

MARIA LUISA DINDO

Istituto di Entomologia «Guido Grandi» - Università di Bologna

Parassitismo degli Strepsitteri II - Rapporti ospite-parassitoide

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

INTRODUZIONE

Il buon esito dei rapporti tra insetti parassiti entomofagi e i loro ospiti è condizionato da una serie di elementi che, pur nella sostanziale omogeneità del fenomeno parassitario proprio di questi esapodi, possono tuttavia differenziarsi, in misura più o meno accentuata, a seconda di vari fattori, primo fra tutti il gruppo di appartenenza dell'entomofago. Mellini (1978) ha, a tal proposito, evidenziato le diversità esistenti tra le manifestazioni parassitarie dei Ditteri da un lato e degli Imenotteri Terebranti dall'altro. Tali diversità sono state in seguito ulteriormente poste in luce (Mellini, 1983; Dindo, 1987), con specifico riferimento alle influenze intercorrenti tra parassitoide e ospite durante la fase cosiddetta «parassitaria», in cui i due simbiotici sono in reciproco equilibrio (mentre nella successiva fase «predatrice», il parassitoide passa a distruggere indiscriminatamente tutti i tessuti della vittima).

Nel presente lavoro saranno trattati alcuni aspetti dei rapporti ospite-parassitoide in riguardo ad un altro gruppo di insetti entomofagi, quello degli Strepsitteri.

In particolare, si considereranno dapprima le quattro fasi ritenute necessarie al buon esito del parassitismo (cfr. Salt, 1935; Douth, 1959; Vinson, 1976; Vinson e Iwantsch, 1980), le quali possono essere, a loro volta, considerate come aspetti del processo di selezione dell'ospite (Vinson 1976): ritrovamento dell'habitat dell'ospite; localizzazione dell'ospite; accettabilità dell'ospite; sua idoneità. Successivamente saranno discussi gli effetti indotti dal parassitoide nella vittima, similmente a quanto già effettuato per i Ditteri Tachinidi (Dindo, 1983) e per gli Imenotteri (Dindo, 1987).

RITROVAMENTO DELL'HABITAT DELL'OSPITE

La contaminazione dell'ospite è, negli Strepsitteri, affidata alle larve di prima età («triungulinidi»), le quali devono raggiungere la vittima e penetrarvi (cfr.

Dindo, 1989). Per quanto riguarda il ritrovamento dell'habitat dell'ospite, si possono distinguere due casi.

a) I triungulinidi fuoriescono dal corpo della madre già nell'ambiente in cui si trovano gli stadi dell'ospite suscettibili di attacco. Ciò si verifica nella maggior parte degli Strepsitteri parassitoidi di Rincoti, sia Eterotteri (Kirkpatrick, 1937), che Omotteri (Hassan, 1939; Askew, 1971; Kathirithamby, 1988; 1989), nonché, presumibilmente (non ho trovato esplicite indicazioni al riguardo), nei Mengenillidia, i cui ospiti appartengono ai Tisanuri Lepismatidi, tra l'altro parassitizzabili in tutti gli stadi, tranne l'uovo (Silvestri, 1941; 1943).

b) I triungulinidi fuoriescono dal corpo della madre lontano dall'habitat degli stadi dell'ospite suscettibili di attacco. Come ho già evidenziato (Dindo, 1989), le larve di prima età si fanno, in questo caso, trasportare a destinazione dall'ospite adulto, utilizzato come vettore ed esso stesso idoneo alla contaminazione. Questo comportamento di foresia è tipico degli Stylopidae parassitoidi di Imenotteri costruttori di nidi pedotrofici (Salt, 1927; Linsley e MacSwain, 1957; Askew, 1971), ma si riscontra anche in Elenchidae parassitoidi di Rincoti Omotteri Auchenorrhynchi, come, ad esempio, *Elenchus* sp., persecutore di *Nilaparvata lugens* Stål (Rhynch. Delphacidae), i cui adulti macrotteri trasportano i triungulinidi — che ad essi si aggrappano — fino ai nuovi campi di riso, dove stazionano le neanidi di II-III età, ospiti potenziali del parassitoide (Kathirithamby, 1985).

Solitamente, anche nei su menzionati Stylopidae, i triungulinidi raggiungono il nido pedotrofico della vittima aggrappandosi od adagiandosi all'ospite adulto; più precisamente, sono utilizzate come vettori le femmine (non parassitizzate) venute a raccogliere nettare e polline in quei fiori su cui, poco prima, i triungulinidi erano fuoriusciti dal corpo della madre, ivi giunta, ovviamente (essendo, come è noto, per tutta la vita endozoa), tramite un ospite adulto stilopizzato. Nel nido pedotrofico, i triungulinidi penetreranno nelle larve (Salt, 1927; Clausen, 1962) o, in qualche specie, nell'uovo dell'ospite, come riportato, ad esempio, da Linsley e MacSwain (1957), per *Stylops pacifica* Boh., parassitoide di *Andrena complexa* Vier. (Hym. Andrenidae). Secondo tali Autori, inoltre, il trasporto delle larvette parassite fino al nido pedotrofico avverrebbe, in questo caso, insieme col nettare, nella borsa melaria della femmina di *A. complexa*. Essa, una volta giunta nel nido, rigurgiterebbe nettare e triungulinidi in una celletta già contenente polline, prima di procedere all'ovideposizione e alla successiva chiusura della celletta stessa.

LOCALIZZAZIONE DELL'OSPITE

Specialmente negli ultimi quindici anni, molta dell'attenzione degli studiosi è stata rivolta a questa fase del rapporto parassitario negli insetti, soprattutto in riguardo agli Imenotteri Terebranti, nonché, in misura peraltro minore, ai Ditteri Tachinidi.

Nei casi in cui la parassitizzazione avviene mediante ovideposizione all'interno del corpo della potenziale vittima, come nella maggioranza dei Terebranti,

o sulla sua superficie, come in molti Tachinidi (cfr. Mellini, 1978), il parassitoide, come è noto, può localizzare l'ospite grazie a stimoli di natura innanzi tutto chimica, ma anche fisica: tra questi ultimi sono da ricordare, in particolare, il colore e i movimenti dell'ospite (Vinson, 1976).

In riguardo agli Strepsitteri, nei quali sono le larvette di prima età a dover localizzare e successivamente contaminare la vittima, mancano quasi del tutto indicazioni circa i meccanismi che consentono al parassitoide di individuare l'ospite. Le sole notizie vengono da Kirkpatrick (1937), riguardo a *Corioxenos antestiae* Blair (Corioxenidae), i cui triungulinidi, fototropici positivi, risultano attratti in modo particolare dal rosso, dal nero e dall'arancio. Gli ultimi due sono i colori predominanti dell'ospite, *Antestia* sp. (Rhynch, Pentatomidae). Tali triungulinidi (come del resto quelli di altre specie, cfr. Dindo, 1989) manifestano attitudine al salto, fatto che consente loro di balzare sull'ospite al suo passaggio, possibilmente attirati dalla sua colorazione, oltre che dai suoi movimenti. Tuttavia, nonostante queste capacità, le larvette (che non ricercano attivamente l'ospite, ma stazionano nella vegetazione, in atteggiamento di attesa) spesso si attaccano prontamente al primo organismo in movimento che accidentalmente venga con loro a contatto. Qualora tale organismo sia effettivamente uno stadio preimmaginale di *Antestia* sp., idoneo alla contaminazione, il triungulinide procederà a penetrarvi (non immediatamente, ma in corrispondenza di una sua muta), altrimenti non lo accetterà e si lascerà nuovamente cadere sul substrato. La localizzazione dell'ospite sembrerebbe essere dunque, in *Corioxenos antestiae*, legata principalmente al caso e spesso conseguenza di un contatto accidentale tra vittima e parassitoide.

Riguardo ad altre specie di Strepsitteri, gli Autori si limitano a riportare che, posti in presenza di stadi idonei dell'ospite, i triungulinidi vi aderiscono per poi penetrarvi (Hassan, 1939; Raatikainen, 1967; Metcalfe, 1971; Silvestri, 1941). Raatikainen (1967) precisa che non necessariamente i triungulinidi di *Elenchus tenuicornis* (Kirby) (Elenchidae) si attaccano alle neanidi di *Javesella pellucida* (F.) (Rhynch. Delphacidae), eventualmente loro esposte, ma che sono, comunque, in grado di selezionarle tra altri ospiti inidonei. L'Autore non precisa in base a quali meccanismi questa selezione sia possibile, né se essa avvenga effettivamente in fase di localizzazione o non piuttosto nella successiva fase di accettabilità (similmente a quanto si verifica, come si è visto, per *Corioxenos antestiae*). La seconda ipotesi è, forse, la più attendibile.

ACCETTABILITÀ DELL'OSPITE

In generale, questa fase è legata, oltre che alle specie di appartenenza dei due simbionti, allo stadio dell'ospite al momento dell'attacco, come è stato ampiamente illustrato da Mellini (1985a; b; 1986). Al pari della localizzazione, anche l'accettabilità dell'ospite è spesso condizionata da fattori chimici in primo luogo, nonché fisici, quali la forma e le dimensioni della vittima (Vinson, 1976).

Per quanto concerne gli Strepsitteri, l'accettabilità è spesso ristretta ad un numero limitato di specie ospiti trattandosi di Stylopidae, mentre è più ampia,

potendosi estendere ai rappresentanti di un intero genere, di un'intera famiglia o anche di più famiglie, trattandosi di Halictophagidae o di Elenchidae (Kathirithamby, 1989). La specificità diventa poi molto elevata nel caso dei Myrmecolacidae, i cui maschi parassitizzano Imenotteri e le femmine Ortotteri.⁽¹⁾

Circa i fattori chimico-fisici condizionanti l'accettabilità, a quanto mi risulta, non ci sono, per gli Strepsitteri, indicazioni. Comunque, dal momento che la localizzazione dell'ospite sembra in gran parte legata al caso, è probabile che la selezione avvenga soprattutto in fase di accettabilità, anche se non è noto grazie a quali meccanismi il triungulinide sia in grado di «riconoscere» che la vittima localizzata è quella idonea: ricordo ancora *Corioxenos antestiae*, le cui larve di prima età spesso aderiscono al primo organismo in movimento che venga con loro a contatto, salvo abbandonarlo pressoché immediatamente se risulta non trattarsi di uno stadio idoneo di *Antestia* sp. (Kirkpatrick, 1937).

Sempre riguardo a *C. antestiae*, Kirkpatrick (1937) ha constatato che l'accettabilità subisce un notevole declino se gli ospiti sono individui di *Antestia* sp. con antenne malformate: solo una bassa percentuale di triungulinidi riesce infatti a compiere la penetrazione in questi ospiti, e un numero ancora più esiguo vi si sviluppa normalmente (l'idoneità di tali vittime è dunque più bassa della già scarsa accettabilità). Secondo l'Autore, la malformazione delle antenne dell'ospite potrebbe essere dovuta ad una insufficiente emissione di liquido esuviale al momento della muta e ad una conseguente imperfetta ecdisi. Egli ritiene che tale imperfetta emissione possa stare alla base della scarsa accettabilità, essendo la penetrazione dei triungulinidi (che avviene sempre, in *Corioxenos antestiae*, in coincidenza di una muta della vittima) possibilmente stimolata da sostanze contenute nel liquido esuviale. Pur ammettendo che tale ipotesi sia vera, sicuramente l'accettabilità è, in questa come in altre specie di Strepsitteri, condizionata anche da altri fattori chimici e/o fisici: giova ricordare che l'abbandono di altri ospiti inadonei da parte dei triungulinidi di *C. antestiae* avviene quasi immediatamente, e in ogni caso prima di una eventuale muta della vittima mancata.

IDONEITÀ DELL'OSPITE

L'accettabilità dell'ospite e la sua idoneità sono spesso, negli Strepsitteri, in armonia. Può tuttavia capitare che una vittima, che pure era stata accettata, si riveli inadonea e che, di conseguenza, il triungulinide, dopo la penetrazione, soccomba.

Un caso è quello, su visto, di individui di *Antestia* sp. con antenne malformate, la cui idoneità nei confronti di *Corioxenos antestiae* è ancor più bassa della già scarsa accettabilità (Kirkpatrick, 1937).

(¹) Per un quadro generale degli ordini e delle famiglie di appartenenza delle specie ospiti degli Strepsitteri si veda Dindo (1989), pag. 235, tab. 1.

Piuttosto raramente, può inoltre capitare che specie inidonee vengano accidentalmente accettate dai triungulinidi che, una volta penetrati, ben presto muoiono. Ciò è stato constatato, ad esempio, per Ditteri Psicodidi (Rageau, 1951) e Rincoti Omotteri Afididi (Prior, 1973).

Molto più comunemente, un ospite può dimostrarsi inidoneo per i triungulinidi in soprannumero in caso di elevata superparassitizzazione iniziale. Come ho già illustrato (Dindo, 1989), negli Strepsitteri il superparassitismo è possibile, e non c'è una netta distinzione tra specie solitarie e specie gregarie, ma è, in generale, raro che in una vittima possano svilupparsi più di tre individui. Il caso più frequente resta quello in cui un solo entomofago per ospite giunge a maturità. Visto che la superparassitizzazione iniziale è, al contrario, evento tutt'altro che eccezionale (cfr. Kirkpatrick, 1937; Waloff, 1981), è evidente che i triungulinidi eccedenti soccombono, non si sa se per competizione diretta o per cause fisiologiche. Ricordo a questo proposito che, tra i motivi di inidoneità dell'ospite per gli insetti parassiti entomofagi solitari in generale, Vinson e Iwantsch (1980) annoverano proprio la superparassitizzazione della vittima.

EFFETTI INDOTTI DAGLI STREPSITTERI NEI LORO OSPITI

a) Effetti sulla morfologia

I più marcati (e noti) effetti indotti dagli Strepsitteri nella morfologia dell'ospite riguardano i caratteri sessuali secondari degli Imenotteri parassitizzati da Stylopidae. Individui stilopizzati di uno o ambedue i sessi possono, infatti, presentare marcate riduzioni a carico dei caratteri sessuali secondari del proprio sesso, unitamente all'acquisizione di caratteri sessuali secondari relativi al sesso opposto, tanto da assumere, talora, l'aspetto di veri intersessi (pur essendo il sesso, presumibilmente, ben definito su base genetica). Tale fenomeno si manifesta in Imenotteri Aculeati solitari, in particolare in quelli appartenenti al genere *Andrena* (ma anche ai generi *Odynerus*, *Ancistrocerus* e *Sphex*) (Salt, 1927). I principali caratteri sessuali secondari interessati dalle alterazioni morfologiche suddette⁽²⁾ riguardano, in *Andrena* sp., le antenne, la colorazione e la forma del clipeo, la colorazione della pubescenza addominale, le gonapofisi (specie l'ovipositore, le cui dimensioni sono spesso inferiori rispetto a quelle di una femmina non parassitizzata) e l'apparato raccoglitore del polline che viene ad essere, nella femmina, più o meno ridotto; viceversa, nel maschio i tarsi posteriori si presentano allargati e muniti di lunghe setole, così da apparire, più o meno, simili a quelli di una femmina non stilopizzata. Inoltre, sul capo delle sole femmine di alcune specie di *Andrena*, sono situate, nella zona compresa tra i margini interni degli occhi e i toruli, due aree leggermente infossate e pubescen-

⁽²⁾ Per una loro descrizione dettagliata si rimanda a Salt (1927).

ti. In caso di stilopizzazione, tali aree tendono a scomparire nelle femmine e, viceversa, a comparire nei maschi (che normalmente ne sono privi) (Salt, 1927). Peraltro esiste (Salt, 1927) una notevole variabilità a livello di individuo, legata anche, probabilmente, al momento della parassitizzazione; tutti gli stadi larvali sembrano essere suscettibili di attacco ed è quindi assai verosimile che, in generale, gli effetti della stilopizzazione negli Imenotteri siano tanto più marcati quanto più precoce è stata la penetrazione dei triungulinidi. Effetti simili a quelli descritti da Salt (1927) sono stati osservati da Jones et alii (1980) in *Andrena miserabilis* Cress., parassitizzata da *Stylops* sp. Gli Autori hanno anche notato che, in questa specie, le femmine stilopizzate presentano maggior tendenza dei maschi all'intersessualità.

Oltre ai caratteri sessuali secondari, anche la morfologia generale degli Imenotteri Aculeati solitari stilopizzati (specie quelli del genere *Andrena*) può subire notevoli modificazioni; queste consistono genericamente in una ridotta taglia del capo, in un allargamento dell'addome con aumento della pelosità, in alterazioni delle venature delle ali (Salt, 1927).

Nessuna alterazione morfologica, né nella struttura generale del corpo, né nei caratteri sessuali secondari, si manifesta invece, secondo Salt (1927), in Imenotteri sociali del genere *Polistes* (Hym. Vespidae) parassitizzati da Strepsitteri.

Salt (1927) fa risalire la causa del diverso effetto che la stilopizzazione produce, in Aculeati solitari da un lato e in *Polistes* sp. dall'altro, al differente modo che le femmine hanno di fornire il nutrimento alle larve. Alla base dei fenomeni di intersessualità dell'ospite starebbero, infatti, squilibri nutrizionali conseguenti all'attività trofica del parassitoide. Negli Aculeati solitari, in cui l'approvvigionamento è di tipo cumulativo (cfr. anche Grandi, 1951), le larve, dovendosi esclusivamente accrescere a spese delle riserve, accumulate dalla madre nella celletta prima dell'ovideposizione, se stilopizzate non hanno modo di far fronte alle carenze nutrizionali conseguenti all'asporto operato dal parassitoide; per questo sarebbero destinate a diventare, da adulte, degli interessi. Viceversa, in *Polistes*, in cui l'approvvigionamento è di tipo frazionato, le larve vengono costantemente rifornite di cibo, fino all'impupamento, da parte delle femmine adulte; l'assorbimento di nutrimento ad opera dell'entomofago provoca un allungamento nei tempi di sviluppo, ma, alla fine, l'adulto non presenta anomalie morfologiche. Peraltro Turillazzi (1980) afferma di aver osservato femmine fertili vergini, stilopizzate, di *P. gallicus* (L.), di taglia abnormemente minuta.

Anche i Rincoti Omotteri Auchenorrhinchi possono presentare alterazioni nella morfologia esterna, come conseguenza della parassitizzazione ad opera di Strepsitteri. Esse si manifestano in modo marcato solo in appartenenti alla famiglia dei Delfacidi stilopizzati da Elenchidae (Kathirithamby, 1988, 1989) e consistono, innanzi tutto, in una riduzione più o meno accentuata dei genitali esterni, nel maschio e/o nella femmina (Hassan, 1939; Kathirithamby, 1978, 1979, 1982; Lindberg, 1949; Otake, 1976; Williams, 1957). Inoltre, anche caratteri sessuali extragenitali, quali la colorazione del corpo e l'organo sonoro, possono essere,

nel maschio stilopizzato, alterati; in *Javesella dubia* (Kirsch.), ad esempio, il maschio, che normalmente è di colore molto scuro, se parassitizzato da *Elenchus tenuicornis* è invece di colore giallo pallido (come la femmina non stilopizzata); quanto all'organo sonoro, esso è, in genere, nei maschi stilopizzati, assente (Kathirithamby, 1978; 1979; 1982). È importante sottolineare che, nei Rincoti Omotteri Auchenorrhinchi, gli individui stilopizzati non assumono mai caratteri sessuali secondari propri del sesso opposto (come invece può capitare, come si è visto, negli Imenotteri); pertanto, secondo Kathirithamby (1982, 1989), non è appropriato, nel loro caso, parlare di formazione di interessi, nemmeno quando, i maschi in particolare, a causa della riduzione, o dell'assenza, di caratteri sessuali secondari relativi al proprio sesso, presentano una superficiale somiglianza con femmine.

Secondo Raatikainen (1966), nel sistema *Javesella pellucida* (F.) - *Elenchus tenuicornis*, i parassitoidi, maschi e femmine, tendono a produrre alterazioni morfologiche molto più accentuate in ospiti di sesso opposto al loro. Egli asserisce che gli ormoni dell'entomofago influenzano la vittima al punto che un maschio stilopizzato da una femmina assume caratteristiche femminili e viceversa. Tuttavia, come fa notare Kathirithamby (1979, 1982), quest'ipotesi è assai poco attendibile, essendo gli insetti in generale apparentemente privi di ormoni sessuali. Inoltre, lo stesso Raatikainen (1966) ammette di aver osservato una somiglianza con individui del sesso opposto anche in ospiti stilopizzati da parassitoidi del loro stesso sesso (e questo è in aperta contraddizione con la sua ipotesi).

In alcune specie di Delfacidi, la parassitizzazione ad opera di *Elenchus* sp. può influenzare il polimorfismo alare. Ciò si verifica, ad esempio, nei maschi del genere *Chloriona*, i quali, macrotteri in condizioni normali, se stilopizzati rimangono brachitteri (Lindberg, 1939, 1949).

Pur se in misura decisamente minore rispetto ai Delfacidi, anche i Cicadellidi possono subire qualche alterazione morfologica, come la riduzione dell'ovipositore (Kathirithamby, 1977; Oman, 1985), del capo e, in maschi di Dorycephalinae, delle ali (Oman, 1985). Di taglia corporea globalmente ridotta (ma non in modo tale da consentire una immediata distinzione tra individui stilopizzati e non) si presenta infine un eterottero, *Antestia* sp., se parassitizzato da *Corioxenos antestiae* (Kirkpatrick, 1937).

b) Effetti generali sull'anatomia

Nei rapporti intercorrenti tra Strepsitteri e ospiti, i due simbionti si mantengono pressoché costantemente in equilibrio fino al raggiungimento della maturità larvale dell'entomofago. Dal momento che questo si nutre, pare, esclusivamente attraverso il tegumento (cfr. Dindo, 1989), organi e tessuti della vittima non vengono mai direttamente intaccati. Può tuttavia verificarsi che, a causa del modesto scarto megetico che viene a crearsi, via via, tra i due partners, gli organi interni, e in particolare il canale alimentare dell'ospite, risultino spostati dal loro sito originario, peraltro senza che la loro funzione sia compromessa

(Salt, 1927; Kirkpatrick, 1937; Williams, 1957; Kathirithamby, 1989). Alterazioni a danno degli apparati respiratorio e secretore, della ghiandola del veleno, nonché dei gangli addominali, sono stati riportati solo da Newport (1847) per un esemplare di *Andrena trimmerana* K.

Secondo Kathirithamby (1985), la presenza fisica della femmina adulta di *Elenchus* sp. (che occupa, in questo stadio, oltre alla cavità addominale, anche la cavità toracica dell'ospite *Nilaparvata lugens*) potrebbe forse determinare la degenerazione dei muscoli del volo della vittima, la quale, in effetti, pur alata, non è in grado di volare. Tuttavia, secondo la stessa Autrice, non sono da escludere, per questo fenomeno, spiegazioni molto più banali: l'ospite, infatti, potrebbe non riuscire a librarsi in volo semplicemente a causa del peso eccessivo della femmina del parassitoide, o anche perché di età ormai troppo avanzata per volare nel momento in cui questa diventa adulta.

Imms (1960) puntualizza che, pur non venendo direttamente attaccati, organi e tessuti dell'ospite possono andar soggetti ad atrofia a causa del continuo assorbimento di nutrimento ad opera dell'entomofago. Tale effetto può essere subito in particolare dalle gonadi (vedi il paragrafo che segue).

c) Effetti sull'apparato riproduttore e la riproduzione

Sono, insieme con le alterazioni della morfologia esterna, i più noti tra gli effetti indotti dagli Strepsitteri nelle loro vittime.

Le gonadi dell'ospite stilopizzato, sia esso un imenottero (Salt, 1927; Strambi e Strambi, 1973a), un rincote omottero delfacide (Esaki e Hashimoto, 1931; Hassan, 1939; Williams, 1957; Kathirithamby, 1978, 1979, 1982, 1988, 1989), un rincote eterottero (Blair, 1936; Kirkpatrick, 1937), nonché un tisanuro (Silvestri, 1941) possono andar soggette ad una riduzione più o meno estesa. Nei Delfacidi (almeno quando l'attacco avviene in stadi preimmaginali precoci), il loro accrescimento può essere addirittura del tutto bloccato, tanto che gli adulti, sia maschi che femmine, ne sono, in molti casi, privi (Lindberg, 1939; Kathirithamby, 1978, 1979, 1982, 1988, 1989).

La conseguenza più ovvia della riduzione, e, a maggior ragione, della totale mancanza delle gonadi, è la sterilità dell'ospite. Trattasi di una vera e propria castrazione parassitaria, simile a quella causata, nelle loro vittime, da parassiti crostacei (Kuris, 1974), appartenenti in particolare al genere *Sacculina* (Salt, 1927).

Il fenomeno potrebbe essere dovuto a squilibri nutrizionali conseguenti all'attività trofica dell'entomofago (Imms, 1960), oppure, almeno nei Delfacidi, alla presenza fisica del parassitoide e, soprattutto, all'effetto meccanico da questo esercitato sulle gonadi dell'ospite (Kathirithamby, 1979; 1982). Nelle femmine del genere *Polistes* (Hym. Vespidae), la sterilità dovuta alla stilopizzazione appare direttamente correlata a cause di natura ormonale (vedi il paragrafo successivo).

La castrazione parassitaria, negli Imenotteri (Salt, 1927; Strambi e Strambi, 1973a; Turillazzi, 1980) e in certi Rincoti (Blair, 1936; Kirkpatrick, 1937; Wil-

liams 1957) si manifesta soprattutto nelle femmine. I maschi, se Imenotteri, pur potendo subire una riduzione più o meno accentuata delle gonadi, rimangono comunque in grado di riprodursi (Salt, 1927); se Rincoti possono pure, almeno per un certo periodo, rimanere fertili, ma la loro capacità riproduttiva è spesso, alla lunga, comunque compromessa (Kirkpatrick, 1937; Williams, 1957). Nei Delfacidi, inoltre, come si è detto più sopra, spesso le gonadi del maschio stilopizzato vengono a mancare totalmente, così come quelle della femmina.

Per contro, nei maschi di Ditteri Tephritidae parassitizzati da maschi di *Dipterophagus daci* Drew & All. (Halictophagidae), Drew e Allwood (1985) hanno constatato che i testicoli si presentavano, alla dissezione, non dissimili, quanto a dimensioni e colorazione, da quelli di maschi non stilopizzati. È verosimile che anche le loro funzioni non fossero state compromesse dal parassitoidide.

Anche nelle femmine, peraltro, non sempre la stilopizzazione induce immediata sterilità. In alcune specie di eterometaboli, può accadere, infatti, che la penetrazione dei triungulinidi si verifichi quando l'ospite è adulto o comunque in uno stadio preimmaginale avanzato (cfr. Dindo, 1989); in tal caso, fintanto che lo scarto megetico tra i due partners si mantiene elevato, la femmina può continuare, almeno per un certo periodo, a produrre uova. Ovviamente, la sua fecondità sarà globalmente assai inferiore rispetto a quella di una femmina non stilopizzata (Hassan, 1939; Williams, 1957; Young, 1987).

Riguardo di Mengenillidia, secondo Silvestri (1941), negli esemplari di *Lepisma* sp. (Thysanura Lepismatidae) (presumibilmente sia maschi che femmine) parassitizzati da *Eoxenos laboulbenei* Pey., le gonadi subiscono una più o meno estesa atrofia da quando l'entomofago passa in ultima età larvale. Se i parassitoidi sono più di uno (ma eccezionalmente se ne trovano più di due per vittima) il potere riproduttivo dell'ospite può diminuire in relazione al numero e alle dimensioni delle loro larve.

d) Effetti sull'apparato endocrino

Questi effetti sono stati studiati nelle femmine di *Polistes gallicus* parassitizzate da *Xenos vesparum* Rossi (Stylopidae) ed appaiono, almeno in parte, correlati con le alterazioni a danno della riproduzione.

Innanzitutto, durante i primi dieci-quindici giorni di vita immaginale, nelle vespe parassitizzate, rispetto a quelle non parassitizzate, risulta notevolmente incrementata l'attività secretrice delle cellule neuricrine del cervello, le quali subiscono, di conseguenza, un rapido svuotamento di ormone (Strambi e Strambi, 1973a). Inoltre, non solo le gonadi, ma anche i corpi allati si presentano di dimensioni ridotte: pertanto, la secrezione di ormone gonadotropo è insufficiente a stimolare la vitellogenesi. Tale fenomeno (probabilmente anch'esso dovuto a squilibri nutrizionali) sembra essere alla base della sterilità delle femmine stilopizzate (Roseler et alii, 1980). A riprova di ciò, se in queste vengono trapiantati corpi allati di ortottero, le loro gonadi subiscono un notevole accrescimento e la

vitellogenesi viene stimolata, anche se non a livelli tali da consentire la produzione di uova (Strambi e Girardie, 1973).

e) Effetti sulla durata della vita

La stilopizzazione può influenzare la durata tanto della vita preimmaginale che quella della vita immaginale dell'ospite.

Riguardo alla durata della vita preimmaginale, essa può subire, in Imenotteri stilopizzati, un accorciamento (con conseguente impupamento precoce), se si tratta di specie solitarie come quelle del genere *Andrena*, o, al contrario, un allungamento, se si tratta di specie sociali del genere *Polistes* (Salt, 1927). Secondo Salt (1927), tale diversità sarebbe ancora una volta legata al diverso modo che le femmine adulte hanno di fornire nutrimento alle larve. Nel caso di *Andrena* sp., in cui l'approvvigionamento è di tipo cumulativo, l'impupamento precoce costituirebbe una sorta di reazione della larva stilopizzata alla carenza di alimento (insufficiente a soddisfare le esigenze sue e del parassitoide); l'adulto è poi però, come si è visto, notevolmente alterato. Dal momento che, sicuramente, l'impupamento precoce è collegato ad un abbassamento del titolo di neotenina, è presumibile che, similmente a quanto accade nelle femmine adulte di *Polistes gallicus* (Strambi e Strambi, 1973a; Roseler et alii, 1980), la parassitizzazione comprometta l'attività secretrice dei corpi allati. Viceversa, nel caso di *Polistes* sp., in cui l'approvvigionamento è di tipo frazionato, la larva, che viene costantemente rifornita di cibo, si impupa con ritardo, a causa del continuo assorbimento di nutrimento da parte del parassitoide (sempre secondo Salt, 1927), ma l'immagine non presenterà poi anomalie morfologiche evidenti (ciò non toglie che l'attività riproduttiva delle femmine possa risultare profondamente compromessa, come si è illustrato nei paragrafi precedenti per *Polistes gallicus*).

In Rincoti Omotteri Delfacidi, la durata della vita preimmaginale subisce di regola, in caso di stilopizzazione, un allungamento (Raatikainen, 1967; Kathirithamby, 1978, 1982, 1989); ciò si verifica anche qualora il parassitoide si impupi e successivamente sfarfalli quando l'ospite è ancora una ninfa dell'ultima età (il che può accadere solo se l'entomofago è maschio, cfr. Dindo, 1989). La ninfa è però in questo caso destinata a morire prematuramente poco dopo, senza mai mutare allo stadio adulto, per sopraggiunte infezioni fungine (Kathirithamby, 1978, 1982, 1989). Secondo Kathirithamby (1978, 1982), l'allungamento della vita preimmaginale (nonché, come si vedrà, di quella immaginale) della vittima avrebbe lo scopo di consentire all'entomofago di completare il proprio sviluppo. Si tratterebbe, insomma, di un caso di «regolazione» dell'ospite ad opera del parassitoide (cfr. Vinson, 1975).

Non mancano esempi, come quello dell'eterottero *Antestia* sp., in cui la durata della vita preimmaginale non viene minimamente influenzata dal parassitoide strepsittero (Kirkpatrick, 1937).

Accenno, infine, al fatto che la morte può colpire prematuramente stadi preimmaginali tanto di Imenotteri (Salt, 1927), che di Rincoti (Kirkpatrick,

1937), in caso di elevata superparassitizzazione iniziale ad opera di Strepstiteri. Ciò concorda con quanto si può verificare in ospiti superparassitizzati da Ditteri Tachinidi (Dindo, 1983) e da Imenotteri (Dindo, 1987).

Riguardo alla durata della vita immaginale, essa in genere subisce, in Imenotteri (Salt, 1927) e Rincoti Eterotteri stilopizzati (Kirkpatrick, 1937), un leggero accorciamento, particolarmente se il parassitoide è di sesso maschile: in questo caso, infatti, dopo lo sfarfallamento dell'entomofago, il pupario ormai vuoto può favorire l'insorgenza di infezioni fungine, che uccidono, in tempi più o meno brevi, l'ospite (Kirkpatrick, 1937), o, comunque, costituisce un'insufficiente barriera all'aria, in modo che i tessuti interni della vittima possono andar soggetti a disseccamento (Salt, 1927; Clausen, 1962).

In Rincoti Omotteri Delfacidi, sia maschi che femmine, la durata della vita immaginale subisce invece, secondo Lindberg (1939; 1949) e Kathirithamby (1978, 1982) un allungamento, il cui significato sarebbe analogo a quello più su illustrato per l'allungamento della vita preimmaginale (vedi Kathirithamby, 1978, 1982).

f) Effetti sul comportamento

Gli insetti stilopizzati possono presentare, allo stadio adulto, una generale mancanza di vitalità ed energia (Salt, 1927; Grandi, 1951; Clausen, 1962; Kathirithamby, 1989) e/o sviluppare comportamenti aberranti.

In certi casi, l'etologia anomala appare correlata con alcuni degli effetti più su illustrati.

Ad esempio, in seguito a stilopizzazione, l'istinto a raccogliere il polline subisce, in generale, un notevole, o addirittura totale, calo in femmine di *Andrena* sp., il cui apparato raccoglitore è vistosamente ridotto; una certa inibizione, ma non così accentuata, può manifestarsi anche in Apoidei solitari del genere *Chloralictus*, il cui apparato raccoglitore è pure ridotto, ma in modo meno marcato che in *Andrena* (Salt, 1927). Salt (1927) tiene ad enfatizzare che, nonostante le alterazioni morfologiche, le femmine appartenenti sia all'uno che all'altro genere sarebbero potenzialmente in grado di raccogliere il polline; se ciò non accade, è perché è l'istinto a svolgere questa attività ad essere represso (evidentemente in misura proporzionale all'entità delle anomalie morfologiche).

Alcuni Autori (tra cui Salt, 1927; Jensen, 1971; Jones et alii, 1980) hanno osservato che gli adulti ibernanti di Apoidei solitari, in particolare quelli del genere *Andrena*, se stilopizzati tendono a riprendere la loro attività più presto rispetto a quelli non stilopizzati. Secondo Salt (1927), ci potrebbe essere una correlazione tra l'accorciamento della vita preimmaginale cui vanno soggette le larve parassitizzate e la precoce fuoriuscita degli adulti dai quartieri invernali.

Grandi (1951) e Clausen (1962) riportano che, nelle femmine di Imenotteri (i cui generi e specie i due Autori non indicano), la stilopizzazione induce una attenuazione più o meno accentuata dell'istinto a nidificare e a fornire il cibo alle larve.

Tra i comportamenti aberranti osservati in Imenotteri stilopizzati, si può ricordare quello descritto da Fowler e Parrish (1982) riguardo a otto maschi di *Polistes fuscatus* (F.) (Vespidae), i quali sono stati osservati rimanere aggregati a circa una ventina di metri dal nido, senza mai librarsi in volo, né mai essere raggiunti da femmine.

Negli Imenotteri, la stilopizzazione non sembra inibire l'istinto sessuale, né la capacità di compiere l'accoppiamento (Salt, 1927; Clausen, 1962); viceversa, nei Rincoti Omotteri Delfacidi, la parassitizzazione ad opera di Strepsitteri rende apparentemente impossibile la copula, a causa del fatto che i genitali esterni degli individui attaccati sono estremamente ridotti (Kathirithamby, 1989).

Se il parassitoide è di sesso femminile, gli adulti dei Delfacidi possono, inoltre, perdere la capacità di volare (Kathirithamby, 1985, 1988). Per le possibili spiegazioni del fenomeno, si rimanda al paragrafo dedicato agli effetti sull'anatomia.

CONSIDERAZIONI CONCLUSIVE

Circa i rapporti intercorrenti tra parassitoidi Strepsitteri e i loro ospiti, permangono diversi punti oscuri.

Restano, in primo luogo, da chiarire numerosi elementi riguardanti la selezione dell'ospite, soprattutto per quanto concerne la fase di accettabilità, probabilmente il momento più importante dell'intero processo, poiché ad una localizzazione apparentemente molto legata al caso, si contrappone una specificità in generale piuttosto elevata, o addirittura elevatissima (come in certi Stylopidae).

Riguardo agli effetti indotti dagli Strepsitteri nei loro ospiti, pur tra varie incertezze, è possibile dedurre che il determinismo e l'entità dei fenomeni dipendono, tra l'altro (come del resto nei sistemi da antagonista dittero o imenottero), da due fattori: il gruppo sistematico di appartenenza dei due simbionti (in particolare del parassitoide) e l'età dell'ospite al momento dell'attacco.

Considerando il primo fattore, negli Stylopidae e negli Elenchidae (le due famiglie più studiate dal punto di vista dei rapporti con la vittima), le influenze esercitate nell'ospite sembrerebbero prevalentemente causate, nel primo caso, da squilibri nutrizionali conseguenti all'attività trofica dell'entomofago (vedi ad es. Salt, 1927) e, nel secondo, da effetti meccanici legati allo scarso scarto megetico che viene a crearsi, via via, tra i due partners (vedi ad es. Kathirithamby, 1989). Ciò ovviamente, non esclude che i fenomeni prodotti dagli Stylopidae derivino anche dalla loro presenza fisica all'interno del corpo dell'ospite, o che gli Elenchidae provochino, in questo, squilibri nutrizionali, o che intervengano altri fattori, a tutt'oggi non noti; è anzi probabile che le varie cause, e, in particolare, le due su viste (effetto meccanico e squilibrio nutrizionale) interagiscano, pur sembrando l'una o l'altra, come si è detto, preminente.

Pur non essendo stati fatti, a quanto mi risulta, studi specifici, l'età dell'ospite al momento dell'attacco sembra assumere una notevole importanza, ai fini degli effetti indotti nella vittima, qualora l'accettabilità non sia limitata ad uno

stadio ben preciso, ma si estenda a più stadi: emblematico è il caso degli Imenotteri Aculeati, i quali possono, apparentemente, essere parassitizzati dagli Stylopidae in tutte le età larvali, ma sembrano risentire molto di più dell'influenza dell'entomofago (come del resto è intuitivo) se contaminati precocemente (cfr. Salt, 1927).

Anche il numero dei parassitoidi per vittima, è, secondo alcuni Autori, un fattore importante. Salt (1927) afferma, ad esempio, che gli effetti indotti nell'ospite sarebbero, negli Imenotteri, più accentuati, se gli entomofagi sono più d'uno. D'altro canto, secondo Kathirithamby (1989) tale fattore sarebbe invece indifferente nel caso di ospiti appartenenti ai Rinconti Omotteri Delfacidi, almeno per quanto riguarda l'effetto sui caratteri sessuali secondari. Giova, comunque, ricordare anche in questa sede che il superparassitismo negli Strepsitteri assai raramente raggiunge gradi elevati.

Kathirithamby (1989), nella sua ampia revisione bibliografica, riferendosi prevalentemente ai Delfacidi e basandosi, oltre che su osservazioni personali, anche su quelle di altri Autori, afferma che il sesso del parassitoide sembra ininfluenza ai fini degli effetti indotti nell'ospite. Peraltro Salt (1927) asserisce di aver notato che, in *Andrena* sp., gli effetti sarebbero più pronunciati se il parassitoide è di sesso maschile ed attribuisce questo fenomeno al fatto che gli Strepsitteri femmina, catametabolici, avrebbero, per il loro sviluppo, minori esigenze trofiche rispetto ai maschi. Gli studi di Salt (eseguiti su un numero limitato di esemplari) non sono stati in seguito confermati, a quanto mi risulta, da altre osservazioni analoghe.

Resta infine da discutere se gli effetti indotti dagli Strepsitteri nei loro ospiti possano, o meno, essere interpretati alla luce della teoria della «regolazione» dell'ospite, in base alla quale (Vinson, 1975) i parassitoidi (indipendentemente dal gruppo di appartenenza) sarebbero in grado di modificare la vittima a loro vantaggio. Tale teoria (Dindo, 1987) sembra attendibile per gli Imenotteri Terebranti, almeno per quegli effetti, peraltro non sempre facilmente distinguibili come tali, dovuti all'azione delle femmine, le quali, provviste di ovipositore perforante, possono essere in grado di iniettare nell'ospite, insieme con l'uovo, sostanze capaci di alterarne profondamente la fisiologia, sovente in modo tale da renderlo più idoneo per la propria prole. Viceversa, nel caso dei Ditteri, i pur molteplici effetti (cfr. Dindo, 1983) sono dovuti esclusivamente all'attività delle larvette endofaghe e non vi è alcuna evidenza che essi siano vantaggiosi per il parassitoide, la cui fisiologia sembra essere, essenzialmente, dominata dagli ormoni dell'ospite (cfr. Mellini, 1983).

Riguardo agli Strepsitteri, i rapporti ospite-parassitoide sono, indubbiamente, molto stretti, prolungandosi la fase parassitaria per tutta la durata della vita preimmaginale dell'entomofago⁽³⁾ (ovviamente a partire dal momento in cui esso

⁽³⁾ Com'è noto, le femmine catametaboliche degli Stylopidae sono per tutta la vita endozoe; tuttavia, allo stadio adulto, apparentemente non si nutrono (almeno quelle di *Xenos vesparum*, cfr. Strambi e Strambi, 1973b), né respirano a spese dell'ospite; per questi motivi, è forse lecito affermare che, anche nel loro caso, la fase propriamente parassitaria si conclude al termine dello sviluppo larvale.

penetra nell'ospite). Tuttavia, in linea generale, non vi è, nemmeno nel loro caso, evidenza di una possibile «regolazione» dell'ospite. Solo nei Rincoti Omotteri Delfacidi, l'allungamento della vita tanto preimmaginale che immaginabile, da loro subito in caso di stilopizzazione, avendo, secondo Kathirithamby (1978; 1982), l'effetto di consentire all'entomofago di portare a termine il proprio sviluppo, può forse essere interpretato (ma si tratta pur sempre di una interpretazione) alla luce della teoria elaborata da Vinson.

RIASSUNTO

Vengono esaminate le quattro fasi della selezione dell'ospite (ritrovamento dell'habitat dell'ospite, localizzazione dell'ospite, accettabilità dell'ospite, sua idoneità), con riferimento ai parassitoidi Strepsitteri. Vengono inoltre discussi i principali effetti indotti da questi entomofagi nelle loro vittime.

Riguardo al ritrovamento dell'habitat dell'ospite, può accadere (come in molti Strepsitteri parassitoidi di Rincoti) che la deposizione dei triungulinidi si verifichi direttamente in tale habitat, oppure (come in molti Stylopidae ed alcuni Elenchidae) che i triungulinidi si facciano trasportare a destinazione dall'ospite adulto, utilizzato come vettore ed esso stesso inidoneo alla contaminazione.

La localizzazione dell'ospite, che è affidata ai triungulinidi, appare, per lo più, legata al caso. Essendo gli Strepsitteri parassitoidi, in genere, piuttosto specifici, la fase più importante, ai fini della selezione dell'ospite, sembra essere quella di accettabilità, i fattori fisico-chimici condizionanti la quale sono peraltro, a tutt'oggi, sconosciuti.

Di solito l'idoneità dell'ospite è in armonia con l'accettabilità. Solo in caso di elevata superparassitizzazione iniziale, è comune che una vittima potenziale, pur essendo stata accettata, si riveli inidonea per i triungulinidi in soprannumero.

Gli Strepsitteri possono indurre nell'ospite molteplici effetti, soprattutto a carico della morfologia esterna e dell'apparato riproduttore, ma anche dell'anatomia in generale, dell'apparato endocrino, della durata della vita e del comportamento. Tali effetti sembrano prevalentemente causati, in ospiti Imenotteri, da squilibri nutrizionali conseguenti all'attività trofica dell'entomofago e, in ospiti Rincoti, dalla presenza fisica del parassitoide (effetto meccanico).

Gli effetti sulla morfologia esterna si riscontrano soprattutto in Imenotteri Aculeati solitari parassitizzati da Stylopidae e in Rincoti Omotteri Delfacidi parassitizzati da Elenchidae. In tali ospiti, possono essere marcatamente alterati sia l'aspetto generale che i caratteri sessuali secondari. Questi ultimi in particolare possono subire sensibili modificazioni e/o riduzioni, tanto che i maschi sono confondibili con femmine e viceversa. Nei solo Imenotteri, la riduzione dei caratteri sessuali secondari relativi al proprio sesso può accompagnarsi all'acquisizione di caratteri sessuali secondari propri del sesso opposto: essi, pertanto, possono essere considerati, in questo caso, degli intersessi.

Gli organi interni dell'ospite, in particolare il canale alimentare, possono essere spostati dal loro sito originario a causa della presenza fisica dell'entomofago. Le gonadi possono subire una più o meno estesa atrofia, tanto che gli ospiti stilopizzati, in particolare se femmine, risultano, in molti casi, sterili. Trattasi di una vera castrazione parassitaria, simile a quella provocata, nelle loro vittime, da parassiti crostacei.

In Imenotteri Vespoidei è stato appurato che l'apparato endocrino (in particolare a livello delle cellule neuricrine del cervello e dei corpi allati) subisce alterazioni nelle dimensioni e nell'attività secretrice. Tali alterazioni (specie l'insufficiente emissione di ormone gonadotropo) sarebbero alla base della sterilità delle vespe stilopizzate.

Gli insetti stilopizzati possono presentare, da adulti, una generale mancanza di vitalità ed energia e/o sviluppare comportamenti aberranti.

La durata della vita preimmaginale di Imenotteri Aculeati stilopizzati è, di regola, soggetta ad un accorciamento, se si tratta di specie solitarie, e ad un allungamento, se si tratta di specie

sociali. I Rincoti Omotteri Delfacidi subiscono pure, in molti casi, un allungamento della vita preimmaginale e/o immaginale, così da consentire all'entomofago di completare il proprio sviluppo.

Se si esclude, forse, quest'ultimo esempio, non c'è, in genere, evidenza che gli effetti indotti dagli Strepsitteri nei loro ospiti siano vantaggiosi per l'entomofago. Pertanto, nel loro caso, come nei Ditteri Tachinidi, e contrariamente ad alcuni Terebranti, non sembra lecito affermare che vi è una «regolazione» dell'ospite da parte del parassitoide.

Parasitism of the Strepsiptera. II. Host-parasitoid relationship

SUMMARY

With regard to the strepsipteran parasitoids, the four steps of the host selection process (host habitat location, host location, host acceptance and host suitability) are discussed. Moreover, the most important effects induced by such parasitoids in their hosts are reviewed.

The host habitat location may happen in two different ways: 1) the triungulinids are released directly in the host habitat (as in most species that develop in Rhynchota); 2) the triungulinids need a «carrier», i.e. an adult host itself unsuitable to be parasitized (as in many Stylopidae and in some Elenchidae).

The host location is performed by the triungulinids and seems to be mostly a chance occurrence. As most Strepsiptera are host-specific, the key-step of the host selection process seems to be the acceptance. However, the chemical and physical factors implicated in the latter are presently unknown.

The host suitability is generally consistent with the acceptance. Only if heavily superparasitized, a host, though accepted, is often unsuitable for supernumerary triungulinids.

The strepsipteran parasitoids may affect the host external morphology and reproductive apparatus, as well as its endocrine apparatus, length of life and behaviour. Such effects seem to be mainly due, in Hymenoptera, to nutritional imbalance resulting from the parasitoid's trophic activity, and, in Rhynchota, to the parasitoid's physical presence and mechanical injury.

The external morphology can be dramatically affected in solitary Hymenoptera Aculeata parasitized by Stylopidae and in Rhynchota Homoptera Delphacidae parasitized by Elenchidae. In such hosts, both the ordinary somatic and the secondary sexual characters may be altered. The latter may be modified and/or reduced, so that the males may be confused with females and vice versa. Moreover, only the Hymenoptera may undergo an acquisition of secondary sexual characters of the opposite sex. Therefore, the stylopized Hymenoptera may be regarded as intersexes.

The host internal organs, like the alimentary canal, may be pushed out of position by the parasitoid. The gonads may undergo a partial or total atrophy, so that the stylopized hosts, particularly the females, are in many cases incapable of reproduction. Such parasitic castration is similar to the one induced by crustacean parasites in their hosts.

Both the size and activity of the pars intercerebralis neurosecretory cells and corpora allata of stylopized Hymenoptera Vespoidea may be affected. The sterility of such wasps seems to be consequent upon these effects, especially the insufficient amount of gonadotropic hormone secreted by the corpora allata.

Adult stylopized insects may often show a marked loss of vitality and energy, as well as aberrant behaviour.

With regard to stylopized Hymenoptera Aculeata, the development to the adult stage is generally accelerated in solitary species and retarded in social species. The stylopized Rhynchota Homoptera Delphacidae may undergo a prolongation of the preimaginal and/or imaginal life, in order to allow the parasitoid to complete its own development.

Excluding this latter example, generally the effects induced by the Strepsiptera in their hosts do not seem to be advantageous for the parasitoid. Therefore, in their case, like in the Tachinids

and contrary to some Hymenoptera Terebrantia, there is no evidence of host regulation by the parasitoid.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ASKEW R.R., 1971 - Parasitic insects. - 316 pp. (cfr. pp. 233-243). Heinemann Educational Bks., London.
- BLAIR K.G., 1936 - A new genus of Strepsiptera. - *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B)*, 5 (6): 113-117.
- CLAUSEN C.P., 1962 - Entomophagous insects. - 688 pp. (cfr. pp. 499-524). Hafner Publishing Company, New York.
- 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*, 47: 137-155.
- DINDO M.L., 1987. - Effetti indotti da parassitoidi Imenotteri nei loro ospiti. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 42: 1-46.
- DINDO M.L., 1989. - Parassitismo degli Strepsitteri. I. Caratteristiche biologiche. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 43: 233-246.
- DOUTT R.L., 1959 - The biology of parasitic Hymenoptera. - *Ann. Rev. Entomol.*, 4: 161-182.
- DREW R.A.I., Allwood A.J., 1985. - A new family of Strepsiptera parasitizing fruit flies (Tephritidae) in Australia. - *Syst. Entomol.*, 10: 129-134.
- ESAKI T., HASHIMOTO S., 1931. - Report on the leafhoppers injurious to the rice plants and their natural enemies. 2. - *Publ. Kyushu Imp. Univ. Ent. Lab.*, 2: 1-59 (in giapponese).
- FOWLER H.G., PARRISH M.D., 1982. - Extranidal aggregation of stylopized paper wasp males. - *J. Georgia Ent. Soc.*, 17 (4): 446-447.
- GRANDI G., 1951. - Introduzione allo studio dell'Entomologia. Vol. II. - 1332 pp. Edagricole, Bologna.
- 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.
- IMMS A.D., 1960. - A general textbook of Entomology. - 886 pp. (cfr. pp. 825-831). Methuen & Co Ltd., London.
- JENSEN O., 1971. - Observations on a colony of stylopized *Andrena vaga* Panz. in North Sjaelland (Strepsiptera & Hymenoptera Apidae). - *Ent. Meddr.*, 39: 90-95 (in danese).
- 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): 448-452.
- KATHIRITHAMBY J., 1977. - Stylopization in *Ulopa reticulata* (F.) (Homoptera Cicadellidae). - *Entomol. Mon. Mag.*, 113: 1352-1355.
- KATHIRITHAMBY J., 1979. - The effects of stylopization on the sexual development of *Javesella dubia* (Kirschbaum) (Homoptera: Delphacidae). - *Biol. J. Linn. Soc.*, 10 (2): 163-179.
- KATHIRITHAMBY J., 1979. - The effects of stylopisation in two species of planthoppers in the Krian District, West Malaysia. - *J. Zool. Lond.*, 187: 393-401.
- 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., 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., 1988. - The twisted - winged parasitoids of Auchenorrhyncha. - *Proc. 6th Auchen. Meeting*, Torino (Italia), 7-11 settembre 1987: 631-639.
- KATHIRITHAMBY J., 1989. - Review of the order Strepsiptera. - *Syst. Entomol.*, 14: 41-92.
- 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.
- KURIS A.M., 1974. - Trophic interactions: similarity of parasitic castrators to parasitoids. - *Quat. Rev. Biol.*, 49: 129-148.

- LINDBERG H., 1939. - Der Parasitismus der auf *Chloriona*-Arten (Homoptera Cicadina) lebenden Strepsiptere *Elenchus chlorionae* n. sp. sowie die Einwirkung derselben auf ihren Wirt. - *Acta Zool. Fenn.*, 22: 1-19.
- LINDBERG H., 1949. - On stylopisation of Aeropids. - *Acta Zool. Fenn.*, 57: 1-40.
- LINSLEY E.G., MACSWAIN J.W., 1957. - Observations on the habits of *Stylops pacifica* Bohart. - *Univ. Calif. Publ. Ent.*, 1: 395-430.
- MELLINI E., 1978. - Moderni problemi di entomoparassitologia. - *Atti XI Cong. Naz. It. Ent.*, Portici - Sorrento, 10-15 maggio 1976.
- MELLINI E., 1983. - L'ipotesi della dominazione ormonale, esercitata dagli ospiti sui parassitoidi, alla luce delle recenti scoperte nella endocrinologia degli insetti. - *Boll. Ist. Univ. Bologna*, 38: 135-166.
- MELLINI E., 1985a. - Importanza dello stadio postembrionale degli ospiti olometabolici, al momento dell'attacco, per la biologia degli Imenotteri parassiti. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 40: 13-49.
- MELLINI E., 1985b. - Importanza degli stadi postembrionali degli ospiti eterometabolici, al momento dell'attacco, per la biologia degli Imenotteri parassiti. - *Boll. Ist. Ent. «G. 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*, 7-8: 395-419.
- 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.
- NEWPORT G., 1847. - The history and general anatomy of *Meloë*, and its affinities, compared with those of the Strepsiptera and Anoplura, with reference to the connexion which exists between structure, function and instinct. - *Trans. Linn. Soc. Lond.*, 20 (2): 321-357.
- OMAN P., 1985. - A synopsis of the nearctic Dorycephalinae (Holoptera: Cicadellidae). - *J. Kans. Entomol. Soc.*, 58 (2): 314-336.
- OTAKE A., 1976. - Studies on populations of *Sogatella furcifera* Horváth and *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae) and their parasites in Sri Lanka. - *Appl. Ent. Zool.*, 11 (3): 284-294.
- PRIOR R.N.B., 1973. - *Metopolophium festucae* (Theob.) (Homoptera, Aphidoidea) accidentally parasitised by larvae of *Elenchus tenuicornis* (Kirby) (Strepsiptera, Stylopoidea). - *Ent. Month. Mag.*, 111: 91.
- RAATIKAINEN M., 1966. - The effect of different sexes of the parasite *Elenchus tenuicornis* (Kirby) on the morphology of the adult *Javesella pellucida* (F.) (Hom., Delphacidae). - *Ann. Ent. Fenn.*, 32 (2): 138-146.
- RAATIKAINEN M., 1967. - Bionomics, enemies and population dynamics of *Javesella pellucida* (F.) (Hom., Delphacidae). - *Ann. Agric. Fenniae*, 6: 1-147.
- RAGEAU J., 1951. - Un cas de parasitisme accidentel par une larve primaire de Strepsiptère chez un Phlébotome. - *Anns. Parasit. hum. comp.*, 26: 473-474.
- ROSELER P.F., ROSELER I., STRAMBI A., 1980. - The activity of corpora allata in dominant and subordinated females of the wasp *Polistes gallicus*. - *Insectes Sociaux*, 27 (2): 97-107.
- SALT G., 1927. - The effects of stylopization on Aculeate Hymenoptera. - *J. Exp. Zool.*, 48 (1): 223-331.
- SALT G., 1935. - Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. - *Proc. Roy. Soc. London Ser. B*, 117: 413-435.
- SILVESTRI F., 1941. - Ridescrizione e ciclo dell'*Eoxenos laboulbenei* Peyrimoff. - *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Fac. Agr. Portici*, 31: 311-341.
- SILVESTRI F., 1943. - Studi sugli «Strepsiptera» (Insecta). III. Descrizione e biologia di 6 specie italiane di *Mengenilla*. - *Boll. Lab. Zool. Gen. Fac. Agr. Portici*, 43: 197-282.
- STRAMBI A., GIRARDIE A., 1973. - Effet de l'implantation de corpora allata actifs de *Locusta migratoria* (Orthoptère) dans des femelles de *Polistes gallicus* L. (Hyménoptère) saines et parasitées par *Xenos vesparum* Rossi (Insecte Strepsiptère). - *C.R. Acad. Sc. Paris*, 276: 3319-3322.

- STRAMBI C., STRAMBI A., 1973a. - Influence du développement du parasite *Xenos vesparum* Rossi (Insecte, Strepsiptère) sur le système neuroendocrinien des femelles de *Polistes* (Hyménoptère, Vespide) au début de leur vie imaginale. - *Arch. anat. microscop.*, 62 (1): 39-54.
- STRAMBI C., STRAMBI A., 1973b. - Etude histautoradiographique 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.
- TURILLAZZI S., 1980. - Seasonal variations in the size and anatomy of *Polistes gallicus* (L.) (Hyménoptera Vespidae). - *Mon. Zool. It.*, 14 (1/2): 63-75.
- VINSON S.B., 1975. - Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. - In «Evolutionary strategies of parasitic insects and mites». 225 pp. (cfr. pp. 14-48). P.W. Price, New York.
- VINSON S.B., 1976. - Host selection by insect parasitoids. - *Ann. Rev. Entomol.*, 21: 109-133.
- VINSON S.B., IWANTSCH G.F., 1980. - Host suitability for insect parasitoids. - *Ann. Rev. Entomol.*, 25: 397-419.
- 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.