

EGIDIO MELLINI

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

Sinossi di biologia dei Ditteri Larvevoridi ⁽¹⁾

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

INDICE

| | | | |
|------|---|------|----|
| I. | - Introduzione | Pag. | 2 |
| II. | - Distribuzione sistematica degli ospiti | » | 3 |
| III. | - Modalità di parassitizzazione | » | 6 |
| | A. - Diretta | » | 6 |
| | 1. Deposizione sul corpo dell'ospite | » | 7 |
| | 2. Deposizione nel corpo dell'ospite | » | 10 |
| | B. - Indiretta | » | 11 |
| | 1. Deposizione di larvette neonate nei luoghi frequentati dall'ospite | » | 11 |
| | 2. Deposizione di uova microtipiche sul substrato trofico dell'ospite | » | 13 |
| IV. | - Vita delle larve | » | 15 |
| | 1. Penetrazione nel corpo dell'ospite e migrazioni | » | 15 |
| | 2. Attività trofica | » | 16 |
| | 3. Respirazione | » | 18 |
| | 4. Competizioni | » | 21 |
| | a. Intraspecifiche | » | 22 |
| | b. Interspecifiche | » | 22 |
| V. | - Impupamento e sfarfallamento | » | 23 |
| VI. | - Voltinismo e ibernamento | » | 25 |
| VII. | - Influenze reciproche tra ospiti e parassiti | » | 26 |
| | A. - Effetti indotti dal parassita nell'ospite | » | 26 |
| | 1. Morte ed altri effetti | » | 26 |
| | 2. Sopravvivenza ed altri effetti | » | 28 |
| | B. - Influenze esercitate dall'ospite sul parassita | » | 29 |
| | 1. Sulle dimensioni | » | 29 |
| | 2. Sulla morfologia | » | 29 |

⁽¹⁾ Studi sui Ditteri Larvevoridi. L contributo.

| | | |
|--|---|----|
| 3. Sulla fisiologia | » | 29 |
| a. Sul ritmo di sviluppo | » | 29 |
| b. Sulla diapausa | » | 30 |
| 4. Sulla etologia | » | 32 |
| 5. Influenze del sesso dell'ospite | » | 32 |
| 6. Influenze dello stadio dell'ospite al momento della parassitizzazione | » | 33 |
| VIII. — Fattori avversi | » | 35 |
| A. Fattori negativi dipendenti dagli stessi parassiti | » | 35 |
| B. Difesa dell'ospite | » | 36 |
| C. Nemici naturali | » | 37 |
| Riassunto | » | 37 |
| Summary | » | 38 |
| Bibliografia essenziale | » | 38 |

I. — INTRODUZIONE

I Larvevoridi costituiscono la più vasta e di gran lunga la più importante e la più specializzata famiglia di Ditteri entomofagi parassiti. Essi sono distribuiti, con varie migliaia di specie, su tutta la Terra dalle regioni tropicali a quelle fredde, fino alla Groenlandia. Si distinguono morfologicamente dagli affini Sarcofagidi e Calliforidi soprattutto per la presenza di un postscutello a forma di cuscinetto semilunare situato sotto lo scutello mesotoracico.

Numerosi ricercatori hanno studiato la biologia di varie specie. Fra essi emergono, per la continuità dell'opera e la mole del lavoro svolto, J. C. Nielsen (1911-1918), W. R. Thompson (1909-1966), C. H. T. Townsend (1934-1939) e, limitatamente alle Fasiine, C. Dupuis (1947-1985). Ciò nonostante, per la maggior parte delle specie non si conoscono, ancora oggi, neppure gli ospiti.

Il primo studioso che, forte della sua esperienza personale, ha presentato un'ampia sintesi sull'argomento, è stato, circa una ottantina di anni fa, Pantel (1910-1912). Sono seguiti Baer (1920-1921), Clausen (1940) che nel suo famoso trattato sugli insetti entomofagi dedica largo spazio alla famiglia dei Larvevoridi, ed infine Herting (1960) che, profondo conoscitore della sistematica di questo gruppo e dei costumi degli adulti, pubblica un sostanzioso compendio sulla biologia delle varie specie paleartiche fino ad allora più o meno conosciute sotto tale profilo. Per quanto riguarda la morfologia degli stadi preimmaginali merita di essere consultata l'opera di Ferrar (1987) che, dedicata ai Ditteri Ciclorrafi, presenta una ricca scelta bibliografica di dati e figure relativi ai Larvevoridi.

Il presente lavoro, che esce a distanza di una trentina di anni dalla sopracitata opera di Herting, vuole essere una sintesi di ordine generale estremamente succinta; perciò si è evitato ogni riferimento a singole specie, e di conseguenza alle relative citazioni bibliografiche. Seguendo tale via, infatti, si sarebbe finiti, inevitabilmente, nella stesura di un grosso volume. Questo prospetto è pertanto indirizzato soprattutto a coloro che hanno cominciato da poco a studiare la biologia di questa famiglia, nonché a quanti siano interessati ai ben più noti fenome-

ni del parassitoidismo espliciti dagli Imenotteri Apocriti, per fornire l'occasione di opportune e stimolanti comparazioni e per cogliere le linee di convergenza. L'attuale sinossi, oltre a tenere conto delle nuove e più significative scoperte, dedica una particolare attenzione alla vita delle larve ed ai rapporti fisiologici fra ospiti e parassiti, la cui conoscenza si è venuta maturando in questi ultimi lustri.

Sul grande interesse scientifico dei Larvevoridi, come materiale di studio per quel suggestivo capitolo della biologia generale, che è il parassitismo, e sulla loro rilevante importanza pratica, in quanto formidabili e diffusissimi nemici di fitofagi di interesse agrario e forestale, non ritengo necessario spendere parole in quanto nota a tutti.

Segnalo da ultimo la encomiabile iniziativa del canadese Jim O'Hara (1988) che ha recentemente fondato il foglio di notizie «The Tachinid Times» allo scopo di tenere unita ed informata, su argomenti di interesse comune, la sparuta schiera dei tachinologi sparsa per il mondo (circa una cinquantina).

II. — DISTRIBUZIONE SISTEMATICA DEGLI OSPITI

Le vittime dei Larvevoridi sono comprese, salvo qualche rarissima eccezione, tra gli Insetti, sia olometabolici che, per quanto in misura molto minore, eterometabolici.

Tra questi ultimi i più colpiti sono i Rincoti Eterotteri, in particolare i Pentatomidi, cui sono infeudate le Fasiine; seguono gli Ortotteri, i Fasmodei, i Mantodei, i Dermatteri e, eccezionalmente, gli Embiotteri e i Blattodei. Generalmente vengono aggrediti da questi parassiti tanto gli stadi preimmaginali quanto gli adulti, che di solito poco differiscono tra loro, sia a livello morfologico che etologico; di norma però la larva endofaga termina lo sviluppo una volta che la vittima abbia raggiunto lo stadio di immagine.

Tra gli olometaboli prevalgono di gran lunga, come vittime, i Lepidotteri, appartenenti a numerose famiglie sia di Eteroceri che di Ropaloceri. Parassitizzati, ma in misura notevolmente inferiore, sono i Coleotteri; fra questi la famiglia più colpita è quella dei Crisomelidi. Degli Imenotteri vengono attaccati quasi esclusivamente i Sinfiti; rarissimi, e talora incerti, sono i dati relativi ad isolati Vespoidei, Formicoidei e Apoidei; inoltre le forme segnalate come nemiche di altri Aculeati, quali Eumenidi e Sfecidi, sono in realtà parassite delle vittime accumulate dalle femmine nelle celle pedotrofiche a beneficio della prole. Rarissime sono le vittime tra gli stessi Ditteri e nella quasi totalità comprese nelle famiglie dei Tipulidi e dei Tabanidi.

In generale i fattori che favoriscono l'attacco da parte dei Larvevoridi sono l'abbondanza degli ospiti disponibili, ma soprattutto la loro accessibilità, dato che le femmine non hanno ovopositori sclerificati atti a colpirli se affondati entro organi vegetali o animali.

Degli olometaboli, se si escludono i Coleotteri e del tutto eccezionalmente Ditteri Tabanidi e Calliforidi (isolato è il caso dell'ape domestica), vengono pa-

rassitizzate solo le larve; pertanto la denominazione di Larvevoridi data a questi parassiti, sembra, almeno in considerazione delle loro vittime, veramente appropriata. L'ospite viene distrutto in questo stadio, magari a maturità raggiunta, oppure, specialmente tra i Lepidotteri, una volta che è pervenuto allo stadio di pupa. Solo in casi rarissimi il parassita finisce col fuoriuscire dagli adulti. Infatti, anche spostando sperimentalmente la parassitizzazione verso la fine della vita larvale, nel tentativo di rimandare l'accrescimento dell'endofago negli stadi immaginali, non si riesce ad ottenere tale risultato. Le metamorfosi dell'ospite rappresentano, generalmente, una fase invalicabile per il parassita larvale: o soccombe prima la vittima (caso generale) ovvero soccombe lo stesso parassita od anche entrambi i partners.

Diverso è il caso dei Coleotteri. La grande maggioranza di essi viene, al pari degli altri olometaboli, parassitizzata allo stadio di larva, però, a differenza di quelli, un certo numero di specie, comprese in una decina di famiglie in tutto, viene aggredita direttamente allo stato adulto. Inoltre vi è la possibilità, per certe forme nemiche di larve, di terminare, come eccezione (nelle generazioni primaverili-estive dell'ospite) o come regola in particolari circostanze (nella generazione autunnale dell'ospite destinata ad ibernare), lo sviluppo nelle immagini. Ed infine vi è qualche larvevoride capace di dirigere con successo l'attacco sia su larve che su adulti, proprio come succede per le forme infeudate agli eterometaboli; del resto va tenuto presente che i Coleotteri sono considerati olometaboli primitivi.

Probabilmente uno dei motivi per cui dei 9 ordini di Insetti olometabolici solo quello dei Coleotteri, che pure sono fortemente corazzati, viene aggredito allo stadio adulto risiede nella loro particolare lentezza di movimenti, nella loro macchinosa presa di volo e nella scarsa reattività.

Vi sono anche specie nemiche di olometaboli adulti e di eterometaboli che preferiscono ospiti di un determinato sesso, di solito quello femminile, spesso in relazione a peculiari comportamenti propri delle femmine che le rendono più facilmente disponibili od abordabili.

Con riferimento al numero di specie attaccate da una singola forma di Larvevoride, distinguiamo specie monofaghe, a quanto pare piuttosto rare e forse ritenute tali solo per carenza di dati, forme oligofaghe, che sono le più comuni, e forme polifaghe che possono colpire anche un centinaio ed oltre di ospiti appartenenti non solo a famiglie diverse ma addirittura, nei casi estremi, a ordini sistematicamente lontani, pure se certe vittime sono da considerarsi accidentali. È curioso notare come tali parassiti a volte non siano invece in grado di svilupparsi in insetti sistematicamente vicini e magari appartenenti allo stesso genere. Peraltro bisogna tenere presente che in laboratorio, ove è possibile creare a piacere una sovrapposizione temporo-spaziale di due simbionti antagonisti, si può allungare anche notevolmente la cerchia degli ospiti idonei per una data specie di Larvevoride.

In conclusione, l'elenco delle specie di vittime è tutt'altro che una figura fissa; essa infatti può variare, sia pure entro certi limiti, da località a località, e,

per lo stesso ambiente, da una annata all'altra in relazione alla disponibilità degli ospiti.

Tolte poche forme che attaccano specie utili all'Uomo, quali Rincoti e Coleotteri predatori, il baco da seta e fitofagi di piante infestanti, i Larvevoridi sono sovente parassitoidi di specie dannose all'agricoltura e, come tali, rappresentano importanti fattori di limitazione del loro pullulamento. Correlativamente varie forme sono state importate da un continente all'altro a scopo di lotta biologica.

Più in generale va poi rilevato che per i Larvevoridi, le cui femmine, nella maggioranza delle specie, sono attirato solo da poche entità botaniche, non di rado la scelta dell'ospite finisce coll'essere fatta su base biocenotica, a differenza di quanto accade tra i Terebranti dove la scelta è di norma effettuata su base sistematica. Tale fenomeno viene anche favorito dalle modalità di contaminazione indiretta, tanto comuni fra questi Ditteri, nonché, nei casi di parassitizzazione diretta, da forti somiglianze, anche se puramente superficiali, quali si riscontrano, ad esempio, fra le larve dei Lepidotteri e quelle degli Imenotteri Sinfiti, che non di rado sono colpite dalle stesse specie di Larvevoridi. I dati relativi a vittime insolite e sistematicamente lontane, da quella che è considerata la cerchia normale, lasciano spesso perplessi i sistematici dei parassitoidi, propensi, più dei biologi s.s., a considerare l'elenco degli ospiti come una caratteristica peculiare di ciascuna specie, tanto da utilizzarlo come uno degli elementi atti a convalidare distinzioni specifiche di parassiti. Orbene, in certi casi, l'ospite occasionale può risultare idoneo anche se appartenente ad un ordine diverso da quello abitualmente perseguito. In molti altri, invece, la larveta endofaga finisce col soccombere nelle prime fasi dello sviluppo. Numerose sono le citazioni anche di ospiti, contaminati direttamente dalle femmine prolificanti in natura, nei quali però il parassita non è riuscito ad accrescersi.

Per quanto riguarda gli ambienti di vita dell'ospite, vengono generalmente attaccate forme ectofite ed epigee. Tuttavia vi sono specie che aggrediscono insetti endofiti ed altre che perseguono ospiti ipogei, applicando la tecnica consistente nella deposizione di larvette neonate, rispettivamente, all'imboccatura delle gallerie ovvero in screpolature del terreno. Naturalmente, acciocché possa avvenire la parassitizzazione, è indispensabile che l'ambiente confinato in cui vive l'ospite sia comunicante con l'esterno, perchè solo seguendo una via già aperta le larvette entomofaghe potranno raggiungerlo.

Per larve viventi entro infiorescenze oppure in foglie arrotolate o sotto tele sericee o dentro astucci ovvero in nidi, le femmine prolificanti del parassitoide attendono che esse compaiano momentaneamente in superficie con una parte del corpo, più di sovente capo e torace, per incollarvi con grande rapidità un uovo macrotipico. Non mancano infine, per quanto del tutto eccezionali, forme che insidiano larve viventi nell'acqua. Non si conoscono invece, a differenza di quanto comunemente accade tra i Terebranti, specie che attacchino insetti dei magazzini o comunque viventi in ambienti chiusi nonché forme che si comportino come iperparassiti. Le scarse segnalazioni, a quest'ultimo riguardo, si riferi-

scono sempre al ritrovamento, in seguito a dissezione, di piccole larve morte di confamiliari entro Larvevoridi adulti.

Da ultimo va ricordato che vi sono anche rarissime specie infeudate ad altri Artropodi quali i Miriapodi Chilopodi. I Crostacei sono invece ricercati da un'altra famiglia, quella dei Rinoforidi, e così dicasi per gli Aracnidi (Ragni) che sono perseguitati dai Cirtidi. Gli eccezionali dati relativi a Ragni e soprattutto a Scorpioni, quali possibili vittime di Larvevoridi, meritano circostanziata conferma.

Nel valutare la distribuzione sistematica delle vittime bisogna, in realtà, tenere conto del fatto che i reperti di cui disponiamo sono riferiti soprattutto a ospiti molto comuni ed in particolare a quelli che hanno qualche attinenza con gli interessi umani, che proprio per questa loro peculiarità sono i più studiati. Basti infatti considerare che solo riferendosi ai Larvevoridi europei, che sono certamente fra quelli più tenuti sotto osservazione, per la metà ed oltre delle specie non sono noti gli ospiti.

Le vittime possono essere da noi riconosciute come tali sino dall'inizio della simbiosi nei casi in cui: 1) la contaminazione venga effettuata con uova macrotipiche depositate sul loro corpo, ove spiccano chiaramente perchè bianche e di relativamente cospicue dimensioni; 2) venga indotto un imbuto respiratorio tegumentale primario che traspare, come una macchia scura, in corrispondenza del foro di penetrazione della larva neonata. Negli altri casi gli individui parassitizzati si distinguono solo in stadi più avanzati, allorché si forma l'imbuto tegumentale secondario anch'esso rilevabile in superficie. Nel caso di imbuti tracheali, o in assenza di imbuti, l'ospite è riconoscibile solo quando la larva del parassita si trova in fasi avanzate della III età ed esso mostra chiari sintomi di sofferenza (deambulazione difficoltosa, contorcimenti, ecc.), seguiti in breve dalla morte.

III. — MODALITÀ DI PARASSITIZZAZIONE

Le femmine possono, secondo la specie, affidare la loro prole, uova o larvete neonate che siano, agli ospiti (parassitizzazione diretta), ovvero depositarla negli ambienti da questi frequentati (parassitizzazione indiretta). La prima modalità è certamente quella più comune ma, a differenza di quanto si riscontra tra gli Imenotteri Terebranti, è abbastanza diffusa anche la seconda. Altri Autori, che tengono conto anche delle caratteristiche dell'uovo e dell'apparato genitale femminile, come Pantel (1910), e perfino di quelle delle larve neonate, come Townsend (1934), distinguono, anziché le 4 categorie sotto indicate, rispettivamente 10 e addirittura ben 39 gruppi.

A. — DIRETTA.

Le femmine del parassita provvedono a collocare la loro prole a destinazione, cioè su o nell'organismo a spese del quale essa si svilupperà.

1. — Deposizione sul corpo dell'ospite.

Le femmine, che attaccano larve, di solito si avvicinano lentamente, si pongono loro di lato, si sollevano sulle zampe, estroflettono il lungo ovopositore di sostituzione, lo piegano verso il basso e verso l'avanti e, in una frazione di secondo, depongono l'uovo o la larveta neonata sul corpo dell'ospite, spesso senza toccarlo o sfiorandolo appena con l'estremità dell'addome.

Su larve densamente villose, come quelle di certi Lepidotteri, le uova sarebbero, secondo qualche Autore, addirittura proiettate fino a restare incollate sulle lunghe setole. In ogni caso trascorre sempre un certo intervallo di tempo fra una deposizione e l'altra. La loro fecondità è relativamente modesta (100-200 uova).

Le specie ovipare emettono uova macrotipiche a contorno ovalare, convesse al dorso ove il corion è rigido, pianeggianti, od anche concave, al ventre ove il corion è molle. Tali uova, altamente specializzate e adatte ad essere fissate sulla vittima, una volta deposte sono evidentissime sul suo corpo, causa le loro dimensioni ma soprattutto per il colore bianco lattescente della callotta dorsale, dovuto alla presenza di aria tra le trabecole che uniscono l'esocorion all'endocorion. Possono essere indeiscenti ovvero deiscenti quando al polo cefalico, sul corion dorsale, si trova, delimitato da una sutura a decorso circolare, un opercolo che viene distaccato al momento della schiusa, ovvero una sutura decorrente al margine anteriore, al limite fra corion dorsale convesso e quello ventrale pianeggiante. Queste ultime condizioni, a differenza della precedente, consentono alla larveta neonata di spostarsi alquanto sul corpo dell'ospite alla ricerca di un punto più idoneo per penetrare.

Le uova macrotipiche sono localizzate un pò ovunque, ma spesso elettivamente in certe regioni del corpo, come sul torace e sui primi uriti, sovente in relazione al comportamento ed allo stadio degli ospiti, in particolare se parzialmente occultati. Non di rado sono fissate anche sul cranio, su la placca pronotale, sulle zampe e cioè in aree fortemente sclerificate di difficile perforazione.

Infatti la distribuzione di queste uova, più che finalizzata a garantire una posizione ottimale per la larveta che ne sguscerà, appare come una sorta di compromesso tra le modalità di attacco, proprie del parassita, ed i costumi nonché le reazioni di difesa dell'ospite. Così potrà sembrare elettiva una ovideposizione fondamentalmente indiscriminata.

Oltre a forme francamente ectofite, possono essere colpite, da femmine dotate di ovopositore eccezionalmente allungato, anche larve parzialmente occultate entro infiorescenze, foglie accartocciate, germogli, tele sericee, nidi, ecc.; è appunto in questi casi che le uova macrotipiche risultano concentrate in aree ben determinate del corpo della vittima (di solito quelle anteriori). Per inciso si fa notare la straordinaria specializzazione comportamentale di tali femmine che, necessariamente, debbono attendere il momento opportuno, in cui l'insetto fuggevolmente compare in superficie con l'avancorpo, per poterlo aggredire. L'operazione non è semplice e un certo numero di uova falliscono il bersaglio andando ad incollarsi su organi vegetali ove le larvette periranno.

Le uova sono attaccate tenacemente al corpo della vittima, di solito mediante

l'apparato di fissazione rappresentato dal corion ventrale viscoso. È praticamente impossibile distaccare tali uova, senza romperne il corion ovvero lacerare il tegumento dell'ospite se trattasi di larve. Frequentemente, in relazione alla postura della femmina ovideponente, sono disposte con l'asse maggiore perpendicolare all'asse longitudinale della larva vittima; in tal modo l'uovo, grazie alla sua forma debolmente arcuata, aderisce perfettamente, con la faccia ventrale concava, al convesso tegumento dell'ospite. Su Rincoti e Coleotteri adulti può essere collocato in posizione protetta, e cioè sul dorso dell'addome ovvero aderente alla superficie ventrale delle elitre, approfittando, con incredibile destrezza, del momento in cui le immagini si preparano a spiccare il volo o addirittura volano o si sono appena posate. Forse in relazione a ciò, è un fatto che sugli adulti le uova sono, a differenza di quanto spesso accade per gli ospiti allo stato larvale, generalmente distribuite in regioni ben definite secondo la specie di parassita, il quale sovente sale, per la bisogna, sul corpo dell'ospite e magari lo induce, molestandolo, ad aprire le elitre.

Di norma le uova macrotipiche non sono incubate; tuttavia, per certe specie, se la femmina è impedita a ovideporre, in quelle trattenute in vagina l'embrionesi può procedere fino a fasi avanzate; inoltre tali uova possono, in condizioni estreme, essere abbandonate nell'ambiente su qualsivoglia supporto dove, naturalmente, sono destinate ad andare perdute, pure se la larveta in molti casi riesce a schiudere (essa peraltro non tenta di penetrare in substrati inerti anche se rappresentati da ospiti morti). Negli Imenotteri Terebranti invece, qualora la femmina non possa collocare adeguatamente le uova queste, com'è noto, vengono generalmente riassorbite.

Le specie ovovivipare depongono uova membranacee che, nel momento stesso in cui vengono a contatto col corpo dell'ospite, lasciano schiudere la larveta. Il corion esile e traslucido, privo di apparato di fissazione, si affloscia all'atto dello sgusciamiento divenendo difficilmente percepibile sul corpo della vittima cui aderisce in modo effimero. La larveta di I età è di tipo tachiniforme, come nel caso delle uova macrotipiche, ovvero, meno comunemente, di tipo planidio, che è invece, per le sue peculiari doti di resistenza, impiegato nelle tecniche di contaminazione indiretta. Peraltro i planidi deposti sull'ospite si distinguono da questi ultimi non tanto morfologicamente quanto, piuttosto, per le dimensioni tendenzialmente maggiori, e per la scarsa attitudine ad aggrapparsi con l'avancorpo all'ospite, qualora libere nell'ambiente, ove, dopo avere vagato, finiscono col sostare immobili in posizione eretta per soccombere nei tempi brevi. La vera grande differenza tra questi due gruppi, con larve di I età planidiformi, sta invece nel comportamento di deposizione delle femmine e nella loro fecondità, dell'ordine di qualche centinaia di larvette per le specie deponenti sull'ospite e di qualche migliaia per quelle deponenti nell'ambiente. A differenza delle specie ovipare, le cui larve neonate non compaiono quasi mai all'aperto, queste menano per breve tempo, di solito qualche minuto, vita libera spostandosi alquanto sul corpo dell'ospite di cui si apprestano a perforare il tegumento. Come nel caso delle specie ovipare, le femmine, in mancanza di ospiti o

nell'impossibilità di raggiungerli, a lungo andare depongono la loro prole dove capita, su oggetti inanimati, destinandola così a sicura morte.

Analoga situazione si riscontra nel caso delle rare specie vivipare in cui la larveta sguscia già nelle vie genitali, abbandonando il sottile corion entro una speciale tasca uterina che ne rimane gradualmente stipata.

Una speciale categoria, per il vero ben poco rappresentata, è quella delle uova pedicellate, così dette perchè fornite di un breve peduncolo, che funziona da organo di ancoraggio alle setole di larve fortemente villose; anch'esse hanno corion membranaceo e schiudono poco dopo la deposizione.

Le specie ovovivipare e vivipare che, a differenza di quanto si riscontra nei Terebranti, sono assai numerose appaiono avvantaggiate rispetto a quelle ovipare perchè le larvete, essendo la loro penetrazione quasi immediata, non corrono il rischio di essere rigettate con la muta dell'ospite, come invece succede per le uova macrotipiche che non sono incubate all'atto della deposizione. Peraltro in quest'ultimo caso la proliferazione è anticipata di alcuni giorni. La fecondità di queste femmine appare generalmente minore rispetto a quella già modesta (al massimo due centinaia di uova) delle forme ovipare, in relazione ai minori rischi che la prole corre nella fase di presa di possesso dell'ospite.

Le femmine, ovipare od ovovivipare che siano, attaccano, in condizioni naturali, soltanto gli stadi mobili dell'ospite; sfuggono pertanto alla parassitizzazione gli individui in muta, le eopupe e le pupae nelle quali peraltro molti Larvevoridi, se fatti penetrare direttamente in questi stadi per via sperimentale, non riescono a svilupparsi. A quanto pare, le forme larvifaghe sovente non esercitano una vera e propria scelta dello stadio ma aggrediscono quelli al momento maggiormente disponibili o più facili da colpire.

Difesa attiva dell'ospite.

Esso, innanzitutto, ed in particolare se allo stato di larva, generalmente reagisce agli approcci della femmina prolificante sollevando ed agitando energicamente l'addome, emettendo rigurgiti stomodeali, nonché, specialmente per i Crisomelidi, imperlandosi di goccioline di secreto a livello delle ghiandole segmentali latero-dorsali. Molte volte queste tattiche sono, almeno temporaneamente, efficaci ed il dittero vola via; ma poi, dopo breve tempo, esso può ritornare all'attacco riuscendo sovente, la seconda o la terza volta, nel suo intento. Tali reazioni di difesa risultano particolarmente spettacolari quando vengono prese di mira larve gregarie come, ad esempio, quelle di certi Coleotteri Crisomelidi; in tal caso infatti quasi tutte le larve del gruppo imprimono, più o meno sincronamente, gli stessi movimenti oscillanti all'addome rialzato. Sono invece di solito inesistenti se l'ospite aggredito è di grossa taglia: spesso le corpulente larve di certi Lepidotteri continuano indisturbate la loro attività trofica mentre i Larvevoridi si accingono ad attaccarle o addirittura stanno deponendo sul loro corpo.

Una volta che l'uovo è stato deposto, la larva ospite tenta e spesso riesce a distruggerlo con le mandibole, specialmente se è localizzato nella metà postero-

re del suo corpo. Ma ciò che è davvero sorprendente è che, nel caso di larve gregarie, spesso si verificano manifestazioni di «mutuo soccorso», con reciproca distruzione di uova, magari incollate in aree del corpo irraggiungibili da parte dell'individuo contaminato. Tale fenomeno accade anche nel caso di larve abitualmente solitarie qualora vengano a trovarsi confinate assieme in ambiente ristretto. Parimenti possono essere «morsicate» larvette neonate, nel caso che il parassitoide sia ovoviviparo, specialmente quando queste cominciano ad incidere il tegumento per penetrare. L'ospite, a questo punto, ha vistose manifestazioni di irrequietezza: fugge disordinatamente, emette escrementi, traballa e tenta di strofinare la parte del corpo, ove la larvetta sta perforando, contro oggetti circostanti in modo da liberarsene, non di rado riuscendo nello scopo.

Un fenomeno di generale e grande rilievo, che riguarda unicamente le uova macrotipiche depositate su stadi preimmaginali, è quello della loro eliminazione in occasione delle ecdisi. È evidente che se la durata dell'embriogenesi supera quella dello stadio attaccato, come spesso accade per stadi giovanili, l'ospite in ogni caso si disinfesta automaticamente rigettando, con l'esuvia, le uova non ancora dischiuse.

Le probabilità che la parassitizzazione segua il suo corso sono invece notevoli per contaminazioni su larve dell'ultima età, visto che la durata di questo stadio è di solito doppia di quelli precedenti.

Orbene vari Autori, riferendosi a sistemi ospite-parassita diversi, concordano nell'indicare l'ultimo stadio larvale di Lepidotteri e di Coleotteri come il più colpito. Ma probabilmente ciò non dipende da una effettiva scelta operata dalle femmine dei Larvevoridi, che spesso accettano gli stadi che trovano disponibili, ma è la semplice conseguenza di una esposizione protrattasi più a lungo.

2. — Deposizione nel corpo dell'ospite.

A differenza di quanto si verifica tra gli Imenotteri Terebranti, per i Ditteri è questa una modalità di attacco piuttosto rara, limitata soltanto ad alcune specie di Exoristine e di Fasiine. Le femmine dei Tachinidi, infatti, mancano di ovipositore morfologico ed inoltre quello di sostituzione è membranaceo, quindi non idoneo a perforare i tegumenti dell'ospite. Nelle suddette specie la deposizione endozoa (si tratta generalmente di forme ovovivipare o vivipare) può essere attuata grazie alla presenza di robusti processi secondari sclerificati differenziati, secondo le specie, a livello del 6°, 7° o 8° urosterno, in grado di perforare l'esoscheletro della vittima e di fare da guida agli ultimi uriti che, sottili ed allungati, si estroflettono a canocchiale per penetrare nella via già aperta ed abbandonarvi un uovo od una larvetta.

Di solito vengono aggredite larve o neanidi e ninfe a tegumenti piuttosto membranacei e quindi facilmente perforabili, ma vi sono anche specie, per quanto rarissime, in grado, a quanto pare, di bucare l'esoscheletro di Eterotteri e perfino di Coleotteri adulti. A differenza della categoria precedente, le femmine di questo gruppo salgono addirittura sul corpo dell'ospite, al quale si aggrap-

pano saldamente con le zampe per meglio compiere lo sforzo necessario a perforarne i tegumenti. In rapporto a questa modalità d'assalto, le reazioni delle possibili vittime sono ancora più drammatiche che contro le specie deponenti sul loro corpo: le larve si contraggono, fuggono, emettono escrementi, si arrotolano a palla, si lasciano cadere a terra trascinando con sé l'aggressore, ecc.

Altra modalità, per il vero poco comune, è quella di deporre nel corpo dell'ospite utilizzando aperture naturali. Le femmine di certe specie nemiche di Coleotteri adulti si piazzano loro di lato, come fanno quelle deponenti sull'ospite, e, approfittando del momento in cui le candidate vittime abducono le mandibole per nutrirsi, ovvero defecano, rapidamente, valendosi di un ovopositore di sostituzione eccezionalmente lungo (anche tre volte la lunghezza della stessa femmina), introducono i loro «germi» nella cavità intergnatale ovvero nel tratto terminale del proctodeo. Più volte sono state indicate come possibile via di penetrazione anche le aperture stigmatiche ma, a quanto pare, tale modalità non ha ancora ricevuto sicura conferma.

Sia nei casi di deposizione sul corpo che nel corpo, la condizione indispensabile, perchè avvenga l'attacco, è che l'ospite sia in movimento: le larve, qualora immobili, sono infatti trascurate mentre regolarmente lo sono le pupe. Se queste ultime, come spesso accade, risultano parassitizzate, la contaminazione è sempre avvenuta in stadi precedenti. Peraltro la sperimentazione ha messo in evidenza che colpendo direttamente le eopupe e le pupe, il Larvevoride generalmente soccombe come larva della I età.

Va notato inoltre che la stessa specie di Larvevoride può attaccare, nel caso di insetti eterometabolici, tanto gli stadi preimmaginali che quelli immaginali, mentre nel caso di olometaboli le femmine aggrediscono o soltanto le larve o solo gli adulti (limitatamente ai Coleotteri); rarissime sono le specie che colpiscono sia le une che gli altri, date le profonde differenze morfologiche e comportamentali tra i due stadi, tali da richiedere tecniche diverse di parassitizzazione.

B. — INDIRETTA.

A differenza di quanto si osserva negli Imenotteri Terebranti, è questa una modalità di contaminazione assai comune tra i Larvevoridi le cui femmine, inoltre, emettono, come regola, in questi casi, uova ad embriogenesi ultimata.

1. Deposizione di larvette neonate nei luoghi frequentati dall'ospite.

È operata da specie con femmine ovovivipare, caratterizzate dall'eccezionale sviluppo della vagina trasformata in utero riccamente tracheizzato, avvolto a spirale, lungo più di due volte la lunghezza del corpo e che riempie gran parte della cavità addominale. L'ovopositore di sostituzione invece è breve.

Il compito di trovare, e di prendere possesso dell'ospite, è demandato alle larve neonate le quali, di conseguenza, per tempi anche relativamente lunghi (alcuni giorni), conducono vita libera. Esse, generalmente, sono di tipo planidio; hanno, cioè, le aree dorsali e laterali ricoperte da placchette sclerificate di colore brunastro o grigiastro, di varia forma e talora embricate o denticolate, numerose se piccole, poche se di grandi dimensioni. Tali strutture conferiscono loro, oltre ad una colorazione più o meno scura (contro quella bianco-avorio delle larve tachiniformi), una straordinaria resistenza nell'ambiente esterno in cui rimangono anche a lungo esposte.

I planidi esibiscono, secondo il gruppo di appartenenza, due comportamenti diversi.

Quelli di molte Echinomiine stanno immobili sulle foglie, preferibilmente nella pagina inferiore, laddove le madri li hanno deposti lasciando uscire per prima, dal gonotrema, la parte caudale. Essi sostano in posizione eretta, ovvero coricati sul ventre, con l'ultimo urite parzialmente inguainato nel corion membranaceo dell'uovo che, accartocciandosi, forma una sorta di piedistallo funzionante da organo di ancoraggio. Durante l'attesa, i planidi appaiono alquanto rattrappiti ma, all'avvicinarsi di oggetti animati, e perfino inanimati, si allungano e ondeggiano per aumentare le probabilità di entrare in contatto con l'ospite. A questo si aggrappano inizialmente col solo capo, grazie all'uncino boccale e ad una goccia di secreto molto viscoso emesso dall'apertura orale. La posizione contratta di attesa favorisce la sopravvivenza dei planidi sulle foglie, che può così protrarsi fino a una dozzina di giorni in condizioni ambientali favorevoli (alta umidità relativa e temperatura mite).

Quelli di altre Echinomiine, delle Dexiine e di altri gruppi ricercano invece attivamente l'ospite. Sono meno corazzati e meno numerosi ma, in compenso, dotati di «antenne» più sviluppate e ricche di chemiorecettori olfattivi. Grazie a questa tecnica, i Larvevoridi sono in grado di colpire ospiti viventi in ambiente confinato, irraggiungibili da parte delle femmine prolificanti, quali larve di Coleotteri Scarabeidi viventi nel terreno, anche a profondità superiori ad una trentina di cm. In tale situazione, a quanto sembra, le femmine, per facilitare il compito delle larve neonate, le depongono in corrispondenza di fessurazioni del terreno; tuttavia le percentuali di parassitizzazione diminuiscono progressivamente quanto più l'ospite è affondato nel suolo. C'è da aggiungere che, in relazione al particolare ambiente di vita della vittima e alle modalità di contaminazione indiretta messe in atto dal parassita, possono essere aggrediti, contrariamente a quella che è la regola generale propria dei Larvevoridi, anche stadi tendenzialmente quiescenti, quali le eopupe.

Parimenti è possibile parassitizzare larve di Lepidotteri e di Coleotteri endofiti. A tale scopo le femmine abbandonano le larvette (di solito in questo caso di tipo tachiniforme), spesso 2-3 per volta, entro o in vicinanza del foro esterno della galleria, ove sono attratte dai cairomoni presenti nel rosime e nelle feci del minatore. In tale modo le larve neonate possono penetrare nelle mine e risalirle, ostacolate da rosime ed escrementi ma favorite dall'umidità dell'ambiente, fino a raggiungere gli occupanti.

Come regola la larva di I età, per prendere possesso dell'ospite, deve perforarne, anche in questi casi, il tegumento. Tuttavia alcuni reperti, per quanto non sempre accettati dagli Autori, indicano per certe specie la possibilità di una penetrazione attraverso gli stigmi.

Anche contro le larvette vaganti sul loro corpo, e che tentano di penetrarvi, gli ospiti cercano di difendersi ferendole con l'apparato boccale, o liberandosene mediante strofinii contro oggetti circostanti ovvero utilizzando, a tale scopo, le zampe, come fanno le larve degli Scarabeidi.

Nel caso di ospiti gregari si assiste pure, come si è riferito in riguardo alle uova macrotipiche, ad operazioni di mutuo soccorso tra le larve consorelle le quali, come ha dimostrato il contenuto del canale alimentare, masticano ed inghiottiscono i planidi ben riconoscibili, nel contenuto intestinale, grazie alle loro placche sclerificate.

La deposizione negli ambienti frequentati dagli ospiti comporta i seguenti adattamenti, che risultano particolarmente spinti per le specie i cui planidi restano immobili in attesa delle vittime.

a) Forte incremento nella fecondità delle femmine che può superare di una decina di volte, ed oltre, quella delle forme a uova macrotipiche a parassitizzazione diretta; ciò per compensare la forte falcidia che subiscono le larvette cui spetta il non facile compito di raggiungere l'ospite.

b) Presenza di larve di I età di tipo planidico che, grazie all'armatura che le protegge, possono resistere per vario tempo al disseccamento in posizione esposta.

c) Come conseguenza del punto precedente, una metamorfosi riconducibile al modello ipermetabolico con larve di I tipo corazzate, che attraversano la fase jejuna e repleta, e larve di II tipo di struttura normale.

In conclusione, questa modalità di attacco all'ospite presenta, da un lato, lo svantaggio di causare enormi perdite di larve neonate, però compensato da una straordinaria fecondità, e, dall'altro, il vantaggio, davvero rilevante, di consentire ai Larvevoridi di parassitizzare non solo forme ipogee ed endofite ma anche forme a costumi notturni, pure conducendo gli adulti dell'entomofago vita diurna.

2. — Deposizione di uova microtipiche sul substrato trofico dell'ospite.

Presentano questo comportamento quasi tutti i Goniini. L'uovo, minutissimo (asse maggiore variante da 0.12 a 0.35 mm, secondo le specie), ha una forma praticamente semiovoidale; esso, infatti, appare fortemente convesso al dorso, ove il corion è molto rigido e di solito nerastro, e pianeggiante al ventre ove il corion, molle e gommoso, costituisce, come nelle uova macrotipiche, un efficientissimo apparato di fissazione. Così fatte, queste uova, che vengono emesse generalmente ad embriogenesi conclusa, una volta deposte sulle foglie restano

vitali per tempi lunghissimi (anche un mese ed oltre) e senza correre il rischio di perdere la loro aderenza al substrato anche sotto l'azione di piogge dilavanti.

Le femmine sono dotate di una fecondità eccezionale, dell'ordine di varie migliaia di uova. Esse vengono attirate, per l'ovideposizione, da essudati emessi a livello delle erosioni praticate nelle foglie dagli ospiti e collocano, nelle piante a foglia caduca, le uova in gran numero, a ritmo sostenuto, solo verso la periferia dei lembi, anche se indenni, su entrambe le pagine ma non necessariamente su tutte le specie di piante nutrici se la vittima è polifaga. La localizzazione marginale delle uova favorisce la loro ingestione da parte degli ospiti, visto che moltissimi fitofagi cominciano a divorare le foglie proprio partendo dalle zone periferiche. Vi sono peraltro Larvevoridi che attaccano fitofagi infeudati alle Conifere ed anche forme polifaghe in grado di insidiare sia larve evolventisi su aghifoglie che su latifoglie. Va notato che, a differenza di quanto accade nelle tre precedenti modalità di contaminazione, dove la presa di possesso dell'ospite è attiva, nel presente caso essa è puramente passiva in quanto è lo stesso ospite che finisce, nutrendosi, con l'autoparassitizzarsi.

Comunque le probabilità di rimanere parassitizzata aumentano con l'avanzare dell'età della larva, in relazione soprattutto alla sua voracità sempre maggiore. Questo meccanismo si traduce in un vantaggio per l'entomofago, dato che una sua penetrazione in stadi giovanili, oltre a maggiori probabilità di schiacciamento delle uova a livello dell'apparato boccale, in quanto più piccolo, potrebbe condurre ad una attivazione precoce delle larve endofaghe di I età, cioè prima che l'ospite si impupi (si tratta infatti generalmente di parassiti larva-pupali obbligati), con conseguente loro eliminazione.

Oltre a larve di Lepidotteri, che sono le più colpite, e di Imenotteri Sinfiti, vengono parassitizzati, con questa modalità, anche alcuni Dermatteri e persino, per quanto raramente, Coleotteri adulti. Invero, per questi ultimi, la tecnica delle uova microtipiche rappresenta una brillante soluzione per superare l'ostacolo alla parassitizzazione, rappresentato dal loro duro esoscheletro. Tuttavia essa appare molto meno seguita delle altre, forse perchè richiede una intensa attività trofica che invece gli stadi immaginali hanno generalmente perduta.

È evidente che moltissime uova microtipiche vanno in malora o perchè non ingerite o perchè ingerite da fitofagi o da stadi non idonei, da ciò la straordinaria fecondità di questi Larvevoridi. Le uova al momento della deposizione contengono di solito larvette già pronte, o quasi pronte, per sgusciare. Esse infatti vengono incubate in massa nell'utero che si allunga enormemente e si avvolge a spirale occupando, come nelle femmine che depongono planidi negli ambienti frequentati dall'ospite, quasi tutta la cavità addominale. Per facilitare il loro scorrimento nell'ovidutto comune, ove sono fittamente stipate, e nel contempo per neutralizzarne l'apparato corionale di fissazione, l'epitelio uterino secreta una grande quantità di sostanze di tipo albuminoide.

Le uova vengono ingerite assieme al pabulum dagli ospiti e solo quando sono pervenute nel canale alimentare, dopo qualche tempo (talora anche una decina di minuti soltanto dall'ingestione) schiudono. La fuoriuscita della microlarva av-

viene a livello ventrale previa incisione, con l'uncino boccale, dell'esile ma tenace membrana vitellina e nel contempo del corion che, a questo livello, appare spesso ma tenero.

I fattori che inducono la schiusa, e necessariamente in tempi abbastanza brevi, dato che il bolo alimentare impiega solo qualche ora a percorrere il tubo digerente dell'ospite, sono soprattutto di natura chimica, ed in particolare rappresentati da enzimi proteolitici. Tuttavia certi fattori meccanici, peraltro non agenti in natura, quali la forza centrifuga (bastano 1000 giri al minuto per 10 secondi), hanno un'efficacia quasi immediata nell'interrompere lo stato di dormienza delle larvette entro gli involucri dell'uovo. La semplice compressione, quale quella operata dai gnatiti dell'apparato boccale masticatore dell'ospite, al momento della ingestione, non sembra invece esercitare un effetto rilevante.

Rammentiamo, da ultimo, che questa speciale modalità di parassitizzazione è pressoché esclusiva dei Larveoridi, dato che, nel vastissimo gruppo degli Imenotteri Terebranti, la si riscontra solo nella piccola famiglia dei Trigonalidi.

IV. — VITA DELLE LARVE

1. PENETRAZIONE NEL CORPO DELL'OSPITE E MIGRAZIONI.

Tutte le larve dei Tachinidi, nei loro tre stadi, sono esclusivamente endofaghe. La struttura morfologica generale appare perfettamente adattata alla vita parassitaria, anche se non è loro caratteristica peculiare ma propria di tutti i Ditteri Ciclorrafi a qualsiasi categoria ecologica e comportamentale appartenenti.

Tolti i casi, peraltro abbastanza comuni, di contaminazione mediante uova microtipiche destinate ad essere ingerite e quelli, piuttosto rari, di deposizione all'interno del corpo dell'ospite, la penetrazione del parassita nella vittima avviene ad opera della larva neonata. Per aprirsi una via attraverso il tegumento, essa ricorre preventivamente all'azione della saliva, che consente un rammollimento locale dalla cuticola, e quindi all'azione meccanica dell'uncino boccale che di solito è appuntito, nelle specie che attaccano larve, e conformato a mò di sega in quelle nemiche di Coleotteri adulti, caratterizzati da una robustissima cuticola. A tale pezzo dello scheletro cefalo-faringeo, che appare sempre fortemente sclerificato, viene impresso un movimento ritmico dall'avanti all'indietro che si protrae per 1-2 minuti, ed anche meno, fino ad un'ora ed oltre, secondo lo stadio dell'ospite e la resistenza opposta dalla cuticola nel punto dove avviene la perforazione. Le prestazioni della larveta perforante appaiono eccezionali. Sperimentalmente si è constatato che certi planidi sono in grado di penetrare successivamente in tre ospiti diversi, purché la permanenza nelle singole vittime non abbia superato il quarto d'ora.

La penetrazione della minuscola larva nel corpo dell'ospite avviene, per le forme a uova macrotipiche, direttamente sotto il rigido corion, se l'uovo è indeiscente, ovvero davanti al polo cefalico o a breve distanza (qualora incollato ad uno sclerite) se deiscente, ma talora anche sotto, quando la condizione di dei-

scenza non viene sfruttata. In realtà la larvetta, stazionando sotto la callotta dorsale del corion, oltre a rimanere protetta dalle condizioni ambientali esterne, può, puntellandosi alle rigide pareti del corion stesso, esercitare un maggiore sforzo per vincere la resistenza opposta dalla cuticola alla perforazione. Nel primo caso l'avvenuto sgusciamiento della larvetta, che mai compare all'aperto, è rivelata da un improvviso imbrunimento del guscio, che mantiene inalterata la sua forma, dovuto alla presenza nel suo interno di emolinfa fuoriuscita dalla ferita di penetrazione.

Nel caso delle specie ovovivipare che depongono sull'ospite, la larvetta striscia per breve tratto sul tegumento davanti all'esile corion afflosciato, difficilmente rilevabile, prima di aprirsi un varco nell'esoscheletro. Se l'ospite è protetto da cuticola sclerificata, come nel caso dei Coleotteri adulti e di certi eterometaboli, la larvetta si sposta fino a raggiungere un'area di tegumento membranacea più agevole da perforare. Similmente, brevi spostamenti sul corpo dell'ospite compiono pure i planidi depositi negli ambienti frequentati dal medesimo, dopo essere riusciti ad aggrapparvisi, nonché le larvette che sgusciano a varia altezza sulle setole in ospiti densamente villosi, quali le larve di alcune famiglie di Lepidotteri.

Una volta penetrate, le larvette di molte specie restano ancorate, con l'ultimo urite, nella ferita praticata nell'ospite fino a fasi avanzate dell'accrescimento, mentre altre, che inducono imbuti respiratori secondari, menano, per un certo tempo, vita libera nel lacunoma dell'ospite. Migrazioni nell'emocele della vittima compiono pure le microlarve originate da uova microtipiche; esse infatti, dal canale alimentare ove sgusciano, si portano, senza indugio, forate le pareti dell'intestino, entro organi particolari, che spesso si ipertrofizzano, quali muscoli somatici, ghiandole salivari, gangli dell'apparato nervoso centrale e perfino negli istoblasti, secondo la specie. Tale comportamento permette di sfuggire alla reazione emocitaria dell'ospite (manifestantesi attraverso la formazione di capsule), particolarmente pericolosa in rapporto alle loro ridottissime dimensioni; in tali organi rimangono fino all'espletamento della I muta.

A parte la suddetta categoria, le larve, anche giovanissime, di altre specie generalmente non risultano confinate entro visceri particolari della vittima, anche se si conoscono forme le cui larve si insinuano, specialmente durante la I età, nello spessore delle pareti del canale alimentare o al suo interno, o in un muscolo somatico, o nel tegumento tra epidermide e cuticola, ovvero che peregrinano anche a lungo all'interno dell'apparato tracheale.

Tuttavia relativamente rare sono le specie le cui larve si spostano liberamente nel corpo dell'ospite per tutta la vita.

2. ATTIVITÀ TROFICA.

Essa non risulta mai immediatamente distruttiva bensì differenziata secondo lo stadio. Nel corso della I età e la parte iniziale della seconda, la larva è infatti plasmofaga nutrendosi esclusivamente di emolinfa; in questo periodo, che può

essere anche assai lungo, essa si comporta da vero parassita in equilibrio con l'ospite. Segue, secondo gli Autori, un'attività steatofaga in cui la larva, pervenuta in fasi avanzate della II età e all'inizio della terza, si nutre principalmente a spese del corpo adiposo intaccandolo direttamente o, inizialmente, impoverendolo tramite la mobilitazione, via sangue, delle sostanze di riserva in esso accumulate. Fino a questo momento l'ospite, generalmente, appare ancora vitale e svolge, almeno in apparenza, una normale attività. Segue infine la cosiddetta fase sarcofaga, in cui la larva di III età si abbandona ad una attività frenetica rapidamente distruttiva a carico dei visceri della vittima che in breve soccombe. Di solito, infatti, in questo stadio il parassita attua una digestione extra-intestinale che porta al disfacimento generalizzato degli organi interni dell'ospite, compreso il canale alimentare, con relativa fuoriuscita di liquidi enzimatici assai probabilmente corresponsabili in tale lisi. Si forma così, entro l'esoscheletro della vittima, un liquido brunastro, più o meno denso (in sospensione si notano minuti e fitti frammenti di organi e tessuti), in cui l'elettroforesi evidenzia una sola banda proteica, molto avanzata rispetto alle numerose riscontrabili nell'elettroferogramma dell'emolinfà dell'ospite all'inizio della simbiosi antagonistica. L'emissione, sempre da parte della larva endofaga, di sostanze antimicrobiche impedisce l'insorgenza di fenomeni putrefattivi a carico del suddetto liquame, solo in apparenza marcescente e comunque inodoro. Non va infatti dimenticato che in esso risulta stemperato anche il contenuto intestinale della stessa vittima, notoriamente gremito di batteri. In larve di Lepidotteri e di Imenotteri, alberganti piccoli parassiti solitari, la distruzione è invece localizzata, per cui intere porzioni del loro lungo corpo appaiono, dopo l'esodo dell'endofago, intatte.

La disgregazione enzimatica dei tessuti della vittima si verifica comunemente in ospiti olometabolici allo stadio di larva e di pupa, nei quali l'endofago, durante la II età, passa dalla fase propriamente parassitaria a quella predatrice; di solito non accade invece in ospiti eterometabolici nonché nei Coleotteri adulti che, pertanto, possono sopravvivere per qualche tempo all'esodo della larva matura.

In fasi più o meno avanzate della III età la larva, nella generalità delle specie, si disancora dall'imbuto respiratorio e conduce vita libera nell'emocele della vittima olometabolica, finendo con lo svuotarla quasi completamente e nel contempo riempirla in gran parte col proprio corpo.

Naturalmente sono abbastanza comuni anche le forme gregarie; da una stessa vittima, se di cospicue dimensioni, possono infatti sfarfallare perfino svariate decine di Larvevoridi, di solito appartenenti alla medesima specie. I casi di multiparassitismo, per le ragioni indicate più avanti, sono invece piuttosto rari.

Similmente alle larve dei Terebranti, quelle dei Larvevoridi defecano tutto in una volta allorché hanno raggiunto la maturità. In relazione a ciò, il mesentero appare enormemente allungato (fino a 5-6 volte la lunghezza della larva), forma di conseguenza numerose anse ed il suo lume risulta, in vari punti, parzialmente occluso da ispessimenti dell'epitelio. La fuoriuscita del contenuto intestinale, durante la fase trofica, è impedita dalla particolare struttura della valvola pilori-

ca, oltretutto ostruita da un vistoso zaffo di cellule epiteliali, e da quella della parte posteriore del proctodeo il cui lume, per lungo tratto, risulta puramente virtuale causa l'enorme ingrossamento delle cellule dell'epitelio. Dopo lo svuotamento del tubo digerente, la larva si presenta più o meno contratta e con dimensioni sensibilmente ridotte.

La durata della vita larvale può essere assai lunga in I età e nelle fasi iniziali della seconda, quando il parassita può entrare in diapausa breve o lunga in relazione, rispettivamente, alle condizioni di immaturità o di arresto dello sviluppo dell'ospite, mentre è sempre assai breve durante la restante parte della II età e nella terza, quando oramai si è scatenata l'attività trofica predatrice. Per specie a sviluppo indipendente dalla vittima, e diffuse in aree tropicali o subtropicali, l'intero accrescimento larvale può richiedere anche meno di una settimana, e addirittura pochissimi giorni se il parassita è penetrato in larve prossime alla maturità.

3. — RESPIRAZIONE.

Le larve sono generalmente metapneustiche in I età ed anfipneustiche in II e III età. Non mancano tuttavia specie con larve di I età, e magari anche di II età, apneustiche. Queste assumono l'ossigeno disciolto nell'emolinfa dell'ospite nella quale vivono immerse; a tale scopo presentano tegumenti tanto esili da fare apparire il loro corpo quasi informe. In qualche caso, poi, è differenziata una vistosissima vescicola anale, similmente a quanto accade in certi Imenotteri Brconidi, a volte interpretata come organo facilitante l'assunzione dell'ossigeno.

Le larve pneustiche generalmente inducono la formazione di un imbuto respiratorio a livello del tegumento, ovvero dell'apparato tracheale dell'ospite, secondo la specie. In tale sifone le larve stanno ancorate con la parte caudale del corpo, mettendo quindi a contatto con l'aria atmosferica, o quella tracheale, gli stigmi posteriori bene sviluppati. Non mancano però specie (in particolare parassite di Coleotteri adulti) che non inducono imbusti respiratori di sorta; durante la I età le larve assumono l'ossigeno disciolto nell'emolinfa della vittima, e, nelle due età successive, si provvedono dell'aria necessaria mediante connessioni temporanee degli stigmi posteriori, forniti di processi perforanti, con i sacchi aerei o con le grosse trachee dell'ospite.

Gli imbusti respiratori sono strutture tipiche dei Larvevoridi; al di fuori di questa famiglia si riscontrano nei Nemestrinidi, parassiti di Ortotteri, ed eccezionalmente in altri Ditteri, quali alcuni Acroceridi nemici di Ragni e Rinoforidi endofagi di Crostacei Isopodi. Nell'altro e ben più vasto gruppo di parassitoidi, quello degli Imenotteri Apocriti, in particolare Terebranti, queste strutture sono pressoché sconosciute, in relazione al fatto che le loro larve sono spesso apneustiche fino alla penultima età inclusa.

Gli imbusti respiratori tegumentali si distinguono in primari e secondari.

Quelli primari sono indotti dalla larva di I età a livello del punto di

penetrazione, e di conseguenza sono variamente ubicati; per le specie che depongono uova macrotipiche hanno quindi la stessa distribuzione di queste. Tali sifoni, se l'ospite viene parassitizzato in stadi giovanili, subiscono una o più mute, di solito limitatamente al tratto più esterno di origine tegumentale, con conseguente progressivo ampliamento del foro nel tegumento, accompagnate talora anche dal rigetto della piccola larva endofaga che vi è ancorata. Essa, in realtà, di solito si retrae e si allunga vistosamente all'interno del sifone, avvicinando e allontanando gli spiracoli posteriori dalla superficie, senza tuttavia perdere completamente le connessioni con l'imbuto stesso, grazie anche alle fitte fasce di spinule, con punta rivolta cefalicamente, che circondano gli uriti ed in particolare gli ultimi. Comunemente gli spiracoli posteriori risultano più o meno vicini tra loro, e l'ultimo urite, che li sopporta, alquanto assottigliato in direzione caudale, come adattamento all'imbuto; in certi casi tale segmento si presenta addirittura lungamente coniforme sì da combaciare in modo perfetto alla suddetta struttura in tutta la sua lunghezza, anche durante la III età. Comunque, in generale, si assiste ad un progressivo allontanamento dell'endofago dal foro esterno dell'imbuto, in relazione al proprio rapido accrescimento, e ciò anche se il sifone si allarga pure alla sua base in seguito alle mute dell'ospite.

Quelli secondari sono indotti dalle larve di I età, o di II età iniziale, dopo un periodo più o meno lungo di vita libera nel corpo dell'ospite, durante la quale gli scambi gassosi si sono realizzati, tramite il tegumento, con l'emolinfa del medesimo. Essi vengono formati in concomitanza di certi eventi a carico della vittima, quali una muta, ovvero il raggiungimento della maturità larvale o dello stadio pupale, secondo la specie di parassita. La loro induzione segna, di solito, l'inizio di una intensa attività trofica che in breve porta alla distruzione della vittima. Generalmente, in questi casi, il foro nel tegumento viene praticato, anziché dall'uncino boccale, dalle numerose spinule presenti nella declività dell'ultimo urite, nonché dagli stessi apparati stigmatici sclerificati, che, pressati dall'interno contro le pareti del corpo, esercitano un'azione abrasiva. Questi sifoni, a differenza dei primari, sono localizzati in zone ben definite. Evidentemente nell'ospite vi sono fattori che orientano le larvette libere verso queste aree; in certi casi essi potrebbero identificarsi in una maggiore concentrazione di ossigeno nell'emolinfa, quando sono differenziati in prossimità degli stigmi, come spesso accade.

In ogni caso l'imbuto respiratorio tegumentale rappresenta lo sfruttamento, da parte dell'endofago, dei normali fenomeni di cicatrizzazione dell'epidermide e di tamponamento, ad opera degli emociti, della ferita praticata nel tegumento dell'ospite. Tratteneo l'ultimo urite nel foro, e addirittura facendolo sporgere in superficie, la larvetta fa in modo che i lembi di tegumento neoformato, anziché saldarsi fra di loro e rimarginare la ferita, scivolino lungo il suo corpo, formando una fascia che ne facilita l'ancoramento all'esoscheletro della vittima. Oltre a questa componente ectodermica, che è assai modesta, partecipano in larghissima misura, alla costruzione dell'imbuto, gli emociti che si organizzano in una guaina di struttura fibrosa, vieppiù esile procedendo verso l'interno, non-

ché l'emolinfa in toto che, trasudata dentro al sifone, a contatto con l'aria si imbrunisce e dissecca; è appunto questa sorta di crosta «sanguigna» la responsabile del colore scuro del tratto più esterno dell'imbuto, e quella che rivela in superficie la presenza del parassita. Nelle pareti dell'imbuto, che va progressivamente ingrandendosi finché l'ospite è in vita, restano altresì inglobate, prossimamente, l'esuvia della larva di I età e distalmente quella di II età; quest'ultima partecipa in modo determinante all'irrobustimento della primitiva guaina che assume così un aspetto pergamenaceo. Durante le ecdisi del parassita tali esuvie vengono spinte caudalmente ma non espulse, per cui, variamente pieghettate, ne abbracciano la metà posteriore dell'addome; per consentire il contatto degli spiracoli posteriori dell'endofago con l'aria, il fondo delle esuvie viene lacerato. Negli imbuti tegumentali secondari di certe specie, ove questa struttura è stata studiata, le esuvie mancano e ciò spiega perchè le loro dimensioni siano comparativamente molto minori. Va notato che spesso negli imbuti tegumentali primari l'esilissima guaina, elastica e trasparente, riveste tutto il corpo delle larve di I e di II età iniziale, per cui queste si nutrono esclusivamente del plasma che filtra all'interno di tale sacca. Va altresì rilevato che in vari casi le pareti del sifone, sia esso primario o secondario, restano ulteriormente ispessite dall'apposizione, sulla superficie esterna, di lobuli di corpo adiposo variamente alterato.

Ogni specie di Larvevoride induce generalmente solo un determinato tipo di imbuto; vi sono tuttavia eccezioni fra certi parassiti larva-pupali facoltativi che ne inducono uno primario nelle larve ed in seguito uno secondario, localizzato altrove, quando l'ospite si è impupato.

Va inoltre precisato che, per la stessa specie di parassita, le dimensioni raggiunte dal sifone possono variare anche notevolmente in relazione alla specie ospite.

Gli imbuti tracheali sono di norma solo secondari e possono essere indotti poco dopo la penetrazione della larva neonata ovvero, secondo le specie, quando la vittima ha raggiunto un determinato stadio. La trachea dell'ospite può essere lesa con l'uncino boccale ovvero con appositi processi sclerificati e appuntiti, differenziati nel peritrema degli spiracoli posteriori della larveta endofaga. Le larve di varie specie presentano, in tutti e tre gli stadi, delle piccole serie di grosse spine nella declività dell'ultimo urite, atte a favorire l'aggancio all'imbuto, che di solito è piccolo e tendenzialmente a forma di scodella anche se è, fondamentalmente, costituito dagli stessi materiali già indicati per quelli tegumentali. Sovente tali processi sono localizzati in vicinanza degli stigmi, e precisamente un gruppetto sopra e l'altro sotto agli stessi. Al pari di quelli secondari di origine tegumentale, gli imbuti tracheali hanno una distribuzione tendenzialmente localizzata in zone ben determinate: di solito sono differenziati a livello delle trachee longitudinali e dei tronchi stigmatici in prossimità degli spiracoli, spesso a livello di quelli anteriori o posteriori, secondo la specie di parassita.

A differenza delle larve che inducono imbuti tegumentali, quelle ad imbuti tracheali possono differenziarne più di uno in punti diversi del corpo della vitti-

ma. Questo tipo di sifone, che è diffuso in ospiti in stadi giovanili, sembra poi obbligatorio nei Coleotteri adulti, ove evidentemente l'induzione di imbuti tegumentali, visti se non altro lo spessore e la durezza della cuticola, appare di difficile realizzazione; in queste vittime l'agganciamento è di solito realizzato a livello dei sacchi aerei.

Le larve di certe specie, poi, non inducono imbuti respiratori di sorta, ma si connettono semplicemente alle trachee solo di tanto in tanto, secondo necessità, mediante processi spiniformi differenziati a livello degli stigmi posteriori. Esse menano vita libera nel lacunoma dell'ospite e possono agganciarsi in qualsiasi punto dell'apparato tracheale.

Il tipo di imbuto indotto varia con la specie di parassita. Non vi è sempre una precisa relazione tra modalità di contaminazione e modello di imbuto. Tuttavia, a grandi linee, si può ritenere quanto segue:

gli imbuti primari sono indotti principalmente dalle specie ovipare deponenti uova macrotipiche sull'ospite in stadi preimmaginali e dalle specie ovovivipare deponenti planidi pure sull'ospite o nell'ambiente da esso frequentato;

gli imbuti secondari di tipo tegumentale sono generalmente indotti da specie ovovivipare deponenti larve tachiniformi sull'ospite e da specie che depositano uova microtipiche sul pabulum;

gli imbuti secondari di tipo tracheale sono formati dalle specie parassite di insetti adulti, qualunque siano le modalità di parassitizzazione, e da specie ovovivipare deponenti larve di I età di tipo tachiniforme su o dentro l'ospite o nelle sue vicinanze.

Va sottolineato che l'imbuto respiratorio secondario, classico, indotto solo quando l'ospite ha raggiunto un determinato stadio ed il parassita è entrato in II età, segna, garantendo un abbondante apporto di ossigeno, l'inizio di una frenetica attività trofica che in breve porta l'entomofago alla maturità larvale.

Di solito, in fasi più o meno avanzate dell'ultima età, la larva abbandona l'imbuto, sia che fuoriesca dai resti della vittima, a maturità raggiunta, sia che si impupi all'interno della medesima. Tale disancoramento, almeno in certi casi, sembra finalizzato a meglio completare l'opera di spogliazione della vittima; in questa fase, la robusta larva può sfruttare le numerose bolle di aria presenti nel magma viscerale dell'ospite ed inoltre attingere aria atmosferica attraverso grossolane lacerazioni praticate nel tegumento, il quale però non reagisce più, a formare imbuti, essendo nel frattempo l'ospite morto. Le larve di alcune specie, invece, restano fissate all'imbuto fino al termine dell'accrescimento e l'abbandonano solo al momento di uscire all'aperto.

4. COMPETIZIONI.

Molti Larvevoridi sono parassiti solitari; tuttavia, causa l'incapacità delle femmine a riconoscere l'ospite già colpito, nei casi di parassitizzazione diretta, e per le modalità stesse dell'attacco nei casi di quella indiretta, spesso nel medesimo ospite possono coabitare, almeno inizialmente, 2 o più larvette (persino

varie decine) di Larvevoridi della stessa o di diversa specie. Molto raramente, in simili casi, possono svilupparsi due individui del parassita, anche se l'ospite ha una mole tale da consentire l'accrescimento di vari endofagi.

a. *Intraspecifiche.*

La superparassitizzazione, intendendo con questo termine il fenomeno della coesistenza iniziale di più parassiti della stessa specie nella medesima vittima (lasciando impregiudicato il destino dei vari coinquilini), è un fenomeno assai comune ed in particolare quando la contaminazione è di tipo indiretto, data la concentrazione, sovente forte, di uova microtipiche e di planidi nei microambienti scelti dalle femmine prolificanti.

L'inizio della competizione tra le larvette concorrenti è precoce e di solito si conclude durante la I età, senza quindi che si verifichi una decurtazione apprezzabile delle risorse trofiche dell'ospite. Di solito l'eliminazione degli individui in soprannumero avviene mediante lotta diretta, e più precisamente a colpi di uncino boccale che provocano vistose ferite (evidenziate da punti o da linee di colore castano più o meno scuro) nel tegumento dei concorrenti. Per specie che inducono imbuti respiratori secondari in zone ben determinate del corpo della vittima, l'eliminazione non di rado avviene semplicemente impedendo, con la propria presenza e con i movimenti del corpo, che negli stessi punti si alloghino altre larve le quali, impossibilitate a respirare, intristiscono finendo lentamente col morire. In altri sistemi, invece, la decimazione può avvenire ancor prima, e cioè a colpi di uncino boccale durante la fase liberamente vagante nel lacunoma, quando l'accrescimento è appena agli inizi.

Generalmente il fattore determinante l'esito della competizione è rappresentato dalla priorità di penetrazione; prevale cioè la larvetta che per prima ha preso possesso dell'ospite. In certi casi, per specie che inducono imbuti respiratori tegumentali primari, dimostrato che la localizzazione reciproca dei coinquilini non ha importanza, si è potuto sperimentalmente accertare che è sufficiente un intervallo di alcune ore per garantire il successo della prima penetrata. Poiché in tale lasso di tempo la larvetta resta completamente avvolta da una sottile guaina di natura connettivale, è stata formulata l'ipotesi del «camuffamento», secondo la quale, essendo il parassita in questo modo mascherato da viscere dell'ospite, esso sfuggirebbe alla reazione delle altre larve che non ne sono al momento rivestite e che, svolgendo attività plasmofaga, ancora non attaccano gli organi interni della vittima. È sintomatico che le eccezioni alla regola della priorità si verifichino in specie che non inducono imbuti; in questi casi, infatti, può capitare che le larve di I età, se particolarmente agili ed attive, prevalgano addirittura su quelle di II età se apneustiche e con tegumenti particolarmente inermi.

b. *Interspecifiche.*

Pure la multiparassitizzazione è, per i motivi già esposti e per il fatto che il coparassitismo è praticamente la regola (per certi fitofagi sono stati indicati,

come presenti nel medesimo ambiente, anche una decina ed oltre di specie di Larvevoridi), un fenomeno molto comune. Tuttavia assai difficilmente possono fuoriuscire, dalla stessa vittima, Larvevoridi di specie diversa e cioè verificarsi un vero e proprio multiparassitismo. Molte volte pure con parassiti gregari, e quindi in assenza di istinti competitivi, completano lo sviluppo gli individui di una sola specie. In questi casi, infatti, è determinante il modello di sviluppo proprio dell'entomofago; appare evidente che le specie aventi un accrescimento continuo, cioè parzialmente indipendente da quello dell'ospite, prevarranno automaticamente sulle specie a sviluppo discontinuo, le cui larve, per procedere, attendono che la vittima abbia terminato di crescere. Nel caso in cui la competizione interessi due specie aventi lo stesso modello di sviluppo, si è potuto accertare, almeno per alcuni sistemi, che si mantiene valido il principio della priorità di penetrazione, purché l'intervallo temporale raggiunga determinati valori.

Va da ultimo rilevato che livelli eccessivi di superparassitizzazione e di multiparassitizzazione possono risultare fatali a tutti i componenti di queste simbiosi antagonistiche, e che livelli medio-bassi possono, a quanto pare, condurre ad un certo scadimento nei parametri biologici dell'entomofago sopravvissuto, primo fra tutti le dimensioni, particolarmente in ospiti di modesta taglia. Nel caso di parassiti gregari il numero (in certi sistemi superante anche il centinaio) e le dimensioni degli individui sviluppatasi in un'unica vittima sono ovviamente condizionati dalla mole di quest'ultima. Se l'ospite è di piccola taglia, i vari parassiti possono restare nanizzati e, in casi estremi, soccombere tutti, assieme alla loro vittima.

V. — IMPUPAMENTO E SFARFALLAMENTO

Divenute mature, le larve dei nostri ditteri di norma si impupano nei tempi brevi. Secondo la specie, il pupario si forma esternamente ai resti della vittima ovvero internamente, sia che trattasi di parassiti solitari che gregari. Vi sono peraltro Larvevoridi, nemici di larve, che possono comportarsi in entrambi i modi ed anche secondo modalità intermedie o magari impuparsi sotto le spoglie, e Larvevoridi che, completando l'accrescimento tanto in larve mature che in crisalidi (in funzione dello stadio attaccato), si impupano regolarmente fuori dai resti nel I caso e dentro nel secondo. Comunque l'impupamento avviene sempre all'esterno se l'ospite è ancora vivo.

Per fuoriuscire la larva matura si apre un varco nell'esoscheletro del sacrificato (per certe specie in area ben determinata) mediante gli uncini boccali, ovvero, meno comunemente, premendo sul medesimo ed esercitando nel contempo un'azione smerigliante con le spinule dell'ultimo urite; varie forme antagoniste di adulti utilizzano invece, a questo scopo, le aperture naturali, come quella vulvare nelle femmine di Rincoti Eterotteri e quella anale in Coleotteri fortemente corazzati.

Lo stadio della vittima, da cui fuoriesce la larva matura, non varia se trattasi di parassita a sviluppo dipendente, qualunque sia lo stadio in cui esso è pene-

trato (per esempio, nel caso dei Larvevoridi a uova microtipiche sono contaminate larve di varie età, mentre lo stadio sacrificato è sempre quello di crisalide). Varia invece se l'entomofago ha sviluppo indipendente, potendo l'esodo risultare notevolmente anticipato o ritardato, secondo che l'attacco sia caduto sui primi stadi dell'accrescimento ovvero sugli stadi più avanzati.

Se l'ospite è ectofita, la larva di solito si lascia cadere sul terreno ove scende a qualche cm di profondità, qualora la vittima stessa non abbia previamente provveduto ad interrarsi; se invece è endofita spesso la larva si impupa in sito, accanto ai resti dell'ospite, approfittando del riparo in cui già si trova.

In quest'ultimo caso la larva matura tende ad isorientarsi rispetto al corpo della vittima. Tale comportamento costituisce, poi, la regola quando si tratti di larve imbozzolate e di crisalidi evoiche di Lepidotteri. In tal modo, infatti, l'adulto del parassita potrà uscire agevolmente dal bozzolo a livello del polo cefalico, ove i fili di seta sono semplicemente accostati, approfittando quindi del dispositivo allestito per l'esodo della farfalla; questa regola è seguita in ogni caso, anche se l'endofago fuoriesce dalle spoglie della vittima e perfino quando non appare necessaria per garantire l'emersione dell'immagine.

Nel caso dei bozzoli degli Imenotteri Sinfiti, dove non sono previste aperture, dato che gli adulti stessi sono in grado di praticarle grazie al loro apparato boccale masticatore, è la larva matura del parassita che provvede a perforarli (di solito verso l'estremità cefalica) in modo da consentire l'uscita del rispettivo adulto, qualora essa si impupi all'interno. Entro i Coleotteri adulti il pupario è invece orientato in senso inverso rispetto alla vittima, e cioè col polo cefalico rivolto verso l'estremità caudale ove l'allontanamento dell'immagine risulta facilitato per la presenza delle aperture naturali. In ospiti gregari che formano nidi, spesso l'impupamento avviene all'interno dei medesimi.

Quando il pupario si forma nel terreno, la larva matura dopo avere scavato, capo all'ingiù, di solito si capovolge in modo da orientare l'estremità cefalica verso l'alto; così l'adulto neosfarfallato riesce a pervenire in superficie utilizzando, come tutti i Ditteri Brachiceri Ciclorrafi, il ptilino, cioè quella sorta di vescicola cefalica estroflettibile che, riempita di emolinfa, funziona come una sorta di pressa idraulica atta ad aprire una via verso l'esterno.

La durata della vita pupale (intesa come intervallo di tempo compreso tra la formazione del pupario e lo sfarfallamento) è quasi sempre abbastanza lunga, aggirandosi mediamente sulla decina di giorni e quindi protraendosi, a parità di condizioni ambientali, per un lasso di tempo spesso pari, o addirittura superiore, a quello speso nella vita larvale, in particolare per forme a sviluppo indipendente penetrate in ospiti in fasi avanzate dell'accrescimento.

Va inoltre notato che non di rado la durata della vita pupale è significativamente maggiore per gli individui di sesso femminile, per cui spesso i primi adulti che si vedono volare sono maschi; per la generazione che ha ibernato allo stadio di pupa, tale anticipo può giungere fino a due settimane; del tutto eccezionali sono invece i casi di proteroginia. Generalmente le immagini sfarfallano di primo mattino, anche se non mancano specie che sfarfallano dal tardo pomeriggio a notte inoltrata, in sintonia coi costumi delle loro vittime.

Gli adulti sono attivi solo con temperature superiori ai 15 °C e di solito abbisognano di elevata umidità e di forte illuminazione. Alle nostre latitudini, durante l'estate, mostrano due picchi di attività, uno di mattina e l'altro nel pomeriggio, intervallati dalle ore più calde di metà giornata. Vi sono però specie, nemiche di Scarabeidi, che volano, al pari dei loro ospiti, al crepuscolo ed altre che vengono catturate di notte attratte dalla luce delle lampade. Si conoscono infatti Larvevoridi ad attività prettamente notturna, come certe forme antagoniste di Ortotteri Ensiferi che localizzano l'ospite captandone le emissioni sonore. Generalmente si nutrono di liquidi zuccherini che trovano sulle piante, in particolare di melata emessa dai Rincoti Omotteri, nonché di nettare che attingono soprattutto in fiori poco profondi come quelli delle Ombrellifere, in relazione alla lunghezza, di solito modesta, della proboscide. A differenza delle femmine dei Terebranti, che spesso lambiscono l'emolfinza dell'ospite gemente dai fori praticati nel loro tegumento, quelle dei Larvevoridi che, sia pure limitatamente alle poche forme provviste di apparato perforante, ne avrebbero la possibilità, a quanto pare in generale disdegnano cibo di origine animale.

Le femmine, tendenzialmente più corpulente e longeve dei maschi, sfarfallano dopo di questi, sono in genere monogame (sex ratio di solito pari a uno) e si accoppiano fin dal primo giorno successivo allo sfarfallamento, preferibilmente con maschi vecchi di 3-4 giorni. La proliferazione inizia relativamente presto per le specie ovipare, mentre ritarda di vari giorni per le specie ovovivipare, dovendosi, in questo caso, sommare al tempo necessario per la maturazione delle uova quello impiegato nel completamento dell'embriogenesi.

VI. — VOLTINISMO E IBERNAMENTO

Il numero di generazioni che i Larvevoridi compiono nel corso di un anno varia secondo la specie, secondo l'ospite e, naturalmente, in relazione alle condizioni ambientali. Vi sono forme che svolgono regolarmente una sola generazione annuale, indipendentemente dal voltinismo dell'ospite, mentre ve ne sono altre, e sono le più comuni, che, sincronizzando i propri cicli con quelli delle vittime, ne compiono un numero variabile secondo il voltinismo di queste ultime. Correlativamente non mancano specie che impiegano anche 2 anni a compiere una sola generazione, conformemente all'ospite che hanno colpito. D'altro canto in aree tropicali, dove non si hanno né ibernamento né estivazione, specie a sviluppo parzialmente indipendente da quello della vittima possono svolgerne anche una decina ed oltre. Forme nemiche di Coleotteri adulti, i quali non interferiscono sulla fisiologia dell'antagonista, provocandone arresti nelle fasi critiche, e cioè in I età o seconda iniziale, possono compiere più generazioni su una sola della vittima ovvero attaccando ospiti alternativi.

Pure su Rincoti Eterotteri monovoltini certe Fasiine compiono cicli bivoltini, approfittando della lunga permanenza in campo delle vittime ovvero ricorrendo ad ospiti alternativi. Poco comuni sono invece i casi in cui il Larvevoride svolge 2 generazioni su una sola generazione larvale della vittima; nei nostri climi ciò è

possibile, ad esempio, in fitofagi che ibernano come larve giovani; alla loro ripresa in primavera, il parassita conclude rapidamente lo sviluppo e così fa in tempo ad aggredire la restante parte della popolazione larvale mentre si avvia verso la maturità.

A grandi linee sembra lecito ritenere che il numero delle generazioni annuali tenda ad aumentare col livello di polifagia del parassita, che così può usufruire di maggiori e più varie possibilità per completare i suoi cicli, e naturalmente dal suo grado di indipendenza rispetto alla fisiologia dell'ospite.

In generale, però, si rileva come l'eccezionale rapidità dei cicli, propria degli affini Sarcofagidi e Calliforidi pure zoofagi sensu lato, si sia fortemente rallentata nei Larvevoridi in relazione alla loro più o meno stretta dipendenza fisiologica dalle vittime. Per quanto riguarda l'ibernamento, alle latitudini medio-alte, vi sono in pratica due modalità. La più diffusa è forse quella di trascorrere l'inverno, come larva di I o di II età iniziale, nel corpo non danneggiato e perfettamente vitale dell'ospite in diapausa; l'altra è quella di superare la cattiva stagione come pupa nel terreno, svincolata quindi dalla fisiologia della vittima che è oramai stata sacrificata. Quest'ultima strategia è di necessità adottata nei casi in cui l'ospite sverni in stadi non idonei per il parassita e cioè allo stadio di uovo ed anche come adulto, quando se ne escludano, a quest'ultimo riguardo, gli eterometaboli e, tra gli olometaboli, i soli Coleotteri.

Per il vero tra le pupe ibernanti bisogna distinguere quelle che non presentano ancora differenziate le varie teche (eopupe) e quelle invece che mostrano l'adulto quasi completamente formato; orbene è quest'ultima modalità di ibernamento che rende possibile la comparsa precoce delle immagini in primavera. Comunque la prima condizione enunciata è la più frequente e anche quella che garantisce maggiori possibilità di sopravvivenza sebbene, talora, la diapausa possa protrarsi anche per 2 anni.

Vi sono pure casi, peraltro non comuni, in cui i Larvevoridi trascorrono l'inverno come larva matura entro la spoglia della vittima, che costituisce un astuccio protettivo. Assai raramente la cattiva stagione è superata allo stato adulto, almeno nelle regioni con inverno rigido.

VII. — INFLUENZE RECIPROCHE TRA OSPITI E PARASSITI

È questo un argomento particolarmente sondato dalla moderna ricerca, non solo per gli inattesi risvolti in campo applicato ma anche per l'elevato interesse scientifico dei meccanismi che regolano queste speciali simbiosi antagonistiche.

A. — EFFETTI INDOTTI DAL PARASSITA NELL'OSPITE.

1. Morte ed altri effetti.

Nella generalità dei casi gli ospiti soccombono agli attacchi dei Larvevoridi. Tale esito dipende non tanto dal modesto scarto megetico tra i due simbionti,

quanto dai fenomeni di digestione extraintestinale messi in atto dall'entomofago che, durante l'ultimo stadio larvale, portano alla quasi totale liquefazione dei visceri della vittima. Questa fase è accompagnata da tutta una sintomatologia che denuncia lo stato di stress della vittima; esternamente: deambulazione incerta, cessazione dell'attività trofica, pigmentazione anomala, ingrossamenti addominali; internamente: caduta della proteinemia, aumento del consumo di ossigeno, formazione di stadi farati per l'impossibilità di compiere l'ecdisi, ecc. Nel caso di parassiti a sviluppo dipendente dall'ospite, quest'ultimo soccombe sempre nello stesso stadio: come larva matura o pupa se olometabolico, come adulto se eterometabolico; per quelli a sviluppo indipendente, la vittima viene condotta a morte in stadi diversi, in relazione al momento in cui ha subito la parassitizzazione.

Tuttavia, prima di provocare la morte del proprio ospite, l'entomofago, durante la fase in cui si comporta da vero parassita, e cioè nel corso del I stadio larvale e del secondo iniziale (suscettibili di durare anche a lungo specialmente se lo sviluppo è discontinuo), può influire, secondo la specie, su vari aspetti della sua fisiologia e del suo comportamento quali:

- anticipo nella filatura del bozzolo, anche di una settimana ed oltre rispetto agli individui indenni (fenomeno non infrequente);
- raggiungimento anticipato dello stadio pupale, accompagnato a dimensioni ridotte;
- conseguimento ritardato della maturità larvale;
- ritardo nella muta dello stadio che ha subito la contaminazione; questo effetto iuvenilizzante appare abbastanza comune;
- allungamento dello stato di diapausa;
- modificazioni nella sfera etologica, quali variazioni nel tracciato delle gallerie scavate da larve parassitizzate, variazioni di ordine quantitativo nell'assunzione del cibo, esaltazione delle tendenze cannibalistiche in ospiti fitofagi, cambiamenti nella tessitura dei bozzoli, spesso a pareti più esili (facilitanti in definitiva la fuoriuscita dello stesso entomofago), comportamenti aberranti quali infossamenti non previsti di Coleotteri adulti;
- castrazione parassitaria soprattutto a carico di femmine adulte (in particolare di Rincoti Eterotteri) che peraltro finiscono col soccombere precocemente.

Più in generale è importante considerare che il parassita, in determinate contingenze (livello eccessivo di superparassitizzazione, condizioni patologiche anche lievi del partner, ecc.), può portare a morte precocemente la vittima, o concorrervi in modo determinante, senza potersi sviluppare. Pertanto le percentuali di parassitizzazione, misurate in base al rapporto tra il numero dei pupari formati e quello degli ospiti iniziali, risultano sempre notevolmente più basse (una metà od anche solo un terzo) delle percentuali di mortalità totale registrate nella popolazione sottoposta all'azione dell'entomofago. Di questo fatto bisogna tenere conto in campo pratico, quando si debba valutare l'efficacia reale di un Larvevoride nel contenere le popolazioni di un fitofago, come del resto si è usi fare nei confronti dei Terebranti nei quali, peraltro, si manifesta una importante

azione predatrice sostenuta dalle femmine prolificanti, impossibile invece nel caso dei Ditteri, sprovvisti come sono di apparati perforanti.

2. Sopravvivenza ed altri effetti.

La sopravvivenza non è comune tra le vittime dei Larvevoridi e comunque si manifesta solo quando il parassita si impupa fuori da queste. Essa è tuttavia possibile, dopo l'esodo della larva endofaga matura, nei sistemi in cui il parassita (preferibilmente solitario) abbia dimensioni minute, rispetto all'ospite, e non emetta liquidi enzimatici innescenti la fase distruttiva finale, ma si limiti a nutrirsi di emolinfa e magari anche di corpo adiposo.

È abbastanza comune tra ospiti eterometabolici, ed in particolare Ortotteri e Fasmodei, che sono di cospicua taglia, nonché tra i Rincoti Eterotteri per quanto, in questi, appaia limitata nel tempo. In ogni caso essa è resa possibile dal fatto che il parassita, durante tutta la vita larvale, prosegue nella sua lenta attività plasmofaga, impoverendo sì l'organismo della vittima, ma non compromettendolo irrimediabilmente con lesioni devastanti.

Fra gli ospiti olometabolici non è del tutto rara solo tra i Coleotteri adulti dove è pure, in genere, di breve durata. Eccezionale è invece tra le larve le cui mute, ed in particolare quella che porta alla formazione della pupa, scatenano, in moltissime specie di Larvevoridi, un'attività trofica intensa e indiscriminata. La sopravvivenza infatti si verifica in certi casi, quando il piccolo parassita resta ancorato nell'imbuto respiratorio fino alla maturità, per passare direttamente da questo all'esterno del corpo dell'ospite, magari tamponandone la ferita con la guaina dello stesso imbuto (che lo aveva fino a quel momento quasi completamente rivestito) e senza ovviamente averne danneggiato i visceri. In tutti i casi finora scoperti di sopravvivenza della larva ospite, lo sviluppo del relativo parassita è di tipo indipendente e, almeno in un sistema, si è potuto rilevare, a dimostrazione della concomitante importanza della mole della vittima, che la sua durata era tanto maggiore quanto più avanzato lo stadio di quest'ultima al momento dell'attacco; così larve colpite nell'ultima età si sono evolute fino a dare adulti normali.

Negli Ortotteroidei il Larvevoride può provocare, o mediante attacco diretto alle gonadi o più frequentemente attraverso il depauperamento dell'organismo, una castrazione parassitaria (diretta nel I caso, indiretta nel secondo), ovvero determinare una semplice caduta della fecondità, od anche lasciare gli ospiti completamente, o quasi, indenni in relazione al livello del superparassitismo, che fino a un certo grado può essere sopportato senza sensibili conseguenze, in rapporto alla notevole mole di questi esapodi.

Ovviamente, anche nei casi di sopravvivenza, possono manifestarsi nell'ospite le influenze segnalate nel paragrafo precedente, anche se esse coinvolgono soprattutto le vittime allo stato giovanile (in particolare le larve) mentre tale fenomeno riguarda principalmente gli ospiti allo stato adulto.

La sopravvivenza della vittima è invece quasi sempre possibile qualora il

parassita soccomba prima di essere passato alla III età larvale. In tal caso nell'adulto, che almeno apparentemente conduce vita normale, è possibile rintracciare i corpi delle giovani larve endofaghe, morte e debitamente racchiuse entro una spessa capsula emocitaria.

B. — INFLUENZE ESERCITATE DALL'OSPITE SUL PARASSITA.

La vittima non è un organismo inerte, finisce col soccombere nella generalità dei casi però, prima, condiziona varie caratteristiche del proprio nemico incrementandone, anzitutto, i livelli di variabilità megetica e morfologica. La vittima può influire sul suo antagonista per gradini successivi e cioè come specie, come sesso, come stadio, come singolo individuo con le sue caratteristiche peculiari e stato di sanità.

1. Sulle dimensioni.

La mole del parassita risulta entro certi limiti proporzionale a quella dell'ospite. L'indice di trasferimento (cioè il rapporto tra il peso del «pupario» e quello della vittima) tende infatti a mantenersi costante entro un certo intervallo ponderale di quest'ultima, e soltanto oltre tale limite diminuisce progressivamente col crescere della taglia della vittima. Ciò si verifica sia nell'ambito della stessa specie di ospite che, ed in misura ben più accentuata, tra specie diverse di taglia assai differente e diversamente sfruttabili. Non va poi dimenticato che la mole dell'entomofago dipende anche da capacità individuali di accrescimento nonché, per le specie gregarie, dal grado di superparassitismo.

Va infine considerato che, con l'aumentare delle dimensioni del parassita, generalmente migliorano anche certe caratteristiche biologiche ad esse collegate, quali la longevità degli adulti e la fecondità delle femmine.

2. Sulla morfologia.

Anche se non si verifica un vero polimorfismo, quale non di rado si riscontra tra gli Imenotteri Terebranti, si manifestano tuttavia sensibili variazioni a carico di certe caratteristiche in funzione, soprattutto, della specie ospite ed in particolare per gli entomofagi a larga polifagia.

Come conseguenza degli effetti combinati sulle dimensioni e sulla morfologia, derivanti dalla specie di vittima in cui si sono evoluti, i parassiti mostrano una forte variabilità intraspecifica che va a sommarsi a quella già notevole, propria degli Insetti in genere. Da qui le enormi difficoltà che si incontrano nella determinazione dei parassitoidi, come dimostrano le numerosissime sinonimie. Sono comuni perfino i casi in cui lo stesso Autore, pure valente, ha descritto più volte come nuova, in tempi successivi, la medesima specie.

3. Sulla fisiologia.

a) Sul ritmo di sviluppo.

È un fenomeno generale che tuttavia si presenta con vari livelli di intensità e precisamente, in ordine decrescente di dipendenza del parassita dall'ospite:

- Arresto dell'entomofago come larva di I età o di II età iniziale (quindi in fase strettamente parassitaria), in attesa che l'ospite porti a termine l'accrescimento larvale, se olometabolico, o raggiunga lo stato adulto se eterometabolico. Tale condizione è indicata come «sviluppo dipendente o discontinuo» ed è caratterizzata da una «diapausa breve» del parassita in uno stadio ben determinato, in ospite in piena attività. Se la vittima, raggiunti i suddetti stadi, entra in diapausa, l'entomofago continua a rimanere quiescente (diapausa lunga). L'arresto, in attesa che l'ospite abbia terminato l'accrescimento, è un meccanismo utile al parassita in quanto gli consente di sfruttare a fondo la sua vittima allorché questa gli può offrire il massimo di risorse trofiche. Nel caso di vittime endofite, così operando, il parassita consegue anche un ulteriore vantaggio e cioè quello di usufruire, una volta sfarfallato, della via verso l'esterno aperta dalla larva matura dell'ospite per l'esodo del relativo adulto.
- Arresto dell'entomofago come larva di I età o di seconda iniziale, in attesa che l'ospite compia la prima muta dopo l'avvenuta contaminazione.
- Semplice rallentamento dello sviluppo larvale dell'entomofago penetrato in stadi giovanili dell'ospite, senza che si verifichi un vero e proprio arresto dell'ontogenesi (sviluppo parzialmente dipendente o continuo). Anche questo meccanismo fisiologico, come il precedente, permette al parassita di sfruttare una vittima un po' più grande di quella inizialmente invasa. Tali fenomeni pertanto possono essere considerati come tappe evolutive verso quello più perfezionato, indicato all'inizio del presente paragrafo.
- Accelerazione dell'accrescimento larvale del parassita penetrato in larve a sviluppo avanzato, o prossime alla maturità o mature, ovvero sua morte. Va osservato che tale meccanismo, accompagnato da un rallentamento nella crescita dell'ospite, consente alla larveta endofaga di superare uno stadio critico (generalmente la I età) prima che l'ospite passi in uno stadio per essa inidoneo. In alcuni sistemi si è accertato che, in simile situazione, si verifica una leggera caduta nella mole del parassita.

Più in generale si nota che i fenomeni di rallentamento e di accelerazione dello sviluppo si manifestano, entrambi, in sistemi con parassita ad accrescimento continuo, per cui questo è tanto più rapido quanto più è avanzato lo stadio dell'ospite al momento della contaminazione. La stessa considerazione vale, in realtà, anche per i parassiti a sviluppo discontinuo per i quali, anziché un rallentamento dello sviluppo, si ha un arresto.

Vi sono infine certi sistemi in cui l'influenza esercitata dall'ospite sul ritmo di sviluppo del parassita sembra trascurabile; la larva endofaga infatti raggiunge la maturità in stadi diversi della vittima, in relazione al momento in cui è penetrata.

b) Sulla diapausa.

Di solito, quando la simbiosi antagonistica è in atto, se l'ospite entra in diapausa anche l'entomofago presente nel suo lacunoma cessa di accrescersi,

pure se la stagione si mantiene ancora del tutto favorevole. In certi casi può trattarsi di pura concomitanza, cioè sono i fattori ambientali che esercitano un identico effetto su entrambi i simbionti. In altri invece, come è stato dimostrato sperimentalmente, la diapausa del parassita è indotta da quella dell'ospite. Più in generale poi si osserva, al riguardo, che lo stesso parassita su specie diverse di vittima si comporta diversamente, seguendo il destino della specie ospite. Ed anche sulla stessa specie di vittima si adegua al comportamento dei singoli individui, entrando in diapausa in quelli che si arrestano e sviluppandosi regolarmente nella frazione di popolazione che continua attivamente il suo ciclo. Molto significative al riguardo sono infine le diapause pluriannuali del parassita, in quelle popolazioni dell'ospite che esibiscono siffatto comportamento, nonché in certe specie che compiono regolarmente una generazione ogni 2-3 anni.

Va precisato che anche questo arresto di sviluppo si manifesta nel parassita alla prima o all'inizio della II età larvale, secondo la specie, proprio come quello indicato nel paragrafo precedente. Per distinguerlo da esso possiamo denominarlo, tenendo conto del parametro temporale, «diapausa lunga»; in realtà, però, il determinismo e la natura delle due diapause sono gli stessi e quella breve si continua in quella lunga quando il ciclo dell'ospite si arresta.

In ogni caso, perchè vi sia induzione di diapausa lunga, è indispensabile che il parassita non abbia oltrepassato un certo punto critico di accrescimento (passaggio alla fase istofaga), come può accadere per contaminazioni precocissime, oltre il quale la diapausa dell'ospite non ha più efficacia nell'arrestarne lo sviluppo.

In altri sistemi l'accrescimento del parassita rimane invece semplicemente rallentato negli ospiti in diapausa ed in altri ancora, peraltro poco comuni, la larveta endofaga procede nello sviluppo indipendentemente dalle condizioni del suo ospite. Vi è infine la possibilità, per certe specie, di entrare in diapausa allo stato di pupa mentre la popolazione indenne dell'ospite compie altre generazioni. In questi casi la sua induzione, e soprattutto la sua rottura, dipendono da condizioni ambientali, quali temperatura e fotoperiodo, e non più dalle condizioni fisiologiche dell'ospite.

Le influenze sul ritmo di sviluppo e la diapausa indotta dall'ospite sul parassita portano, come conseguenza finale, alla sincronizzazione dei cicli dei due simbionti, con evidente vantaggio per l'entomofago che, grazie a questo meccanismo, realizza l'agganciamento temporale con la sua vittima. Così sovente la stessa specie polifaga di parassita può, nello stesso biotopo, essere monovoltina, bivoltina, ecc. od anche compiere una generazione ogni 2-3 anni, in accordo col voltinismo della specie ospite. Vi sono tuttavia numerose eccezioni; così varie specie nemiche di Coleotteri adulti e di Rincoti possono svolgere anche 2-3 cicli a spese di una sola generazione dell'ospite; ma in questo caso la vittima ha già compiuto le metamorfosi, mentre è soprattutto durante i suoi stadi preimmaginali che essa può condizionare il suo antagonista.

Certamente la vita parassitaria ha rallentato l'eccezionale rapidità dei cicli dei Ditteri superiori ma, in compenso, la loro dipendenza fisiologica dagli ospiti ha favorito il loro incontro con i medesimi.

Circa il meccanismo attraverso il quale l'ospite influisce sul ritmo di sviluppo e la diapausa del suo parassita formolai, una quindicina di anni or sono, la cosiddetta ipotesi ormonale, frutto dell'esperienza personale maturata nello studio dei Ditteri parassitoidi ed in base all'esame di una enorme massa di dati reperiti in bibliografia, anche in riguardo agli Imenotteri Terebranti. La sua validità è stata dimostrata da varie prove sperimentali e risulta particolarmente convincente proprio per i Larvevoridi le cui femmine, a differenza di quelle dei Terebranti, non sono in grado di interferire preventivamente sulla fisiologia della vittima. Tale ipotesi parte dalla considerazione che le larvette endofaghe, viventi nel lacunoma delle vittime, subiscono di fatto un doppio trattamento ormonale e cioè per ingestione e per contatto. L'ormone giovanile ne frena lo sviluppo, che infatti va a rilento o addirittura si arresta negli stadi giovanili dell'ospite, mentre l'eccidione lo accelera, ed infatti il parassita si sblocca in occasione delle mute o quando la vittima si appresta a compiere le metamorfosi. Va ulteriormente sottolineato che l'entomofago si mostra sensibile al bilancio ormonale dell'ospite in pratica soltanto durante la prima e la II età larvale, vale a dire durante la fase in cui si comporta da vero parassita in equilibrio con l'ospite. Ricordo infine che ho ipotizzato anche un'influenza ormonale esercitata dall'ospite sul comportamento dei primi stadi di sviluppo del suo antagonista.

4) Sulla etologia.

In certi casi si ritiene, per quanto gli Autori non siano pienamente d'accordo, che parassiti polifagi preferiscano attaccare ospiti appartenenti alla stessa specie ai danni della quale si sono evoluti. Si tratterebbe, quindi, di una sorta di condizionamento, subito dall'endofago durante gli stadi larvali, che influirebbe sui suoi comportamenti di adulto.

5) Influenze del sesso dell'ospite.

La vittima interferisce sul suo antagonista non solo come specie ma anche come individuo, fenomeno cui del resto si è già accennato nella casistica sopra illustrata. Così, per quanto le ricerche siano piuttosto limitate, si è scoperto che anche il sesso della vittima può avere una certa importanza. Si è infatti constatato che negli ospiti femminili i parassiti possono restare avvantaggiati, non solo in relazione alla maggiore mole rispetto a quelli maschili, ma anche per loro qualità intrinseche. In certi sistemi si è invero potuto rilevare che, negli ospiti femminili, l'indice di trasferimento è più elevato (cioè a parità di peso della vittima si hanno pupari più grandi, evidentemente grazie ad una maggiore utilizzazione delle sue risorse trofiche) ed inoltre la sex ratio si sposta a vantaggio di questo stesso sesso, forse attraverso un meccanismo di mortalità differenziata.

Relativamente frequenti, poi, sono i reperti che indicano una più elevata produzione di adulti del parassita in ospiti femminili, pure quando la contamina-

zione è indiretta e interessa stadi giovanili, cioè in condizioni nelle quali è da escludere un attacco preferenziale su questo sesso. Pertanto si ribadisce che le femmine in vari casi appaiono, sotto svariati aspetti, vittime migliori, o comunque più idonee, dei maschi. Per ospiti olometabolici, le cui larve femminili compiono regolarmente una muta in più rispetto a quelle maschili, le maggiori percentuali di parassitizzazione riscontrate a loro carico possono, in realtà, essere attribuite ad una più lunga esposizione all'entomofago.

Non va infine sottaciuto che, in relazione alla generale proterandria degli Insetti, i parassiti evolutisi in ospiti maschili di solito sfarfallano in anticipo rispetto a quelli sviluppatisi nelle femmine e che, pertanto, lo sviluppo postembrionale in queste ultime è più lungo (e spesso accompagnato da dimensioni maggiori).

6) Influenze dello stadio dell'ospite al momento della parassitizzazione.

A dimostrare la profonda e capillare dipendenza del parassita dal suo ospite concorrono, oltre alle conseguenze legate alla specie di appartenenza della vittima e al sesso della medesima, anche quelle relative allo stadio in cui essa viene aggredita. Nei sistemi con ospite olometabolico si è infatti, in generale, rilevato quanto segue.

L'accettabilità delle larve ospiti, nei casi di contaminazione diretta, tende ad avere un andamento di tipo parabolico. Infatti le larve molto giovani, quando avvicinate dalle femmine prolificanti, spesso si lasciano cadere a terra sfuggendo in tal modo all'attacco, mentre quelle a sviluppo avanzato reagiscono energicamente con ampie oscillazioni dell'addome eretto, emettendo secreti difensivi ovvero, più in generale, liquidi di provenienza stomodeale. Comunque in mancanza degli stadi intermedi, più facilmente abordabili, le femmine si accaniscono contro gli stadi disponibili riuscendo abbastanza frequentemente nel loro intento.

Nei casi di contaminazione indiretta, il problema non sussiste quando vengono deposte uova microtipiche sul pabulum, o ha scarsa rilevanza quando vengono abbandonate larve neonate negli ambienti frequentati dall'ospite.

L'idoneità dell'ospite, ha anch'essa, un andamento parabolico che poi, in pratica, si sovrappone (ed è logico) a quello dell'accettabilità. Infatti le larve di I età, in quanto troppo minute, spesso soccombono nei tempi brevi in conseguenza della penetrazione del parassita, che pertanto è destinato a sua volta a perire, mentre quelle in fasi avanzate dell'ultima età sfuggono causa eccessive difficoltà incontrate nella perforazione del tegumento, che si è progressivamente ispessito, ovvero per la reazione emocitaria che si è intensificata, od anche a causa del nuovo equilibrio ormonale che prelude alle metamorfosi, il quale non è idoneo per la larvetta che deve iniziare il suo accrescimento. A quest'ultimo riguardo prove di laboratorio hanno indicato che parassiti di Lepidotteri, i quali per svilupparsi attendono che l'ospite abbia raggiunto la maturità larvale o addi-

rittura che si sia impupato, se penetrano direttamente in questi stadi finiscono col soccombere e sovente col portare a morte precocemente anche la vittima.

Per certi parassiti larvali di Coleotteri contaminati tardivamente, si è constatato che la giovane larva di I età, passata nella pupa, non induce il solito imbuto tegumentale secondario, ma vaga a lungo finendo con lo sconvolgere, senza apparentemente nutrirsi, l'assetto anatomico della vittima che così perisce portando a morte, dopo qualche tempo, anche il suo antagonista.

In generale, poi, il campo di idoneità dell'ospite è più ampio per i Larveovridi a sviluppo discontinuo, perchè attendendo essi, qualunque sia lo stadio invaso, che la vittima abbia terminato l'accrescimento, per svilupparsi a loro volta, non corrono il rischio di ucciderla precocemente, compromettendo così le proprie possibilità di sviluppo.

La durata dell'accrescimento larvale del parassita, nella stessa specie di ospite (naturalmente varia anche con la specie di vittima), è tanto più breve quanto più lo stadio che subisce la contaminazione è avanzato. È questa una regola generale che risulta poi particolarmente evidente per i parassiti a sviluppo discontinuo, in quanto destinati a subire una diapausa breve come larva di I età, o di seconda iniziale, in attesa che la vittima abbia concluso l'accrescimento.

Opposto è invece il caso di certi parassiti di Coleotteri capaci di svilupparsi tanto in stadi larvali che immaginali: se la contaminazione investe larve prossime alla maturità, il piccolo endofago, anziché svilupparsi subito, passa nella pupa, e quindi nell'adulto, dove riprende lentamente l'accrescimento.

Le dimensioni del parassita, per le specie a sviluppo continuo, sono tanto maggiori quanto più l'ospite, al momento dell'attacco, si trova in stadi avanzati dell'accrescimento. Per le forme a sviluppo discontinuo non si notano invece differenze apprezzabili di mole in funzione dello stadio colpito, salvo il verificarsi di una netta e progressiva flessione, per le specie nemiche di larve, quando la contaminazione cade su individui sempre più prossimi all'impupamento, nel qual caso, poi, lo sviluppo larvale resta accelerato al massimo.

La fecondità, essendo generalmente legata alle dimensioni, presenta anch'essa variazioni nel senso sopraindicato.

La sex ratio, per specie a sviluppo continuo, tende a spostarsi a favore dei maschi per contaminazioni precoci. Il determinismo del fenomeno può essere spiegato ricorrendo all'ipotesi che si manifesti una mortalità differenziata a scapito delle femmine, che di norma hanno esigenze trofiche superiori all'altro sesso, in vittime di minore taglia.

Il livello di superparassitismo, per le specie gregarie a sviluppo continuo, si innalza con l'avanzare dello stadio aggredito, potendo, ovviamente, in una vittima di maggior mole, portare a termine l'accrescimento un più elevato numero di entomofagi.

Per le specie che si evolvono a carico di forme immaginali olometaboliche, non si hanno notizie in riguardo all'importanza che può rivestire l'età di conta-

minazione. Vista la sostanziale stabilità megetica e fisiologica dello stadio adulto, c'è da presumere che non si verifichino evidenti variazioni nei parametri sopra indicati. Tuttavia è verosimile che se l'attacco cade su femmine che si siano già liberate del loro carico di uova, le larve parassite ne possano risentire negativamente trovando un organismo depauperato.

Per quanto riguarda le specie che attaccano insetti eterometabolici, si può ritenere che, in linea generale, esse subiscano le stesse influenze già segnalate per gli ospiti olometabolici. Tuttavia accettabilità e idoneità, a differenza di quanto accade per questi ultimi, investono contemporaneamente sia gli stadi preimmaginali che quello adulto.

Più in generale, questa rassegna dimostra la puntuale dipendenza dei parasitoidi, rientranti nella grande famiglia dei Larvevoridi, dalle condizioni particolari dei loro ospiti, non solo come specie ma anche come individuo. Ogni evento che si manifesta a carico della vittima si ripercuote automaticamente sul suo endofago; anche situazioni patologiche, determinate da microrganismi nell'ospite, hanno un immediato riscontro nel parassita che, come esito finale, può restare nanizzato o addirittura soccombere.

Nel caso di ospiti che, dopo la parassitizzazione ad opera di Larvevoridi, siano stati paralizzati e immagazzinati da Imenotteri Aculeati costruttori di nidi pedotrofici, quali Eumenidi e Sfecidi, lo sviluppo del dittero è possibile solo occasionalmente qualora sia dipendente da quello della vittima, lo è invece comunemente nel caso opposto.

E per finire va rammentato che l'ospite polifago può influire sul suo antagonista anche tramite le modificazioni biochimiche che esso subisce in relazione alla specie di pianta su cui si evolve, favorendolo in certi casi, deprimendolo in altri e perfino portandolo a morte come extrema ratio.

VIII. — FATTORI AVVERSI

Per concludere questa rapida rassegna ritengo opportuno accennare, sia pure per sommi capi, alle più comuni cause di morte che decimano, in misura più o meno rilevante, i rappresentanti della grande famiglia dei Larvevoridi. Esse sono numerose e possono essere riunite in 3 gruppi.

A. FATTORI NEGATIVI DIPENDENTI DAGLI STESSI PARASSITI.

1. Legati al comportamento delle femmine prolificanti.

Innanzitutto, per le specie che praticano la parassitizzazione indiretta, si verifica, per le caratteristiche proprie di tale modalità, una enorme perdita di uova e di larve neonate, peraltro compensata dalla eccezionale fecondità di tali femmine.

Dal canto loro, le femmine che attuano la parassitizzazione diretta non esercitano discriminazione alcuna sullo status parassitario dell'ospite, che così può

essere colpito in misura eccessiva e, di conseguenza, soccombere prematuramente assieme ai suoi nemici. Nel caso, poi, di parassiti solitari si verifica regolarmente, negli ospiti che tanto spesso vengono inutilmente superparassitizzati, l'eliminazione di tutti gli individui coinquilini ad esclusione di uno.

Le femmine tendono inoltre, frequentemente, ad operare una scelta dell'ospite su base biocenotica e così possono aggredire, assieme all'ospite «principale», anche ospiti occasionali magari idonei, ma più comunemente non idonei nei quali la larveta endofaga non penetra o, se penetrata, in breve muore.

Similmente, nel caso di ospiti normali, le femmine possono deporre uova o larve neonate su stadi non idonei, od anche deporre uova macrotipiche in territori del corpo particolarmente sclerificati e quindi imperforabili da parte della larveta che opera dall'interno del guscio e che pertanto finisce, qui, col soccombere.

2. Legati al comportamento delle larve parassite.

Raggiunta la maturità, le larve endofaghe di solito preparano, qualora non sia già disponibile, la via per l'esodo dei rispettivi adulti. Tuttavia, in certi casi, esse si impupano entro bozzoli di Imenotteri Sinfiti senza averli previamente forati a livello della calotta cefalica. Parimenti le immagini neosfarfallate dei Larvevoridi possono restare intrappolate entro gli astucci larvali femminili di Lepidotteri Psichidi che, prima dell'impupamento, vengono fissati al supporto in corrispondenza dell'apertura anteriore. Così il parassita, che di norma entro i bozzoli dei Lepidotteri si isorienta con la vittima, sfruttandone in tal modo, al momento dello sfarfallamento, l'apertura preparata per l'esodo della farfalla, viene a trovarsi di fronte ad una barriera invalicabile.

B. DIFESA DELL'OSPITE.

A parte i contrattacchi effettuati dai candidati ospiti contro le femmine che tentano di aggredirli, di solito risolvendosi in un loro allontanamento spesso temporaneo e solo sporadicamente nella loro uccisione, di notevole rilievo è l'attività distruttiva operata dall'ospite, specialmente se larva, contro le uova incollate sul tegumento e sulle larvette neonate intente a penetrare o vaganti sul medesimo, sia lacerandole, sia, in quest'ultimo caso, liberandosene anche mediante sfregamenti del corpo contro oggetti circostanti.

Altra importante causa di morte, che interviene sul parassita ancor prima che esso inizi la sua attività trofica, è rappresentata dalla eliminazione delle uova macrotipiche non ancora schiuse, che avviene automaticamente in occasione delle mute nei casi, che peraltro sono quelli assai più comuni, in cui vengono colpiti stadi preimmaginali. Talora, nel corso della muta della vittima, possono essere rigettate anche giovani larve ancorate a imbuti respiratori tegumentali primari, soggetti pure essi ad ecdisi.

In determinate situazioni possono, poi, manifestarsi intensi fenomeni di reazione emocitaria con formazione di capsule attorno a giovanissime larve endofaghe; il fenomeno appare particolarmente accentuato nel caso di larve sgusciate da uova microtipiche e pertanto di taglia estremamente minuta.

C. NEMICI NATURALI.

Anche se solo raramente specifici sono tuttavia numerosi e distribuiti in vari gruppi animali.

Tra i predatori generici vanno annoverati diversi Coleotteri Adefagi, ed in particolare Stafilinidi e Carabidi, grandi distruttori di forme ipogee tra cui, in particolare, le pupe dei Ditteri Ciclorrafi che spesso sono affondate nel terreno per il tempo necessario a compiere le metamorfosi, o addirittura a lungo per trascorrervi l'inverno. Come distruttori di pupe sono citati, sporadicamente, anche Formiche nonché Coleotteri Cleridi.

Quali nemici di forme adulte si debbono ricordare alcuni generi di Imenotteri Sfecidi, usati ad approvvigionare le celle pedotrofiche con stadi immaginali di Ditteri Brachiceri. Né vanno dimenticati predatori generici, quali i Ragni e gli Uccelli insettivori ma anche quelli granivori, sia pure limitatamente al periodo della riproduzione, che possono alimentare la prole anche prelevando larve dei nostri ditteri.

Tra gli iperparassiti emergono senz'altro, per la loro importanza, vari Imenotteri Calcidoidei (appartenenti a diverse famiglie: Torymidae, Chalcididae, Perilampidae, Eurytomidae, Encyrtidae, Pteromalidae, Eulophidae) con forme in genere tendenzialmente polifaghe e gregarie a carico di pupe di Ditteri Ciclorrafi Schizofori, nelle quali svolgono numerose generazioni all'anno, attaccando, secondo la specie, le larve ancora dentro le vittime, ovvero quelle fuoriuscite oppure, più comunemente, i «pupari». Sempre tra gli Imenotteri vanno citati, anche se meno comuni, gli Icneumonidi, i Proctotrupeoidea pure nemici delle pupe e i Trigonalidi. Attivi sono anche certi Ditteri Bombiliidi che insidiano i pupari affondati nel suolo. Non si conoscono, invece, a quanto ci risulta, forme oofaghe che aggrediscano le vistose uova macrotipiche incollate sull'ospite.

Non vanno da ultimo dimenticati certi Funghi che si sviluppano principalmente a spese di pupe, favoriti dall'umidità del terreno, ma anche di forme adulte.

RIASSUNTO

Sulla base delle esperienze personali in natura ed in laboratorio, protrattesi per una trentina di anni, e sulla scorta della propria conoscenza della bibliografia mondiale, l'autore presenta qui una sintesi della biologia generale dei Ditteri Larvevoridi. In particolare vengono prese in considerazione le modalità di parassitizzazione, la vita delle larve endofaghe e le influenze reciproche tra ospiti e parassiti. Di queste ultime uno speciale cenno viene riservato agli effetti che la vittima, pure se soccombente, esercita, come specie, sesso e stadio sul suo antagonista.

Synopsis of the biology of Diptera Larvaevoridae

SUMMARY

The author presents a cogent, concise overview of the general biology of Diptera Larvaevoridae based on his thirty-years experience in field and laboratory as well as on his familiarity with the world literature. Particular emphasis is given to the modes of parasitization, the life of the endophagous larvae and the reciprocal host-parasite influences. Of the latter special mention is reserved for the effects that the victim, even as it is dying has in terms of species, sex and stage on its parasite.

BIBLIOGRAFIA ESSENZIALE

- BAER W., 1920-21. - Die Tachinen als Schmarotzer der schadlichen Insekten. Ihre Lebensweise, wirtschaftliche Bedeutung und systematische Kennzeichnung. - *Zeitschr. angew. Ent.*, 6: 185-246, 7: 97-163, 349-423.
- CLAUSEN C.P., 1940. - Entomophagous insects. - McGraw-Hill Book Co., 688 pp.; cfr. pp. 430-484.
- DUPUIS C., 1963. - Essai monographique sur les Phasiinae (Diptera Tachinaires parasites d'Hétéroptères). - *Mem. Mus. Hist. Nat.*, N.S. 26, pp. 1-461.
- FERRAR P., 1987. - A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrapha. - *Entomonograph*, 8, 907 pp. Brill, Leiden.
- HERTING B., 1960. - Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen. Dipt. Tachinidae. - *Monogr. angew. Ent.*, 16, pp. 1-188.
- MELLINI E., 1964. - Biologia dei Ditteri parassiti di Coleotteri adulti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 27: 171-192.
- MELLINI E., 1964. - L'imbuto respiratorio negli ospiti dei Ditteri Larvevori. - *Atti Acc. Naz. Ital. Ent., Rendiconti*, 12: 47-62.
- MELLINI E., 1970. - Studi sui Ditteri Larvevori. XX. Influenze esercitate dalla vittima sul parassita. - *Mem. Soc. Ent. Ital.*, 48: 324-350.
- MELLINI E., 1973. - Ditteri parassiti di Ditteri. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 32: 59-81.
- MELLINI E., 1975. - Studi sui Ditteri Larvevori. XXV. Sul determinismo ormonale delle influenze esercitate dagli ospiti sui loro parassiti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 31: 165-203.
- MELLINI E., 1983. - L'ipotesi della dominazione ormonale, esercitata dagli ospiti sui parassitoidi, alla luce delle recenti scoperte nella endocrinologia degli insetti. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 38: 135-166.
- MELLINI E., 1986. - Importanza dello stadio dell'ospite, al momento della parassitizzazione, per la biologia dei Ditteri Larvevori. - *Frustula Entomologica*, N.S., 7-8: 395-419.
- NIELSEN J. C., 1909. - Iagttagelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder. - *Ent. Medd.*, 4: 1-127.
- NIELSEN J. C., 1911-1918. - Undersøgelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder. - *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.*, voll. 63-70.
- PANTEL J., 1910-1912. - Recherches sur les Dipteres à larves entomobies. - *Cellule*, 26: 27-216; 29: 7-289.
- THOMPSON W.R., 1909-1966. - Una cinquantina di pubblicazioni espressamente dedicate ai Tachinidi e apparse in numerose riviste.
- TOWNSEND C.H.T., 1934-1939. - *Manual of myiology*. - São Paulo, Brasil, 8 voll.