CLAUSEN C.P., KING J.L., TERANISHI C., 1927. The parasites of *Popillia japonica* in Japan and Chosen (Korea) and their introduction into the United States. *U.S. Dep. Agric. Bull.*, n. 1429: 1-55.
- CYMBOROWSKI B., Bogus M.J., 1976. Juvenilizing effect of cooling on Galleria mellonella. J. Insect Physiol., 22: 669-672.

- LAWRENCE P.O., 1986. Host-parasite hormonal interactions: an overview. J. Insect Physiol., 32: 295-298.
- MELLINI E., 1969. Studi sui Ditteri Larvevoridi. XX. Influenze esercitate dalla vittima sul parassita. Mem. Soc. ent. ital., 48: 324-350.
- 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. Univ. Bologna, 38: 135-166.
- MELLINI E., CAMPADELLI G., DINDO M.L., 1986. 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. Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna, 40: 221-237.
- MELLINI E., GIRONI R., 1981. Effetti della superparassitizzazione nella coppia ospite-parassita Galleria mellonella L. Gonia cinerascens Rond. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, 36: 49-68.
- PLANTEVIN G., GRENIER S., RICHARD G., NARDON C., 1986. Larval development arrest and hormonal levels in the couple *Galleria mellonella* (Lepidoptera, Pyralidae) *Pseudoperichaeta nigrolineata* (Diptera, Tachinidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 3: 457-469.
- STAAL G.B., 1987. Juvenoids and anti juvenile hormone agents as IGRs. In: Integrated pest management protection integree: quo vadis?, Parasitis 86, Geneva, 9-11 December 1986, Ed. Delucchi V., Geneva: 277-292.
- WESELOH R.M., 1984. Effect of Size, Stress and Ligation of Gypsy Moth (Lepidoptera: Limantridae) Larvae on Development of the Tachinid Parasite Compsilura concinnata Meigen (Diptera Tachinidae). Ann. Entomol. Soc. Am., 77: 423-428.