

EGIDIO MELLINI, MARCO BORGATTI

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

Sulla diapausa dei parassitoidi: ricerche sperimentali nel
sistema *Galleria mellonella* L.- *Pseudogonia rufifrons*
Wied. (*)⁽¹⁾

(Ricerche eseguite col contributo del M.U.R.S.T. 40%)

I. INTRODUZIONE

La bibliografia sulla diapausa dei parassitoidi, data la enorme importanza pratica e scientifica dell'argomento, è davvero straripante. Vari Autori ritengono, ed alcuni ne adducono addirittura le prove sperimentali, che in molti sistemi ospite-parassita la diapausa di quest'ultimo dipenda da quella dell'ospite. Ciò accade quando l'entomofago si arresta come larva di I età o di seconda iniziale nel corpo della vittima in diapausa. Quando invece il parassita interrompe il suo ciclo come larva matura o come pupa ovvero come adulto, cioè in stadi completamente svincolati dalla vittima, che è oramai priva di vita, la diapausa può essere generalmente attribuita ai fattori ambientali, anche se non si può escludere in assoluto un effetto a «scoppio ritardato» da parte dell'ospite stesso.

Per il vero anche nei casi di blocco allo stadio di L_I e di L_{II} iniziale in ospiti che parimenti si arrestano, vi sono Autori i quali sostengono che, in determinati sistemi, la concomitante diapausa dei due simbionti è indipendente da influenze reciproche ed indotta, invece, da fattori ambientali che agiscono contemporaneamente, e nello stesso senso, su entrambi i partner.

Comunque la trasmissione dello stato di diapausa dall'ospite al parassita coinvolge sovente sia gli Imenotteri Apocriti che i Ditteri Larvevoridi, ed è quindi un fenomeno di portata generale. La successiva rottura della diapausa dell'entomofago dipende dalla riattivazione della fisiologia dell'ospite, e pertanto, nei climi temperati, si verifica di solito nell'anno successivo coll'arrivo della buona stagione. Tuttavia può occasionalmente essere anticipata nella stessa annata, nei rari ospiti che, accidentalmente, riprendono anzitempo la loro attività.

(*) Lavoro accettato il 19 Marzo 1992.

(¹) Studi sui Ditteri Larvevoridi. LIV contributo.

Ciò è stato dimostrato nel sistema *Pterophorus microdactylus* Hbn. - *Phytomyza nitidiventris* Rond., già in anni lontani, da Mellini (1953).

Nel sistema sperimentale *Galleria mellonella* L.- *Pseudogonia rufifrons* Wied., allevato in permanenza nei nostri laboratori da oltre un decennio, la diapausa si è manifestata con una certa incidenza, a carico delle larve mature dell'ospite, nel corso dei primi 2-3 anni. In seguito è stata quasi completamente eliminata mediante un processo di selezione. È ovvio che l'imprevista interruzione dei cicli rappresentava una caratteristica indesiderabile ai fini del programma di ricerche che avevamo impostato. *Pseudogonia* ha un ritmo di sviluppo dipendente da quello di *Galleria*; infatti le larve di I età in fase finale generalmente attendono che essa si incrisalidi, per compiere la muta e quindi procedere rapidamente nel loro sviluppo. Se invece l'ospite entra in diapausa al termine dell'accrescimento larvale, la larveta del parassita rimane bloccata fino a quando il partner, dopo settimane o mesi, non si impupa. Essa infatti abbisogna di una scarica di ecdisteroidi esogeni per riattivarsi. Ma nelle condizioni realizzate nelle celle climatiche del nostro laboratorio, i cicli dei due simbiotici procedono senza interruzioni, oramai da vari anni.

È necessario, a questo punto, precisare che mentre tutto il ciclo di *Galleria* si svolge in condizioni di completa oscurità, che addirittura l'avvantaggiano, per *Pseudogonia* sono indispensabili periodi di luce, almeno per le forme immaginabili, affinché si verifichino gli accoppiamenti e l'ovideposizione.

Ciò posto, ci si è chiesti se la diapausa del parassita dipenda esclusivamente da quella dell'ospite, oppure se possa essere indotta direttamente anche da certi fattori ambientali applicati sugli adulti, che rappresentano la fase libera dell'entomofago. Tra questi, una eccezionale importanza è rivestita dal fotoperiodo nei riguardi di molti insetti, tra cui anche le famiglie dei Calliforidi e dei Sarcofagidi, strettamente affini a quella dei Larvevoridi. Poiché in questi Ditteri tale fattore spesso agisce sugli adulti, mentre gli effetti si manifestano nella discendenza, si è provveduto ad applicarlo, variando la durata della fotofase, sulle immagini a partire dal giorno successivo allo sfarfallamento. Si è quindi seguito comparativamente il destino degli individui originati da uova deposte in fotofase lunga e da quelle emesse in fotofase breve. In tal modo si è voluto verificare se è possibile indurre elettivamente la diapausa in un parassita fisiologicamente ospite-dipendente, ricorrendo ai fattori ambientali, mentre esso si trova in un ospite non in diapausa.

II. GENERALITÀ SULLA DIAPAUSA DEI PARASSITOIDI

In questi ultimi decenni gli studi sulla diapausa dei parassitoidi si sono moltiplicati, non solo con finalità di ordine scientifico ma anche per scopi pratici. La possibilità per tali entomofagi di subire l'arresto dello sviluppo, da un lato, e la conoscenza dei meccanismi che lo regolano, dall'altro, consentono infatti di accumulare grandi riserve di questi antagonisti da utilizzare in massa al momento opportuno (Brown et alii, 1988).

Sul piano conoscitivo, una datata ma sempre stimolante discussione generale, sulla sincronizzazione della diapausa degli ospiti e dei loro endoparassiti, è quella presentata da Hinton (1957). Una interessante messa a punto relativamente moderna, su questa problematica, è stata pubblicata da Tauber et alii (1983).

Noi, nella breve rassegna che segue, ci limiteremo ad esaminare una parte dei numerosi dati forniti dalla letteratura più recente, alla luce di due concetti chiave, e cioè il grado di dipendenza del parassita dalla fisiologia dell'ospite, e lo stadio in cui l'antagonista entra in diapausa.

A. DITTERI LARVEVORIDI

In numerose specie, a fisiologia scarsamente sintonizzata con quella dell'ospite, lo stato di diapausa è del tutto indipendente da quest'ultimo ed inoltre interviene generalmente allo stato di pupa. Sono anche segnalate forme le cui larve si sviluppano, indifferentemente e con lo stesso ritmo, tanto in ospiti attivi che in individui in diapausa (cfr., ad esempio, McPherson e Hensley, 1978).

Per altre specie, in cui il ritmo dello sviluppo larvale è condizionato dall'ospite, la diapausa dipende da quest'ultimo e coinvolge le larve di I o, al massimo, di II età iniziale. Non pochi sono gli Autori che hanno segnalato questo fenomeno, ponendo in rilievo i benefici che derivano al parassita dalla sincronizzazione dei suoi cicli con quelli dell'ospite (cfr., ad es., Jacquemard, 1976; Schoonhoven, 1962).

Ma in queste forme, accanto ad una diapausa lunga (valutabile in mesi) se ne pone una breve (valutabile in giorni) che coinvolge le larve giovanissime in attesa che l'ospite abbia raggiunto un determinato stadio, di solito quello di larva matura o di pupa, se olometabolico, ovvero quello di adulto, se eterometabolico. Orbene la diapausa breve si continua automaticamente in quella lunga qualora l'ospite interrompa il suo ciclo (Mellini, 1983). La natura ed il determinismo delle due forme di arresto è infatti lo stesso; esse derivano da un insufficiente tasso di ecdisione nell'emolinfa dell'ospite. Ciò è stato dimostrato sperimentalmente anche in vitro per *Pseudogonia rufifrons*: un'opportuna dose del suddetto ormone, addizionata alla dieta artificiale, è infatti sufficiente a indurre lo sviluppo delle L_1 , magari divenute ipertrofiche ma impossibilitate a compiere la muta (Fanti, 1990). Il concetto che la diapausa delle L_1 e delle L_{II} iniziali dipendesse dal bilancio ormonale dell'ospite era stato generalizzato da Mellini fin dal 1975, ed in seguito confermato dalle ricerche di Grenier e Delobel (1984) nel sistema *Galleria mellonella* - *Pseudoperichaeta insidiosa* R.D., nonché di Plantevin et alii (1986), di Grenier (1987) e di Plantevin e Grenier (1990) nei sistemi *Galleria mellonella* (ovvero *Ostrinia nubilalis* Hb.) - *Pseudoperichaeta nigrolineata* Walk., ove si pone in rilievo il gioco determinante del tasso di ecdisteroidi nell'emolinfa dell'ospite. Ramadhane et alii (1988), oltre ad indicare nella carenza di ecdisteroidi nell'ospite la causa del blocco, rilevano che qualora essi vengano iniettati nelle vittime (larve mature in diapausa di *O. nubilalis*) a dosi molto basse, il parassita *P. nigrolineata* riprende l'accrescimento,

pure restando il partner in diapausa. Tutto ciò dimostra l'eccezionale sensibilità delle giovanissime larve endoparassite verso questo ormone esogeno.

Non va tuttavia dimenticato che, in altri sistemi, la diapausa del parassita è semplicemente concomitante con quella dell'ospite, derivando entrambe da fattori ambientali, ovvero da caratteristiche genetiche proprie dell'entomofago; cfr. ad es. Turnock (1973) per la coppia *Pristiphora erichsoni* (Hart.) - *Bessa harweyi* (Town.).

B. IMENOTTERI APOCRITI

Anche tra questi parassitoidi che, a differenza dei Larvevoridi, sono in grado di modificare profondamente, tramite secreti iniettati dalle femmine prolificanti, la fisiologia dell'ospite, l'insorgenza dello stato di diapausa può derivare proprio dalle stesse vittime. In bibliografia si incontrano vari casi; ci limiteremo a citarne alcuni fra i più recenti, a mò di esempio.

L'Icneumonide *Glypta fumiferanae* Vier., che si arresta come L_{II} nelle larve in diapausa dell'ospite, ne segue pedissequamente il voltinismo (Rappaport e Page, 1985). Il Braconide parassita ovariale *Ascogaster quadridentata* Wesm. si arresta nelle larve mature di *Cydia pomonella* L., indotte ad entrare in diapausa da condizioni di giorno breve (12:12); entrambi i simbionti la rompono alla comparsa degli ecdisteroidi nell'emolinfa del Tortricide (Brown et alii, 1990). Negli Afidiidi *Aphidius matricariae* Hal. e *Praon volucrae* (Hal.) la diapausa larvale ha inizio in relazione a differenze ormonali riscontrabili tra le varie forme nel ciclo degli Afidi, indipendentemente da stimoli ambientali e da influenze materne (Polgar et alii, 1991). Anche la diapausa di certi Encirtidi e Betilidi è indotta da variazioni nel bilancio ormonale dell'ospite (Legner, 1983).

Ma molto più comuni appaiono i sistemi in cui la diapausa dell'entomofago è indipendente da quella dell'ospite. Anche quando vi è sincronizzazione fra gli arresti, sovente essa non dipende da reciproche interferenze di ordine fisiologico tra i due simbionti, bensì da fattori ambientali agenti nello stesso modo su entrambi, ed in particolare dal fotoperiodo nelle regioni temperate ed eventualmente dal termoperiodo in quelle tropicali. Brown e Phillips (1990), col supporto della bibliografia, ritengono che proprio questi due fattori, ovvero le loro interazioni, rappresentino le principali cause inducenti la diapausa nei parassitoidi in generale.

Come per i Larvevoridi, è però opportuno distinguere in quale stadio il parassita si blocca: se in quello di larva matura o di pupa, è assai probabile che i fattori diapausigeni vadano ricercati tra quelli ambientali, se come larva giovane nel corpo dell'ospite è possibile che essi siano riconducibili ad influenze derivate da questo.

Riportiamo ora dalla letteratura più recente alcuni casi in cui la diapausa dell'entomofago non dipende dalle condizioni fisiologiche del suo ospite; come si può rilevare, essa si manifesta generalmente in stadi che hanno già terminato l'accrescimento.

Ichneumonidi. *Phytodietus vulgaris* Cress. si arresta allo stadio di prepupa (Coop e Croft, 1990); *Trogus mactator* Tosq. e relativa vittima sono regolati dal fotoperiodo ma in modo indipendente (Omata, 1989); *Pimpla turionellae* L. entra in diapausa all'ultima età in risposta al fotoperiodo ed alla temperatura agenti sulle L_{III} - L_V (Schopf, 1980); in tre specie studiate da Eller et alii (1989) la rottura della diapausa non è controllata dalla fisiologia dell'ospite; in *Exetastes cinctipes* Retz. la diapausa prepupale viene rotta con l'esposizione a temperature prossime allo zero (Slovak, 1988).

Braconidi. *Apanteles glomeratus* L. presenta diapausa pupale (Zeleny, 1961); *Alysia manducator* Panz. si arresta come larva matura (Zinovjeva, 1991); in *Diolcogaster facetosa* (Weed) lo stadio sensibile al fotoperiodo è la L_{II} mentre la diapausa si manifesta nell'ultima età (Yeargan et alii, 1991); per *Microplitis croceipes* (Cress.) Brown e Phillips (1990,1991) dimostrano che il fotoperiodo è fattore preminente sul termoperiodo nella induzione della diapausa prepupale; in *Bracon mellitor* Say l'arresto come eopupa è regolato dalla temperatura, che se elevata ne ritarda l'inizio, e dal fotoperiodo (Meinke e Slosser, 1985); per *Cotesia rubecula* (Marsh.) con eopupe diapausanti valgono le stesse considerazioni (Nealis, 1985); in *Cotesia kazak* Tel. la diapausa prepupale è rotta da opportuni trattamenti termici (Ballal et alii, 1988). Gautam (1986) e Chaudhary e Sharma (1987) addirittura allevano *Apanteles flavipes* (Cam.) su ospiti in diapausa, non rilevando differenze nei tempi di sviluppo rispetto alle vittime non diapausanti. Similmente Temerak (1981), visto che le femmine di *Bracon brevicornis* Wesm. immobilizzano sia larve attive che larve in diapausa di *Sesamia cretica* Led., aveva notato che l'entomofago impiegava, in entrambi i casi, lo stesso tempo per svilupparsi e inoltre che da quelle diapausanti si otteneva una migliore produzione sia quantitativa che qualitativa.

Afidiidi. La diapausa prepupale di *Aphidius nigripes* Ashm. è indotta, oltre che dai soliti fattori ambientali che agiscono sugli embrioni e le L_1 , anche dall'età della madre (Brodeur e McNeil, 1989).

Afelinidi. In *Aphelinus mali* (Hald.) la diapausa delle larve mature è dipendente dal fotoperiodo ed è interrotta dalle basse temperature (Trimble et alii, 1990).

Cinipidi. *Leptopiliana bouardi* Barb. si arresta come eopupa in seguito a basse temperature, indipendentemente dal fotoperiodo (Carton e Claret, 1982). Parimenti per *Cothonaspis bouardi* n.sp., forma tropicale, il fattore diapausigeno agente sulle larve di ultima età è rappresentato da temperature relativamente basse (Claret e Carton, 1980).

Pteromalidi. Per *Dinarmus acutus* Thomp. la diapausa delle larve mature deriva dalla madre qualora allevata in condizioni di giorno breve (Fabres e Reymonet, 1991). In *Urolepis rufipes* (Ashm.) la diapausa delle L_{III} è causata dalla temperatura cui vengono sottoposte (Matthews e Petersen, 1989).

Encirtidi. Per le pupe di *Holcothorax testaceipes* Ratz. l'inizio e la fine della diapausa dipendono dalle basse temperature (Wang e Laing, 1989).

Tricogrammatidi. Con riferimento a varie specie di *Trichogramma*, So-

rokina e Maslennikova (1987) ritengono che l'induzione della diapausa dipenda dalle condizioni termiche verificatesi durante lo sviluppo larvale e che il fotoperiodo sia ininfluenza. Per certe forme dello stesso genere, Zaslavski e Umarova (1990) sostengono che la diapausa delle eopupe sia causata dalla interazione di temperatura e fotoperiodo sulla generazione parentale e su quella filiale.

Eulofidi. In *Tetrastichus brevistigma* (Gahan) gli stadi fotosensibili sono l'uovo e la larva di I età (Hamerski et alii, 1990). Per *T. julis* (Walker) i fattori determinanti la diapausa pupale sono il fotoperiodo e la temperatura (Nechols et alii, 1980).

II. MATERIALE E METODO

A. PRIMA SERIE DI PROVE

Per disporre degli adulti di *Pseudogonia rufifrons*, sui quali impostare la sperimentazione, si sono preliminarmente sottoposti a parassitizzazione 500 larve di *Galleria mellonella* in VII età iniziale. Esse sono state prelevate dalla normale cella di allevamento, mantenuta in scotofase permanente, e quindi collocate in 5 contenitori di plastica per alimenti, assieme a zimbelli di cera sopportanti complessivamente 8 uova microtipiche per larva. Tali scatole sono state verniciate di nero per ovviare a sporadici e brevi periodi di illuminazione durante l'ispezione della cella, regolata a 26-28°C, U.R. 65-75% e con fotoperiodo 0:24. Dopo l'ingestione delle uova, le larve sono state rifornite con un quantitativo di pabulum più che sufficiente a garantire il raggiungimento della maturità e l'incrisalidamento. Quando dalle pupe sono cominciati a sfarfallare i parassiti, si è atteso il momento opportuno per potere prelevare un congruo numero di adulti, che fossero fuoriusciti nello stesso giorno, coi quali impostare le prove. Va sottolineato che questi entomofagi avevano compiuto tutto il loro sviluppo in condizioni di completa oscurità, dallo stadio di uovo fino ad alcune ore dopo lo sfarfallamento⁽²⁾.

La trentina di adulti così ottenuti è stata smistata, a caso, in 2 gabbie di allevamento, di cui una collocata in cella con fotoperiodo 16:8, e l'altra in cella con fotoperiodo 8:16, ma in condizioni termiche identiche ($27 \pm 1^\circ\text{C}$). Oltre ad acqua e a soluzioni zuccherine, sono state introdotte in ognuna una decina di zimbelli di cera per l'ovideposizione.

Ogni 3 giorni è stato conteggiato, in entrambe le gabbie, il numero di uova deposte nonché, su un campione di 30 uova per ciascuna tesi, il numero di quelle contenenti embrioni al termine della differenziazione. Tale rilievo è stato effettuato al binoculare, dopo avere leggermente compresso le uova poste, assieme ad una goccia d'acqua, tra due vetrini.

⁽²⁾ Del resto non molto diversa è la situazione in natura, visto che il nostro parassita attacca larve di Nottuidi che, dalla terza età in poi, di giorno stanno infossate nel terreno per entrare in attività soltanto nelle ore notturne.

Con parte delle uova deposte nelle due gabbie 11 giorni dopo lo sfarfallamento (quando esse risultavano tutte embrionate in entrambe le tesi) sono state parassitizzate, separatamente, due serie di 100 larve di *Galleria* agli inizi dell'ultima età, con la dose di 8 uova pro capite. Al solito, esse sono state allevate tutte, dal momento della somministrazione delle uova fino all'avvenuto esodo degli adulti dell'antagonista, in scotofase permanente. Per le due situazioni sperimentali sono state calcolate, tra l'altro, le percentuali di parassitizzazione (=rapporto numerico tra pupari e crisalidi) nonché quelle di sfarfallamento degli adulti, al fine di rilevare se, e in quale misura, il giorno breve, applicato alle immagini, in aggiunta al buio permanente durante tutto lo sviluppo preimmaginale, avesse condizionato il ciclo del parassita.

B. II SERIE DI PROVE

È stata impostata per saggiare, sempre sugli adulti dell'entomofago, oltre ai possibili effetti del fotoperiodo quelli della temperatura e le eventuali interazioni tra i due fattori, visto che l'effetto del primo può essere influenzato dal livello termico.

Anche gli adulti di *Pseudogonia* impiegati in questa sperimentazione sono stati ottenuti in condizioni di completa oscurità, seguendo le stesse tecniche di allevamento illustrate per le prove precedenti.

Allo sfarfallamento di 39 esemplari, verificatosi nello stesso giorno, si è provveduto a smistarli in due gabbie: una collocata in cella con fotoperiodo 16:8 e temperatura di 26-28°C, e l'altra in cella con fotoperiodo 8:16 e temperatura di 19-21°C. Si sono scartati valori termici più bassi, per non correre il rischio di compromettere, più o meno seriamente, l'attività degli adulti. D'altronde con 20°C in giorno breve, se applicati durante l'embriogenesi e i primi stadi larvali, si ottiene la diapausa pupale in certe specie di Sarcofagidi delle regioni temperate (Richard et alii, 1987). Inoltre Rockey et alii (1991), con riferimento a *Sarcophaga bullata*, ritengono il fotoperiodo 12:12 combinato ad una temperatura di 20°C «a strong diapause inducing environment».

In ciascuna gabbia sono stati trasferiti circa una ventina di adulti assieme ad una decina di zimbelli ed alle sostanze indispensabili per il loro sostentamento. Il riconoscimento del sesso è stato effettuato post mortem, per le difficoltà a determinarlo in vivo, visto il pressochè irrilevante dimorfismo. Si è così constatato, a posteriori, che nella I gabbia avevano prolificato soltanto 4 femmine e nella seconda 7. Comunque i confronti tra le due tesi sono stati fatti sulle medie.

Come per la prima serie di prove, si sono rilevati il ritmo di ovideposizione, il numero di uova deposte e le percentuali di quelle contenenti la larvetta pronta a schiudere, nonché le percentuali di parassitizzazione e di sfarfallamento, comparativamente nelle due condizioni sperimentali.

III. RISULTATI

A. PRIMA SERIE DI PROVE, IN CONDIZIONI FOTOPERIODICHE DIVERSE MA A LIVELLI TERMICI UGUALI

a) Ovideposizione.

È stata rilevata su 5 femmine per ciascuna tesi, nell'arco di 3 settimane, a partire dal giorno successivo all'inizio della deposizione delle uova.

1. Numero medio di uova deposte per femmina. Non varia in modo sensibile nelle due condizioni sperimentali, come evidenziato nella sottostante tabella, sebbene l'ovideposizione avvenga soltanto durante la fotofase (Fanti, 1983).

Fotoperiodo	N°uova	N°giorni	pag.sup.	pag.inf.
16:8	1444/fem.	21	71,45%	28,55%
8:16	1390/fem.	21	56,50%	43,50%

Si esclude pertanto che possa manifestarsi una diapausa riproduttiva in condizioni di giorno breve.

2. Localizzazione delle uova. Differisce in misura notevole: mentre con fotofase breve la pagina superiore dello zimbello è solo leggermente preferita, a fotofase lunga lo è invece fortemente. Confrontando le relative curve di frequenza (qui non riportate) si nota che mentre quella in fotofase breve ha un andamento tendenzialmente parabolico, l'altra, in fotofase lunga, dopo il primo rilievo con valori bassi, decorre all'incirca allo stesso livello su valori elevati.

3. Ritmo di ovideposizione. Premesso che i rilievi sono stati effettuati ad intervalli regolari di 3 giorni, la cadenza è apparsa pressochè identica nelle due tesi. Infatti le due curve, che esprimono l'andamento della deposizione nel tempo, quasi si sovrappongono. Solo in corrispondenza del picco massimo, che peraltro cade nello stesso intervallo temporale per entrambi i fotoperiodi, si nota un deciso scarto a favore della tesi a giorno lungo (fig.I).

b) Percentuali di uova con embriogenesi completata.

Ogni rilievo è stato effettuato su campioni di 30 uova prese a caso in ciascuna tesi.

Mentre nei primi 6 giorni di ovideposizione non si notano differenze, e praticamente in entrambe le condizioni sperimentali il tasso è prossimo al 100%, in seguito le due curve divergono decisamente. Infatti quella relativa al fotoperiodo lungo comincia a flettersi solo dopo il 12° giorno e tocca il punto più basso al 23° giorno, con percentuali di uova embrionate attorno al 75%. La curva di ovideposizione in fotoperiodo breve si flette invece fortemente già dopo il 6° giorno, scendendo al 58% al 9°giorno, per cadere ulteriormente fino al 40% verso la fine della proliferazione (fig.II).

Complessivamente di tutte le uova campionate, mentre in fotofase lunga il 94,61% è risultato contenere larvette del tutto formate, in fotofase breve il tasso è precipitato al 62,10%. In conclusione, dunque, il fenomeno naturale della

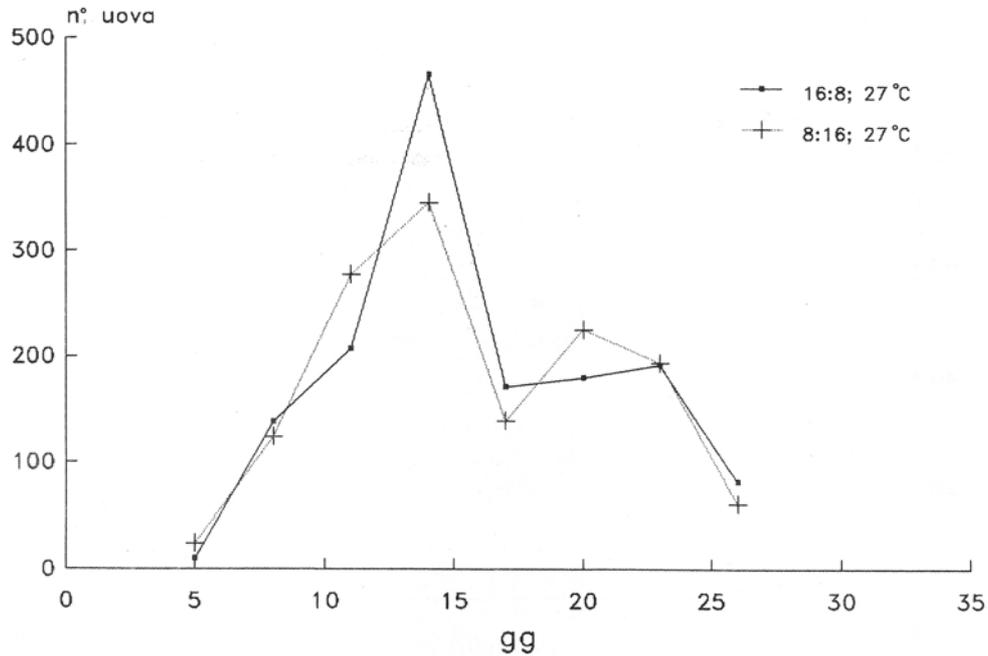


Fig. 1 - *Pseudogonia rufifrons*. Ritmo di ovideposizione (media su 5 femmine per tesi) in fotoperiodo 16:8 e in fotoperiodo 8:16, allo stesso livello termico di 27°C. In ascissa: giorni dallo sfarfallamento.

emissione di uova non completamente embrionate, che accompagna il progressivo invecchiamento delle femmine, risulta fortemente accentuato in condizioni di giorno breve, quando non solo appare assai anticipato ma raggiunge altresì valori molto elevati. Peraltro uova non embrionate, o a sviluppo parziale al momento della deposizione, in seguito generalmente portano a termine l'embriogenesi, come abbiamo avuto modo, più volte, di constatare.

c) Percentuali di parassitizzazione.

Sono state rilevate su individui cui erano state propinate uova raccolte al 6° giorno dall'inizio della proliferazione, cioè quando ancora in entrambe le condizioni sperimentali esse risultavano quasi tutte embrionate. Uova prelevate successivamente avrebbero penalizzato il tasso di parassitizzazione nella tesi a giorno breve, dato l'elevato numero di uova solo parzialmente embrionate, destinate ad essere espulse come tali dal tubo digerente dell'ospite.

Le percentuali di parassitizzazione sono state calcolate in base al rapporto n° pupari/ n°crisalidi. Esse sono apparse alquanto più elevate nella tesi a fotoperiodo breve, come si può rilevare nel seguente prospetto:

Fotoperiodo	n° pupari	n° crisalidi	% di parassit.
16:8	48	81	59,25
8:16	71	98	72,44

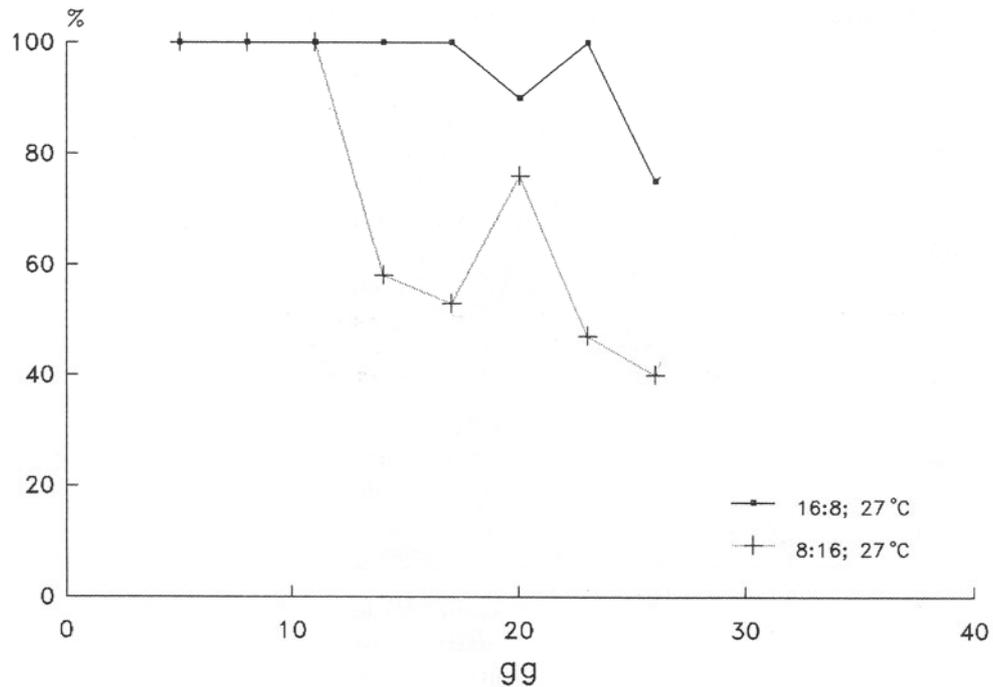


Fig. II - *Pseudogonia rufifrons*. Percentuali di uova embrionate nel corso della deposizione, in fotoperiodo 16:8 e in fotoperiodo 8:16, allo stesso livello termico di 27°C. In ascissa: giorni dallo sfarfallamento.

Si può pertanto concludere che la schiusa delle uova e lo sviluppo del parassita procedono regolarmente, almeno fino all'impupamento, anche nel caso in cui gli adulti della generazione parentale siano stati mantenuti in fotofase breve. In altri termini, tale condizione non induce fenomeni di diapausa nè a carico delle uova nè a quello delle larve, almeno nei primi 11 giorni successivi allo sfarfallamento. Viene così escluso che *Pseudogonia* si arresti come larva di I età intramuscolo, che è l'unico stadio, in base alla nostra lunga esperienza su questo sistema, suscettibile di entrare in diapausa.

d) Percentuali di sfarfallamento.

Come appare dalla sottostante tabella, esse risultano sensibilmente più alte nella tesi con uova deposte in fotofase breve.

Fotoperiodo	n° pupari	n° adulti	% di sfarfall.
16:8	48	34	70,83
8:16	71	60	84,50

Ciò conferma che l'ontogenesi del Larvevoride procede regolarmente, senza interruzioni, anche se la generazione parentale si è sviluppata in condizioni di completa oscurità fino allo sfarfallamento, ed inoltre se anche gli adulti, così

ottenuti, vengono ulteriormente penalizzati, come illuminazione, mantenendoli in fotofase breve. Quindi il fotoperiodo, che tanta importanza riveste nei fenomeni di induzione e di rottura della diapausa per numerosi insetti, ivi compresi gli affini Calliforidi e Sarcofagidi, non è determinante nel caso del nostro *Larvevori-*de che dimostra di soggiacere, in condizioni di laboratorio, esclusivamente al ritmo di sviluppo della sua vittima. Va sottolineato che tale ospite non è naturale ma di sostituzione e che quindi il rapporto tra i due simbionti è recente e non perfezionato attraverso una lunga consuetudine.

Per maggiore certezza, si sono voluti controllare i pupari dai quali, una decina di giorni dopo la fine degli sfarfallamenti, non erano ancora fuoriusciti gli adulti, nel dubbio che essi contenessero eopupe o pupe in diapausa. Al loro interno si trovavano invece, nella maggioranza, adulti morti e per la restante parte eopupe disseccate, sia nella tesi a fotofase lunga che in quella a fotofase breve. Si può pertanto escludere che, nelle presenti condizioni sperimentali, possa manifestarsi una diapausa eopupale o pupale, come sovente accade nelle famiglie affini.

e) Durata della vita pupale.

Una ulteriore riprova, che non vi è la minima tendenza ad entrare in diapausa da parte degli individui evolutisi da uova deposte in fotofase breve, è fornita dalla durata della vita pupale. Essa infatti non differisce sensibilmente nelle due condizioni sperimentali, anche se alquanto più breve nella tesi a giorno corto, come appare nella sottostante tabella.

Fotoperiodo	n° pupe	durata media gg.
16:8	34	12,82
8:16	60	11,36

Come si può desumere dai dati riportati nel precedente paragrafo, anche la mortalità in questi stadi appare leggermente minore nella tesi a fotofase breve, essendo pari al 15,49 % contro il 29,16 % registrato nella tesi a fotofase lunga.

Si ribadisce ulteriormente che, per i Ditteri superiori, sono proprio gli stadi all'interno del pupario quelli maggiormente suscettibili di subire un arresto prolungato dello sviluppo, stasi che invece nel nostro parassitoide non si verifica, nonostante la scotofase permanente per gli stadi preimmaginali e la fotofase breve per gli adulti della generazione parentale.

B. SECONDA SERIE DI PROVE IN CONDIZIONI FOTOPERIODICHE DIVERSE E A LIVELLI TERMICI PURE DIFFERENTI

a) Ovideposizione.

È stata seguita su 4 femmine nella tesi standard e su 7 femmine nella tesi a fotofase e temperatura ridotte. Specialmente in quest'ultima tesi vari individui sono periti prematuramente, già a cominciare dal 9° giorno dopo l'inizio dell'ovideposizione.

Le osservazioni si sono protratte per una trentina di giorni, fino alla morte dell'ultima femmina. I rilievi sono stati effettuati ad intervalli di 3 giorni.

1. Numero medio di uova deposte per femmina. Risulta più che raddoppiato nelle condizioni climatiche migliori, come evidenziato dal seguente prospetto.

Fotoperiodo	Temperatura	n° uova	n° giorni	pag.sup.	pag.inf.
16:8	27°C	4019/fem.	28	46,16%	53,83%
8:16	20°C	1774/fem.	28	47,94%	52,05%

Tale notevole scarto dipende, almeno in parte, dalla morte precoce di varie femmine nella seconda tesi.

2. Localizzazione delle uova. In entrambe le condizioni sperimentali (complessivamente sono state conteggiate 28.492 uova) sembra leggermente preferita, ed in ugual misura, la pagina inferiore. Ciò appare in netto contrasto con quanto rilevato nella prima serie di prove.

3. Ritmo di ovideposizione. Nella gabbia a giorno lungo e 27°C, la deposizione delle uova è iniziata verso il 6° giorno dopo lo sfarfallamento; raggiunge i valori più elevati nel giro di una settimana e declina rapidamente nella terza, causa anche la morte di 3 delle 4 femmine presenti.

Nella gabbia a giorno breve e 20°C, la deposizione delle uova è cominciata con circa una settimana di ritardo rispetto alla tesi precedente; si mantiene su valori piuttosto bassi nelle prime due settimane; raggiunge il picco massimo nella terza e declina rapidamente nella quarta settimana (fig.III).

Le due curve sono state disegnate in base alla media di uova deposte, rapportata al numero di femmine inizialmente introdotte e senza tenere conto della morte più o meno precoce delle stesse. Il grafico, pertanto, dà un'idea alquanto approssimativa dell'andamento dell'ovideposizione. Tuttavia appare evidente che la curva relativa alla tesi con le condizioni climatiche peggiori decorre ad un livello molto più basso, inoltre è spostata in avanti nel tempo ed in particolare il picco di massima deposizione sorge verso la fine della proliferazione, anziché verso l'inizio come nella tesi in condizioni climatiche migliori.

b) Percentuali di uova con embriogenesi completata.

I rilievi sono stati effettuati ogni tre giorni su campioni di 40 uova per ogni tesi. In generale le due curve presentano un andamento molto simile a quello registrato nella prima prova.

Nella tesi con fotofase 16:8 e 27°C, le uova sono risultate tutte embrionate nei primi 9 giorni di deposizione. In seguito le percentuali diminuiscono gradatamente, ma in misura assai moderata, fino a toccare un minimo dell'85% al 28° ed ultimo giorno di proliferazione.

Nella tesi con fotofase breve e 20°C, le uova sono apparse tutte embrionate soltanto nei primi 3 giorni. Successivamente le percentuali scendono decisamente fino ad un minimo del 52,5% raggiunto verso la fine della ovideposizione (fig.IV).

Rispetto alla prima serie di prove, si nota che il minore livello termico

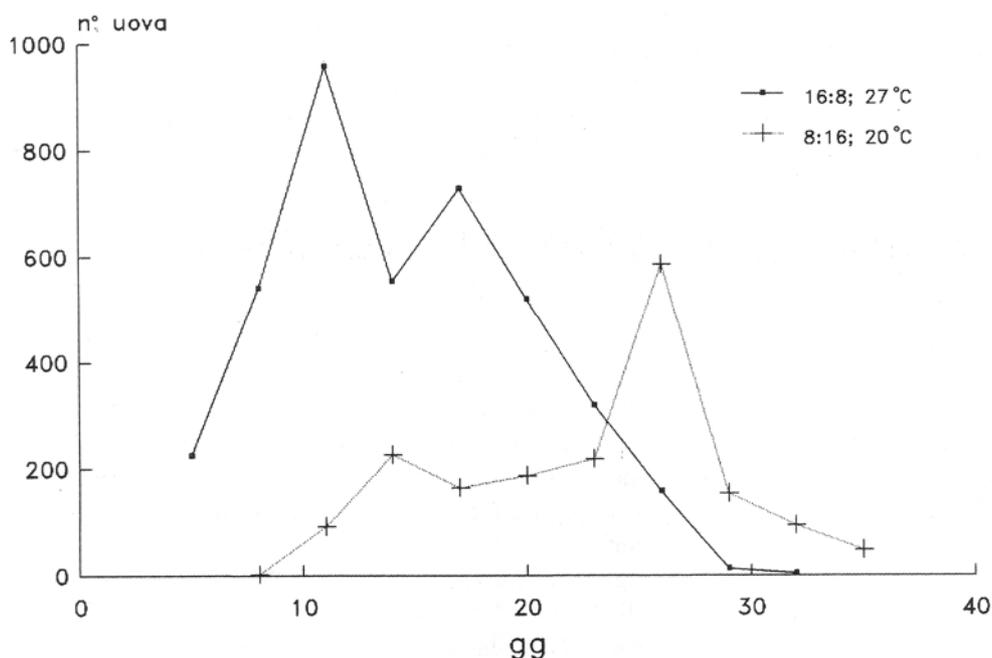


Fig. III - *Pseudogonia rufifrons*. Ritmo di ovideposizione: media su 4 femmine in fotoperiodo 16:8 a 27°C e media su 7 femmine a fotoperiodo 8:16 a 20°C. In ascissa: giorni dallo sfarfallamento.

anticipa il fenomeno della emissione di uova ad embriogenesi non ultimata, ma, a parte ciò, non modifica in modo sensibile l'andamento della curva, confermando che il fattore maggiormente implicato resta sempre il fotoperiodo.

c) Percentuali di parassitizzazione.

Sono state somministrate 8 uova/larva, raccolte al nono giorno dall'inizio dell'ovideposizione; quindi nella tesi a fotofase lunga tutte le uova erano embrionate mentre nella fotofase breve lo erano solo per l'87,5%. Le uova sono state frigo-conservate per una settimana prima dell'utilizzazione. Si precisa inoltre che, dal momento della somministrazione delle uova fino allo sfarfallamento degli adulti del parassita, le due tesi sono state mantenute nella stessa cella a scotofase permanente e a 27°C.

I risultati dell'operazione sono compendiate nella seguente tabella. Va tenuto presente che i valori climatici indicati si riferiscono alle condizioni in cui sono state emesse le uova impiegate.

Fotoperiodo	Temperatura	n° pupari	n° crisalidi	% di parass.
16:8	27°C	43	115	37,39
8:16	20°C	49	124	39,52

Come si può notare, le percentuali di parassitizzazione non differiscono nelle due tesi, nonostante la ben diversa origine delle uova somministrate all'ospite.

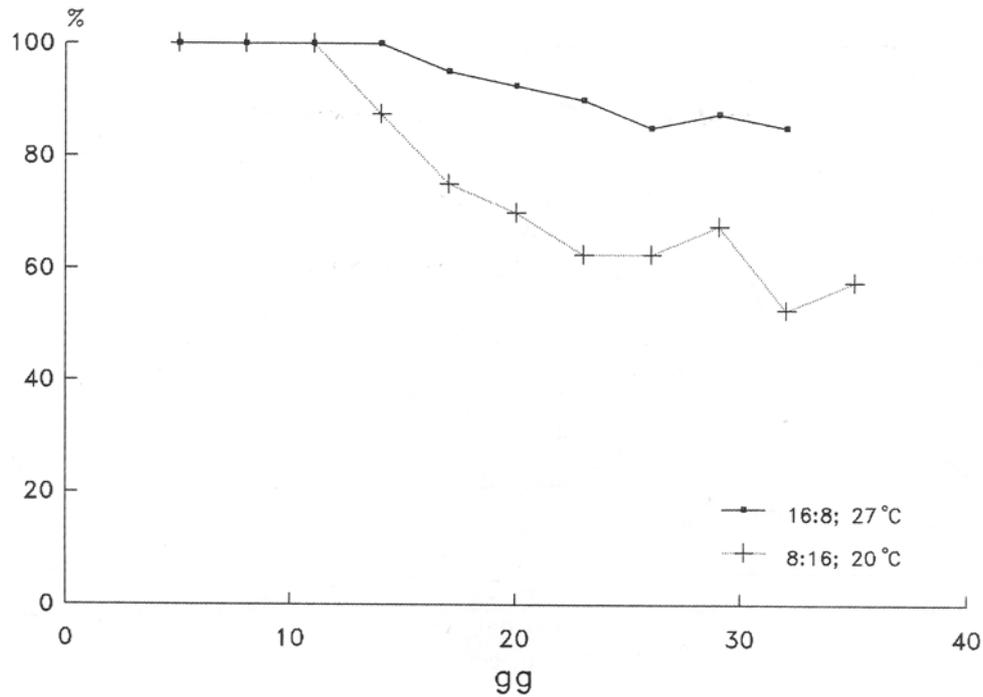


Fig. IV - *Pseudogonia rufifrons*. Percentuali di uova embrionate nel corso della deposizione, in fotoperiodo 16:8 a 27°C e in fotoperiodo 8:16 a 20 °C. In ascissa: giorni dallo sfarfallamento.

d) Percentuali di sfarfallamento.

Al solito sono calcolate in base al rapporto n°pupari/n°adulti.

Va precisato che la fuoriuscita delle immagini, come del resto la formazione dei pupari, è iniziata alcuni giorni prima nella tesi in cui si sono utilizzate uova ottenute in fotofase breve.

Fotoperiodo	Temperatura	n° pupari	n° adulti	% di sfarfallamento
16:8	27°C	43	36	83,72
8:16	20°C	49	39	79,59

Le percentuali di sfarfallamento praticamente non differiscono nelle due tesi. Pertanto a complemento di quanto affermato, a questo proposito, nella I serie di prove, si può concludere che il parassita in seconda generazione non entra in diapausa nemmeno se sviluppatosi da uova deposte, oltre che in fotofase breve, a livelli termici modesti.

e) Durata della vita pupale.

Come si può osservare nell'annessa tabella, non vi sono differenze sostanziali tra le due tesi, in cui sono state utilizzate uova deposte in diverse condizioni climatiche.

Fotoperiodo	Temperatura	n° pupe	durata media gg.
16:8	27°C	36	10,61
8:16	20°C	39	11,27

Questi dati costituiscono un'ulteriore conferma che il parassita non ha la minima tendenza ad entrare in diapausa in conseguenza del trattamento subito dalla generazione parentale.

IV. DISCUSSIONE

Sull'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L., mantenuto in scotofase permanente, alleviamo ininterrottamente, oramai da una dozzina di anni, il Dittero Larvevoride *Pseudogonia rufifrons* Wied. Nonostante lo sviluppo del parassita si svolga in condizioni di completa oscurità, dallo stadio di uovo fino a fasi più o meno avanzate dello stadio pupale, esso non entra mai in diapausa, a meno che l'ospite non arresti il proprio ciclo, come talora accade, allo stadio di larva matura. Tuttavia, appena questa si incrisalida, l'entomofago, rimasto in ogni caso fermo allo stadio di larva di I età in fase finale, riprende l'accrescimento ed in breve lo conclude. Lo sviluppo del nostro parassita è quindi dipendente dalle condizioni fisiologiche dell'ospite, come del resto succede per la generalità dei Larvevoridi deponenti uova microtipiche.

Considerato quanto sopra, ci si è chiesto se certi fattori ambientali, ed in particolare il fotoperiodo, che tanta importanza rivestono nella induzione e nella rottura della diapausa degli Insetti in generale, ed in particolare per famiglie di Ditteri strettamente affini a quella dei Larvevoridi, quali i Sarcofagidi ed i Calliforidi, possano influire, a tale riguardo, sul nostro parassita. Visto che, se applicato agli stadi preimmaginali, che sono dipendenti dall'ospite, non ha efficacia, lo si è sperimentato sugli adulti che menano vita libera. Così si sono messi a confronto adulti esposti a giorno lungo (16:8) con altri mantenuti in giorno breve (8:16); va aggiunto che, in ogni caso, essi avevano compiuto tutto lo sviluppo preimmaginale ed erano sfarfallati in condizioni di buio permanente.

Tra le due tesi non si sono rilevate differenze apprezzabili nè nel numero medio di uova deposte, nè nel ritmo di ovideposizione protrattasi per circa un mese. Uno scarto notevole si è registrato invece nella emissione di uova non completamente embrionate, che inizia prima e raggiunge valori assai più elevati nella tesi a giorno breve ove, nella fase finale, arriva a superare il 50%. Con uova embrionate deposte in giorno breve e uova emesse in giorno lungo si sono ottenute praticamente uguali percentuali di parassitizzazione e di sfarfallamento degli adulti e, per di più, senza differenze apprezzabili nei tempi di sviluppo. Tutto ciò dimostra che il fotoperiodo non è in grado di modificare il ritmo di sviluppo del parassita, che pertanto si conferma dipendere soltanto dalla fisiologia dell'ospite.

Poichè l'azione del fotoperiodo è più o meno legata alla temperatura, è stata effettuata una seconda serie di prove in cui, nelle gabbie degli adulti,

al giorno breve si è accompagnata una temperatura di 20°C dimostratasi critica per i Sarcofagidi. In questa tesi (8:16; 20°C) la produzione totale di uova è risultata più che dimezzata rispetto alla tesi standard (16:8; 27°C); inoltre il ritmo di ovideposizione è rimasto dilazionato di circa una settimana e caratterizzato da una comparsa ancora più precoce di uova non embrionate. Ciononostante, somministrando a L_{VII} di *Galleria*, allevate nelle solite condizioni (27°C e scotofase permanente), uova completamente embrionate provenienti dalle due tesi, non si sono trovate differenze apprezzabili sia in riguardo alle percentuali di parassitizzazione, che a quelle di sfarfallamento nonché ai tempi di sviluppo. Si conferma quindi, ulteriormente, l'inefficacia dei fattori ambientali a modificare la stretta dipendenza fisiologica del parassita dal suo ospite. Il forte incremento nelle percentuali di uova non embrionate, nelle tesi a giorno breve, non si configura come una risposta adattativa valida, bensì come un fenomeno aberrante. Infatti, se ingerite dall'ospite nei tempi brevi, tali uova vengono espulse con le feci senza che ne sia sgusciata la larvetta, mentre nei tempi lunghi vanno ugualmente perdute per progressivo calo di vitalità ed in ultima istanza con la caduta delle foglie che le sopportano. Va peraltro sottolineato che è proprio nei riguardi di questo parametro che, in entrambe le serie di prove, si sono riscontrate le maggiori differenze fra la tesi a giorno breve e quella a giorno lungo.

È naturale, a questo punto, fare un confronto con quanto succede nelle famiglie dei Sarcofagidi e dei Calliforidi, strettamente affini a quella dei Larvevoridi, ma menanti di solito, in quanto zoonecrofaghe e zoosaprofaghe, vita libera.

Limitando l'esame della nutrita bibliografia ad alcuni dei lavori pubblicati in quest'ultimo quinquennio, e semplificando la casistica all'essenziale, emerge che lo stadio coinvolto nella diapausa è generalmente quello di pupa (in particolare per i Sarcofagidi) ovvero di larva matura (specialmente per i Calliforidi) e che il fattore determinante è il fotoperiodo; sono infatti i giorni brevi che sensibilizzano o la generazione materna, con diapausa rinviata alla generazione filiale (cfr. Vaz Nunes e Saunders, 1989), ovvero gli stadi embrionali e le larve giovani della generazione direttamente coinvolta (vedi Richard e Saunders, 1987). Generalmente l'azione del fotoperiodo è però condizionata dalla temperatura, nel senso che i giorni brevi favoriscono l'entrata in diapausa solo se accompagnati da un abbassamento significativo del livello termico.

In ogni caso la diapausa, sia che interessi lo stadio di pupa o quello di larva matura, si manifesta in conseguenza di una interruzione dell'attività endocrina nel cervello e di riflesso nelle ghiandole toraciche, e pertanto a fronte di un abbassamento nel titolo di ecdisteroidi nell'emolinfa (Vaz Nunes et alii, 1990).

È scontato che le forme che conducono vita indipendente, nelle regioni a clima temperato, debbano necessariamente evolvere dei meccanismi propri per superare la cattiva stagione. Molti parassitoidi, invece, si trovano nella condizione di potere sfruttare quelli adottati dai loro ospiti, e così hanno abbando-

nato i segnali ambientali per adattarsi esclusivamente a quelli provenienti dal partner che peraltro, durante il corso del loro accrescimento, costituisce tutto il loro mondo.

D'altro canto, a meno che non abbiano raggiunto o superato la maturità larvale, affrancandosi a questo punto dalla vittima, non potrebbero entrare in diapausa indipendentemente dalla fisiologia di quest'ultima, senza correre il rischio che, nel frattempo, il partner si evolva fino a raggiungere stadi inidonei per lo stesso parassita. Indicativo in proposito può essere, fra i tanti, il caso della nostra *Pseudogonia*; se la larveta endofaga si arrestasse, in modo autonomo rispetto a *Galleria*, come L_1 finale intramuscolo (che è lo stadio tipico per la sua entrata in diapausa e, si badi bene, ciascuna specie ha un solo stadio, determinato geneticamente, destinato a questo scopo) mentre l'ospite procede fino allo sfarfallamento, essa finirebbe col trovarsi entro un adulto che è del tutto inidoneo per il suo ulteriore accrescimento. Infatti le citazioni di Larvevoridi parassiti di stadi preimmaginali di Lepidotteri che riescono a terminare lo sviluppo nelle farfalle costituiscono dei casi del tutto eccezionali.

Appare dunque opportuno, per i parassiti a sviluppo dipendente dalla fisiologia dell'ospite, affrancarsi completamente da stimoli di provenienza materna od ambientale durante l'accrescimento larvale. La presente sperimentazione è dimostrativa al riguardo, ponendo in evidenza che il ritmo di sviluppo dell'entomofago si adegua esclusivamente a quello del suo ospite, quali che siano le condizioni ambientali cui viene sottoposta la generazione materna e quella filiale dello stesso parassita. Questo ha così perduto il collegamento diretto con i fattori ambientali ma, affidandosi completamente all'ospite, si è garantito, oltre al superamento della cattiva stagione in condizioni ottimali, un sicuro agganciamento col medesimo nel corso delle generazioni. Pertanto certi parassiti polifagi possono esibire modalità diverse di ibernamento, conformemente a quelle seguite dalle specie ospiti come si può rilevare anche nell'interessante casistica presentata al riguardo da Danks (1987, p.126).

RIASSUNTO

Il parassitoide *Pseudogonia rufifrons* (Wied.) (Dipt. Larvaevoridae) viene allevato sull'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L. (Lep. Galleriidae) in condizioni di totale oscurità, dal momento della somministrazione delle uova microtipiche fino allo sfarfallamento degli adulti. La scotofase permanente, applicata a tutti gli stadi preimmaginali del parassita, non ne induce lo stato di diapausa; quando sporadicamente questa si manifesta (come L_1 finale), essa deriva dall'ospite che occasionalmente la subisce allo stato di larva matura.

Con la presente ricerca si è voluto indagare se, in questo parassita a sviluppo larvale dipendente dalla vittima, condizioni di giorno breve applicate agli adulti, ottenuti con la tecnica sopra-descritta, possano indurre la diapausa nella discendenza, al solito allevata in scotofase permanente durante gli stadi preimmaginali.

A tale scopo, in una prima serie di prove, sono state messe a confronto due tesi, una in fotoperiodo 16:8 e l'altra in fotoperiodo 8:16, in identiche condizioni termiche (27°C). Per quanto riguarda l'attività delle femmine, non si sono rilevate, fra le due situazioni sperimentali, differenze apprezzabili nel numero di uova deposte, nè nel ritmo della loro deposizione; variano invece le

percentuali di uova ad embriogenesi non ultimata che cominciano ad essere emesse più precocemente e che aumentano progressivamente, in misura assai più elevata, nella tesi a giorno breve. Per quanto riguarda il destino delle uova completamente embrionate somministrate agli ospiti, mantenuti al solito in condizioni di buio totale nel corso delle generazioni, non sono comparse differenze significative tra le due tesi nè in riguardo alle percentuali di parassitizzazione (al solito misurate in base al rapporto numerico tra pupari e crisalidi), nè per quelle di sfarfallamento e neppure nella durata della vita pupale.

Considerata l'importanza della temperatura nel condizionare il ruolo di diapausigeno della fotofase breve, in una seconda serie di prove adulti del parassita, sviluppatasi e sfarfallati al buio come nella esperienza precedente, sono stati posti in due celle, una con fotoperiodo 16:8 e temperatura di 27°C e l'altra con fotoperiodo 8:16 e temperatura di 20°C. In quest'ultima tesi il numero delle uova deposte è risultato più che dimezzato, l'inizio dell'ovideposizione è avvenuto in ritardo di una settimana, l'emissione di uova non embrionate è risultata ancora più precoce mentre le loro percentuali, crescenti nel tempo, non si discostano sensibilmente da quelle registrate nell'esperienza precedente. Inoltre, impiegando uova embrionate, non sono comparse differenze sensibili tra le due tesi, nè nelle percentuali di parassitizzazione, nè in quelle di sfarfallamento e nemmeno nella durata della vita pupale, esattamente come nell'esperienza precedente.

Si conclude pertanto che la diapausa di *Pseudogonia*, che si manifesta soltanto allo stadio di larva di I età in fase finale, dipende esclusivamente dall'ospite. Nelle forme in cui la diapausa è invece determinata da fattori ambientali, essa generalmente coinvolge stadi di sviluppo avanzati, da larva matura ad adulto.

Tentativi di indurla nella discendenza di *Pseudogonia*, agendo sugli adulti mediante variazioni fotoperiodiche e termiche sfavorevoli, che sono determinanti per gli affini Sarcofagidi e Calliforidi conducenti vita libera, non hanno dato alcun risultato. È evidente quindi che *Pseudogonia* non ha una regolazione propria della diapausa.

Si ritiene che, in generale, nei sistemi in cui il ritmo di sviluppo del parassita dipende dall'ospite, la diapausa dell'entomofago possa essere condizionata soltanto dal suo partner; l'eventuale interferenza dei fattori ambientali, magari agenti per via materna, potrebbe infatti risultare negativa, incrinando la perfetta sintonizzazione tra i ritmi di sviluppo dei due simbionti.

Parasitoids diapause: experimental studies on the system *Galleria mellonella* L.- *Pseudogonia rufifrons* Wied.

SUMMARY

Pseudogonia rufifrons Wied. (Dipt. Larvaevoridae) is reared in the factitious host *Galleria mellonella* L. (Lep. Galleriidae) from the ingestion of microtype eggs to adult emergence in total darkness. This parasitoid does not undergo diapause, though permanent darkness is applied to all its preimaginal stages. When diapause does occur (as final L₁), it derives from the host, which sometimes undergoes it as fully grown larva.

The present study is carried out in order to investigate whether in *P. rufifrons*, whose larval development is dependent on the host's physiology, short-day conditions applied to adults, reared as described above, can induce diapause in the subsequent generation, which is reared in permanent darkness during preimaginal stages.

An initial series of trials were thus run to compare photoperiods of 16:8 and 8:16 (light : dark), both at 27°C. No appreciable differences were found in female egg-laying or rate of oviposition. By contrast, the percentages of eggs the embryogenesis of which was not complete did vary. Such eggs began appearing earlier and increased at a steadily greater rate in the short-day condition. The fate of the host-administered embryonate eggs showed no significant differences between long-day and short-day conditions as to parasitization percent (measured as the numerical ratio of puparia to crisalids), adult emergence or as to pupal life span.

Given the importance of temperature in conditioning the brief photophase role in inducing diapause, a second set of trials tested adult parasites, that had developed and emerged in darkness (as above), by placing them in two cells: one with a 16:8 photoperiod at 27°C and the other with 8:16 photoperiod at 20°C. The number of eggs laid in the latter cell, as compared to the former, was less than half, the onset of egg-laying occurred one week later and the appearance of non-embryonated eggs was earlier still, although the latter's percentages - increasing over time - did not appreciably differ from those recorded in the preceding trial. Moreover, when embryonated eggs were used, no appreciable differences were found in parasitization percentages, emergence and pupal life span between the two experimental conditions, exactly as occurred in the previous trials.

Thus diapause of *Pseudogonia*, which occurs only in the end of the 1st instar larva, depends entirely on the host. By contrast, in those forms in which diapause is determined by environmental factors, it generally involves advanced development stages, i.e. from full-grown larva to adult. Attempts to induce it in progeny of *Pseudogonia* by setting for adults unfavourable light and temperature conditions (which are determinant for related non parasitic Sarcophagidae and Calliphoridae) had no effect. It is thus evident that *Pseudogonia*'s diapause in any case is not self-regulated. It is generally held that in parasites whose development is host-dependent, diapause can only be conditioned by the host and that any interference by environmental factors (acting directly or via the mother) is negative, disrupting the perfect timing between the developmental rhythms of the two symbionts.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- BALLAL C.R., Singh S.P., Kumar P., Jalali S.K., 1988. - A time - temperature schedule for terminating diapause in prepupae of *Cotesia kazak*. - *Current Science*, 57:741-743.
- BRODEUR J., MCNEIL J.N., 1989. - Biotic and abiotic factors involved in diapause induction of the parasitoid, *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). - *J. Insect Physiol.*, 35:969-974.
- BROWN J.J., AHL J., REED-LARSEN D., 1988. - Endocrine communication between a host and its endoparasitoid in relationship to dormancy. - *End. Front. in Physiol. Insect Ecol.*, pp. 443-447.
- BROWN J.J., RED-LARSEN D., AHL J., 1990. - Physiological relationship between a diapausing endoparasitoid (*Ascogaster quadridentata*) and its dormant host (*Cydia pomonella*). - *Arch. Insect Biochem. and Physiol.*, 13:229-238.
- BROWN J.R., PHILLIPS J.R., 1990. - Diapause in *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 83:1125-1129.
- BROWN J.R., PHILLIPS J.R., 1991. - Thermoperiod effects on diapause induction in *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). - *Environ. Entomol.*, 20:1444-1446.
- CARTON Y., CLARET J., 1982. - Adaptative significance of a temperature induced diapause in a cosmopolitan parasitoid of *Drosophila*. - *Ecol. Entom.*, 7:239-247.
- CHAUDHARY R.N., SHARMA V.K., 1987. - Parasitization in diapausing larvae of *Chilo partellus* (Swinhoe) by *Apanteles flavipes* (Cameron). - *Indian J. Ecol.*, 14:155-157.
- CLARET J., CARTON Y., 1980. - Diapause in a tropical species, *Cothonaspis bouldardi* (Parasitic Hymenoptera). - *Oecologia*, 45:32-34.
- COOP L.B., CROFT B.A., 1990. - Diapause and life history attributes of *Phytodietus vulgaris* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of *Argyrotaenia citrana* (Lepidoptera : Tortricidae). - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 83:1148-1151.
- DANKS H.V., 1987. - Insect dormancy: an ecological perspective. - *Biol. Survey of Canada Monogr.* 1; cfr. pp. 125-126.
- ELLER F.J., BARTELT R.J., KULMAN H.M., JONES R.L., 1989. - Interaction of prechill and chill duration on diapausing prepupal larvae of the yellowheaded spruce sawfly (Hymenoptera: Tenthredinidae) and associated parasitoids. - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 82:361-367.
- FABRES G., REYMONET C., 1991. - L'induction maternelle de la diapause larvaire chez *Dinarmus acutus* (Hym.: Pteromalidae). - *Entomophaga*, 36:121-129.

- FANTI P., 1983. - Ovideposizione di *Gonia cinerascens* Rond. (Diptera: Tachinidae) in condizioni sperimentali: variazioni nel tempo e ritmi giornalieri. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 37: 167-179.
- FANTI P., 1990. - Fattori ormonali inducenti la prima muta larvale del parassitoide *Pseudogonia rufifrons* Wied. (Diptera Tachinidae) in substrati di crescita *in vivo* e *in vitro*. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 45: 47-59.
- GAUTAM R.D., 1986. - Suitability of diapaused larvae of spotted stem borer, (*Chilo partellus* (Swinhoe)) (Crambidae: Lepidoptera) for laboratory rearing of *Apanteles flavipes* (Cameron) (Braconidae: Hymenoptera) . - *Sorghum Newsletter*, 29: 66-69.
- GRENIER S., 1987. - Developmental relationships between the tachinid parasitoid *Pseudoperichaeta nigrolineata* and two host species, hormonal implications. - *Parasitoid insects*, Lyon, pp. 87-89.
- GRENIER S., DELOBEL B., 1984. - Déterminisme de l'arrêt de développement larvaire du parasitoïde *Pseudoperichaeta insidiosa* (Dipt., Tachinidae) dans *Galleria mellonella* (Lepidopt., Pyralidae). - *Acta Oecologica, Oecol. Appl.*, 5: 211- 219.
- HAMERSKI M.R., HALL R.W., KEENEY G.D., 1990. - Laboratory biology and rearing of *Tetrastichus brevistigma* (Hymenoptera: Eulophidae), a larval-pupal parasitoid of the elm leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). - *J. Econ. Entomol.*, 83: 2196-2199.
- HINTON H.E., 1957. - Some aspects of diapause. - *Science Progress*, 178: 307-320
- JACQUEMARD P., 1976. - Relation entre la diapause de *Diparopsis watersi* (Roths.) (Lep. Noct.) et la diapause de son parasite *Eucarcelia* sp. (? *evolans* (Wied.)) (Dipt. Tachin.) dans le nord du Cameroun. - *Coton et fibres tropicales*, 31: 313-321.
- KURAHASHI H., OHTAKI T., 1986. - Evolution of pupal diapause in the flesh flies *Boettcherisca* (Diptera: Sarcophagidae). - *Abs. First Int. Congr. Dipterology*, p. 136.
- LEGNER E.F., 1983. - Patterns of field diapause in the navel orangeworm (Lepidoptera: Phycitidae) and three imported parasites. - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 76: 503-506.
- MATTHEWS J.R., PETERSEN J.J., 1989. - Effect of temperature on parasitism, development, and diapause of the filth fly parasite, *Urolepis rufipes* (Hymenoptera: Pteromalidae). - *Environ. Entomol.*, 18: 728-731.
- MCPHERSON R.M., HENSLEY S.D., 1978. - Response of the parasite *Lixophaga diatraeae* (Tachinidae) to photoperiod and temperature. - *Environ. Entomol.*, 7: 136-138.
- MEINKE L.J., SLOSSER J.E., 1985. - *Bracon mellitor* Say (Hymenoptera: Braconidae) diapause in the Texas rolling plains. - *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78: 376-380.
- MELLINI E., 1954. - Influenze esercitate dalla vittima sul parassita nella simbiosi antagonistica *Pterophorus microdactylus* Hbn. (Lepidoptera Pterophoridae) e *Phytomyptera nitidiventris* Rond. (Diptera Larvaevoridae). - *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 15: 445-449.
- 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.
- NEALIS V., 1985. - Diapause and the seasonal ecology of the introduced parasite, *Cotesia* (*Apanteles*) *rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). - *Can. Ent.*, 117: 333-342.
- NECHOLS J.R., TAUBER M.J., HELGESEN R.G., 1980. - Environmental control of diapause and postdiapause development in *Tetrastichus julis* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasite of the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (Coleoptera: Chrysomelidae). - *Can. Ent.*, 112: 1277-1284.
- OMATA K., 1989. - Control mechanisms of larval diapause and quiescence in *Trogus mactator*, an endoparasite of papilionids. - *Entomol. exp. appl.*, 53: 31-37.
- PLANTEVIN G., GRENIER S., RICHARD G., NARDON C., 1986. - Larval development, developmental arrest, and hormone levels in the couple *Galleria mellonella* (Lepidoptera-Pyralidae) - *Pseudoperichaeta nigrolineata* (Diptera-Tachinidae). - *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 3: 457-469.

- PLANTEVIN G., GRENIER S., 1990. - Ecophysiology des relations hôtes-parasitoïdes: synchronisation des cycles de développement. - *Bull.Soc.ent.Fr.*, 95: 49-61.
- POLGAR L., MACKAUER M., VOLKL W., 1991. - Diapause induction in two species of aphid parasitoids: the influence of aphid morph. - *J. Insect Physiol.*, 37: 699-702.
- RAMADHANE A., GRENIER S., PLANTEVIN G., 1988. - Photoperiod, temperature and ecdysteroid influences on physiological interactions between diapausing *Ostrinia nubilalis* larvae and the tachinid parasitoid *Pseudoperichaeta nigrolineata*. - *Entomol. exp. appl.*, 48:275-282.
- RAPPAPORT N., PAGE M., 1985. - Rearing *Glypta fumiferanae* (Hym.:Ichneumonidae) on a multi-voltine laboratory colony of the western spruce budworm (*Choristoneura occidentalis*) (Lep.:Tortricidae). - *Entomophaga*, 30:347-352.
- RICHARD D.S., SAUNDERS D.S., 1987. - Prothoracic gland function in diapause and non-diapause *Sarcophaga argyrostoma* and *Calliphora vicina*. - *J.Insect Physiol.*, 33:385-392.
- RICHARD D.S., WARREN J.T., SAUNDERS D.S., GILBERT L.I., 1987. - Haemolymph ecdysteroid titres in diapause-and non-diapause- destined larvae and pupae of *Sarcophaga argyrostoma*. - *J.Insect Physiol.*, 33:115-122.
- ROCKEY S.J., YODER J.A., DENLINGER D.L., 1991. - Reproductive and developmental consequences of a diapause maternal effect in the flesh fly, *Sarcophaga bullata*. - *Physiol. Entom.*, 16:477-483.
- SCHOONHOVEN L.M., 1962. - Synchronization of a parasite/host system, with special reference to diapause. - *Ann. appl. Biol.*, 50:617- 621.
- SCHOPF A., 1980. - Zur Diapause des Puppenparasiten *Pimpla turionellae* L. (Hym.,Ichneumonidae). - *Zool. Jb. Syst.*, 107:537- 567.
- SLOVAK M., 1988. - Breaking diapause of the ichneumonid *Exetastes cinctipes* by low temperature. - *Biologia*, 43:549-554.
- SOROKINA A.P., MASLENNIKOVA V.A., 1987. - Temperature optimum for diapause determination in species of the Genus *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). - *Rev. Entom. Urss*, 46:689-699.
- TAUBER M.J., TAUBER C.A., NECHOLS J.R., OBRYCKI J.J., 1983. - Seasonal activity of parasitoids: control by external, internal and genetic factors. - *Diapause and life cycle strategies in Insects*, Junk Publ., pp.87-108.
- TEMERAK S.A., 1981. - Über Eignung und Reaktion überwinternder und aktiver Raupen von *Sesamia cretica* Led. (Lepid., Noctuidae) in bezug auf den Parasitoiden *Bracon brevicornis* Wesm.(Hymen., Braconidae). - *Anz. Schädlingskde.,Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 54:149-151.
- TRIMBLE R.M., BLOMMERS L.H.M., HELSEN H.H.M., 1990. - Diapause termination and thermal requirements for postdiapause development in *Aphelinus mali* at constant and fluctuating temperatures. - *Entomol.exp.appl.*, 56:61-69.
- TURNOCK W.J., 1973. - Factors influencing the fall emergence of *Bessa harveyi* (Tachinidae:Diptera). - *Can. Ent.*, 105:399-409.
- VAZ NUNES M., SAUNDERS D.S., 1989. - The effect of larval temperature and photoperiod on the incidence of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina*. - *Physiol.Entom.*, 14:471-474.
- VAZ NUNES M., KENNY N.A.P., SAUNDERS D.S., 1990. - The photoperiodic clock in the blowfly *Calliphora vicina*. - *J.Insect Physiol.*, 36:61-67.
- WANG T., LAING J.E., 1989. - Diapause termination and morphogenesis of *Holcothorax testaceipes* Ratzeburg (Hymenoptera: Encyrtidae), an introduced parasitoid of the spotted tentiform leaf-miner, *Phyllonorycter blancardella* (F.) (Lepidoptera: Gracillariidae). - *Can. Ent.*, 121:65-74.
- WYLIE H.G., 1977. - Preventing and terminating pupal diapause in *Athrycia cinerea* (Diptera:Tachinidae). - *Can. Ent.*, 109:1083-1090.
- YERGAN K.V., BARNEY W.E., BRAMAN S.K., 1991. - Diapause in the parasite *Diolcogaster faciosa* (Hymenoptera:Braconidae). - *Environ.Entomol.*, 20:65-70.
- ZASLAVSKI V.A., UMAROVA T.Y., 1990. - Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species. - *Entomophaga*, 35: 23-29.
- ZELENY J., 1961. - Contribution to the knowledge of diapause in insects. 6. Influence of the photoperiod and temperature on the induction of diapause in host and parasite. - *Acta Soc. Zool. Bohemosl.*, 25:258-270.

- ZINOVJEVA K.B., 1985. - Effect of short «pulses» of high temperature coinciding with different phases of the light: dark cycle on the diapause response of *Alysia manducator* Panz. (Hymenoptera, Braconidae). - *Revue Entom.URSS*, 64:3-13.
- ZINOVJEVA K.B., 1991. - Role of the daily cycles of temperature and photoperiod in the induction and termination of the diapause in *Alysia manducator* Panz. (Hymenoptera, Braconidae). - *Revue Entom. URSS.*, 70:265-280.