

MARIA LUISA DINDO

Istituto di Entomologia «Guido Grandi» - Università di Bologna

Parassitismo degli Strepsitteri I - Caratteristiche biologiche

(Ricerche eseguite col contributo del Ministero della Pubblica Istruzione - M.P.I. 60%)

GENERALITÀ

L'ordine degli Strepsitteri, comprendente, a tutt'oggi, circa 500 specie descritte (Kinzelbach, 1978), è, com'è noto, il solo, nell'ambito nella classe degli Insetti, ad essere composto esclusivamente da entomoparassitoidi, per di più endofagi.

L'adattamento alla vita parassitaria è, per certi aspetti, assai spinto, tanto che i tessuti della vittima non vengono mai direttamente intaccati dall'entomofago; di conseguenza l'ospite, fatto non unico, ma senz'altro assai raro negli insetti, può sopravvivere più o meno a lungo anche dopo la fuoriuscita del parassitoide, che si verifica prima dell'impupamento per i Mengenillidia, e all'atto dello sfarfallamento per i maschi degli Stylopidia. Le femmine degli Stylopidia, dal canto loro, non abbandonano mai, nemmeno allo stadio di immagine, il corpo dell'ospite.

Un accenno meritano le discussioni connesse con la posizione sistematica degli Strepsitteri. Infatti, ancor oggi vi è chi li considera non come un ordine a sé, ma come un raggruppamento nell'ambito dei Coleotteri. In particolare, Crowson li ha collocati nel sottordine Polyphaga, prima come superfamiglia (Stylopoidea) (1955) e, più di recente (1981), come famiglia (Stylopidae), facente parte, insieme ai Lymexylidae, della superfamiglia Lymexyloidea. Anche gli Zoological Records li riportano tra i Coleotteri, come Stylopoidea.

Secondo la maggioranza degli Autori, comunque, gli Strepsitteri costituiscono un ordine a sé, vicino ai Coleotteri, ma da essi distinto.

Nel presente lavoro mi sono conformata alla classificazione oggi più seguita, quella di Kinzelbach (1971; 1978) in base alla quale l'ordine degli Strepsitteri è suddiviso in due sottordini (Mangenillidia e Stylopidia), comprendenti rispettivamente due e sette famiglie. Esse, unitamente agli ordini e alle famiglie di appar-

tenenza delle specie ospiti, sono indicate nella tabella I. Va comunque puntualizzato che le famiglie numericamente più rappresentate sono quelle degli Halictophagidae, degli Elenchidae e degli Stylopidae. Tali famiglie risultano, a tutt'oggi, le più studiate anche dal punto di vista dei rapporti con l'ospite.

La tabella I richiede qualche precisazione.

Dei Mengeidae, famiglia fossile, sono noti i soli maschi di un'unica specie, *Mengea tertiaria* (Menge), dall'ambra oligocenica inferiore del Baltico; riguardo ai possibili ospiti, per ora non esistono che congetture. Kinzelbach (1971) ha, a tal proposito, avanzato l'ipotesi che ospiti dei Mengeidae potessero essere Rincoti Eterotteri.

Per quanto concerne la parassitizzazione di Ditteri Tephritidae da parte degli Halictophagidae, ci si riferisce, nella tabella, a *Dipterophagus daci* Drew & All., rinvenuto in Australia, in dieci specie di *Dacus*, da Drew e Allwood (1985). La specie era stata, in realtà, dai due Autori collocata nella nuova famiglia dei Dipterophagidae, affine a quella degli Halictophagidae, ma da essa distinta sostanzialmente per il numero degli antenomeri del maschio (6 contro 7). Kathirithamby (1989) giudica non giustificata la creazione di questa nuova famiglia e colloca *D. daci* negli Halictophagidae, sia pure nella sottofamiglia Dipterophaginae. Io mi sono conformata a questa classificazione.

Riguardo alla stilopizzazione di Psylloidea, riportata da Brown et alii (1986), va precisato che in uno solo dei tre casi distinti riferiti dagli Autori il genere dello strepsittero è stato identificato (come *Halictophagus* sp. e questo è il motivo per cui in tabella ho indicato anche gli Psylloidea tra i possibili ospiti degli Halictophagidae).

Va infine sottolineato il fatto che gli appartenenti alla famiglia Myrmecolacidae attacchino, a seconda del sesso, ospiti diversi, tanto che le femmine venivano un tempo incluse in una famiglia a sé, quella degli Stichotrematidae (cfr. Grandi, 1951).

BIOLOGIA

Vengono qui illustrati alcuni aspetti della biologia degli Strepsitteri, con il fine principale di inquadrare i loro rapporti con l'ospite (che verranno trattati in un lavoro successivo). Va comunque sottolineato che permangono, su tali argomenti, vari punti oscuri, anche a causa del fatto che il lavoro sperimentale svolto su questi insetti è, per ora, quantitativamente piuttosto scarso.

Gli Strepsitteri presentano un dimorfismo sessuale molto accentuato, portato agli estremi nel sottordine Stylopida in cui, allo stadio adulto, ad un maschio alato e menante vita libera si contrappone una femmina catametabolica, larviforme e vivente fino alla morte nel corpo della vittima.

Gli insetti parassitizzati da questi entomofagi sono comunemente detti «stilopizzati».

a) Larve di prima età

Le larve di prima età, oligopode campodeiformi, sono in genere denominate dagli Autori «triungolini» o «triungulinidi», per analogia ai triungolini dei Coleotteri Meloidi; Kathirithamby (1989) fa peraltro notare che tale analogia riguarda caratteri più etologici che morfologici e che, pertanto, questi termini, riferiti agli Strepsitteri, sarebbero, in realtà, impropri.

Tab. 1 - Ordini e famiglie di appartenenza delle specie ospiti degli Strepsitteri

Strepsitteri		Ospiti	
Sottordine	Famiglia	Ordine (Sottordine/Sezione)	Famiglia
Mengenillidia	Mengeidae + Mengenillidae	? Thysanura	Lepismatidae
Stylopidia	Corioxenidae	Rhynchota (Heteroptera)	Lygaeidae Pentatomidae Scutellaridae Cydnidae
	Haliictophagidae	Blattodea Orthoptera (Coelifera) Rhynchota (Heteroptera) (Hom./Auchenorrhyncha) (Hom. Sternorrhyncha) Diptera (Brachycera)	Blattidae Gryllidae Tridactylidae Coreidae Pentatomidae Cercopidae Membracidae Cicadellidae Dictyopharidae Flatidae Issidae Eurybrachidae Fulgoridae Delphacidae Tettigometridae Psyllidae Tephritidae
	Callipharixenidae	?	
	Bohartillidae	Hymenoptera (Apocrita)	Mutillidae ?
	Elenchidae	Rhynchota (Hom./Auchenorrhyncha)	Dictyopharidae Flatidae Ricanidae Issidae Eurybrachidae Fulgoridae Delphacidae Platystomatidae
		Diptera (Brachycera)	
	Myrmecolacidae maschi femmine	Hymenoptera (Apocrita) Mantodea Orthoptera (Ensifera)	Formicidae Mantidae Tettigoniidae Gryllotalpidae Gryllidae Eneopteridae
	Stylopidae	Hymenoptera (Apocrita)	Eumenidae Vespidae Masaridae Sphecidae Colletidae Andrenidae Halictidae

Tale stadio è l'unico in cui le femmine degli Stylopidea vivono fuori dall'ospite (mentre i maschi, nonché ambedue i sessi del sottordine Mengenillidia, conducono vita libera anche da adulti).

I triungulinidi hanno una lunghezza variabile, a seconda della specie, da 0,08 a 0,3 mm (Kathirithamby, 1989). Essi vengono partoriti dalle femmine — vivipare in entrambi i sottordini — in quantità elevatissime, peraltro variabili a seconda della specie: il numero medio è comunque di 1500-2000/femmina, tanto nei Mengenillidia (Silvestri, 1943) che negli Stylopidea (Askew, 1971), ma non mancano casi di femmine molto più prolifiche: quelle di *Stichotrema dallatorrea-num* Hof. (Myrmecolacidae) possono arrivare a partorire addirittura 750.000 larve (O'Connor, 1959). La larvideposizione può essere influenzata da fattori ambientali. Ad esempio, essa è favorita da una temperatura di 31-33°C e da una umidità relativa del 72-75% nel caso di *Halictophagus membraciphagus* (Sub.) (Biswas e Bhattacharya, 1985).

L'elevatissima fecondità delle femmine appare correlata alla modalità di contaminazione dell'ospite, comune a tutti gli Strepsitteri: sono infatti le larvette di prima età che, raggiunto l'ospite, vi penetrano. Esse sono, peraltro, poco longeve ed hanno, anche in dipendenza dei fattori ambientali, notevoli probabilità di soccombere prima di riuscire a parassitizzare la vittima: ad esempio, i triungulinidi di *Elenchus tenuicornis* (Kirby) (Elenchidae) muoiono, se nel frattempo non hanno raggiunto l'ospite, dopo circa 4 ore e mezzo a una temperatura di 15°C e a una umidità relativa del 90%, e in un lasso di tempo anche inferiore a temperature più elevate e umidità relative più basse (Raatikainen, 1967).

Le larve di prima età di diverse specie manifestano attitudine al salto, grazie alla possibilità di ripiegare l'ultimo urite, provvisto di lunghe setole, distendendolo poi rapidamente. Ciò le favorisce nella fase di raggiungimento dell'ospite. Tale comportamento è stato descritto, riguardo ai Mengenillidia, da Silvestri (1941a) per *Eoxenos laboulbenei* Pey. e dallo stesso Autore (1943) per varie specie di *Mengenilla*. Per gli Stylopidea, la descrizione più dettagliata rimane, a tutt'oggi, quella di Kirkpatrick (1937), riguardo a *Corioxenos antestiae* Blair (Corioxenidae), parassitoide di *Antestia* sp. (Rhynch. Pentatomidae), ma non mancano riferimenti ad altre specie da parte di altri Autori (tra cui Silvestri, 1941b; Riek, 1970 in Kathirithamby, 1989; Young, 1987).

Nelle specie le cui femmine larvidepongono in un ambiente diverso da quello frequentato dagli stadi dell'ospite suscettibili di attacco, vi è, per i triungulinidi, la possibilità di farsi trasportare. Allo scopo essi si aggrappano, servendosi anche delle lunghe setole addominali, o si adagiano, al corpo dell'ospite adulto, utilizzato come vettore ed esso stesso idoneo alla parassitizzazione; questo fenomeno riguarda tipicamente, ma non esclusivamente, gli Stylopidea parassitoidi di Imenotteri costruttori di nidi pedotrofici, in quanto i triungulinidi vengono generalmente partoriti fuori dal nido, in cui le larve ospiti, suscettibili di attacco, sono ubicate (Askew, 1971; Kathirithamby, 1989)⁽¹⁾.

(¹) Tale comportamento è del tutto simile a quello manifestato dalle larve di prima età di *Macrosiagon ferrugineum flabellatum* F. (Col. Rhipiphoridae) parassitoide di *Odynerus oculus* Spin. (Hym. Eumenidae) (cfr. Grandi, 1951).

b) Stadi attaccati

In linea di massima, gli stadi dell'ospite in cui può avvenire la penetrazione delle larvette di prima età possono essere i seguenti (mi limito a considerare i casi principali).

1) Riguardo ai Mengenillidia, parassitoidi di Tisanuri Lepismatidi, i triungulinidi possono attaccare sia le neanidi che gli adulti dell'ospite (Silvestri, 1941a; 1943).

2) Riguardo agli Stylopida, trattandosi di Halictophagidae o di Elenchidae persecutori di Rincoti Omotteri Auchenorrhinchi, possono, a seconda della specie del parassitoide e/o dell'ospite, venire contaminati sia le neanidi che le ninfe che gli adulti (Williams, 1957; Metcalfe, 1971; Waloff, 1981), oppure solo le neanidi (Kirkpatrick, 1937; Kathirithamby, 1982; 1985; Raatikainen, 1967) o solo gli adulti (Silvestri, 1941b; Greathead, 1970). Più in particolare, Kathirithamby (1982; 1985) riporta che il delfacide *Nilaparvata lugens* Stål viene contaminato da *Elenchus* sp. allo stadio di neanide di seconda o terza età. Kirkpatrick (1937) pone in evidenza che *Antestia* sp. può essere parassitizzato da *Corioxenos antestiae* solo in corrispondenza di una muta, e comunque mai allo stadio di neanide di prima età; tale stadio può essere, invece, suscettibile di contaminazione in *Dicranotropis muiri* Kirk. (Rhynch. Pentatomidae), da parte di *Elenchus templetoni* West. (Williams, 1957). Come si nota, la casistica è tutt'altro che omogenea, fermo restando che sono, comunque, sempre i triungulinidi a compiere l'attacco.

Cito in questa sede anche il caso di un ortottero, il tettigoniide *Segestes decoratus* Red., il quale può venire contaminato da *Stichotrema dallatorreanum* sia negli stadi preimmaginali (tranne l'uovo) che da adulto (Young, 1987).

3) Infine, riguardo agli Imenotteri Aculeati parassitizzati da Stylopidae, la penetrazione dei triungulinidi avviene in genere nelle larve (Clausen, 1962; Dunkle, 1979). Tuttavia, in qualche caso, il triungulinide può penetrare nell'ospite quand'esso si trova ancora allo stadio di uovo: è quanto riportato da Hemmingsen (1974), per la coppia *Eumenes flavopictus continentalis* Zimm. (Hym. Eumenidae) - *Pseudoxenos* sp. (Stylopidae) e da Linsley e MacSwain (1957), nonché da Jones et alii (1980) per la coppia *Andrena* sp. (Hym. Andrenidae) - *Stylops* sp. Più specificatamente, Linsley e MacSwain (1957) precisano che la larva di prima età di *Stylops pacifica* Boh. si insinua nel corion dell'uovo di *Andrena complexa* Vier. solo con la parte anteriore del corpo; successivamente compie la muta e, lasciando l'esuvia aderente al corion, in seconda età penetra all'interno dell'embrione dell'ospite.

c) Penetrazione dei triungulinidi

Il meccanismo di penetrazione dei triungulinidi all'interno dell'ospite non è stato ancora, a tutt'oggi, completamente chiarito. Secondo Kathirithamby (1989), il fenomeno si verificherebbe, per lo più, in corrispondenza di una muta, quan-

do la cuticola della vittima non è ancora indurita, ma anche da quanto più sopra esposto circa gli stadi dell'ospite suscettibili di attacco, si può facilmente dedurre che questa non è certo una regola.

Il meccanismo in sé non sembra differire di molto da sottordine a sottordine, da specie a specie. Faccio subito presente che, benché i triungulinidi siano provvisti di mandibole (contrariamente ai successivi stadi larvali, tranne l'ultimo), la loro utilizzazione ai fini della perforazione della cuticola dell'ospite viene menzionata esplicitamente solo da Askew (1971) e, come semplice ipotesi non avallata da alcuna osservazione diretta, da Williams (1957).

Silvestri (1941a; 1943) riporta, riguardo ai Mengenillidia, che l'ingresso di *Eoxenos laboulbenei* e di *Mengenilla* sp. all'interno dell'ospite avviene abitualmente a livello del torace o dell'addome, attraverso una membrana intersegmentale, e, eccezionalmente, a livello delle zampe, attraverso una membrana articolare. Una volta penetrate, le larvette si porrebbero nel lacunoma, per lo più aderenti al tessuto adiposo. Riguardo agli Stylopidia, lo stesso Silvestri (1941b) descrive le modalità di penetrazione di *Halictophagus tettigometrae* Silv. (Halictophagidae) nell'ospite *Tettigometra impressiformis* Muls. & Rey. (Rhynch. Tettigometridae). Tali modalità non sembrerebbero differire da quelle su riportate per i Mengenillidia.

Kathirithamby (1989) riferisce le osservazioni non pubblicate da Riek, circa l'ingresso di *Pseudoxenos* sp. (Stylopididae) nelle larve di prima età di *Sceliphron laetrum* (Smith) (Hym. Sphecidae). Il fatto più interessante riguarda l'emissione, tramite l'apertura boccale del triungulinide, di copiose quantità di essudato, per effetto della probabile azione enzimatica del quale, il parassitoide riuscirebbe, nel giro di 5-10' e previa ripetute contrazioni, a penetrare attraverso la cuticola dell'ospite all'interno dei suoi tessuti, per mutare poi in seconda età.

Tra i vari Autori consultati, il solo Askew (1971) afferma esplicitamente che, una volta insinuatesi nel corpo dell'ospite, le larve di prima età degli Strepsitteri, prima di compiere la muta, si nutrono (ma non viene specificato a spese di quali tessuti); tutti gli altri Autori si limitano a riferire che i triungulinidi mutano più o meno rapidamente in seconda età, non menzionando il fatto che essi si nutrano, o meno. Direi che questo rimane, per ora, un punto da chiarire.

d) Stadi larvali endoparassiti

Gli Strepsitteri subiscono una metamorfosi di tipo ipermetabolico (catametalobolico nel caso delle femmine degli Stylopidia). Compiendo la muta, i triungulinidi si trasformano in larve del secondo tipo, tipo che ingloba anche le età larvali successive alla seconda.

Dal secondo stadio in avanti, le larve conducono vita endofaga; solo nei Mengenillidia quelle dell'ultima età (che sono provviste di zampe, oltre che di mandibole, ben sviluppate) fuoriescono dall'ospite per andarsi ad impupare (Silvestri, 1941a; 1943). Negli Stylopidia, gli stadi larvali successivi al primo sono apodi e, tranne il primo, praticamente privi di appendici boccali (Silvestri,

1941b; Williams, 1957; Askew, 1971; Kathirithamby et alii, 1984). La nutrizione avviene per diffusione attraverso il tegumento, senza che i tessuti dell'ospite vengano mai direttamente intaccati dal parassitoide (Kirkpatrick, 1937; Jeannel, 1951; Williams, 1957; Imms, 1960; Clausen, 1962; Askew, 1971). Tale fenomeno è stato sperimentalmente dimostrato da Strambi e Strambi (1973), per la coppia *Polistes* spp. (Hym. Vespidae) - *Xenos vesparum* Rossi (Stylopidae). Gli Autori hanno constatato che della leucina ³H, iniettata nell'ospite stilopizzato, viene rapidamente assorbita dalla larveta endofaga, tanto che già 15 minuti dopo l'iniezione è possibile trovarne tracce evidenti nel corpo adiposo di questa. Un'ora dopo, l'entomofago risulta essere, addirittura, più radioattivo della vittima.

Le larve endoparassite stazionano nel lacunoma dell'ospite senza penetrarne gli organi, dei quali, comunque, provocano, accrescendosi, un parziale schiacciamento (Imms, 1960).

È presumibile che la respirazione avvenga, come la nutrizione, per diffusione attraverso il tegumento; tuttavia non ho trovato, su questo punto, alcuna indicazione da parte degli Autori consultati.

La determinazione del numero degli stadi larvali endoparassiti degli Strepsitteri presenta obiettive difficoltà, dovute alla scarsità di caratteri morfologici distintivi e, soprattutto, al fatto che (almeno negli Stylopidae), l'apolisi è seguita dall'ecdisi solo nella muta dalla prima alla seconda età; il passaggio alle età successive comporta invece il solo fenomeno dell'apolisi; le cuticole relative ai vari stadi rimangono pertanto accollate al corpo del parassitoide, mentre nel lacunoma dell'ospite non sono presenti esuvie, tranne quella del triungulinide (Kathirithamby et alii, 1984; Kathirithamby, 1989). Diversi Autori, peraltro, hanno tentato, nel passato, di determinare il numero degli stadi larvali endoparassiti degli Strepsitteri (che varierebbe da 4 a 7 a seconda della specie), basandosi per lo più su caratteri non attendibili come l'aumento di dimensioni (vedi, tra gli altri, Kirkpatrick, 1937; Hassan, 1939; Williams, 1957; Greathead, 1968; Kathirithamby, 1982; Waloff, 1981). Solo nel 1984, Kathirithamby et alii, grazie ad osservazioni al microscopio a scansione e a trasmissione, hanno potuto seguire, in *Elenchus tenuicornis*, la sequenza delle mute e, più precisamente, individuare gli strati cuticolari relativi ai vari stadi e accollati al corpo del parassitoide; è stato così possibile stabilire con esattezza che *E. tenuicornis* presenta in tutto 4 stadi larvali; il numero però, a detta degli stessi Autori, potrebbe variare in altre specie. In ogni modo, il dimorfismo sessuale tra maschi e femmine comincia a manifestarsi in terza età (Williams, 1957; Clausen, 1962; Waloff, 1981; Kathirithamby, 1982; 1989).

Questo fenomeno dell'apolisi senza ecdisi rimane per ora inspiegato. Secondo Kathirithamby (1989), gli strati cuticolari avrebbero, forse, una funzione di protezione e/o di difesa contro l'incapsulamento da parte dell'ospite. Essi, comunque, non ostacolano l'accrescimento ponderale e/o volumetrico delle larve.

A proposito di tale accrescimento, esso può essere notevole, tanto da far sì che, a maturità del parassitoide, lo scarto megetico tra i due simbionti sia piuttosto scarso: ad esempio, nel caso di *Nilaparvata lugens* parassitizzata da *Elen-*

chus tenuicornis, la femmina dell'entomofago occupa, da adulta, l'intera cavità addominale nonché una parte della cavità toracica dell'ospite, così da causarne, verosimilmente, la degenerazione dei muscoli del volo (Kathirithamby, 1985); ancora, in *Euscyrtus* sp. (Orth. Eneopteridae), che è lungo circa 7-8 mm, la femmina di *Stichotrema yasumatsui* sp. nov. (Myrmecolacidae) raggiunge la lunghezza di 4-6 mm (Kifune, 1983). È evidente che, in casi come questo, gli organi interni dell'ospite subiscono uno schiacciamento contro la parete del corpo (Kathirithamby, 1989).

È da ribadire che quanto su esposto circa il fenomeno dell'apolisi senza ecdisi è valido per gli Stylopodia, mentre per i Mengenillidia mancano indicazioni precise. Comunque, secondo Silvestri (1941a; 1943), *Eoxenos laboulbenei* e *Mengenilla* sp. avrebbero in tutto 3 età larvali, di cui la terza sarebbe quella in cui le larve (a questo punto fornite, come si è detto, di zampe e mandibole) fuoriescono dal corpo dell'ospite per andarsi ad impupare.

Anche negli Stylopodia le larve dell'ultima età sono provviste di mandibole, che non hanno funzione trofica, ma, pare, solo quella di consentire la perforazione del tegumento dell'ospite (cfr. Kirkpatrick, 1937; Williams, 1957; Kathirithamby, 1982). All'ultima età, infatti, le larve sia maschili che femminili fuoriescono con la porzione anteriore del corpo (cefalotorace) attraverso una membrana intersegmentale dell'ospite. Se questo è un imenottero, ciò avviene quando d'esso si trova allo stadio di pupa o, in qualche caso, di adulto neo-sfarfallato (Clausen 1962; Askew, 1971). Il fenomeno si verifica invece quando l'ospite è adulto, se si tratta di un rincote eterottero (Askew, 1971). Ciò è stato riscontrato anche in un altro eterometabolo, l'ortottero *Euscyrtus* sp., parassitizzato da *Stichotrema yasumatsui* (Kifune, 1983). Infine, se ad essere stilopizzato è un rincote omottero auchenorrinco, la parziale fuoriuscita del parassitoide avviene, generalmente, con l'ospite allo stadio adulto; tuttavia, se l'entomofago è maschio, ciò può verificarsi anche quando l'ospite è una ninfa dell'ultima età, che, in questo caso, è destinata a soccombere dopo lo sfarfallamento del parassitoide, senza riuscire a mutare allo stadio adulto (Kathirithamby, 1989).

La parziale fuoriuscita della larva dello strepsittero avviene solitamente a livello dell'addome dell'ospite, per lo più dorsalmente (Salt e Bequaert, 1929; Dunkle, 1979), in un punto, comunque, abbastanza costante per ogni singola specie (Askew, 1971) e a volte condizionato dal numero di parassitoidi per ospite, qualora questi siano più d'uno. Ad esempio, nel caso di *Corioxenos antestiae*, è abbastanza frequente che, in un ospite, possano svilupparsi due femmine e un maschio. La loro fuoriuscita avviene, allora, tra il terzo e il quarto urotergo, con il maschio in posizione mediana e le due femmine, una per lato, in posizione adiacente alle pleure (Kirkpatrick, 1937).

Nel caso di stilopizzazione di Imenotteri, il punto di fuoriuscita si colloca, più comunemente, tra il quarto e il quinto urite (Linsley e MacSwain, 1957; Imms, 1960; Kifune, 1986).

e) Impupamento

Nei Mengenillidia, le larve dell'ultima età di ambo i sessi si impupano, come si è detto ripetutamente, fuori dall'ospite (che continuerà, dal canto suo, a sopravvivere, sia pure per breve tempo, cfr. Silvestri, 1941a). Similmente a quanto accade nei Ditteri Brachiceri Ciclorrafi, l'impupamento avviene all'interno di un «pupario», formato dall'ultima cuticola larvale indurita e tannizzata. La pupa femminile viene da Silvestri (1941a; 1943) definita «pseudopupa», per il fatto di conservare l'aspetto larviforme e di essere priva di abbozzi alari; all'interno del pupario maschile, invece, la pupa ha l'aspetto di una classica pupa exarata (Silvestri, 1941a; 1943).

Negli Stylopida, solo i maschi subiscono un vero e proprio impupamento, mentre nelle femmine lo stadio di pupa non è riconoscibile (Clausen, 1962). Anche nei maschi degli Stylopida vi è la formazione di un pupario, il quale, però, è sclerificato solo a livello del cefalotorace (che sporge dal corpo dell'ospite) (Kathirithamby, 1989). In *E. tenuicornis*, sul cefalotorace è distinguibile una linea sottile a forma di anello, a livello di cui il pupario si romperà al momento dello sfarfallamento, in seguito alle pressioni esercitate con lo ptilino dall'adulto emergente (Kathirithamby, 1983). Non è, tuttavia, certo che lo sfarfallamento avvenga allo stesso modo in tutte le specie, non potendosi, ad esempio, escludere la possibilità che, almeno in alcune, per aprire il pupario vengano utilizzate le mandibole (Kathirithamby, 1989).

f) Cenni sugli adulti

I maschi adulti degli Strepsitteri (Mengenillidia e Stylopida) hanno abitudini diurne (Hassan, 1939; Silvestri, 1941a; Imms, 1960; Clausen, 1962; Raatikainen, 1967; Raatikainen e Heikinheimo, 1974; Kathirithamby, 1989). Riguardo alla loro morfologia, mi limiterò a ricordare che sono alati e che le sole ali metatoraciche vengono utilizzate per il volo, essendo quelle mesotoraciche trasformate in bilancieri analoghi a quelli dei Ditteri (Imms, 1960; Askew, 1971; Kathirithamby, 1989). Pur essendo forniti di pezzi boccali, non si nutrono, e tutta la loro brevissima esistenza è esclusivamente dedicata alla ricerca della femmina e all'accoppiamento (Silvestri, 1943; Linsley e MacSwain, 1957).

La femmina adulta è, nei Mengenillidia, neotenica. Essa è provvista di zampe e conduce vita libera. Negli Stylopida, la femmina adulta è invece catametabolica, larviforme e avvolta nelle cuticole larvali; il capo e il torace sono fusi assieme a formare un cefalotorace, sclerificato, che, solo, sporge dal corpo dell'ospite. Pur essendo per tutta la vita endozoa, da immagine la femmina degli Stylopida sembra cessare di nutrirsi a spese della vittima (ricordo ancora che gli stadi larvali endoparassiti si alimentano per diffusione, attraverso il tegumento). Almeno, ciò è quanto è stato dimostrato da Strambi e Strambi (1973) per *Xenos vesparum*. Secondo tali Autori, non vi è stato, da parte della femmina adulta del parassitoide, alcun accenno di assorbimento, attraverso il tegumento, della leu-

cina 3H da loro iniettata nell'ospite *Polistes* sp. (mentre, come si è detto in precedenza, tale assorbimento è molto rapido quando l'entomofago si trova ancora allo stadio di larva).

Anche la respirazione, di tipo pneumatico (sono presenti 1-2 paia di stigmi a livello del cefalotorace, cfr. Imms, 1960), non avviene a spese della vittima.

Rammento brevemente che nel cefalotorace delle femmine degli *Stylopodia*, in posizione ventrale, è presente la membrana cefaloprotoracica, a livello di cui il maschio inserisce l'edeago durante l'accoppiamento; inoltre, per buona parte della regione ventrale del corpo, si estende la cosiddetta «camera ventrale», una cavità formata dal corpo della femmina stessa, che ne costituisce la volta, e dalla cuticola dell'ultima età larvale, che ne forma il pavimento. Qui sfociano, a loro volta, da 1 a 5 tubi ventrali, invaginazioni ectodermiche attraverso cui, al momento della larvideposizione⁽²⁾, i triungulinidi, dall'emocele della madre, giungono alla camera ventrale, per poi uscire all'esterno, tramite l'apertura a suo tempo praticata dal maschio nella membrana cefalo-protoracica (Silvestri, 1941b; Linsley e MacSwain, 1957; Williams, 1957; Askew, 1971; Imms, 1960).

L'accoppiamento è di tipo extravulvare (e la fecondazione di tipo emocelico), non solo negli *Stylopodia*, ma anche, secondo Silvestri (1941a; 1943) e Askew (1971), nei *Mengenillidia*, nei quali il maschio può inserire l'edeago in un punto qualunque del corpo della femmina. Questa, d'altro canto, è provvista di apertura genitale (Silvestri, 1941a; 1943), attraverso cui fuoriescono i triungulinidi. Peraltro, secondo Imms (1960) e Kathirithamby (1989), tale apertura verrebbe anche utilizzata per l'accoppiamento, ma nessuno dei due Autori riporta esempi concreti di osservazioni in tal senso.

La riproduzione è, dunque, di tipo anfigonico, anche se non può essere esclusa del tutto (per mancanza di elementi certi) la partenogenesi. Peraltro, riguardo agli *Stylopodia*, gli Autori consultati sono concordi nel giudicarla quanto meno improbabile, sulla base delle loro osservazioni (Kirkpatrick, 1937; Hassan, 1939; Silvestri, 1941b; Clausen, 1962). Nei *Mengenillidia*, invece, Silvestri (1941a; 1943) ritiene possibile la partenogenesi, se non altro in quei casi, da lui osservati, di larvideposizione da parte di femmine mai fuoriuscite dal loro pupario e dunque, secondo l'Autore, non fecondabili dal maschio.

g) Superparassitismo

Indipendentemente dalle specie di appartenenza, negli *Strepsitteri*, frequentemente un solo parassitoide riesce a completare il proprio sviluppo a spese di una determinata vittima (Williams, 1957; Jones et alii, 1980; Kifune, 1983; Ka-

⁽²⁾ Clausen (1962) fa notare che il termine «larvideposizione» riferito agli *Strepsitteri* è improprio, in quanto sottintenderebbe da parte della femmina una partecipazione attiva, che, in realtà, manca del tutto, essendo la fuoriuscita dei triungulinidi dal corpo della madre dovuta esclusivamente alla loro stessa azione.

thirithamby, 1989). Tuttavia, anche in funzione delle dimensioni dell'ospite (Askew, 1971), non mancano esempi di superparassitismo; è abbastanza comune, a tal proposito, che in un ospite possano svilupparsi due parassitoidi (Silvestri, 1941b; Jones et alii, 1980; Waloff, 1981) o tre (Kirkpatrick, 1937; Silvestri, 1941b), di uno o ambedue i sessi. Rari, anche se possibili, sono, invece, i casi di un maggiore superparassitismo (cfr. Askew, 1971).

Può tuttavia verificarsi un'elevata superparassitizzazione iniziale da parte dei triungulinidi (Kirkpatrick, 1937; Waloff, 1981), i quali possono anche attaccare ospiti già stilopizzati (Waloff, 1981). È evidente che le larvette in soprannumero sono destinate a soccombere. Se però la superparassitizzazione è eccessiva, l'ospite può risentirne al punto da morire prematuramente: è quanto constatato, ad esempio, da Kirkpatrick (1937) nel sistema *Antestia* sp. - *Corioxenos antestiae*. Ciò, del resto, concorda con quanto può accadere in caso di superparassitizzazione da parte di Ditteri Tachinidi (Dindo, 1983) o di Imenotteri (Dindo, 1987).

RIASSUNTO

Vengono prese in esame le caratteristiche biologiche degli Strepssitteri, con particolare riguardo a quello più direttamente concernenti i loro rapporti con l'ospite.

Principalmente, viene descritto il comportamento degli stadi larvali.

Le larve di prima età (spesso denominate dagli Autori «triungolini» o «triungulinidi») sono estremamente minute e menano inizialmente vita libera. Esse sono partorite in quantità elevatissime dalle femmine (vivipare tanto nel sottordine Mengenillidia che Stylopidia). Tale grande fecondità è legata alla modalità di contaminazione dell'ospite propria degli Strepssitteri: sono infatti i triungulinidi che, raggiunta la vittima, vi penetrano. Pertanto, essi hanno probabilità relativamente elevate di soccombere prima di incontrare un ospite potenziale.

Riguardo agli stadi dell'ospite suscettibili di attacco, considerando i casi principali, i Mengenillidia possono parassitizzare tanto le neanidi che gli adulti degli ospiti (Thysanura Lepismatidae); gli Stylopidia delle famiglie Halictophagidae ed Elenchidae possono attaccare le neanidi e le ninfe e/o gli adulti dei Rincoti Omotteri Auchenorrhinchi, loro ospiti principali; gli Stylopidia della famiglia Stylopidae, parassitoidi di Imenotteri Aculeati, penetrano nella larva, o, eccezionalmente, nell'uovo della vittima.

Gli Strepssitteri sono insetti ipermetabolici (ma le femmine degli Stylopidia sono catametaboliche). Gli stadi larvali successivi al primo sono endoparassiti, apodi e, tranne l'ultimo, privi di appendici boccali. La nutrizione avviene per diffusione attraverso il tegumento; il parassitoide, pertanto, non attacca mai direttamente i tessuti dell'ospite e, salvo casi particolari, non lo uccide.

Le mute (tranne quella dalla prima alla seconda età) sono caratterizzate dal fatto che l'apolisi non è seguita dall'ecdisi. Gli strati cuticolari relativi ai vari stadi rimangono così accollati al corpo dell'entomofago.

Nei Mengenillidia, le larve dell'ultima età sono provviste di zampe e fuoriescono dall'ospite per andarsi ad impupare all'esterno. Allo stadio adulto, maschio e femmina (quest'ultima neotenuca) conducono, infatti, vita libera.

Negli Stylopidia, all'ultima età larvale, maschio e femmina fuoriescono dall'ospite solo con la porzione anteriore del corpo, per lo più a livello dell'addome, attraverso una membrana intersegmentale. Ciò si verifica di solito quando l'ospite si trova allo stadio di pupa se è un imenottero, adulto se è un rincote eterottero, ninfa o adulto se è un omottero auchenorrhinco.

Nei Mengenillidia e nei soli maschi degli Stylopidia (che da adulti conducono, contrariamente alle femmine, vita libera), l'impupamento avviene all'interno di un pupario formato dalla cuticola larvale tannizzata, similmente ai Ditteri Brachiceri Ciclorrafi. Nelle femmine degli Stylopidia, lo

stadio di pupa non è riconoscibile. Tali femmine sono, da adulte, apode, larviformi e non abbandonano mai il corpo dell'ospite, anche se sembra che cessino di nutrirsi a sue spese.

Frequentemente, un solo parassitoide riesce a completare il proprio sviluppo in un determinato ospite, ma non mancano casi di superparassitismo. È, comunque, piuttosto raro che, in una sola vittima, possano giungere a maturità più di tre Strepsitteri.

Parasitism of the Strepsiptera

1. Biological characteristics

SUMMARY

The strepsipteran parasitoids' biological characteristics, particularly the ones related to the host-parasitoid relationship, are described.

Mainly, it is illustrated the behaviour of the larval stages.

The first instar larvae (often referred to as «triungulins» or «triungulinids») are free-living. Large numbers of the very small triungulinids are produced viviparously in both suborders (Mengenillidia and Stylopodia). This high reproductive capacity is related to the mode of parasitization displayed by the Strepsiptera (i.e. the triungulinids have to reach and enter the host, so that their chance of surviving before encountering a potential host is quite low).

As regards the host age at parasitization, some examples are considered. The Mengenillidia may attack both nymphs and adults of Thysanura Lepismatidae; the Stylopodia belonging to Halictophagidae and Elenchidae may attack nymphs and/or adults of Rhynchota Homoptera Auchenorrhyncha (their most important hosts); the Stylopodia belonging to Stylopidae enter the larvae or, in a few cases, the eggs of Hymenoptera Aculeata.

The Strepsiptera exhibit hypermetamorphosis (but the females of the Stylopodia undergo cata-metamorphosis). On entering the host, the triungulinid moults to an endoparasitic second instar larva. All the endoparasitic larval stages are apodous and all but the last lack mouthparts. They feed by diffusion through their cuticle and cause no mechanical injury on the host's tissues. Therefore, they do not kill the host. Only the first instar larva undergoes a normal ecdysis. In the subsequent moultings apolysis is not followed by ecdysis and the cuticles of the various stages remain as persistent sheaths.

In the Mengenillidia, the last instar larvae have legs and leave the host to pupate in the outside. Both adult males and females are free-living.

In the Stylopodia, the last instar larvae extrude through the host cuticle with the anterior part of the body (cephalothorax). The cephalothorax is often extruded through an intersegmental membrane of the abdomen. The host may be a pupa (in Hymenoptera), an adult (in Rhynchota Heteroptera), a nymph or adult (in Rhynchota Homoptera).

In the Mengenillidia and in the males of Stylopodia (that are free-living), the larval cuticle tans to form a «puparium» and pupation happens within it as in Diptera Brachycera Cyclorrhapha.

The adult females of Stylopodia are larviform, apodous and never leave the host's body, although it seems likely that they stop feeding.

Usually there is only one strepsipteran parasitoid to one host, but in some cases superparasitism occurs. However, it is quite rare that more than three parasitoids develop within one host.

BIBLIOGRAFIA CITATA

ASKEW R.R., 1971. - Parasitic insects. - 316 pp. (cfr. pp. 233-243). Heinemann Educational Bks., London.

BISWAS A., BHATTACHARYA A.K., 1985. - Breeding behavior of viviparous *Halictophagus membraciphagus* and environmental cues regulating viviparity. - *Environ. Ecol.* 3 (3): 437-439.

- BROWN R.G., HODKINSON I.D., HOLLIS D., 1986. - Strepsiptera parasitizing psyllids (Homoptera: Psylloidea). - *Can. Entomol.*, 118 (2): 181.
- CLAUSEN C.P., 1962. - Entomophagous insects. - 688 pp. (cfr. pp. 499-524). Hafner Publishing Company, New York.
- CROWSON R.A., 1955. - The natural classification of the families of Coleoptera. - 214 pp. (cfr. pp. 166-167). E.W. Classey Ltd., London.
- CROWSON R.A., 1981. - The Biology of the Coleoptera. - 802 pp. (cfr. pp. 70-75). Academic Press, London.
- 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.
- DINDO M.L., 1987. - Effetti indotti da parassitoidi Imenotteri nei loro ospiti. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi Univ. Bologna*, 42: 1-46.
- DREW R.A.I., ALLWOOD A.J., 1985. - A new family of Strepsiptera parasitizing fruit flies (Tephritidae) in Australia. - *Syst. Entomol.* 10: 129-134.
- DUNKLE S.W., 1979. - Sexual competition for space of the parasite *Xenos pallidus* Brues in male *Polistes annularis* (L.) Strepsiptera, Stylopidae, and Hymenoptera, Vespidae). - *Psyche*, 86 (4): 327-336.
- GRANDI G., 1951. - Introduzione allo studio dell'Entomologia. Vol. II. - 1332 pp. Edagricole, Bologna.
- GREATHEAD D.J., 1968. - Further descriptions of *Halictophagus pontifex* Fox and *H. regina* Fox (Strepsiptera: Halictophagidae) from Uganda. - *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (B), 37: 91-97.
- GREATHEAD D.J., 1970. - A study of the host relations of *Halictophagus pontifex* Fox (Strepsiptera), a parasite of Cercopidae (Hem. Aphrophorinae), in Uganda. - *Bull. ent. Res.*, 60: 33-42.
- HASSAN A.I., 1939. - The biology of some British Delphacidae (Homopt.) and their parasites with special reference to the Strepsiptera. - *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 89 (9): 345-383.
- HEMMIGSEN A.M., 1974. - A strepsipterous triungulinoid larva (*Pseudoxenos* sp.) in the egg of a solitary wasp (*Eumenes flavopictus continentalis* Zimmerman, 1931 [Hym.]). - *Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren. Khb.*, 137: 19-24.
- IMMS A.D., 1960. - A general textbook of Entomology. - 886 pp. (cfr. pp. 825-831). Methuen & Co. Ltd., London.
- JEANNEL R., 1945. - Ordre des Strepsiptères. - In «Traité de Zoologie», P.P. Grassé, 10 (2): 1278-1299. Masson edit., Paris.
- JONES D., WILLIAMS M.L., JONES G., 1980. - The biology of *Stylops* spp. in Alabama, with emphasis on *S. bipunctatae*. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 73 (4): 448-451.
- KATHIRITHAMBY J., 1982. - *Elenchus* sp. (Strepsiptera: Elenchidae), a parasitoid of *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae) in peninsular Malaysia. - *Proc. Int. Conf. Pl. Prot. in Tropics*: 349-361.
- KATHIRITHAMBY J., 1983. - The mode of emergence of the adult male *Elenchus tenuicornis* (Kirby) (Strepsiptera: Elenchidae) from its puparium. - *Zool Journ. Linn. Soc.* 77: 97-102.
- KATHIRITHAMBY J., 1985. - Parasitism of *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidae) by a strepsipteran parasitoid in Tanjung Karang, west Malaysia. - *J. Pl. Prot. Tropics*, 2 (1): 41-44.
- KATHIRITHAMBY J., 1989. - Review of the order Strepsiptera. - *Syst. Entomol.* 14:41-92.
- KATHIRITHAMBY J., SMITH D.S., LOMAS M.B., LUKE B.M., 1984. - Apolysis without ecdysis in larval development of a strepsipteran, *Elenchus tenuicornis* (Kirby) - *Zool. Journ. Linn. Soc.*, 82:335-343.
- KIFUNE T., 1983. - A new *Stichotrema* from Thailand (Strepsiptera, Myrmecolacidae). - *Kontû*, 51 (1): 83-89.
- KIFUNE T., 1986. - A new species of the genus *Xenos* (Strepsiptera, Stylopidae) parasitic on the genus *Provespa* (Hymenoptera, Vespidae) from West Sumatra, Indonesia (Notulae Strepsipterologicae - XVI). - *Kontû*, 54 (1): 84-88.
- KINZELBACH R.K., 1971. - Morfologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). - *Zoologica*, 41 (119): 1-256.

- KINZELBACH R.K., 1978. - Strepsiptera - *Die Tierwelt Deutschlands*, 65: 1-166.
- KIRKPATRICK M.A., 1937. - Studies on the ecology of coffee plantations in East Africa. II. The autoecology of *Antestia* spp. (Pentatomidae) with a particular account of a strepsipterous parasite. - *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 86 (14): 247-343.
- LINSLEY E.G., MACSWAIN J.W., 1957. - Observations on the habits of *Stylops pacifica* Bohart. *Univ. Calif. Publ. Ent.* 11: 395-430.
- METCALFE J.R., 1971. - Observations on the ecology of *Saccharosydne saccharivora* (Westw.) (Hom. Delphacidae) in Jamaican sugar-cane fields. - *Bull. ent. Res.*, 60: 565-597.
- O'CONNOR B.A., 1959. - The coconut treehopper *Sexava* spp. and its parasites in Madang district. - *Papua New Guin. Agric. Gaz.*, 11 (4): 121-125.
- RAATIKAINEN M., 1967. - Bionomics, enemies and population dynamics of *Javesella pellucida* (F.) (Hom., Delphacidae). - *Ann. Agric. Fenniae*, 6: 1-147.
- RAATIKAINEN M., HEIKINHEIMO O., 1974. - The flying times of Strepsiptera males at different latitudes in Finland. - *Ann. Ent. Fenn.* 40 (1): 22-25.
- SALT G., BEQUAERT J., 1929. - Stylopized wasps. - *Psyche*, 36 (3): 249-282.
- SILVESTRI F., 1941a. - Ridescrizione e ciclo dell'*Eoxenos laboulbenei* Peyerimoff. - *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Fac. Agr. Portici*, 31: 311-341.
- SILVESTRI F., 1941b. - Studi sugli «Strepsiptera» (Insecta). II. Descrizione, biologia e sviluppo postembrionale dell'*Halictophagus tettigometrae* Silv. - *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Fac. Agr. Portici*, 32: 11-48.
- SILVESTRI F., 1943. - Studi sugli «Strepsiptera» (Insecta). III. Descrizione e biologia di 6 specie italiane di *Mengenilla*. - *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Portici*, 32: 197-282.
- STRAMBI C., STRAMBI A., 1973. - Etude histoautoradiographique de l'incorporation d'un acide aminé marqué au cours du cycle biologique du parasite *Xenos vesparum* Rossi (Insecte Strepsiptère). - *C.R. séan. Soc. Biol.*, 167: 1645-1650.
- WALOFF N., 1981. - The life history and descriptions of *Halictophagus silwoodensis* sp. n. (Strepsiptera) and its host *Ulopa reticulata* (Cicadellidae) in Britain. - *Syst. Entomol.*, 6: 103-113.
- WILLIAMS J.R., 1957. - The sugar-cane Delphacidae and their natural enemies in Mauritius. - *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 109 (2): 65-109.
- YOUNG G.R., 1987. - Some parasites of *Segestes decoratus* Redtenbacher (Orthoptera: Tettigoniidae) and their possible use in biological control of tettigoniid pests of coconuts in Papua New Guinea. - *Bull. ent. Res.*, 77: 515-524.