

EGIDIO MELLINI
Istituto di Entomologia "G. Grandi" dell'Università di Bologna

Saggio breve sulla entomofagia degli Insetti.*

(Ricerche eseguite col contributo del C.N.R.)

INDICE

I.	Introduzione.....	pag. 179
II.	Predatori	181
III.	Parassitoidi	183
IV.	Ectoparassitoidi	
	1. Generalità.....	186
	2. Ospiti.....	187
	3. Modalità di attacco.....	190
	4. Caratteristiche delle larve	192
	5. Rapporti con l'ospite	193
	6. Distribuzione nel sistema	195
	7. Vantaggi e svantaggi dell'ectofagia.....	196
	8. Il caso degli Imenotteri zoofagi costruttori di nidi pedotrofici.....	197
V.	Endoparassitoidi	
	1. Generalità.....	199
	2. Ospiti.....	200
	3. Modalità di attacco.....	201
	4. Caratteristiche delle larve	203
	5. Rapporti con l'ospite	205
	6. Influenze reciproche tra i due simbionti antagonisti	207
	7. Distribuzione nel sistema.....	209
	8. Vantaggi e svantaggi della endofagia	210
VI.	Conclusioni.....	211
	Riassunto	216
	Summary	217
	Bibliografia citata	219

I. INTRODUZIONE

Gli esapodi costituiscono un potenziale substrato trofico pressochè illimitato, estremamente vario e diffuso capillarmente in quasi tutti gli ambienti terrestri. È

* Lavoro accettato il 21 aprile 1993.

naturale, quindi, che un grande numero di specie animali si siano adattate a vivere a loro spese. Tra queste emergono per numero, varietà di comportamenti ed importanza, i rappresentanti della loro stessa classe. Clausen (1940), autore della celebre opera “Entomophagous insects”, ebbe a dire che, al pari dell’uomo, gli insetti incontrano i nemici più accaniti proprio nell’ambito della loro stessa schiatta. Più di recente, Van Alphen e Vet (1986) quantificano il fenomeno valutando ad oltre 250.000 le sole specie che si comportano come parassitoidi. Da notare, poi, che la persecuzione può spingersi fino a livello intraspecifico con diffusi casi di cannibalismo, di autoparassitismo occasionale e perfino di adelfoparassitismo tendenzialmente sistematico.

Per comprendere le possibilità, i limiti e la tipologia dell’attività entomofaga esplicata dagli esapodi, bisogna innanzitutto considerare il relativamente modesto scarto megetico esistente tra i possibili simbiotici antagonisti. È vero che questa classe comprende, accanto a specie con individui lunghi poco più di 0,2 mm, altre che raggiungono in lunghezza i 300 mm, ma è altrettanto vero che entomofagi piccoli di solito aggrediscono vittime piccole, e qualora ne attacchino di grandi si comportano come gregari, annullando di fatto il vantaggio “dimensionale” di partenza. Il fattore mole finisce pertanto, nella generalità dei casi, col rendere possibile solo un ruolo di natura sostanzialmente predatrice. È tuttavia consuetudine, universalmente accettata, distinguere gli insetti entomofagi in due grandi categorie, quella dei predatori e quella dei parassiti, o meglio dei parassitoidi, viste le loro caratteristiche atipiche rispetto a quelle dei classici parassiti.

L’infinita varietà di comportamenti, nel vastissimo ambito di queste simbiosi antagonistiche, rende l’argomento della entomofagia tra gli insetti alquanto ingarbugliato e disseminato di casi di non facile interpretazione. Vi sono infatti entomofagi, appartenenti a gruppi sistematici di parassitoidi, che si comportano, sotto vari aspetti, seguendo modelli propri dei predatori e, per quanto meno comunemente, entomofagi di quest’ultima categoria aventi caratteri propri dei parassitoidi. Parimenti dicasi della distinzione tra ecto- ed endoparassitoidi, presentandosi talora entrambi i comportamenti non solo nell’ambito della medesima specie ma anche in riguardo allo stesso individuo. E infine non mancano forme, facenti parte di tipiche famiglie di parassitoidi, che vivono come zoofaghe e fitofaghe ad un tempo. Ad esempio, le larve di certi Euritomidi, parassiti di Cinipidi galligeni, dopo avere distrutto la larva del cecidoo completano il pasto divorando i tessuti della sua stessa galla; altre, ancora, sono addirittura capaci di sfruttare indifferentemente sia substrati trofici di origine animale che vegetale.

È opportuno sottolineare che tutte queste situazioni atipiche e di transizione si verificano soltanto nel mondo degli insetti. Negli altri gruppi animali, e magari anche nei rapporti con gli esapodi, i comportamenti di predazione e di parassitismo sono invece sempre nettamente caratterizzati.

Con riferimento all’origine ed all’evoluzione dell’entomofagia negli Imenotteri, Telenga (1952) ritiene che per prime siano comparse le forme predatrici e poi quelle parassite, evolute da specie fitofaghe viventi nel legno (Siricidi) ovvero negli steli (Cefidi). Poichè in tali biotopi gli spostamenti alla ricerca di più vittime sono difficili, l’entomofago ha risolto il problema evolvendosi a spese di un solo individuo, però sufficientemente grande conforme le proprie necessità.

Nell'ambito dei Braconidi, secondo il suddetto Autore, si possono inoltre rilevare, attraverso le varie tribù, le tappe che hanno portato dalle primitive forme ectofaghe, viventi su ospiti endofiti, a quelle endofaghe evolventisi in ospiti ectofiti. Ma lo stesso Telenga ipotizza anche il passaggio opposto, e cioè dalla entomofagia alla fitofagia, intervenuto secondariamente nei Terebranti, come sarebbe dimostrato, tra l'altro, dall'occlusione intestinale a livello della valvola pilorica fino alla maturità larvale, caratteristica propria delle forme parassite. Va notato, infine, che il trapasso da una dieta fitofaga ad una zoofaga ha consentito, tra l'altro, una drastica riduzione nei tempi di sviluppo.

Nella presente dissertazione, intesa a delineare i vari aspetti della entomofagia tra gli esapodi, l'attenzione viene concentrata soprattutto sul parassitoidismo, con particolare riguardo ai due ordini degli Imenotteri e dei Ditteri, che comprendono la stragrande maggioranza dei parassitoidi. Il multiforme gruppo dei Coleotteri entomofagi è infatti specializzato nella predazione e le rare famiglie, omologabili come parassitoidi, mostrano più o meno evidenti anche caratteristiche proprie dei predatori (Mellini, 1991). A maggior ragione tralasciamo i riferimenti ai Lepidotteri, tra i quali i tentativi verso il parassitoidismo si realizzano in forma alquanto grossolana e, per di più, in una famiglia soltanto (Mellini, 1991). Diverso è il discorso in riguardo agli Strepsitteri, piccolo ordine in cui tutte le specie raggiungono lo status di veri parassiti in equilibrio con i loro ospiti.

Dato il carattere della presente memoria, la trattazione segue obbligatoriamente, nel mare magno della entomofagia, una linea del tutto generale, allo scopo di porre in evidenza, soprattutto, la natura dei rapporti immediati che legano tra di loro vittime e relativi nemici.

II. PREDATORI

Sono caratterizzati da una relazione brutale con le vittime che, afferrate, restano rapidamente uccise durante la stessa attività trofica dell'entomofago.

La mole finale del predatore è generalmente di gran lunga maggiore di quella delle sue vittime; pertanto esso ne distrugge un numero elevato, talora anche diverse migliaia, durante tutta o parte della propria vita, secondo il gruppo sistematico di appartenenza.

Uno dei criteri distintivi più considerati, nel qualificare come predatrice un'attività entomofaga, risiede nella pluralità delle vittime che ha, come conseguenza, l'impossibilità per l'antagonista di contrarre qualsiasi rapporto fisiologico con l'effimero partner. Ma è ovvio che il numero delle vittime diminuisce col crescere della mole di queste, fino a ridursi ad una soltanto, come nel caso dei piccoli Coccinellidi che attaccano corpulente femmine di Coccidi. Non per questo, però, tali specie, appartenenti ad una famiglia di tipici predatori con larve oligopode, possono essere considerate ipso facto dei parassitoidi.

Nei casi più semplici, che sono peraltro i più comuni, la cattura delle prede viene effettuata mediante incursioni o scorrerie. A tale scopo, gli adulti sono spesso dotati di zampe cursorie e le larve, solitamente campodeiformi, hanno capo prognato, quindi con gnatiti rivolti verso l'avanti per facilitare la presa della vittima.

Altri gruppi, invece, si sono specializzati a catturare le prede stando fermi all'agguato. In tal caso, oltre a livree omocromiche con l'ambiente e conseguente mimetismo, sono provvisti di zampe anteriori raptatorie ovvero, in alternativa, di particolari strutture parimenti atte ad afferrare le prede, come la cosiddetta maschera delle neanidi e delle ninfe degli Odonati.

Comportamenti sofisticati, ma assai meno comuni, sono quelli esibiti dai predatori che allestiscono ingegnose trappole per impadronirsi dei malcapitati. Basti ricordare, ad esempio, gli imbuto delle larve dei Neuroteri Mirmeleonidi e dei Ditteri Ragionidi, i profondi pozzi verticali scavati nel suolo dalle larve dei Coleotteri Cicindelidi, le reti da pesca tessute nelle acque a lento deflusso dalle larve anoiche di certi Tricotteri, e i "sipari" formati con filamenti collosi dalle larve luminescenti di alcuni Ditteri Micetofilidi viventi nelle caverne. È chiaro che con queste trappole gli insetti giungono al vertice della specializzazione nei tipici comportamenti di predazione.

Peraltro il confine tra predatori ed ectoparassitoidi, come si è già accennato, appare spesso incerto. Ad esempio, le larve di alcuni Pteromalidi, Terebranti orientati in massa verso il parassitoidismo, si comportano in certo qual modo come entomofagi bivalenti nei riguardi dei Coccidi loro vittime: da predatrici nei confronti delle uova, che divorano in quantità, e da parassiti ectofagi verso le femmine che sono abbastanza corpulente per garantire, ognuna, il completo sviluppo dell'antagonista. Da notare che in questo caso il comportamento predatorio è sostenuto da larve apode, proprie dei parassitoidi, e quindi poco adatte per simile attività.

Per converso vi sono dei tipici predatori a larve oligopode che, in pratica, possono comportarsi come ectoparassitoidi, compiendo tutto lo sviluppo a spese di una sola vittima. Poichè, ovviamente, la madre non può paralizzarla, il giovane predatore riesce ad aggredire impunemente il suo gigantesco partner solo se questo è immobile per natura, come accade per i già citati Coccinellidi nei confronti di grosse femmine di Coccidi.

Comunque in questi, e in tutti i casi consimili, l'entomofago è indicato come predatore o parassita non in base al suo comportamento specifico ed al numero di vittime uccise, ma in relazione al gruppo sistematico di appartenenza specializzato nell'una o nell'altra direzione.

Le specie predatrici sono largamente diffuse nell'ambito di tutta la classe, sia tra le forme eterometaboliche che olometaboliche. Va peraltro rilevato che, mentre le prime si comportano come tali durante tutta la vita, le seconde possono predare o solo allo stato di larva (es. Ditteri Sirfidi), o solo allo stato adulto (come certi Ditteri Asilidi), ovvero in tutti gli stadi come i Coleotteri, olometaboli ritenuti primitivi e comunque spesso caratterizzati da una modesta diversificazione comportamentale, specialmente a livello trofico, tra stadi preimmaginali ed immaginali. Con riferimento alle larve dei Ditteri, va precisato che esse si riscontrano generalmente (escluse quelle dei Sirfidi) in ambienti chiusi ed ipogei, ove la loro apodia non costituisce uno svantaggio irrimediabile per una vita da predatore.

La scelta delle vittime tende a specializzarsi passando dalle forme eterometaboliche, che sono largamente polifaghe, a quelle olometaboliche. Corrispondentemente aumenta la loro validità ed il loro impiego come agenti di

lotta biologica. Comunque i predatori mostrano in generale, grazie alla grossolanità dei rapporti con le loro vittime, livelli di polifagia ben più elevati rispetto ai parassitoidi che invece, spesso, restano in qualche misura fisiologicamente legati ai loro partner.

III. PARASSITOIDI

Sono così detti perchè nella generalità dei casi, a differenza dei veri parassiti, provocano la morte, in tempi più o meno brevi, dei loro ospiti. Vengono inoltre indicati come parassiti protelici, perchè conducono vita parassitaria quasi esclusivamente durante gli stadi larvali (parassitismo temporaneo) che sono apodi e, come tali, spiccatamente statici.

Gli adulti, di solito buoni volatori, menano vita libera, frequentano i fiori e si nutrono di nettare nonchè di sostanze liquide di varia natura. Le femmine sovente svolgono attività "predatrice" a spese degli ospiti, lambendone l'emolinfa che fuoriesce da ferite praticate appositamente con l'ovopositore, come accade tra gli Imenotteri Terebranti, ovvero inferte con le mandibole, come succede tra gli Imenotteri Aculeati, ed infine, per quanto raramente, effettuate con strutture perforanti secondarie differenziate negli urosterni pregenitali, come si riscontra in alcuni Ditteri Tachinidi.

Le femmine dei Terebranti possono persino costruire, con i secreti delle ghiandole accessorie dell'apparato genitale, dei particolari tubi di suzione, atti a portare l'emolinfa in superficie, qualora l'ospite sia confinato entro tessuti vegetali o bozzoli. In via del tutto eccezionale, gli Apocriti possono anche dilaniare con le mandibole e divorare completamente, o quasi, l'ospite, sfoggiando un comportamento tipicamente predatorio. Comunque, anche in conseguenza della sola attività ematofaga, l'ospite può restare ucciso, per cui il livello di mortalità, provocato da questo "host feeding", può addirittura superare quello determinato dalle stesse larve parassite.

All'opposto dei predatori, hanno dimensioni sensibilmente minori dei loro ospiti; di conseguenza uno solo di questi è di norma sufficiente a garantirne lo sviluppo postembrionale. Peraltro in confronto ai veri parassiti, che sono infinitamente più piccoli dei loro ospiti, le differenze di mole tra i contraenti simbiosi antagonistiche, nell'ambito della classe degli Insetti, sono piuttosto modeste. Ad un parassitoide solitario può infatti bastare un ospite di peso doppio del proprio, per non subire nanizzazione e per mantenere praticamente costante la taglia. Va inoltre rilevato che vittime e loro parassitoidi, facendo parte dello stesso gruppo sistematico, hanno in comune molte caratteristiche morfologiche, biologiche ed etologiche, mentre al contrario i veri parassiti, appartenendo a tipi o quanto meno a classi lontanissime da quelle dei loro ospiti, hanno caratteristiche del tutto diverse ad ogni livello.

Data l'unicità della vittima, si possono instaurare, almeno nelle prime fasi della simbiosi antagonistica, rapporti fisiologici più o meno stretti tra i due organismi associati. In seguito, però, essendo lo scarto megetico tra i due partner generalmente limitato, l'ospite finisce col soccombere, completamente spogliato dall'antagonista. Comunque i suddetti rapporti contribuiscono a restringere il campo della

specificità parassitaria e quindi ad abbassare i livelli di polifagia.

Altra caratteristica propria dei parassitoidi, anch'essa in certo qual modo collegata con le scarse differenze megetiche rispetto all'ospite, è che la durata dei loro cicli è spesso uguale a quella del partner. È vero che quest'ultimo, trattandosi sovente di forma fitofaga, ha una assimilazione più lenta rispetto al parassitoide che ingurgita invece, per così dire, un materiale già assimilato, ma si è ben lontani dagli scarti temporali che si registrano tra i due simbiotici nel caso di veri parassiti, ove l'ospite, incommensurabilmente più grande, ha anche un ciclo enormemente più lungo del suo antagonista.

Come la regola della pluralità delle vittime per i predatori può essere elusa, così può essere trasgredita quella dell'unicità dell'ospite per i parassitoidi. Ciò accade, in particolare, tra le forme ectofaghe viventi a spese di vittime gregarie evolventisi in microambienti confinati.

Gli adattamenti, peraltro non molto impegnativi, a questo modo di vita riguardano soprattutto gli stadi preimmaginali che sono quelli coinvolti nella vita parassitaria. Negli adulti, che menano vita libera, si rilevano adattamenti solo nelle femmine, finalizzati ad una confacente collocazione della prole.

Le uova delle forme che depongono nel corpo dell'ospite (Terebranti) sono spesso caratterizzate da corion molto esile, tale da consentire il passaggio di acqua, nonché di sostanze nutritive, al loro interno. In questo modo l'uovo, immerso nell'emolinfa dell'ospite, può aumentare il proprio volume iniziale di decine e persino centinaia di volte.

Le uova che vengono incollate sul corpo dell'ospite, come quelle macrotipiche dei Ditteri Larvevoridi, presentano una callotta dorsale con corion rigido e robusto, in funzione protettiva, ed una superficie ventrale pianeggiante o leggermente concava, con corion tenero e viscoso, perfettamente adatta per aderire saldamente al tegumento del sacrificando.

Le uova microtipiche, simili alle precedenti salvo le dimensioni, sono minutissime e fornite, al ventre, di un corion molle e colloso funzionante come apparato di fissazione ai substrati trofici dell'ospite, in quanto destinate ad essere ingerite dal medesimo.

Le uova peduncolate vengono infisse nel tegumento della vittima in modo che il pedicello, sporgente all'esterno, funzioni come via d'accesso all'aria atmosferica per le relative larvette endofaghe, ovvero come semplice organo di ancoraggio per le forme ectofaghe.

Infine vanno ricordate le straordinarie uova dimorfiche degli Afelinidi: da quelle aploidi, fornite di un breve peduncolo, fuoriescono larve maschili ectofaghe, mentre da quelle diploidi, prive di pedicello ed iniettate nel lacunoma, emergono larve femminili endofaghe.

Le larve ectofaghe degli Imenotteri sono talora fornite, specialmente nei primi stadi, di brevi processi atti ad ancorarle sul corpo dell'ospite. Inoltre mostrano una tricotassi più ricca ed una maggiore mobilità rispetto a quelle viventi nel corpo della vittima.

Per le larve endofaghe il problema principale è rappresentato dalla respirazione. Nei Terebranti esso viene risolto eliminando o chiudendo gli stigmi nelle prime età e, nel contempo, assottigliando il tegumento in toto, ovvero a livello di

particolari strutture, al fine di agevolare gli scambi gassosi con l'emolinfa del partner.

Le larve dei Ditteri Ciclorrafi grazie al loro apparato tracheale anfipneustico, con stigmi posteriori in posizione caudale, sono invece preadattate a vivere come endozoe. Tuttavia, qualora inducano imbuti respiratori secondari di tipo tegumentale, perfezionano le loro strutture acquisendo particolari gruppi di spinule, nella declività posteriore dell'ultimo urite, per smerigliare dall'interno, allo scopo di perforarlo, il tegumento dell'ospite. Se poi danno origine alla formazione di imbuti tracheali, differenziano, nel peritrema degli spiracoli posteriori, dei processi sclerificati ed appuntiti atti a perforare una grossa trachea dell'ospite ed a trattenere in sito l'endofago.

Larve specializzate, proprie di certe forme che depongono negli ambienti frequentati dall'ospite, sono i planidi. Larve del tutto eccezionali sono poi quelle protopode, tipiche di alcuni gruppi di Terebranti. Ma di tutte queste verrà fatto cenno più avanti.

In conclusione, dunque, non si manifestano a carico delle larve dei parassitoidi quei fenomeni di involuzione che si riscontrano invece nei metazoi veri parassiti. Del resto le larve apode, comunissime anche in gruppi di non entomofagi, appaiono già in partenza morfologicamente semplificate e tendenzialmente adatte a tale modo di vita, per cui sono bastevoli dei piccoli aggiustamenti.

Con riferimento agli adulti, gli adattamenti riguardano le femmine, soprattutto a livello degli organi genitali, sia interni che esterni. Basti ricordare l'elevato numero di ovaroli nelle specie a contaminazione indiretta dell'ospite, che necessitano di una eccezionale fecondità, e la presenza di grandi uteri per la contemporanea incubazione di alcune migliaia di uova. Degna di nota è pure la modificazione dell'ovopositore in una terebra più o meno allungata, adatta non solo per deporre l'uovo nel corpo dell'ospite, ma anche per iniettare al suo interno secreti e virus atti ad alterarne la vitalità ed il ritmo di crescita, nonchè a perforare gli organi vegetali in cui esso si sta evolvendo. Va anche ricordata la plasticità dell'ovopositore di sostituzione nei Larvevoridi che da breve, qual'è nelle forme a contaminazione indiretta, diviene assai lungo nelle specie ovipare che depongono sul corpo dell'ospite, magari parzialmente occultato. Assai interessante, per quanto sporadica, è la comparsa, nelle femmine di questa famiglia, di organi perforanti secondari che consentono la larvideposizione direttamente nel lacunoma della vittima.

Piuttosto eccezionali sono gli adattamenti al di fuori del sistema riproduttore. I più noti sono lo sviluppo ipertelico dei tarsi nelle zampe anteriori delle femmine, per trattenere l'ospite durante la contaminazione, come si verifica nei Driinidi.

I parassitoidi sono compresi unicamente tra gli endopterigoti e, nella quasi totalità, tra gli Imenotteri Apocriti (nei Sinfiti vi è una sola famiglia con siffatti costumi, quella degli Orussidi) nonchè in alcuni gruppi di Ditteri Brachiceri Ciclorrafi. Frange del tutto marginali si ritrovano in due famiglie di Coleotteri e in una di Lepidotteri. Merita sottolineare che le specie parassite, nonostante siano confinate tra gli olometaboli, risultano smisuratamente più numerose di quelle predatrici che invece sono diffuse nell'ambito dell'intera classe degli esapodi. Price (1980), con riferimento alla entomofauna inglese, ha calcolato che mentre il nume-

ro medio di forme predatrici di insetti comprese nelle 10 famiglie di maggiore estensione è pari a 45, quello delle specie parassite incluse in altrettante famiglie sale a ben 489. Ciò rappresenta la conseguenza di un eccezionale adattamento alle "infinite" specie ospiti.

Il piccolo ordine degli Strepsitteri comprende esclusivamente forme entomofaghe, aventi però la prerogativa di lasciare in vita gli ospiti, anche se variamente menomati, soprattutto nella sfera comportamentale. Per questa ragione essi sono considerati dei veri parassiti.

IV. ECTOPARASSITOIDI

1. Generalità

Lectofagia è la forma più semplice di parassitoidismo. In non pochi casi i confini con la predazione sfumano ed inoltre, più in generale, i rapporti delle larve ectoparassite con l'ospite non differiscono molto da quelli delle larve predatrici con le loro vittime. La principale differenza tra le due categorie di entomofagi consiste nel fatto che le prime, di solito, abbisognano di un solo grosso individuo dell'ospite, che consumano piuttosto lentamente, mentre le seconde ne richiedono numerosi piccoli, anche migliaia pro capite, che distruggono in rapida sequenza.

L'eventuale ricerca di ulteriori ospiti, da parte della larva ectoparassita, è resa difficile dalla sua apodia, con conseguente scarsa capacità locomotoria; tuttavia in ambienti favorevoli, quali le mine scavate in organi vegetali da fitofagi gregari, le larve di certe specie di Imenotteri Terebranti, e quindi appartenenti ad un raggruppamento di classici parassitoidi, aggrediscono più individui dell'ospite.

Pure sperimentalmente si è potuto ottenere lo sviluppo completo di larve ectofaghe, infeudate a singole vittime di grande mole, offrendo loro in alternativa numerose piccole vittime, anche appartenenti a un gruppo sistematico diverso. Del resto, già in natura, le larve di certe specie ectofaghe utilizzano, della medesima specie di vittima, o un solo individuo ovvero più individui, secondo le loro dimensioni. Indicativo al riguardo è il caso di certi Pteromalidi che parassitizzano femmine di Coccidi o, in alternativa, predano le loro uova.

Come sono incerti i limiti tra predazione ed ectoparassitoidismo, così lo sono anche quelli tra ecto- ed endoparassitoidismo. D'altronde è questo il destino di tutte le categorie istituite dall'uomo a scopo conoscitivo, in una natura che non fa salti ma che è un continuum. Si conoscono infatti specie le cui larve si comportano come endofaghe nelle prime fasi dell'accrescimento, per divenire successivamente ectofaghe, e, per quanto meno comunemente, anche viceversa. L'endofagia può interessare solo il primo stadio larvale, ovvero estendersi fino alle soglie dell'ultima età quando la larva fuoriesce, passando così da una fase trofica sostanzialmente plasmofaga ad una sarcofaga distruttiva, per completare lo sviluppo sull'ospite oramai soccombente. Tra i Terebranti, tale cambiamento comportamentale si accompagna alla acquisizione di un apparato tracheale polipneustico, che consente un tasso respiratorio assai più elevato, rispetto alla precedente condizione apneustica, e quindi un metabolismo più intenso necessario per giungere alla maturità larvale.

2. Ospiti

I parassitoidi ectofagi si sviluppano, nella maggior parte, a spese di ospiti localizzati in microambienti confinati, nei quali le loro delicate larve "nude" possono godere di una certa protezione rispetto ai fattori ambientali avversi. Così essi attaccano forme fitofaghe minatrici dei più vari organi vegetali, ovvero viventi entro galles, foglie accartocciate, ed anche riparate entro ricoveri propri quali bozzoli, follioli (come le Diaspidine tra i Coccidi) e perfino celle pedotrofiche di Vespoidei, Sfecoidi e Apoidei. Per determinate specie endofite, gli ectoparassitoidi possono essere gli antagonisti più diffusi e più importanti, come accade, ad esempio, per vari Coleotteri Scolitidi nonchè per le forme galligene su quercia. Per altri insetti endofiti invece, come certi fillominatori (Askew, 1975), le due categorie degli endo- e degli ectoparassitoidi pressochè si equivalgono.

Un ambiente del tutto particolare è quello offerto dai pupari dei Ditteri Ciclorrafi: la larva parassita si evolve come ectofaga sulla eopupa o sulla pupa strettamente incapsulata dal pupario, venendosi così a trovare in una situazione in certo qual modo intermedia tra ecto- ed endofagia.

Vengono inoltre colpite forme viventi nel terreno e persino nelle cellette larvali di certi Imenotteri sociali, nonchè insetti caratterizzati da una naturale immobilità.

Sono attaccati esternamente anche parassiti primari, in particolare se endofagi. In questo caso l'iperparassita, che appartiene ad una delle tante famiglie di Terebranti, ovidepone, secondo la specie, sulla larva del parassita primario localizzata entro l'ospite, per cui in definitiva esso "beneficia" della protezione offerta dalla vittima di base. Per questo motivo tali iperparassiti sono stati definiti pseudo-endofagi (Viggiani, 1977), al pari dei parassiti primari evolventisi su pupe di Ditteri Ciclorrafi racchiuse nel pupario. Altre specie di iperparassiti depongono invece entro il parassita primario e le larve si comportano da endofaghe nel medesimo; altre ancora vivono dapprima come endofaghe ed in seguito come ectofaghe. Comunque, a meno che l'iperparassita non attacchi forme ectofaghe, comportandosi anch'esso allo stesso modo, le larve degli iperparassiti finiscono sempre con l'evolversi in microambienti riparati. Vi sono poi numerose specie, come ad esempio molti Eupelmidi, che possono svilupparsi sia come parassiti primari che secondari in relazione all'ospite disponibile; nel primo caso si comportano come endofagi, nel secondo caso da ectofagi. In definitiva però la differenza è più apparente che reale, visto che comunque si trovano nell'emocele dell'ospite di base.

L'esistenza di iperparassiti endofagi, e quindi doppiamente racchiusi nella vittima, trova forse una sua giustificazione nel fatto che le reazioni immunitarie dell'ospite sono tanto più deboli quanto minore è la distanza sistematica e fisiologica tra i due partner. Comunque, per un approfondito esame dei complessi rapporti che si instaurano in queste simbiosi a 3 simbionti e sull'evoluzione del parassitoidismo secondario, si confronti Sullivan (1987).

Va poi precisato che, nel caso di forme nemiche di Imenotteri costruttori di nidi pedotrofici, sovente l'entomofago, sia esso terebrante o più frequentemente aculeato, sconfinava nel cleptoparassitismo. Così accade, ad esempio, tra certi Icneumonidi e Gasteruptionidi i quali depongono le uova su quelle di Vespoidei o

di Apoidei, ovvero sulle loro larve; distrutte queste ultime, gli entomotagi passano a consumarne le provviste accumulate, tanto se rappresentate, come nel primo caso, da insetti paralizzati, quanto, come nel secondo, da pani di polline e miele. Tra gli Aculeati, i Sapigidi ovidepongono nelle celle degli Apoidei solitari, e spesso proprio sull'uovo del legittimo proprietario. La larvetta neonata lo succhia, dopo di che compie l'intero accrescimento sulle cibarie accumulate, non comportandosi quindi da entomofago.

Per inciso, è opportuno specificare che vi sono cleptoparassiti non legati ai costruttori di nidi pedotrofici ma che attaccano parassitoidi normali. Essi infatti divorano l'uovo o la larvetta del parassitoide localizzati sull'ospite, quindi si nutrono a spese di quest'ultimo. Un rapporto siffatto finisce, per gradi, con lo sconfiggere nell'iperparassitismo.

A spese degli insetti endofiti si sviluppano soprattutto i Terebranti che, grazie al loro ovopositore altamente specializzato, possono perforare in profondità i tessuti vegetali, anche se assai resistenti, in modo da raggiungere gli ospiti occultati. Così femmine, in grado di trapanare organi delle piante e pungere gli ospiti per nutrirsi, e addirittura per saggiarne l'idoneità, finiscono, in occasione dell'ovideposizione, con l'usare la terebra semplicemente per collocare l'uovo sul loro corpo.

Ai danni delle specie ipogee si evolvono specialmente, tra gli Imenotteri, gli Aculeati. Le femmine, in quanto prive di ovopositore, non sono in grado di raggiungere forme endofite, ma, scavando nel terreno, possono aggredire ospiti viventi liberamente nel sottosuolo ovvero racchiusi entro celle pedotrofiche.

In conclusione, l'ectoparassitoidismo tende a manifestarsi soprattutto a carico di ospiti contraddistinti da scarsa o nulla mobilità, sia essa naturale ovvero procurata dallo stesso parassita, e viventi in microambienti protetti epigei ed ipogei, ivi comprese le strutture protettive elaborate dallo stesso ospite quali follicoli, bozzoli, pupari, ecc. Da notare che l'immobilità da sola spesso non è una caratteristica sufficiente, com'è dimostrato, ad esempio, dalle forme oofaghe che sono tutte endofaghe, a meno che le uova non siano racchiuse entro ooteche. Similmente tra gli antagonisti dei Coccidi, le specie ectofaghe assumono particolare importanza a carico delle Diaspidine le quali, oltre ad essere immobili, sono anche bene occultate sotto un complesso scudetto.

In relazione a quanto sopra, gli insetti olometabolici avendo stadi preimmaginali spesso inermi e protetti, anche in quanto endofiti, sono attaccati dagli ectoparassitoidi in misura molto maggiore rispetto agli eterometaboli che generalmente hanno invece, ad esclusione di pochi gruppi, stadi giovanili mobili e liberi come gli adulti.

Va in generale tenuto presente che gli ospiti viventi in microambienti protetti, idonei per lo sviluppo di forme ectofaghe, sono altresì largamente attaccati, e non di rado addirittura in misura maggiore, da parassiti endofagi. In altri termini, il fatto che l'ospite sia endofita, o comunque occultato, non significa automaticamente che i suoi parassiti siano ectofagi; evidentemente è importante, al riguardo, anche il gruppo sistematico di appartenenza dell'entomofago coinvolto. Comunque gli Imenotteri ectofagi insidiano, in larga maggioranza, ospiti protetti. Vivendo le loro larve esternamente, il fenomeno parassitario risulta enormemente semplifica-

to, pure raggiungendo lo stesso risultato finale conseguito anche dalle forme endofaghe, e cioè la distruzione delle vittime.

Oltre ad ospiti protetti, vengono colpiti dagli ectoparassitoidi, sebbene in misura molto minore, anche insetti menanti vita libera. Comunque l'ospite viene sempre parzialmente o completamente paralizzato, in modo da renderlo inoffensivo nei riguardi dell'uovo e delle larvette ectofaghe, ed in ogni caso per impedirne la muta con conseguente rigetto, assieme all'esuvia, degli stadi giovanili dello stesso antagonista. Così si comportano vari Terebranti ma, soprattutto, gli Aculeati impossibilitati a ovideporre entro il corpo dell'ospite. L'immobilità quindi, naturale o procurata che sia, è una caratteristica indispensabile per gli ospiti delle larve ectofaghe, vista la loro struttura del tutto simile a quella delle forme endofaghe e le precarie condizioni in cui si trovano a vivere.

Come si è accennato, non è scontato che l'ospite protetto sia in prevalenza perseguito da ectoparassiti. Ad esempio, delle 14 specie più comuni di Terebranti antagonisti del Piralide endofita *Ostrinia nubilalis* Hb., ben 10 sono endofaghe e solo 4 ectofaghe (cfr. Baker et alii, 1949). Ciò non toglie che in altri casi, come quello dei Coccidi Diaspidine, gli ectoparassitoidi siano gli antagonisti più importanti (Rosen e De Bach, 1990).

I parassiti ectofagi possono raggiungere elevati livelli di polifagia; la stessa specie è in grado di attaccare ospiti appartenenti a famiglie e, addirittura, a ordini diversi, accomunati però dal fatto di vivere occultati (vedi, ad es., *Bracon melitor*, Tillman e Cate, 1989). La scelta dell'ospite, da parte di questi entomofagi, è infatti effettuata più su base biocenotica che su base sistematica, a differenza di quanto si verifica per la generalità degli endofagi. Nei microambienti chiusi, certe larve ectofaghe possono assalire indifferentemente qualsiasi insetto vi si trovi, finendo così col comportarsi anche da iperparassite e persino da autoparassite, come ha veduto Askew (1971) per alcuni Calcidoidei evolventisi in galle di Cinipidi. Talora, poi, le larve ectofaghe possono adattarsi alla zoonecrofagia e persino alla zoosaprofagia, anche se in tali contingenze il loro accrescimento è spesso stentato. Peraltro, nei riguardi di vari parassitoidi, si è appurato che l'ospite non deve necessariamente, di partenza, essere vivo; così le femmine di certi Pteromalidi ectofagi uccidono l'ospite durante il processo di ovideposizione, per cui le loro larve si trovano obbligatoriamente a vivere, almeno da un certo momento in poi, su vittime addirittura in via di decomposizione. Per il vero ciò accade anche in forme endofaghe, come in certi *Trichogramma* che possono svilupparsi altrettanto bene sia in uova vive che morte, e magari preventivamente devitalizzate dalle stesse femmine prolificanti.

Per quanto concerne gli s t a d i a t t a c c a t i, le forme ectofaghe preferiscono di norma quelli avanzati, spesso larve dell'ultima età o addirittura mature, magari imbozzolate e persino le pupe evoiche, limitatamente a quelle exarate (le obtecte, a causa dei loro tegumenti sclerificati, risultano difficilmente aggredibili dall'esterno), e cioè stadi relativamente quiescenti e con tegumenti molli. Sono comunque escluse le uova. Un caso particolare è rappresentato, come si è detto, dai pupari dei Ditteri Ciclorrafi. Poichè i relativi antagonisti si sviluppano solo al loro interno, sovente vengono indicati indiscriminatamente come endofagi. In realtà le larve di varie specie vivono sopra le eopupe o le pupe e pertanto sono

ectofaghe, essendo il pupario una struttura protettiva analoga ad un bozzolo, anche se di origine diversa.

In generale le larve ectoparassite attaccano decisamente la vittima appena sgusciate dall'uovo. Ora è interessante rilevare che talvolta, nel caso di forme nemiche di costruttori di nidi pedotrofici, l'assalto della larveta, nata dentro la cella ma distante dal suo partner, può essere rinviato al momento in cui questo abbia raggiunto la maturità, come accade per certi Crisididi (cfr. Grandi, 1961). Tale fenomeno ripropone una situazione propria di molti endoparassitoidi ove, però, vi sono intime relazioni fisiologiche con l'ospite.

In taluni sistemi si è notato, anche in riguardo ai Terebranti ectofagi, una forte tendenza a deporre uova femminili sugli ospiti di maggiore taglia, in rapporto alle superiori esigenze trofiche di tale sesso. Questa scelta è in relazione al fatto che l'ospite, una volta contaminato, non è più in condizioni di procedere nell'accrescimento. Non solo vengono generalmente scartati ospiti troppo piccoli ma, nel caso di forme gregarie, la femmina ha cura di rapportare, con buona approssimazione, il carico di uova alla mole dell'ospite. Per gli endoparassitoidi vi è invece maggiore tolleranza, dato che gli ospiti, dopo la contaminazione, possono compiere mute e crescere anche enormemente.

Nella categoria degli ectoparassitoidi vengono spesso incluse forme nemiche di uova, non singole bensì riunite o racchiuse in ooteche, come nel caso classico degli Evaniidi infeudati a quelle dei Blattodei. Data la pluralità delle vittime, alcuni Autori qualificano siffatte forme oofaghe come predatrici; altri, ritenendo l'ooteca come ospite unitario, li considerano invece quali parassitoidi. Poichè in ogni caso, le larve all'interno dell'ooteca si nutrono delle varie uova esternamente, eccettuato quello investito dalla contaminazione, esse vengono considerate quali forme ectofaghe. A spese delle medesime ooteche si evolvono anche parassitoidi gregari con comportamenti simili.

3. Modalità di attacco

Le femmine degli Imenotteri ectoparassiti depongono le uova sopra o sotto il corpo dell'ospite, ovvero nelle sue immediate vicinanze, pure avendo, qualora Terebranti, la possibilità di collocarle nel suo lacunoma, tanto più che ne perforano il tegumento per paralizzarlo. Le diverse modalità variano con le specie ma possono essere seguite anche nell'ambito della medesima specie; comunque sono sempre in relazione con l'ambiente di vita dell'ospite. Se questo si muove liberamente all'aperto, le uova vengono incollate o addirittura ancorate al suo corpo, se invece è confinato in microambienti protetti esse sono semplicemente posate sui suoi tegumenti ovvero poste in prossimità.

In non pochi casi, dunque, le larvette neonate devono mettersi alla ricerca, come fanno quelle predatrici, dell'ospite e, sebbene si trovino in microambienti particolarmente favorevoli, non di rado soccombono tra i detriti senza riuscire a raggiungerlo. I loro movimenti sono infatti molti lenti anche quando siano provviste di pseudopodi.

Per quanto riguarda la positura assunta dalla femmina durante la contaminazione diretta, è interessante rilevare che negli Afelinidi, a sviluppo larvale sesso-

differenziato, essa si pone a lato dell'ospite per deporre un uovo aploide sotto di esso, mentre vi sale sopra per iniettare un uovo diploide nel suo corpo. Come già riferito, dal primo fuoriesce una larva maschile ectofaga, mentre dal secondo sguscia una larva femminile endofaga.

Allo scopo di procedere indisturbata nella ovideposizione e, nel contempo, preservare dalla reazione meccanica del malcapitato uova e giovani larvette, che, apode ed inermi come sono, appaiono poco adatte a vivere in superficie, la femmina, prima di deporre l'uovo, paralizza parzialmente o completamente l'ospite, con una o più punture dell'aculeo o della terebra, talora anche lo uccide, secondo il gruppo sistematico del parassitoide. Tale operazione viene di regola effettuata anche quando non sembrerebbe indispensabile, e cioè quando l'ospite, oltre che confinato, risulta per natura pressochè inerme, in quanto allo stato di pupa o perchè privo di zampe o addirittura catametabolico, come nel caso delle femmine delle Diaspidine. La paralisi viene inizialmente provocata dalla madre mediante l'iniezione, magari ripetuta più volte in breve tempo, dei secreti della ghiandola del veleno, e mantenuta, in seguito, ad opera della stessa larveta ectofaga. Il veleno agisce in modo specifico a livello delle piastre neuromuscolari, inattivando la muscolatura somatica ma non quella viscerale. Che la paralizzazione sia indispensabile è dimostrato dal fatto che quegli ospiti, su cui la femmina ovidepone ma che erroneamente non ha punto, distruggono facilmente l'uovo o ne allontanano la larveta facendola morire d'inedia (Taylor, 1937). Nei casi in cui l'uovo è posto nelle vicinanze dell'ospite, la femmina può non paralizzarlo, ed è allora la larveta neonata che, trovatolo, in breve lo immobilizza con secreti emessi a livello dell'apparato boccale.

Le femmine dei Terebranti ectofagi, pur essendo non di rado fornite di un veleno potente come quello degli Aculeati, spesso paralizzano l'ospite solo leggermente per cui questo, anche qualche minuto soltanto dopo l'iniezione, può riprendere la sua attività. In tali casi, l'uovo è fissato saldamente sul corpo dello sfortunato o con secreti collosi, ovvero mediante un breve peduncolo, o addirittura con una sorta di àncora a due bracci inseriti nel tegumento, come accade ad esempio negli Ictoneumonidi Trifonine e in certi Eulofidi. Simili strutture possono garantire la permanenza dell'uovo sul corpo dell'ospite anche durante l'eclissi (Flanders, 1973). Comunque le uova sono tendenzialmente localizzate in zone del corpo, quali il torace, ove sono difficilmente raggiungibili dalle mandibole dello stesso ospite. Appena la larva schiude, ne incide il tegumento a livello di aree membranacee, dopo di che l'ospite cessa definitivamente ogni attività. Quindi alla iniziale paralisi temporanea, provocata dalla femmina prolificante, si affianca e segue quella permanente indotta dalle stesse larve, che immettono secreti salivari e/o stomodeali nella ferita di nutrizione e che progressivamente, con la loro attività trofica, indeboliscono l'ospite, quando addirittura non l'uccidano nei tempi brevi (anche meno di una giornata). È infatti necessario che esso, oltre a non agitarsi, non compia la muta, rigettando in tal modo, assieme alla propria esuvia, anche le uova o le giovani larvette dell'entomofago. Nei Calcidoidei nemici di larve si può osservare come il comportamento delle madri sia diversificato secondo che si tratti di forme ectofaghe o di forme endofaghe; nel primo caso esse paralizzano l'ospite, anche con numerose punture, mentre nel secondo

se ne astengono, non correndo ovviamente uova e larvette il rischio di essere ributtate.

Le femmine degli Aculeati, che di solito paralizzano l'ospite in misura assai più spinta, spesso si limitano semplicemente ad adagiare l'uovo sul suo corpo. Esse, mancando di ovipositore, per raggiungere ospiti occultati ricorrono a varie tecniche. Nel caso di larve protette entro bozzoli, vi aprono un pertugio utilizzando l'apparato boccale, come fanno ad esempio i Cleptidi; nel caso di ospiti ipogei, si infossano direttamente nel terreno, come fanno Scoliid e Tifiidi persecutori di larve di Scarabeidi. Le femmine di alcune specie appartenenti a quest'ultima famiglia, in relazione a tale comportamento, tendono addirittura a perdere le ali. Sempre in riguardo ai Tifiidi, merita di segnalare che i fenomeni di competizione vengono preventivamente risolti dalla stessa madre che, prima di procedere alla ovideposizione, effettua sull'ospite, con le mandibole, una sorta di "massaggio", spazzando via, o uccidendo, uova e larve di ectoparassitoidi eventualmente presenti.

Recentemente si è scoperto (Coudron et alii, 1990) che certi Terebranti Eulofidi ectofagi, anziché emettere secreti paralizzanti, iniettano sostanze inibitrici della muta. Le larve colpite continuano a muoversi, a nutrirsi ed a crescere con le uova del nemico attaccate sul dorso, ma poi non sono in grado di esuviare, salvando così dal rigetto l'antagonista.

I rari parassitoidi appartenenti agli ordini dei Coleotteri e dei Lepidotteri sono tutti ectofagi. Essi depongono in ambienti più o meno lontani dall'ospite, che viene raggiunto grazie alle larve di I età, generalmente di tipo triungolino nei Coleotteri e di tipo polipodo nei Lepidotteri.

Al pari dei parassitoidi endofagi, gli ectofagi possono essere, secondo la specie, solitari o gregari. Va aggiunto che, almeno per certi Apocriti (cfr., ad es., van Lenteren e De Bach, 1981), si è potuto dimostrare che le femmine di forme sia solitarie che gregarie sono in grado di riconoscere gli ospiti già parassitizzati, non solo in base alla presenza di feromoni marcatori esterni, ma persino interni (inserendo la terebra), e di procedere o meno alla deposizione delle uova e di regolarne il numero sullo stesso ospite.

4. Caratteristiche delle larve

Le larve ectofaghe, come le endofaghe, sono generalmente apode, biancastre e con tegumenti molli. Fanno eccezione quelle degli Epipiropodi, unica singolare famiglia di Lepidotteri parassiti entomofagi, che sono polipode in tutti gli stadi, anche se con zampe e pseudozampe notevolmente ridotte. Si discostano dalla norma altresì le larve di I età dei Coleotteri ipermetabolici a contaminazione indiretta, che sono oligopode, parzialmente corazzate da placche sclerificate ed assai agili, note come triungolini. Su di essi grava il compito di trovare gli ospiti, spesso dispersi nell'ambiente e lontani dal luogo ove sono sgusciati. Raggiuntili, cominciano subito a nutrirsi; con la prima muta acquistano tegumenti membranacei e perdono praticamente le zampe, assumendo una facies tipica da larva parassita.

Negli Imenotteri le larve di I età hanno capo robusto e sclerificato, con mandibole a forma di lungo uncino, utile per realizzare una forte presa sull'ospite. Nei

Terebranti, che paralizzano il partner solo temporaneamente, esse presentano strutture, quali spine localizzate all'estremità caudale, che le ancorano saldamente ai corion a loro volta incollati tenacemente sul tegumento. Comunque, in generale, un aggancio più o meno valido con la vittima viene realizzato in tutti gli stadi mediante l'apparato boccale, anche se esso tende progressivamente a ridursi col progredire delle età. A questo proposito vale la pena di rilevare che, nei casi di competizione tra larve ectoparassite, prevalgono quelle giovani proprio perchè dotate di mandibole più sviluppate. Per le forme endofaghe invece, ove l'eliminazione dei concorrenti in soprannumero avviene per "soppressione fisiologica", anzichè con mezzi meccanici, gli stadi vincenti sono quelli più avanzati.

Una delle caratteristiche più evidenti delle larve ectofaghe è la presenza, nella generalità delle specie, di spiracoli tracheali aperti fin dal I stadio, essendo tali larve esposte in permanenza all'aria; esse pertanto respirano come gli insetti terrestri. Tuttavia il numero degli stigmi può aumentare in occasione delle mute, passando da una iniziale condizione oligopneustica, con 4 paia di spiracoli, ad una polipneustica con 8-9 paia nell'ultima, e sovente anche penultima, età.

Veramente straordinario è il caso degli Afelinidi cosiddetti eteronomi, caratterizzati da una dicotomia comportamentale delle femmine, accompagnata da un dimorfismo sessuale delle larve, non solo a livello morfologico ma anche etologico e fisiologico: quelle maschili ectofaghe, provenienti da uova aploidi deposte sul corpo dell'ospite, hanno apparato tracheale pneustico anche nei primi due stadi; quelle femminili endofaghe, originate da uova diploidi deposte nel corpo dell'ospite, sono invece apneustiche nei suddetti stadi. Per inciso si rileva come il caso di questi Terebranti offra un'occasione eccezionale per un confronto tra gli adattamenti degli ecto- e degli endoparassitoidi, visto che tale divaricazione si verifica proprio nell'ambito di una medesima specie e coinvolge anche le uova (quelle maschili sono peduncolate per un'adeguata fissazione all'esoscheletro dell'ospite).

I tegumenti appaiono piuttosto esili e delicati, ma a ciò viene posto rimedio vivendo in microambienti particolarmente protetti. Essi sono spesso forniti di numerosi peli sensoriali e "ambulacrali", di solito assenti o ridotti nelle larve endofaghe.

L'attività trofica consiste, in pratica, in una sorta di suzione dei liquidi dell'ospite, verosimilmente accompagnata da fenomeni di parziale digestione extraintestinale dei visceri, come del resto fanno pure le forme endofaghe che finiscono col fluidificare gli organi interni della vittima. In vari casi alla suzione può seguire, appena l'ospite è morto, un vero e proprio divoramento che lascia salve solo le parti sclerificate. La distruzione della vittima si compie in tempi assai brevi, anche 5 giorni soltanto, pure per individui di notevole taglia, quasi avvenisse una sorta di travaso dei materiali della vittima al suo antagonista.

5. Rapporti con l'ospite

Vivendo sul suo corpo, i rapporti fisiologici della larva parassita con il partner sono estremamente semplificati. È naturale quindi che gli ectoparassitoidi siano tendenzialmente polifagi, ed in misura maggiore e più generalizzata rispetto alle forme endofaghe. Per essi infatti l'ospite si riduce semplicemente ad una fonte di

cibo, come lo sono le prede per i predatori, tale quindi da non condizionarli più di tanto. Per di più esso è in varia misura paralizzato, incapace di compiere mute e quindi con ritmo fisiologico ridotto all'essenziale. Durante l'attività trofica, i visceri dell'ospite vengono progressivamente liquefatti, per cui la larva ectofaga può suggerire tutto il contenuto della vittima, attraverso la minuta puntura praticata nel tegumento con le mandibole, senza doversi spostare sul suo corpo.

Va osservato che non potendo l'ospite crescere dopo l'avvenuta contaminazione, in quanto paralizzato, la larva entomofaga dispone generalmente di una fonte di cibo ben definita, cioè non suscettibile di incrementi nel corso della simbiosi. Una situazione assai simile, almeno in riguardo alla quantità delle risorse trofiche se non alla loro qualità, si prospetta anche per gli endoparassiti quando attaccino stadi afagi quali le uova e le pupe.

Un rapporto così semplice con il partner consente, in certe specie, il passaggio della larva parassita da un ospite all'altro, qualora si tratti di forma minatrice gregaria di piccola taglia. C'è da chiedersi se si debba ritenere un simile entomofago, facente parte di famiglie tipicamente parassite, quale predatore, considerando come caratteristica imprescindibile, per la distinzione fra le due categorie di entomofagi, il criterio della unicità e della pluralità delle vittime. La realtà è che le differenze fra predatori e parassitoidi ectofagi sono molto sfumate, essendo entrambe le categorie, come si è detto, contraddistinte dalla mancanza di veri rapporti fisiologici con i partner. In ogni caso, però, la femmina dell'ectoparassitoide si contraddistingue per il fatto di porre maggiore cura nella ovideposizione, localizzandola strettamente, ed inoltre preparando in modo adeguato le grosse vittime alle necessità di una prole inetta. Va aggiunto che, almeno in certe specie, essa sembra tenere conto della taglia dell'ospite, visto che la sex ratio ne è decisamente influenzata, nel senso che dagli ospiti più piccoli sfarfallano maschi.

Pluralità di vittime si verifica anche per le specie viventi a spese di uova racchiuse in ooteche. Così le femmine degli Evaniidi, citati nel paragrafo precedente, ovidepongono all'interno di un singolo uovo, ma la larveta, dopo averlo ben presto svuotato, passa a distruggere le altre in qualità di ectofaga.

Ma a dimostrare inequivocabilmente la scarsa specializzazione degli ectoparassitoidi nei riguardi delle loro vittime, vi sono i comportamenti esibiti da certe specie in microambienti chiusi popolati da forme diverse di entomi; le loro larve infatti possono aggredire i vari componenti della biocenosi e mostrare addirittura costumi da zoonecrofagi e zoosaprofagi.

Un adattamento davvero eccezionale è quello proprio dei Driinidi ectoparassitoidi di ninfe e di adulti di Rincoti Auchenorinchi, e cioè di Omotteri assai vivaci menanti vita libera. La paralizzazione è temporanea, ma la larva ectofaga può restare saldamente ancorata all'ospite che, ripresosi dopo la puntura, continua la sua attività, essendo avvolta da una sorta di sacco costituito dalle proprie esuvie impilate.

Il ritmo di sviluppo delle larve ectofaghe è eccezionalmente rapido, e sovente assai più di quello delle larve endofaghe. Ciò dipende non solo dalla maggiore efficienza del loro apparato tracheale, che essendo pneustico consente un metabolismo più intenso, ma anche dal fatto che, vivendo sul corpo dell'ospite, non ne subiscono i condizionamenti fisiologici, come accade invece per molte larve endo-

faghe. Così, su una sola generazione dell'ospite, frequentemente si svolgono due o più generazioni dell'ectoparassitoide (addirittura 6 per *Metaphycus helvolus* su *Saissetia oleae*!). La durata della vita larvale tende infatti ad essere più breve, ed anche sensibilmente, rispetto a quella pupale.

Tuttavia anche in certi sistemi ospite-parassita, in cui quest'ultimo è ectofago, può manifestarsi una certa regolazione nel ritmo di sviluppo. Tra le forme che attaccano costruttori di nidi pedotrofici, sovente la larva può divorare, oltre al legittimo proprietario ancora giovane, parte delle sue provviste; ma spesso i Crisididi evitano simile pasto attendendo che la propria vittima abbia raggiunto una certa mole, prima di iniziare l'attività trofica a sue spese.

Va ancora rilevato che, al pari di quelle degli endoparassitoidi, le larve ectofaghe defecano soltanto dopo avere raggiunto la maturità.

È opportuno infine sottolineare che, limitatamente agli Apocriti, siano essi ectofagi o endofagi, all'attività "predatrice" delle larve si aggiunge, a carico delle medesime specie di vittime, quella propria degli adulti. Le femmine, infatti, si procurano gran parte delle proteine necessarie per la vitellogenesi, pungendo (Terebranti) ovvero mutilando (Apocriti) le vittime per suggerne l'emolinfa che sgorga.

6. Distribuzione nel sistema

Oltre a rapportarle all'ambiente di vita degli ospiti, l'ectofagia e l'endofagia vanno considerate in relazione al gruppo sistematico dei parassitoidi. Negli ordini scarsamente impegnati in tale attività, le larve sono tutte ectofaghe. Così accade tra i Coleotteri, che sono orientati verso la predazione in numerose famiglie, nonché tra i rari parassitoidi compresi nell'ordine tipicamente fitofago dei Lepidotteri. Peraltro in tali gruppi i tentativi, oltretutto assai modesti, verso un adattamento alla vita parassitaria si sono arrestati nelle prime fasi.

Viceversa tra i Ditteri, ove si contano varie famiglie di parassitoidi (oltre che di veri parassiti a carico di vertebrati) di grande importanza, le larve sono praticamente tutte endofaghe, nonostante l'uovo sia deposto solo di rado nel corpo dell'ospite. Esse infatti, data la loro particolare forma tendenzialmente subconica, appaiono del tutto inidonee a vivere in superficie; per di più le femmine prolificanti non sono in grado di intervenire sugli ospiti, come fanno quelle degli Apocriti, per deprimerne le reazioni meccaniche di difesa. D'altro canto le larve dei Ditteri finiscono con l'indebolire seriamente l'ospite soltanto dopo avere raggiunto fasi più o meno avanzate della terza ed ultima età.

Infine nello sterminato mondo degli Imenotteri Apocriti le forme ectofaghe sono largamente confinate nella sezione degli Aculeati, ove sono infatti tutte tali. Le loro femmine, in quanto prive di ovopositore, non possono ovideporre entro l'ospite; orbene la localizzazione dell'uovo già indica, di solito, quale sarà il comportamento della larva che ne sguscierà. Più in generale, la mancanza di un organo tanto importante per un parassitoide, qual'è l'ovopositore, limita enormemente il campo d'azione delle femmine, che non solo non possono iniettare le uova nel corpo dell'ospite, ma nemmeno contaminarlo direttamente qualora riparato in microambienti chiusi. Anche per l'host feeding, praticato generalmente dalle femmine

degli Apocriti, nel caso degli Aculeati si ricorre, in mancanza della terebra, a tecniche alquanto rudimentali, quali l'incisione mediante l'apparato boccale dei tegumenti dell'ospite ovvero l'amputazione di un arto, per lambire l'emolinfa che geme dalla ferita.

Nella vastissima sezione dei Terebranti, composta in grande prevalenza da forme endofaghe, figurano alcune sottofamiglie e varie tribù comprendenti in varia misura, od anche esclusivamente, specie ectofaghe. Tali raggruppamenti appaiono infeudati a categorie di vittime sistematicamente omogenee o, quanto meno, aventi comportamenti simili (forme endofite o comunque occultate). Tuttavia in molti casi non si riscontra una precisa corrispondenza tra sistematica a questi livelli e modalità di vita delle larve parassite; tale discrepanza può manifestarsi addirittura nell'ambito dello stesso genere e persino all'interno della medesima specie, come accade, in relazione al sesso, tra gli Afelinidi dove ad uno maschio ectofago si accompagna una femmina endofaga.

Va rilevato che i Terebranti ectofagi possono paralizzare gli ospiti anche con la stessa intensità degli Aculeati. Del resto il veleno che essi iniettano può essere altrettanto potente, come ha dimostrato Beard (1978) in riguardo a certi Braconidi. Naturalmente il potere tossico del veleno non ha un valore assoluto, ma va rapportato al ricevente; così, accanto a specie che quasi non ne risentono, ve ne sono altre, all'opposto, che addirittura soccombono poco dopo la puntura. Tutte queste forme sono escluse dalla lista degli ospiti di quei determinati parassitoidi.

7. Vantaggi e svantaggi dell'ectofagia

Rispetto all'endoparassitoidismo, un primo aspetto positivo del suddetto modo di vita consiste nel fatto che, vivendo esternamente al corpo dell'ospite, le larve parassite sfuggono alle possibili reazioni di difesa emocitaria di quest'ultimo.

Un altro grande vantaggio riguarda il problema della respirazione che, restando le larve ectofaghe all'aperto, rimane automaticamente risolto. Così il loro sviluppo non subisce i condizionamenti derivanti da una respirazione tegumentale ed è pertanto più celere.

Un privilegio non trascurabile è poi quello di prevalere, generalmente, nelle competizioni con gli endoparassitoidi nei casi di multiparassitizzazione con i medesimi. L'esito favorevole non è però la conseguenza di un attacco diretto, condotto da una posizione privilegiata (esterna), contro le larve endofaghe, ma piuttosto dell'esautoramento dell'ospite che provoca il loro affamamento, specialmente se non hanno raggiunto uno stadio avanzato di sviluppo. Tali competizioni avvengono in particolar modo su ospiti endofiti, o comunque protetti, che attirano fortemente gli ectoparassitoidi dotati, oltretutto, di scarso potere discriminatorio. In base a queste considerazioni, si ritiene che gli ospiti endofiti siano stati inizialmente colonizzati dagli endofagi e soltanto in seguito dagli ectofagi (Askew, 1975). Comunque l'ectoparassitoidismo tende in generale a limitare i fenomeni di competizione, poichè molti parassitoidi attaccano solo insetti in movimento o in qualche modo attivi, trascurando quindi quelli paralizzati.

Di contro l'ectofagia comporta anche inconvenienti, peraltro in varia misura superati. Innanzi tutto la possibilità che le uova e le larve, site esternamente e non

protette, subiscano le reazioni di difesa meccanica dell'ospite, ovvero vengano rigettate in occasione della muta successiva alla contaminazione. Ad ovviare a simili avversità, le femmine degli Apocriti provvedono efficacemente paralizzando, in modo temporaneo o permanente, l'ospite che diviene così inoffensivo.

Altra caratteristica sfavorevole è rappresentata dalla intrinseca "fragilità" di queste larve prive di zampe, dotate di esili tegumenti ed apparentemente inermi e tuttavia destinate ad evolversi esposte sul corpo dell'ospite. Ma anche a ciò viene posto rimedio, privilegiando l'attacco a forme endofite, o comunque protette in microambienti del tutto idonei per siffatti parassitoidi.

Uno svantaggio, rispetto agli endoparassitoidi, consiste poi nel fatto che l'ospite viene paralizzato. Tale operazione, seppure indispensabile, lo riduce in pratica ad un ammasso trofico, vivente sì ma biologicamente inerte. Vengono di conseguenza a mancare quelle interazioni fisiologiche tra i due simbionti, atte a favorire la sincronizzazione dei loro cicli. Inoltre l'ectoparassitoide non può contare, a differenza dell'endoparassitoide, su un ulteriore accrescimento dell'ospite dopo la contaminazione e pertanto, in caso di scelte inadeguate da parte della madre, si possono manifestare fenomeni di nanizzazione a carico della discendenza. Ed infatti in questa categoria di entomofagi le variazioni intraspecifiche di mole appaiono particolarmente accentuate.

Come si è riferito, l'ectoparassitoidismo è ritenuto la forma più semplice e più primitiva di parassitismo protelico; essa è anche la più facile e la meno impegnativa e viene sovente mantenuta laddove la situazione, con riferimento alle modalità di vita dell'ospite, risulti favorevole.

8. Il caso degli Imenotteri zoofagi costruttori di nidi pedotrofici

La precisa collocazione di questi eccezionali Aculeati, nell'ambito degli insetti entomofagi, è abbastanza discussa. Se si tiene conto del numero di vittime (e, per di più, spesso appartenenti a specie ed a generi diversi) distrutte da una singola larva, di solito in rapida successione, dovrebbero essere considerati, nella grande maggioranza, quali predatori; solo una minima parte rientrerebbe tra i parassitoidi, come ad esempio certi Sfecidi persecutori di grossi Ortotteri e gli Ampulicidi cacciatori di Blattodei, dato che le loro larve si accontentano di una sola vittima. Se, invece, si desse particolare importanza al comportamento delle femmine prolificanti, dovremmo ritenerli tutti parassitoidi, viste le straordinarie cure elargite alla prole. A differenza dei predatori, infatti, non solo l'uovo viene di norma collocato sul corpo delle vittime, ma queste vengono anche adeguatamente paralizzate (in modo temporaneo ovvero, più spesso, permanente), proprio come accade per i parassitoidi ectofagi. Ma il comportamento delle madri va ben oltre quello esibito dai parassitoidi classici. Esse infatti prelevano, trasportano e collocano le loro vittime entro particolari strutture appositamente costruite, ovvero adattate per la bisogna, note come nidi e celle pedotrofiche. In tal modo è possibile accumulare più vittime, vive ma debitamente intorpidite, in uno stesso microambiente, a beneficio di una sola larva entomofaga, consentendone l'accrescimento anche a spese di insetti di taglia assai più piccola della propria. La durata dello sviluppo larvale è tendenzialmente breve, come nelle forme ectofaghe

standard. Si ripropone pertanto, grazie all'intervento delle femmine prolificanti, la situazione già prospettata in riguardo a certi parassitoidi ectofagi evolventisi a spese di minatori. In quest'ultima contingenza, però, è la stessa larvetta che nella mina va alla ricerca delle sue plurime vittime.

In conclusione, le opinioni degli Autori sulla qualificazione di questa particolare categoria di entomofagi, eccezionalmente impegnata nell'assicurare il destino della prole, variano: alcuni li considerano dei predatori anche se molto sofisticati, altri invece degli ectoparassitoidi. In realtà la differenza sostanziale tra le due categorie sta nel comportamento delle femmine, semplice nel primo caso e più o meno complesso nel secondo, non nel comportamento delle larve entomofaghe che appare comunque banale, da predatore anche se consumano una sola vittima. In definitiva, la particolare attività della madre serve per mettere in grado larve, fondamentalmente inadatte a catturare insetti, a vivere come predatrici a loro spese. Che in fondo si tratti di ectoparassitoidi appare chiaramente quando la vittima è unica; la differenza infatti, rispetto ad una forma ectofaga tradizionale, consiste in tutto il lavoro aggiuntivo compiuto dalla madre a scopo assistenziale, e in una più accurata deposizione dell'uovo, che viene di solito collocato sulla vittima, in una zona ben precisa secondo la specie. Inoltre, al contrario degli ectoparassitoidi "normali", quelli costruttori di nidi pedotrofici sono sempre solitari. Spesso sono le stesse femmine che prevengono ogni possibile competizione, asportando con le mandibole eventuali uova presenti sulla preda. Comunque, ad esempio, la differenza tra gli Sfecidi del genere *Larra*, persecutori di *Gryllotalpa*, ed un ectoparassitoide standard è davvero minima, dato anche che l'ospite non può essere trasportato a causa della sua corpulenza, nè viene costruita una apposita cella pedotrofica, giacendo il malcapitato nella sua stessa galleria ipogea.

Va notato che ai comportamenti altamente sofisticati dei costruttori di nidi pedotrofici, quali gli Sfecidi, si giunge per gradi. Si conoscono infatti Betilidi le cui femmine, anzichè lasciare in loco gli ospiti paralizzati, com'è regola tra gli Aculeati ectoparassiti normali, li mettono invece al riparo entro ricoveri occasionali (si badi bene: non appositamente preparati). Nel caso di certi Tifiidi nemici di larve di Coleotteri Cicindelidi, la femmina scende nel loro pozzo, paralizza con numerose punture l'ospite, vi depone sul secondo urosterno un uovo, quindi, uscita all'aperto, richiude con terra il cunicolo, similmente a certi Sfecidi che nidificano nel terreno. Anche le femmine degli stessi Scoliidi, persecutrici di larve ipogee di Scarabeidi che raggiungono infossandosi nel suolo, non di rado finiscono col trascinare l'ospite a maggiore profondità, entro una cella appositamente scavata.

Ma c'è di più; le femmine di altri Betilidi, ectoparassitoidi gregari, si mettono addirittura di guardia all'ospite superparassitizzato, per difendere la prole da intrusi fino a quando non si sia impupata. Oltre a queste cure parentali, possono manifestare anche comportamenti subsociali. Infatti, talora più femmine di questi minuti Aculeati possono ovideporre su uno stesso relativamente corpulento ospite, e così dare origine ad una sorta di cooperativa di vigilanza che ricorda vagamente le società poliginiche delle vespe. Gli Aculeati, dunque, si caratterizzano nel mondo dei parassitoidi non solo per avere tutti larve ectofaghe, ma pure per le notevoli cure praticate dalle femmine a favore della prole, cure che, nell'Ordine,

raggiungono il vertice con i costruttori di nidi pedotrofici e nelle forme subsociali e sociali.

V. ENDOPARASSITOIDI

I. Generalità

Il passaggio dalla ectofagia, comportamento sostanzialmente di tipo predatorio e primitivo, alla endofagia, che rappresenta la condizione più evoluta del parassitoidismo, richiede la soluzione di impegnativi problemi di adattamento, quali il superamento delle difese immunitarie dell'ospite, la respirazione delle larve, la sopravvivenza dell'ospite fino a fasi avanzate dell'accrescimento della larva endofaga. Secondo Achterberg (1988) il suddetto passaggio, nella sola famiglia dei Braconidi, si è verificato almeno 6 volte nel corso dell'evoluzione, partendo da forme ectofaghe evolventesi a spese di larve endofite di Coleotteri. Con riferimento agli Imenotteri Apocriti, che comprendono sia forme ectofaghe che endofaghe, si nota anche l'affinamento delle tecniche impiegate dalle femmine prolificanti; infatti, mentre le prime si limitano ad una operazione relativamente grossolana, qual'è la paralizzazione dell'ospite, le seconde intervengono in maniera più sofisticata per modificare opportunamente vari comparti della fisiologia del medesimo.

Con questa categoria di entomofagi viene compiuto un notevole tentativo verso il parassitismo. Vivendo l'antagonista all'interno del corpo dell'ospite, i rapporti fisiologici tra i due simbionti tendono ad intensificarsi; orbene è proprio il comportamento delle larve entomofaghe, e non delle femmine prolificanti, che oltretutto menano vita libera, quello che caratterizza un rapporto di tipo parassitario. Se valutassimo in via prioritaria le modalità di attacco impiegate dagli adulti, dovremmo concludere che la palma del parassitoidismo è detenuta proprio dagli Imenotteri costruttori di nidi pedotrofici (da vari Autori ritenuti invece addirittura dei predatori), mentre dovremmo relegare al rango di predatori tutti quei parassitoidi, e sono particolarmente numerosi tra i Ditteri, che hanno adottato tecniche di contaminazione indiretta.

Nell'ambito degli endoparassitoidi, le interrelazioni fisiologiche con l'ospite variano enormemente da un sistema all'altro. Vi sono infatti larve endofaghe che procedono subito nello sviluppo, qualunque sia lo stadio dell'ospite, mentre, al polo opposto, ve ne sono altre che restano più o meno inerti in attesa che esso abbia raggiunto un determinato stadio, spesso quello che segna la fine dell'accrescimento. Naturalmente fra queste due condizioni estreme si interpone una grande varietà di casi intermedi. La prima è quella dei parassitoidi a sviluppo indipendente dall'ospite; la seconda è quella propria delle forme a sviluppo dipendente. Quest'ultima rappresenta senz'altro la condizione più evoluta del parassitoidismo ed è di norma fatale all'ospite; essa, infatti, è chiaramente finalizzata a garantire al parassita il massimo di risorse trofiche. I pochi casi di sopravvivenza dell'ospite, e quindi di vero parassitismo, si verificano invece nella prima categoria.

Come in precedenza accennato, la distinzione tra parassiti ectofagi ed endofa-

gi non è sempre netta. I due modelli comportamentali possono infatti variare con lo stadio larvale (non di rado, nella stessa specie, la larva vive all'inizio entro il corpo dell'ospite ed in seguito esternamente) e col sesso, come succede in vari Afelinidi, ove le larve femminili sono endofaghe mentre quelle maschili sono ectofaghe. Le prime sono parassiti primari coccidifagi; i secondi, che al pari di tutti i maschi hanno esigenze trofiche minori, si comportano il più delle volte come iperparassiti delle femmine della loro stessa specie o di altri coo-parassiti. Per inciso, è opportuno ricordare che tale straordinario fenomeno di autoparassitismo è stato interpretato, da Zinna (1961 e 1962) e da Viggiani (1981 e 1984), come un meraviglioso meccanismo di autoregolazione numerica, delle specie entomofaghe, alle limitazioni trofiche imposte in determinate biocenosi. Comunque, per una approfondita analisi della biologia di questa interessantissima e oltremodo specializzata famiglia di Terebranti, si rimanda alla esauriente memoria di Viggiani (1981).

In alcune sottofamiglie di Braconidi le larve diventano obbligatoriamente ectofaghe solo nella fase finale, e limitatamente su ospiti localizzati in microambienti protetti; ciò può trarre in inganno nel definire il reale comportamento di un parassitoide, qualora ci si limiti ad osservare soltanto l'ultimo scorcio della vita larvale. Comunque una differenza tra ectoparassiti ed endoparassiti, che non soffre eccezioni, consiste nel fatto che mentre i primi, in vari casi, possono aggredire più vittime, i secondi si evolvono sempre ed esclusivamente a spese di un solo individuo dell'ospite.

2. Ospiti

Gli endoparassitoidi attaccano in prevalenza insetti viventi liberamente allo scoperto, senza trascurare però quelli evolutisi entro mine scavate nelle piante, o comunque variamente occultati. In generale si può ritenere che essi godano di un campo di scelta molto più ampio dei parassiti ectofagi e che siano inoltre, rispetto a questi, assai più numerosi.

Gli Imenotteri Terebranti possono raggiungere facilmente ospiti confinati, grazie all'ovopositore particolarmente adattato a questo scopo. I Ditteri invece, sprovvisti di organi perforanti, delegano alla bisogna le larvette neonate che, deposte in prossimità dell'imboccatura delle gallerie, le risalgono fino ad incontrare l'ospite. Il loro campo d'azione è però più limitato, in quanto se la cavità non comunica con l'esterno, come accade in molte galle, l'occupante resta al sicuro da ogni eventuale attacco.

Vengono colpiti tutti gli stadi, da quello di uovo a quello di adulto compresi, secondo la specie di parassita. Gli stadi immaginali sono largamente attaccati tra gli eterometaboli, e magari unitamente a quelli giovanili ai quali assomigliano, raramente invece tra gli olometaboli quando se ne escludano i Coleotteri, ordine con adulti spesso poco vivaci e comunque caratterizzati da una presa di volo macchinosa e lenta.

Per quanto riguarda la scelta dello stadio, operata dagli antagonisti larvali, va rilevato che, all'opposto delle forme ectofaghe che scelgono quelli avanzati, gli endofagi attaccano anche, e di preferenza, stadi giovanili, che, oltre ad essere più

facilmente aggredibili, dispongono anche di difese immunitarie più deboli. D'altro canto essi, dopo la contaminazione, possono compiere mute e magari crescere fino al raggiungimento della maturità e finanche dello stadio pupale, se olometaboli, e addirittura quello di adulto se eterometaboli, prima di essere sacrificati dall'endofago. Tuttavia vari Terebranti che, in relazione alla loro minuta taglia, necessitano di vittime piuttosto piccole, qualora infeudati a specie di una certa mole, iniettano all'interno delle giovani larve i cosiddetti fluidi del calice contenenti dei polidnavirus, atti a rallentarne o addirittura ad impedirne l'accrescimento. Comunque, nel complesso, con riferimento agli ospiti olometabolici, vengono attaccati tutti gli stadi larvali, salva una tendenziale esclusione per quello iniziale e per l'ultimo, qualora prossimo all'impupamento.

Quando vengono contaminati ospiti a risorse trofiche definite, come uova e pupe, la taglia, il sesso ed il livello di superparassitizzazione restano condizionati dall'ospite, a meno che le femmine non pongano preventivamente una notevole attenzione nella scelta. Peculiare è il caso delle forme oofaghe, sia con riferimento al comportamento delle femmine che spesso uccidono l'embrione, sia in riguardo alle loro larvette che non hanno da fronteggiare le reazioni immunitarie dell'ospite.

Nei suddetti casi gli endoparassitoidi si trovano, almeno in apparenza, in condizioni simili a quelle degli ectoparassitoidi per il fatto di disporre di un quantitativo di pabulum finito. Vi è però una sostanziale differenza, poiché mentre l'ospite di questi ultimi è paralizzato e al limite della sopravvivenza, i primi si evolvono in stadi, se non previamente alterati dalle femmine, contraddistinti da un eccezionale dinamismo fisiologico, tant'è vero che la loro idoneità è spesso strettamente legata all'età nel momento dell'attacco.

In generale, poi, la cerchia degli ospiti per gli endoparassitoidi è tendenzialmente assai più stretta di quella degli ectoparassitoidi, se non altro a causa delle reazioni immunitarie.

3. Modalità di attacco

Sono sfruttate tutte le tecniche disponibili, sia le due di contaminazione diretta (deposizione di uova, o assai meno comunemente di larve neonate, nel corpo o sul corpo dell'ospite) che sono quelle più largamente diffuse tra gli Imenotteri, sia le due di contaminazione indiretta (deposizione sul substrato trofico dell'ospite ovvero negli ambienti da esso frequentati) particolarmente comuni tra i Ditteri. È bene precisare subito che tra la contaminazione indiretta, praticata dai Ditteri, e quella di certi Imenotteri ectoparassiti di forme endofite vi è una enorme differenza, nel senso che la localizzazione della prole effettuata dai primi è abbastanza generica e vaga, nell'area popolata dall'ospite, mentre quella attuata dai secondi è sempre strettamente confinata in prossimità dei singoli individui.

Va sottolineato che, per i Ditteri, non vi è correlazione tra le modalità di attacco ed il successivo comportamento delle larve. Infatti, sebbene le femmine solo raramente siano in grado di deporre nel corpo dell'ospite, le loro larve sono tutte endofaghe.

Negli Imenotteri invece, ove le tecniche di contaminazione indiretta sono adot-

tate piuttosto di rado, vi è generalmente piena corrispondenza tra localizzazione delle uova e ambiente di sviluppo delle larve. Infatti se l'uovo è deposto esternamente al corpo dell'ospite, come succede di necessità negli Aculeati, la larva è ectofaga, se invece è deposto all'interno, come succede per la stragrande maggioranza dei Terebranti infeudati ad ospiti ectofiti, la larva si comporta da endofaga. Almeno tra gli Apocriti, dunque, il futuro comportamento della larva parassita è già in partenza condizionato dalle modalità di attacco seguite dalla madre. Naturalmente non mancano eccezioni anche a questa regola generale; ad esempio certi Terebranti Signiforidi, antagonisti di Diaspidine, ovidepongono internamente all'ospite ma poi le larve si comportano da endofaghe solo durante la prima età.

Con la deposizione nel corpo dell'ospite in stadi postembrionali, l'uovo viene generalmente collocato nel lacunoma, meno comunemente entro organi particolari, quali il canale alimentare, il cervello, i gangli dell'apparato nervoso centrale, le ghiandole salivari, ecc. (cfr. Flanders, 1973). In ogni caso la perforazione del tegumento avviene a livello delle membrane intersegmentali.

In generale va poi notato che la ovideposizione nella vittima, come accade per la grande maggioranza dei Terebranti, rappresenta la modalità di contaminazione più complessa ed evoluta. Non solo l'uovo viene protetto dagli agenti esterni, ma la scelta dell'ospite è più accurata e non lasciata alle "iniziative" spesso fallimentari delle larvette neonate, come accade per le specie ectofaghe che depongono nelle vicinanze dell'ospite e per quei Ditteri che abbandonano la prole negli ambienti frequentati dal medesimo.

Inoltre la femmina, tramite i sensilli chemiorecettori dell'ovopositore, può sempre saggiare certe caratteristiche chimiche dell'emolinfa del sacrificando e così evitare, nel caso di parassiti solitari, di ovideporre entro un individuo già contaminato. Ed ancora, iniettando all'interno dell'ospite, contemporaneamente all'uovo (le femmine delle forme ectofaghe compiono invece questa operazione in due tempi: prima inoculano i secreti e successivamente depongono l'uovo), i prodotti delle ghiandole del veleno, assieme ai fluidi del calice, può regolarne, tramite una caduta dell'attività trofica, il ritmo di accrescimento ovvero addirittura arrestarlo, se in ultima età, provocando la degenerazione delle ghiandole protoraciche. Inoltre i secreti elaborati a livello dell'apparato genitale femminile possono neutralizzare i meccanismi di difesa emocitaria degli ospiti, come accade per vari Ictoneuridi e Braconidi. Così, mentre le femmine degli ectofagi ricorrono ad un metodo piuttosto brutale, qual'è la paralizzazione, quelle degli endofagi operano invece un intervento sull'ospite ben più raffinato. Esso è però efficace solo su determinate specie di vittime che, proprio per questa loro sensibilità al trattamento, diventano idonee. Tra i Ditteri, la reazione immunitaria dell'ospite viene elusa, specialmente nel caso delle minutissime e particolarmente vulnerabili larvette sgusciate da uova microtipiche, mediante la loro segregazione entro questo o quel viscere, secondo la specie. In conclusione, mentre le femmine degli Imenotteri preparano accuratamente, sotto vari aspetti, l'ospite per le loro larve decisamente inette, i Ditteri lasciano risolvere quasi tutti i problemi, connessi al fenomeno parassitario, alle loro larve (Mellini, 1976) che sono in realtà perfettamente efficienti già per natura, al pari di quelle dei Ciclorrafi fitofagi.

Più in generale, per quanto concerne gli stadi attaccati, va osservato che il

campo è più ampio di quello dei classici ectoparassitoidi, dato che nessuno, da quello di uovo a quello adulto compresi, sfugge all'attacco degli endoparassitoidi.

4. Caratteristiche delle larve

Al pari di quelle ectofaghe, e per così dire a maggior ragione, visto il loro ambiente di vita, sono tutte apode, depigmentate con tegumenti esili, e praticamente inermi; inoltre rispetto a quelle, le larve endofaghe, almeno tra gli Imenotteri, mostrano una tendenziale riduzione delle mandibole e nella sclerificazione di certe strutture del cranio. Per quanto riguarda le mandibole si è notata, almeno nei Braconidi, una relazione tra il loro rimpiccolimento e l'evoluzione in senso "trofico" degli involucri embrionali.

Fanno eccezione i planidi, cioè larve di I età che, pur essendo apode, presentano le aree tergal e laterali rinforzate da placche rigide e pigmentate. Tali larve, come i triungulini che sono il loro corrispondente oligopodo, hanno il compito di prendere possesso dell'ospite, ricercandolo attivamente, ovvero restando passivamente in sua attesa. Acquisito e nutritesi, mutano in II età perdendo le loro peculiari caratteristiche per assumere la facies tipica delle forme parassite. I planidi, che sono abbastanza comuni fra i Ditteri, ove vengono utilizzati anche in certi casi di contaminazione diretta, risultano invece piuttosto rari tra gli Imenotteri.

In quest'ultimo ordine sono per contro relativamente diffuse, in alcune famiglie di Terebranti, le larve protopode. Esse, provenendo da uova oligo- o alecittiche, a segmentazione oloblastica, sono forme immature che sgusciano dall'uovo precocemente con caratteristiche morfologiche ed anatomiche di tipo embrionale. Siffatte larve-embriani, presenti unicamente tra i parassitoidi, sono ritenute particolarmente idonee a tale modello di vita. Abbisognando le uova di scarso vitello, dato che questo può essere in pratica sostituito dall'emolinfa dell'ospite in cui si trovano immerse, la fecondità delle femmine ne può risultare incrementata. Le larve protopode, così fortemente semplificate, possono sembrare un notevole adattamento morfo-fisiologico ad una vera vita parassitaria; però esse hanno una durata assai breve: con la prima muta acquistano infatti le caratteristiche normali proprie del gruppo. L'ipermetabolismo in questi parassiti appare pertanto semplicemente legata ad un precoce sguscio dell'uovo. È vero che le larve protopode si nutrono per via cutanea, ma così si comportano in I età anche certe larve "normali", specialmente quelle oofaghe. Va infatti detto, più in generale, che nelle uova dei Terebranti endofagi si riscontra una netta tendenza alla riduzione del tuorlo, in relazione alle alte qualità trofiche offerte dal microambiente in cui vengono collocate.

Uno dei principali problemi delle larve endofaghe è rappresentato dalla respirazione, immerse come sono in un mezzo liquido; esse pertanto si trovano, a questo riguardo, nelle stesse condizioni degli Insetti viventi nell'acqua. Quelle degli Imenotteri lo hanno risolto divenendo apneustiche o possedendo stigmi non funzionali nelle prime età; diventano poi oligo- o polipneustiche negli stadi avanzati quando le condizioni fisiche dell'ospite, già decisamente depauperato, consen-

tono l'accesso all'aria atmosferica ovvero lo sfruttamento delle bolle d'aria che si formano nel lacunoma per rottura delle trachee.

La respirazione, in mancanza di stigmi, avviene per diffusione dell'ossigeno e della CO₂ attraverso il tegumento che, essendo molto sottile, consente gli scambi gassosi con l'emolinfa dell'ospite; peraltro le necessità respiratorie sono abbastanza modeste, considerate le piccole dimensioni delle larve in condizione apneustica e la loro scarsa attività muscolare.

Nelle larve di prima età, che in genere sono assai più specializzate di quelle negli stadi successivi, può essere differenziata (specialmente negli Icneumonidi) a livello dell'ultimo urite, una sorta di coda a forma di lamina verticale, abbastanza vistosa ma riducentesi fortemente nelle età che seguono, ovvero una vescicola anale (particolarmente nei Braconidi) formata per evaginazione proctodeale e vieppiù sviluppata negli stadi successivi fino al penultimo. Tali strutture, e segnatamente le vescicole, sono ritenute, da alcuni Autori, organi impegnati soprattutto nella respirazione, data l'eccezionale esilità del tegumento. In certe specie, poi, è addirittura sviluppato, a tale scopo, un fitto reticolo subtegumentale di trachee, mentre in altre può persino mancare l'apparato tracheale ovvero essere pieno di liquido. Qualche ricercatore ritiene che il confinamento delle giovani larve entro particolari organi dell'ospite sia finalizzato, oltre che a proteggerle dalle reazioni emocitarie di difesa, a favorirne la respirazione vista la ricca rete di trachee che serve i vari visceri.

Comunque gli scambi respiratori attraverso il tegumento non possono essere che modesti e quindi consentire un tasso di accrescimento limitato. Per il grande sviluppo finale delle larve, caratterizzato da un intenso metabolismo, è necessaria la presenza di stigmi funzionali. A questo punto la loro apertura diviene compatibile con le condizioni interne dell'ospite che oramai è seriamente compromesso.

Del tutto eccezionale, nell'ambito degli Imenotteri, è la condizione riscontrata negli Encirtidi. Le larve di I età sono metapneustiche e possono respirare aria atmosferica mantenendo la parte posteriore dell'addome entro il corion, che è in comunicazione con l'esterno mediante un peduncolo infisso nel tegumento. Tale situazione permane fino alla penultima età compresa, grazie alle esuvie dello stesso parassita che, accumulandosi posteriormente, lo trattengono in sito.

Le larve dei Ditteri Ciclorrafi sono invece già perfettamente preadattate a vivere come endofaghe, non solo per la loro particolare forma subconica e per l'assenza di impacciati appendici tegumentali, ma anche per avere apparato tracheale metapneustico (di solito in I età) e anfipneustico nelle due età successive. Particolare importanza funzionale assumono gli stigmi posteriori i quali sono posti, anziché lateralmente come nella generalità delle larve, sulla declività caudale dell'ultimo urite. Essi sono inoltre eccezionalmente sviluppati quasi a compensare la condizione anfipneustica, mentre quelli anteriori situati lateralmente nel mesotorace, e pertanto immersi nell'emolinfa dell'ospite, sono generalmente suddivisi in numerosi piccoli lobi. Ora la particolare posizione degli stigmi posteriori, proprio come nelle forme acquaiole, permette alla larva di farli sporgere in superficie al corpo dell'ospite, attraverso una ferita praticata nel tegumento, ovvero di metterli in comunicazione con una grossa trachea del medesimo, previa lacerazione ed aggancio alle sue pareti, grazie ai processi sclerificati differenziati nel

peritrema. In tal modo, per fenomeni di cicatrizzazione dei tessuti lesi e per la reazione emocitaria, si vengono a formare, attorno alla parte caudale della larva endofaga, quelle particolari strutture note come imbuti respiratori, tegumentali nel primo caso, tracheali nel secondo. Essi, oltre a permettere il rifornimento dell'ossigeno, funzionano anche come organi di ancoraggio nel punto in cui è stato reso possibile l'accesso all'aria. Simili efficacissime strutture, particolarmente diffuse tra i Larvevoridi ed i Nemestrinidi, sono praticamente sconosciute tra gli Imenotteri le cui larve endofaghe sono apneustiche nelle prime età ed in seguito provviste di varie paia di minuti stigmi tutti collocati ai lati del corpo.

La conseguenza più vistosa degli adattamenti respiratori nei due ordini è che mentre nei Ditteri Ciclorrafi lo sviluppo larvale, dopo l'iniziale equilibrio con l'ospite, è rapidissimo, non soffrendo di limitazioni nel rifornimento di ossigeno, negli Imenotteri Apocriti endofagi è assai lento, almeno fino alla penultima o addirittura all'ultima età, quando finalmente compaiono stigmi funzionali. Nelle forme ectofaghe invece, siano esse di Terebranti o di Aculeati, con apparato tracheale pneustico, l'accrescimento è altrettanto veloce come nei Ditteri.

Va rilevato che le caratteristiche delle larve pseudo-acefale dei Ditteri sono pressochè identiche in tutto il vastissimo raggruppamento dei Brachiceri Ciclorrafi, indipendentemente dal loro regime dietetico. Del resto queste larve, conformemente alla loro struttura, vivono tutte confinate in organi vegetali (anche animali per quelle di interesse medico-veterinario) ovvero nel terreno. Una vistosa eccezione è rappresentata dalle larve dei Sirfidi predatori di Afidi che, in relazione ai costumi delle loro vittime, vivono e si spostano in superficie grazie a particolari adattamenti morfologici e fisiologici.

A queste peculiari doti delle larve dei Ciclorrafi parassiti va aggiunta la loro insospettabile mobilità e relativa agilità, in contrasto con le parimenti apode larve degli Apocriti, che sono invece assai poco reattive e lente.

Va comunque sottolineato che mentre i Ditteri entomofagi parassiti presentano in pratica solo 2 tipi di larve (talora il planidio in I età ed il modello standard a tegumenti membranacei in tutti e tre gli stadi), gli Imenotteri hanno invece una grande varietà di forme larvali, soprattutto in I età raramente negli stadi successivi, ove domina il cosiddetto tipo imenotteriforme comune anche nelle specie ectofaghe.

Infine va ricordato che nelle larve endofaghe il tubo digerente è chiuso a livello della valvola pilorica per cui esse defecano solo a maturità raggiunta. Tale condizione si riscontra anche nelle larve ectofaghe; tuttavia essa non rappresenta una caratteristica esclusiva dei parassitoidi giacchè è estesa a tutti gli Apocriti, ivi comprese anche le forme sociali.

5. Rapporti con l'ospite

Con l'endoparassitoidismo i rapporti fisiologici tra i due simbionti possono divenire molto stretti. La larva endofaga, infatti, vivendo immersa nell'emolinfa dell'ospite può subire varie influenze da parte di quest'ultimo. Sono soprattutto le larve giovani di I e II età che risentono, in varia misura, gli effetti dell'equilibrio ormonale del partner. In particolare, il loro ritmo di accrescimento è condizionato

dal livello degli ecdisteroidi esogeni; al di sotto di una certa soglia, le larvette si arrestano entrando in diapausa, in attesa che l'ospite si appresti a compiere le metamorfosi. Attraverso questo meccanismo, non solo si raggiunge la sincronizzazione dei cicli fra i due simbionti, ma viene consentito al parassita di sfruttare a fondo la sua vittima soltanto allorchè questa ha accumulato il massimo di risorse trofiche. In tal modo, a differenza degli ectoparassitoidi, l'arco di vita in cui l'ospite può essere aggredito con successo viene notevolmente ampliato, senza che l'endofago abbia a subire carenze alimentari. Simili relazioni sono particolarmente evidenti tra i Ditteri, le cui femmine non hanno la possibilità di interferire sulla fisiologia degli ospiti. Negli Imenotteri invece, dove le femmine nel corso dell'ovideposizione li manipolano mediante l'iniezione di varie sostanze, tale dipendenza rimane sovente occultata.

Comunque l'intensità dei rapporti varia enormemente da un sistema ospite-parassita ad un altro. Partendo da situazioni assai semplificate, simili a quelle proprie degli ectoparassitoidi, si giunge ad altre estremamente complesse, attraverso tutte le possibilità intermedie. Lo sviluppo della larva parassita può essere, infatti, quasi del tutto indipendente da quello dell'ospite o, all'opposto, ad esso strettamente legato. Con una terminologia da poco adottata, i parassiti del primo gruppo sono denominati idiobionti, quelli del secondo koinobionti.

Gli idiobionti, in virtù della loro scarsa dipendenza dal partner che uccidono in breve tempo, mostrano una decisa tendenza verso la polifagia (parassitoidi "generalist" secondo una moderna dizione) ed inoltre possono compiere un numero di generazioni superiore a quello degli ospiti, sfruttando ripetutamente la stessa generazione, e passando, poi, ad altre specie man mano disponibili; sono in gran parte compresi tra gli ectoparassitoidi; la scelta delle loro vittime è condotta, in larga misura, su base biocenotica.

I koinobionti invece, integrati fisiologicamente con l'ospite che lasciano crescere e mutare, sono tendenzialmente oligofagi (parassitoidi "specialist") e compiono lo stesso numero di generazioni svolte dall'ospite cui sono legati. Rientrano quasi esclusivamente tra gli endoparassitoidi e la scelta degli ospiti è operata, in linea di massima, su base sistematica⁽¹⁾. Simile situazione sembra prospettarsi come un buon inizio verso un vero rapporto parassitario, ma poi, con l'ulteriore accrescimento dell'endofago, l'equilibrio tra i due partner si rompe. La causa di ciò risiede nella modesta differenza di mole tra ospite e parassita, per cui quest'ultimo, onde completare l'accrescimento, finisce col sacrificarlo. Pertanto la tecnica consistente nello "sviluppo del parassita dipendente da quello dell'ospite" non rappresenta una tappa verso il vero parassitismo ma solo un importante perfezionamento nell'ambito del parassitoidismo, adatto, fra l'altro, ad estendere le possibilità di attacco, da parte delle femmine, ai primi stadi dell'ospite che sono meno reattivi e dotati di difese immunitarie più deboli. Laddove le differenze di taglia sono notevoli, l'ospite può sopravvivere e perfino riprodursi dopo l'esodo della larva antagonista, come accade in certi sistemi con Larvevoridi nemici di

(1) Per l'applicazione dei concetti di idioparassitoidismo e di koinoparassitoidismo, nello studio dei complessi parassitari, vedansi Askew e Shaw (1986) e Sato (1990).

corpulenti Ortotteroidei. Per i Terebranti invece, se l'ospite è di grandi dimensioni, la larva endofaga finisce generalmente col soccombere, a meno che il parassita non sia gregario.

La complessità del rapporto tra endofagi e ospiti diviene poi particolarmente evidente nel caso dei parassiti ovo-larvali. La femmina ovidepone nell'uovo, ma poi lo sviluppo della relativa larva viene procrastinato negli stadi postembrionali, come si verifica per certi Terebranti. Nei Ditteri, che ovviamente non possono ovideporre entro l'uovo dell'ospite, sono invece comuni le forme larva-pupali. L'endofago, arrestatosi nello stadio di larva di I o di II età iniziale, riprende lo sviluppo appena l'ospite si è impupato distruggendolo rapidamente.

Con l'endofagia, conseguente alla deposizione dell'uovo nel lacunoma dell'ospite, possono, in certi Terebranti, manifestarsi fenomeni ancora più complessi. La sierosa che avvolge l'embrione può, allo sgusciamiento della larveta, disgregarsi; le varie cellule così liberate nel lacunoma si accrescono vistosamente assorbendo sostanze trofiche. Questi grossi elementi, noti come teratociti o cellule giganti (possono infatti raggiungere un diametro di 0,5 mm), agiscono negativamente sullo sviluppo dell'ospite, forse interferendo sul bilancio ormonale del medesimo, ed inoltre mediano, secondo alcuni Autori, il passaggio dei nutrienti dalla vittima alla larveta parassita in quanto, sembra, ingeriti da questa elettivamente.

Qualcosa di simile si verifica in forme poliembrioniche, come alcuni Encirtidi, dove le centinaia di morule, derivate da un solo uovo, ricevono le sostanze nutritive dal lacunoma dell'ospite tramite il trofamnios, membrana derivata dalla moltiplicazione del paranucleo, che le riveste singolarmente. A questo punto va sottolineato che, tra i Terebranti, interferisce sulla fisiologia dell'ospite, oltre alla madre, anche la prole, non solo nella forma più semplice, consistente nell'emissione di enzimi e di secreti, ma anche con questa modalità assai sofisticata, consistente nella liberazione di cellule dagli involucri embrionali nel lacunoma dell'ospite. Comunque, pure con siffatte raffinate tecniche, in cui anche lo sviluppo embrionale del parassitoide viene coinvolto, non è che l'entomofagia resti incanalata nel grande alveo del vero parassitismo, giacchè l'ospite finisce sempre col soccombere.

Un perfetto equilibrio tra i due simbionti viene invece raggiunto nel piccolo ordine degli Strepsitteri dove, non solo l'ospite sopravvive, magari con alterazioni nella sfera comportamentale, ma dove addirittura il vero parassita vive come tale per tutta la vita, come accade per le femmine degli Stilopidia.

Se, da ultimo, esaminiamo a grandi linee il parassitoidismo quale si manifesta nei due grandi ordini più coinvolti, si nota, in generale, che la maggiore specializzazione comportamentale è raggiunta dalle femmine prolificanti, tra gli Imenotteri, e di contro, dalle larve tra i Ditteri.

6. Influenze reciproche tra i due simbionti antagonisti

L'intima associazione tra la larva endofaga e la sua vittima porta ad una serie di interazioni, qui di seguito brevemente riassunte. Per una trattazione approfondita dell'argomento si consultino Salt (1943), soprattutto in riguardo agli Imenotteri, e Mellini (1990) con riferimento ai Ditteri.

A. Effetti esercitati dal parassitoide sull'ospite.

M o r t e. È un fenomeno generale, anche se differito. L'ospite di solito viene ucciso lentamente e spesso in stadi successivi a quello su cui è caduta la parassitizzazione: spesso viene attesa la maturità larvale per un olometabolo ed il raggiungimento dello stato adulto per un eterometabolo, laddove l'antagonista abbia i bisogni del massimo di risorse trofiche. L'esito letale della simbiosi è ineluttabile, come già illustrato, causa la modesta differenza di taglia tra i due simbionti, aggravata, nel caso dei Terebranti, dagli interventi diretti della madre sulla fisiologia dello sviluppo dell'ospite e dalla digestione extraintestinale praticata da molte larve, tanto di Imenotteri quanto di Ditteri, che porta al disfacimento dei visceri.

Tuttavia, prima di condurre a morte il partner, il parassita può accelerarne il ritmo di crescita, determinandone un impupamento precoce, se esso è olometabolo; all'opposto, può rallentarne l'accrescimento, non tanto ad opera della larva quanto della femmina prolificante, se Imenottero; inoltre può modificarne il comportamento. Peraltro molte influenze esercitate dal parassitoide sulla vittima rimangono mascherate dall'esito fatale di queste simbiosi antagonistiche.

S o p r a v v i v e n z a. Al di fuori degli Strepsitteri, è un evento poco comune. Si verifica quando l'ospite è di notevole taglia rispetto al parassitoide, quando non è stato menomato con iniezioni da parte della femmina prolificante, e allorchè la sua larva non si nutra previa digestione extraintestinale. Il sopravvissuto può tuttavia presentare alterazioni più o meno gravi a livello dell'apparato genitale, che vanno da una castrazione parassitaria, nei casi più gravi, fino ad una semplice diminuzione della fecondità, specialmente in individui di sesso femminile. In certi sistemi, infine, l'ospite può apparire addirittura indenne dopo l'esodo dell'antagonista, qualora questo sia solitario, o, in caso contrario, il livello di superparassitizzazione sia molto basso. Sporadici fenomeni di sopravvivenza in relazione alla mole, oltre che tra gli ospiti (specialmente eterometabolici, eccezionalmente olometabolici) dei Ditteri, si possono riscontrare anche tra le vittime degli strani Lepidotteri Epipiropidi, le cui femmine, parimenti, non sono in grado di alterarne la fisiologia. Tra gli ospiti degli Imenotteri, le cui femmine di norma interferiscono pesantemente sulla loro vitalità al momento della ovideposizione, non si conoscono invece, a quanto mi risulta, casi di sopravvivenza fino al raggiungimento dello stadio adulto.

B. Influenze esercitate dall'ospite sul parassitoide.

Sebbene alla fine soccombente, nella generalità dei casi, la vittima può tuttavia condizionare il suo nemico a vari livelli.

Innanzitutto nelle dimensioni, specialmente nei riguardi dei parassiti oofagi e pupali, le cui larve hanno a disposizione un quantitativo di pabulum definito, cioè non suscettibile di incrementi. Ugualmente dicasi per i parassitoidi polifagi che attaccano ospiti di taglia assai diversa. Entro certi limiti, l'entomofago tende infatti ad assumere, specialmente fra i Ditteri, dimensioni direttamente proporzionali a quelle del partner.

Anche la morfologia degli adulti presenta talora una forte variabilità in relazione agli ospiti in cui le larve si sono evolute. In alcuni Terebranti, si è potuto accertare che il polimorfismo è legato alle specie di vittime, sia per quanto riguar-

da la quantità che la qualità del pabulum da esse offerto, come ha dimostrato Salt (1941, 1952), il celebre fondatore della entomoparassitologia sperimentale.

È evidente che la variabilità megetica e morfologica, in funzione della vittima, rendono oltremodo difficile la determinazione dei parassitoidi, in mancanza di indicazioni sul partner in cui si sono sviluppati.

Pure la fecondità, che generalmente è collegata con le dimensioni, può variare entro limiti assai vari, per le ragioni anzidette, in funzione dell'ospite.

Importantissime poi, per la sincronizzazione dei cicli tra i due simbiotici, sono le influenze esercitate dalla vittima sulla fisiologia dello sviluppo dell'antagonista, come accennato nel paragrafo precedente. Il bilancio ormonale dell'ospite può infatti regolare il ritmo di crescita dell'endofago nonchè indurlo ad entrare in diapausa, quando questo si trova ancora nei primi stadi dello sviluppo. Va precisato che le influenze ormonali sulle giovani larvette endofaghe sono particolarmente evidenti per i Ditteri le cui femmine, all'atto della proliferazione, non possono alterare la fisiologia dell'ospite (cfr. Mellini, 1975 e 1983).

Sono state riscontrate influenze anche nella sfera etologica: almeno in alcune specie polifaghe, l'ospite in cui il parassitoide si è sviluppato può condizionare la scelta delle future vittime nella stessa direzione.

Va precisato che molte influenze esercitate dall'ospite sono in relazione non solo con la specie di appartenenza, ma anche col suo stadio e col suo sesso (per i parassitoidi Ditteri, vedi Mellini, 1986 e 1990).

7. Distribuzione nel sistema

Nell'ordine degli Imenotteri si comporta da endoparassita la grande maggioranza dei Terebranti, ed in particolare quelli nemici di insetti viventi allo scoperto. Ad esempio, delle 10 sottofamiglie, facenti parte dei Braconidi, ben 9 sono endofaghe; parimenti delle 9 sottofamiglie di Icneumonidi ve n'è una sola (le Tryphoninae) che si comporta da ectofaga su larve polipode ectofite (Askew, 1971). Come curiosità, va ricordato che vivono da endofagi anche gli Orussidi, singolare famiglia di Imenotteri Sinfiti, avente varie caratteristiche di transizione verso gli Apocriti, quali le larve apode a dieta zoofaga. La sezione degli Aculeati, come si è riferito, comprende invece quasi esclusivamente forme ectofaghe.

Sono inoltre endofagi gli Strepssitteri, che si distaccano da tutti gli altri insetti entomofagi per essere dei veri parassiti degli esapodi. Pure endofagi sono quasi tutti i parassitoidi appartenenti all'ordine dei Ditteri, caratterizzati dall'aver larve già adattate per natura a condurre vita endozoa. Pare facciano eccezione alcuni Chironomidi nemici di forme viventi nell'acqua e qualche specie di Bombilidi antagonisti di Imenotteri e di Coleotteri ipogei (cfr. Sweetman, 1958). Pure quelli che attaccano pupe di Ditteri Ciclorrafi vengono di solito considerati ectofagi, poichè le larve si nutrono stazionando all'esterno delle medesime anche se protette entro il pupario.

Va sottolineato che a differenza dei due ordini precedenti, che sono infeudati agli insetti con qualche sconfinamento verso altri Artropodi, alcune famiglie di Ditteri, sfruttando le spiccate attitudini parassitarie proprie delle larve pseudocefale, vivono a spese di grossi vertebrati comportandosi da veri parassiti all'inter-

no dei loro organi e tessuti.

Il fatto che i Ditteri siano endofagi mentre fra gli Imenotteri si contino pure larghe frange di ectofagi sembra in rapporto anche con l'organizzazione dell'apparato tracheale delle larve nei due ordini. Nei primi infatti esso è adattato in partenza per una vita entro substrati liquidi, mentre nei secondi è stato necessario, a tale fine, ricorrere alla eliminazione o alla chiusura degli stigmi, almeno nei primi stadi larvali, e nel contempo assottigliare il tegumento per favorire, attraverso il medesimo, gli scambi respiratori con l'emolinfa dell'ospite. D'altro canto le larve dei Ditteri sono inadatte a vivere come ectofaghe e, per di più, le femmine non sono in grado di deprimere la vitalità dell'ospite, che potrebbe quindi sbarazzarsi facilmente di un simile antagonista posto sul suo corpo. È del resto un fatto molto comune quello di candidate vittime che si liberano con facilità di uova, nonostante siano bene incollate sui loro tegumenti, nonchè di larve neonate che si apprestano a perforarli per penetrare nel lacunoma. È pur vero che si contano numerosi Ditteri predatori, che, come tali, si nutrono delle vittime esternamente, ma in questo caso i rapporti megetici tra i due simbionti sono invertiti nel senso che la mole dell'entomofago, salvo le fasi iniziali, è maggiore di quella delle sue vittime.

Fra gli Imenotteri, nell'ambito dello stesso gruppo sistematico, e cioè a livello di sottofamiglia, ma più spesso di tribù, il comportamento larvale delle varie specie, spesso infeudate a vittime con costumi simili, può risultare abbastanza omogeneo. Tuttavia, talora, anche nei ristretti limiti del medesimo genere si possono manifestare differenze stridenti a livello specifico. Ad esempio, Askew (1971) riporta che, nei Calcidoidei del genere *Eurytoma*, la *E. serratulae* e la *E. tibialis* vivono come endoparassite mentre la *E. robusta* è ectoparassita e proprio sui medesimi ospiti (larve di Ditteri Tripetidi galligeni); la *E. rosae*, poi, sarebbe addirittura predatrice visto che attacca vari individui (larve di un Cinipide galligeno su rosa), passando da una celletta all'altra. Viggiani (1977) rammenta che questo enorme genere, comprendente oltre 450 specie, annovera persino forme eterofaghe ed altre addirittura fitofaghe. Ma la dicotomia comportamentale può manifestarsi perfino nella stessa specie in relazione al sesso: basti ricordare i già citati Afelinidi con larve femminili endofaghe e larve maschili ectofaghe. Pertanto la mancata corrispondenza fra la sistematica (impostata dall'uomo) e il modo di vita delle larve (dato obbiettivo sul reale) non è sempre imputabile ai criteri istitutivi dei vari gruppi tassonomici, basati essenzialmente sulle caratteristiche morfologiche degli adulti.

8. Vantaggi e svantaggi della endofagia

Innanzitutto gli endoparassitoidi, ed in particolare i Terebranti, compiono, rispetto alle forme ectofaghe, una scelta più attenta dell'ospite ed inoltre procedono ad una deposizione dell'uovo più accurata; ma soprattutto le loro larve realizzano rapporti assai più stretti con i propri ospiti. Le interazioni fisiologiche tra i due partner possono divenire intense, con conseguente restrizione nel numero delle specie idonee come ospiti. Oltre a ciò, la larva endofaga subisce una serie di influenze, soprattutto attraverso stimolazioni ormonali provenienti dal partner,

che si traducono in una regolazione del suo ritmo di accrescimento, nell'induzione dello stato di diapausa e in definitiva nella sincronizzazione dei cicli di sviluppo, per cui l'endofago trova sempre il suo ospite disponibile generazione dopo generazione. Va tuttavia tenuto presente che, accanto a sistemi così bene integrati, ve ne sono altri con vari gradi di indipendenza fisiologica tra i due simbiotici.

Gli svantaggi sono rappresentati dalla reazione emocitaria di difesa propria dell'ospite, peraltro facilmente superabile nell'ambito però della cerchia delle vittime usuali, nonché dai problemi della respirazione endozoa che comporta tutta una serie di adattamenti morfo-fisiologici, soprattutto da parte delle larve dei Terebranti. Limitatamente ai Ditteri, che in larga maggioranza ovidepongono sull'ospite, va aggiunto il rischio, comunissimo, che le uova vengano rigettate nel corso dell'ecdisi assieme all'esuvia del candidato ospite, ovvero vengano distrutte dal medesimo, se allo stato larvale, mediante l'apparato boccale, qualora incollate in aree accessibili.

Comunque il fatto che tanto gli endofagi quanto gli ectofagi siano largamente diffusi, anche se i primi in misura ben maggiore, dimostra la validità di entrambi i modi di vita. E del resto ambedue le categorie vengono impiegate con successo, unitamente ai predatori, nei programmi di lotta biologica. Ma c'è una considerazione di ordine più generale da fare. Le due categorie, pure colpendo sovente le stesse specie di ospiti, sono fundamentalmente specializzate ad attaccare insetti caratterizzati da opposte modalità di vita: gli ectofagi insidiano soprattutto le forme endofite o comunque viventi in ambiente protetto, gli endofagi invece colpiscono più largamente le forme ectofite ovvero evolventisi allo scoperto.

Mentre gli ectofagi si discostano ben poco dai predatori per quanto riguarda il rapporto con le vittime, anche se la prole gode inizialmente di cure particolari da parte della madre ed ha generalmente a disposizione una sola vittima adeguatamente preparata, gli endofagi sono certamente avviati sulla via del parassitismo, lungo la quale però, salvo eccezioni, ben presto si arrestano quando la larva parassita, dopo i primi stadi in cui è in equilibrio con il partner, è costretta, per completare l'accrescimento, a sacrificare il troppo minuto ospite.

VI. CONCLUSIONI

Gli insetti, pure comprendendo tante specie parassite, sia epizoe che endozoe, di altri gruppi animali, quando attaccano rappresentanti della propria classe raramente si comportano da veri parassiti. La causa di ciò risiede, in molti casi, nel modesto scarto megetico esistente fra i due simbiotici antagonisti che porta fatalmente alla morte dell'ospite. Laddove infatti si manifesta il vero parassitismo, i due partner appartengono a tipi o comunque a gruppi sistematici assai lontani, con scarti dimensionali enormi e con caratteristiche biologiche e fisiologiche profondamente diverse.

Gli esapodi, tuttavia, contano i principali nemici proprio nell'ambito della loro stessa classe. Il comportamento di tali entomofagi è generalmente riferibile, nella sostanza, a quello dei predatori, pure se, accanto a questa categoria, si è voluto riconoscere, in relazione alla grande varietà di costumi, anche altamente specializzati, quella dei parassitoidi. All'atto pratico, come parametro nella dinamica di

popolazione, la loro azione è però assai simile a quella dei predatori (Doutt, 1959), visto che al pari di questi uccidono il partner.

I predatori in senso stretto aggrediscono insetti di dimensioni inferiori alle proprie, per cui un singolo individuo distrugge, durante l'accrescimento, un numero elevato di vittime. Tuttavia nel caso di minuti predatori che perseguono grosse prede, questa può restare unica, proprio come accade per i parassitoidi. La femmina ha poca cura nel deporre le uova, limitandosi a collocarle tendenzialmente nei luoghi frequentati dalle vittime. I predatori, pertanto, debbono essere mobili ed attivi per potersi procurare il cibo. Inoltre sono spesso largamente polifagi anche se in qualche famiglia, in particolare di olometaboli, si manifesta un certo grado di specializzazione. Naturalmente, data la brevità del rapporto, non insorgono interrelazioni fisiologiche tra i due partner. Essi sono distribuiti sia tra gli eterometaboli che gli olometaboli; i primi si comportano come tali durante tutta la vita, i secondi possono predare o solo come larve, o solo come adulti, ovvero in entrambi gli stadi.

I parassitoidi sono esclusivamente olometaboli e vivono a spese degli ospiti di norma solo allo stadio di larva, che è tipicamente apoda. Ognuna di queste, di regola, distrugge, durante tutto il corso dello sviluppo, un solo individuo della vittima, comportandosi generalmente fino al penultimo stadio da "vero" parassita in equilibrio con il partner, e nell'ultimo come devastatore indiscriminato. Le femmine pongono di norma molta cura nella collocazione della prole di solito inetta, e per la quale ricercano vittime appartenenti a specie di mole superiore alla propria. Poichè la scelta è effettuata dalla madre ed i rapporti fra i due simbiotici si intensificano, si manifesta una tendenza più o meno accentuata verso la oligofagia, tendenza che si accresce di pari passo con l'aumentare della specializzazione parassitaria.

Le femmine degli Imenotteri Apocriti si comportano anche come predatrici, lambendo l'emolinfa degli ospiti fuoriuscita da punture, ferite e mutilazioni arretrate espressamente a scopo trofico. Agli effetti della decimazione dell'ospite, tale attività può addirittura superare quella parassitaria vera e propria.

Nell'ambito di questa categoria si è usi distinguere gli ectoparassitoidi e gli endoparassitoidi. Le larve dei primi vivono sul corpo dell'ospite; questo è di solito confinato in microambienti protetti e per di più paralizzato in varia misura, per prevenirne le reazioni meccaniche di difesa, talora addirittura ucciso, ovvero immobile per natura. Tra i due simbiotici non si manifestano interazioni fisiologiche evidenti; la larva in pratica si comporta come predatrice anche se si evolve, di norma, a spese di un solo individuo dell'ospite. In relazione a ciò e al fatto che la vittima paralizzata non può crescere, la femmina sceglie stadi avanzati, in modo da garantire alla prole una quantità sufficiente di cibo. In definitiva è il notevole impegno posto dalla madre nella scelta della vittima, prima, e nella sua inattivazione, poi, che permette a queste larve apode ed inermi di vivere predando. A differenza dei predatori classici, che possono aggredire un numero di vittime a piacere, gli ectoparassitoidi restano notevolmente condizionati nella loro crescita dalla mole dell'unica vittima di cui dispongono. Tuttavia, in determinate specie, le larve possono evolversi consumando più vittime, qualora presenti nello stesso microambiente (ad esempio, certi fitofagi gregari entro mine e galle), ovvero appo-

sitamente paralizzate e riunite nelle cosiddette celle pedotrofiche, allestite dalle femmine di alcune famiglie di Imenotteri Aculeati. In questo modo l'ectoparassitoide può svilupparsi a spese di ospiti di taglia anche notevolmente inferiore alla propria, com'è regola tra i classici predatori; a differenza di questi, però, la larva del Terebrante non è attrezzata per una efficiente ricerca delle vittime per cui, se queste scarseggiano nel microambiente in cui vive, l'entomofago resta nanizzato o addirittura muore d'inedia. Le larve non presentano infatti evidenti fenomeni di adattamento a questo particolare modo di vita. Inoltre il loro sviluppo, non essendo condizionato dal partner ed avvenendo su un substrato per così dire già assimilato, è di solito rapido, per cui gli ectofagi possono svolgere più generazioni a spese di una sola dell'ospite.

Gli ectoparassitoidi sono compresi in massima parte tra gli Apocriti, specialmente Aculeati, e tra i pochi Coleotteri e Lepidotteri orientati verso questo modello di vita.

Con gli endoparassitoidi, gli insetti hanno compiuto un notevole tentativo, peraltro raramente riuscito, per divenire veri parassiti di se stessi. Per le loro larve, infatti, l'ospite rappresenta, ad un tempo, cibo ed ambiente di vita. Le femmine scelgono di preferenza stadi giovanili dell'ospite; questi sono più facilmente aggredibili e, d'altro canto, potendo di solito crescere dopo la contaminazione e magari fino al completamento dello sviluppo, gli endofagi non corrono il rischio di restare sottodimensionati. Vengono ugualmente perseguite, oltre agli stadi occultati, anche, ed in larghissima misura, le forme viventi allo scoperto.

Le larve, evolvendosi entro il corpo dell'ospite, debbono risolvere, dopo quello di arginare la reazione emocitaria scatenata dal partner, il problema della respirazione. Le larve degli Imenotteri sono apneustiche nei primi stadi e nel tempo possiedono un tegumento molto sottile oltre a speciali strutture, quali code e vescicole, a pareti particolarmente esili, atte a favorire ulteriormente la respirazione tegumentale. Quelle dei Ditteri sono invece preadattate, essendo meta- o anfipneustiche con stigmi posteriori in posizione caudale (anzichè laterale) come nelle forme acquaiole.

Data la loro collocazione nel lacunoma dell'ospite, le larve endofaghe possono subire influenze di ordine fisiologico, principalmente a determinismo ormonale, da parte di questo ultimo. Esse però si manifestano soltanto durante le prime fasi dell'accrescimento, quando le differenze di taglia tra i due simbiotici sono ancora notevoli e l'entomofago si comporta da vero parassita in perfetto equilibrio con il suo partner. In seguito, lo scarto megetico si riduce progressivamente per cui, di necessità, il parassita, fortemente accresciutosi, finisce con l'uccidere il relativo piccolo ospite. Comunque durante la prima fase, quella parassitaria, dato che il bilancio ormonale dell'ospite sovente regola il ritmo di crescita e l'entrata in diapausa dell'antagonista, viene assicurata una puntuale sincronizzazione tra i cicli dei due simbiotici.

In generale si può ritenere che entrambe le tecniche, cioè quella seguita dalle forme endofaghe e quella propria delle specie ectofaghe, siano ugualmente valide ed offrano vantaggi particolari in relazione all'ambiente di vita dell'ospite. Se questo è occultato, è infatti più conveniente attaccarlo rimanendo sul suo corpo, se invece vive all'aperto è più opportuno aggredirlo come endofago. Comunque il pas-

saggio verso l'endoparassitismo porta ad una maggiore specializzazione che, fra l'altro, riduce i fenomeni di competizione tra gli entomofagi.

Dei due grandi ordini comprendenti la stragrande maggioranza dei parassitoidi, e cioè quelli degli Imenotteri e dei Ditteri, il più idoneo a condurre una vera vita parassitaria appare il secondo. Certe famiglie di Brachiceri, infatti, infeudate a grossi ospiti quali i Vertebrati, si comportano come tali. Le loro larve, peraltro del tutto simili a quelle dei Ciclorrafi in genere, indipendentemente dal loro regime dietetico, risultano già preadattate a siffatto modo di vita, oltre ad apparire piuttosto rustiche e resistenti. Nelle forme entomofaghe esse risolvono gran parte dei problemi legati al loro ciclo, a cominciare, talora, fino dalla ricerca dell'ospite, e quasi sempre dalla penetrazione nel lacunoma del medesimo, che non è stato adeguatamente preparato dalla madre, nonchè ad eluderne le difese meccaniche prima, ed emocitaria poi. Inoltre, quando legate a grossi ospiti, quali gli Ortotteri, non li uccidono e spesso nemmeno interferiscono negativamente, in misura significativa, sulla pur delicata funzione riproduttiva.

Negli Imenotteri, invece, l'aspetto saliente è dato dal comportamento delle femmine che provvedono preventivamente, in molti casi, ad adattare l'ospite alle esigenze delle loro delicatissime larve, o paralizzandolo, con una azione brutale, come accade regolarmente nel caso degli ectoparassitoidi, ovvero neutralizzandone le difese emocitarie ed alterandone il ritmo di accrescimento, come succede, con una azione ben più raffinata, tra le forme endoparassite (host regulation di Vinson e Iwantsch, 1980). L'ospite pertanto diviene una sorta di preda "addomesticata" buona per larve, tutto sommato, poco idonee a menare vita parassitaria, anche se possono contribuire a mantenere in una situazione fisiologica alterata il partner. Infatti, se confinate in vittime di cospicua mole, esse sovente soccombono, a meno che non siano gregarie, e comunque sacrificandole in ogni caso. Raramente gli ospiti possono sopravvivere per qualche settimana all'esodo delle larve endofaghe degli Imenotteri, rimanendo, comunque generalmente inattivi.

In relazione alle eccezionali cure dedicate dalle femmine degli Imenotteri alla prole, la loro fecondità è decisamente bassa, in particolare poi se confrontata a quella dei Ditteri, che solo eccezionalmente ovidepongono nel corpo dell'ospite e per di più, sovente, adottano tecniche di contaminazione indiretta.

Un'altra notevole differenza tra Ditteri ed Imenotteri parassiti risiede nella grande varietà di forme larvali che caratterizzano questi ultimi; mentre nei primi si hanno soltanto due tipi di larve (quelle standard ed eccezionalmente i planidi), per i secondi ne sono stati descritti circa una quindicina in grande parte riferibili soltanto al primo stadio. Nè vanno sottaciute la grande varietà di comportamenti, l'alta specializzazione e la complessità dei rapporti con l'ospite che caratterizzano gli Imenotteri parassiti, con la relativa uniformità che si riscontra invece tra i Ditteri, pure tenendo conto della loro ben minore consistenza come numero di specie a costumi parassitari. Basti ricordare l'iperparassitismo, la difagia sessuale, la poliembrionia, la formazione di teratociti, l'attacco diretto a stadi immobili ed a risorse definite quali uova e pupe, il grande polimorfismo larvale, ecc. E che dire poi della straordinaria complicazione dei rapporti tra Afelinidi e loro ospiti, anche in relazione al sesso dell'entomofago, che sembra andare, almeno apparentemente, oltre ogni ragionevole necessità?

Tra le due categorie degli ectofagi e degli endofagi non sempre vi è netta distinzione, vivendo le larve di certe specie inizialmente come endofaghe ed in seguito come ectofaghe. Talora questo dualismo comportamentale può riguardare i due sessi della medesima specie, come accade tra gli Afelinidi con larve caratterizzate da un dimorfismo sessuale sia a livello morfologico che trofico, essendo quelle maschili, con apparato tracheale pneustico, ectofaghe e quelle femminili, apneustiche, endofaghe. Nei Terebranti il fenomeno parassitario può complicarsi ulteriormente con la differenziazione dei trofociti, del trofamnios, con la comparsa di parassiti ovo-larvali, ecc., ma in ogni caso il rapporto finale della larva endofaga con l'ospite è distruttivo. Del resto tali strutture sembrano avere principalmente lo scopo di agevolare il trasferimento delle risorse trofiche dell'ospite al suo antagonista.

Si è detto che l'evoluzione verso forme di vero parassitismo, tra gli insetti entomofagi, è ostacolata dalla scarsa differenza di mole tra i due simbiotici antagonisti. In realtà, nell'ambito della classe, gli scarti dimensionali estremi sono enormi (lunghezza variante da 0.2 mm a 300 mm), ma parassitoidi piccoli scelgono ospiti relativamente piccoli anziché grandi. Ad esempio, l'enorme massa dei minutissimi Calcidoidi è infeudata a uova ed ospiti di piccola taglia e, appena questi lo consentono, spesso diventano gregari annullando il vantaggio megetico iniziale che avevano sull'ospite. Inoltre le femmine dei Terebranti, ed in seguito le stesse larve, addirittura limitano fortemente la crescita dell'ospite. Infatti se questo raggiunge notevoli dimensioni diventa inidoneo, compromettendo tutto il sistema, come del resto è stato dimostrato sperimentalmente in alcune coppie ospite-parassita (cfr., ad es., Salt, 1964). Infatti se la vittima è troppo corpulenta e quindi non viene sufficientemente svuotata, l'endofago, ormai con apparato tracheale pneustico, incontra difficoltà nella respirazione, prima, e nell'impupamento dopo, visto che negli Imenotteri endofagi esso avviene spesso all'interno dell'ospite. Si direbbe quindi che gli Imenotteri o per scelta, ovvero manipolandoli o ricorrendo alla gregarità rinuncino in partenza a sfruttare ospiti più grandi dello stretto necessario e pertanto a divenire dei veri parassiti. Ciò molto probabilmente è in relazione ad una non adatta struttura morfologica, fisiologica e comportamentale delle loro larve per tale modello di vita. In conclusione, quindi, gli Apocriti, che mostrano alti livelli di specializzazione come parassitoidi, appaiono di contro del tutto inadeguati a comportarsi come veri parassiti.

Ben maggiori invece sono le possibilità dei Ditteri Ciclorrafi che hanno larve preadattate a vivere da parassite, com'è dimostrato dalle famiglie evolventisi a spese dei grossi mammiferi. Inoltre quando attaccano gli insetti, appena la taglia dell'ospite è sufficientemente grande da sopportare la loro spogliazione, esse non lo sacrificano e, se lo scarto di mole è notevole, nemmeno lo compromettono seriamente nella sfera riproduttiva. E qui si affaccia un'altra notevole differenza tra l'azione parassitaria dei Ditteri e quella degli Imenotteri, con importanti riflessi in campo applicato. Mentre i primi, dopo la contaminazione, spesso lasciano crescere l'ospite fino al termine dell'accrescimento o addirittura dello sviluppo, i secondi lo arrestano drasticamente paralizzandolo o, quanto meno, ne compromettono in varia misura, sempre ad opera della madre, le possibilità di crescita, quindi limitandone subito i danni se trattasi di ospite in qualche modo nocivo.

Non va infine dimenticato che a minare irreparabilmente la vitalità dell'ospite concorre sovente, accanto alla "host regulation" operata dalle femmine dei Terebranti, la digestione extraintestinale messa in atto dalle stesse larve sia di Imenotteri che di Ditteri.

Coudron (1991) ritiene che i parassitoidi, nei loro rapporti con l'ospite, possano essere divisi in due categorie, sia pure con tutti i termini di passaggio: i "conformers" le cui larve di I età restano in attesa che l'ospite sia cresciuto, per procedere nello sviluppo, ed i "regulators" le cui femmine dominano invece il suo accrescimento ricavandone ugualmente vantaggi per la discendenza. Ora mi sembra che le due opposte strategie rispecchino, nella sostanza, le profonde differenze comportamentali tra i due maggiori ordini implicati nel parassitoidismo e cioè, rispettivamente, quello dei Ditteri e quello degli Imenotteri.

Ma il vero parassitismo si manifesta in massa nel piccolo ordine degli Strepsitteri, ove non solo le larve non mettono a repentaglio la vita dell'ospite, ma anche le stesse femmine (limitatamente agli Stylopidae) conducono vita parassitaria.

RIASSUNTO

L'entomofagia è un'attività largamente diffusa nella Classe degli Insetti, ove si manifesta attraverso comportamenti molto vari che vanno dalla predazione fino, per quanto raramente, ad un vero parassitismo.

Le diverse categorie di entomofagi, riconosciute dagli entomologi, non sono nettamente separate tra di loro ma indicano i modelli etologici prevalenti, collegati da numerosi e molteplici casi di transizione. Vi sono, tra l'altro, predatori che si evolvono a spese di una sola grande vittima, al pari dei parassitoidi, e, all'opposto, parassitoidi che ne abbisognano di varie piccole, come i predatori.

I predatori sono ampiamente distribuiti sia tra gli esopterigoti che gli endopterigoti. Hanno dimensioni finali generalmente molto maggiori di quelle delle prede. Secondo il gruppo di appartenenza, possono comportarsi come tali durante tutta la vita, ovvero solo negli stadi preimmaginali o in quelli immaginali. Le cure delle femmine, in favore della prole, si limitano alla deposizione delle uova negli ambienti frequentati dalle vittime. I giovani, infatti, agili e di solito provvisti di zampe, sono perfettamente in grado di catturare le prede con i propri mezzi. Tra queste ed i predatori, data la brevità e la brutalità del rapporto, non si instaurano interazioni fisiologiche.

I parassitoidi, al pari dei predatori, portano a morte il partner, ma in tempi molto più lunghi, ed inoltre uno soltanto pro capite. Ovviamente hanno taglia assai minore di quella dell'ospite. Sono distribuiti unicamente fra gli endopterigoti e si comportano come tali solo allo stato di larva. Le femmine, in relazione all'inefficienza della prole, rappresentata da larve apode, pongono di norma notevole cura nella deposizione delle uova che, generalmente, sono collocate sopra o entro il corpo dell'ospite.

Gli ectoparassitoidi, tuttavia, hanno comportamenti assai simili a quelli dei predatori; ne differiscono per l'unicità della vittima e per l'impegno delle madri che, se Imenotteri, la paralizzano al fine di compensare le carenze predatrici delle loro larve inermi. Di solito attaccano insetti evolvendosi in microambienti protetti e preferibilmente in stadi di sviluppo avanzati, dato che l'ospite, una volta contaminato, di solito non è più in grado di crescere. Gli scarsi rapporti fisiologici tra i due simbionti consentono, talvolta, una pluralità di vittime, qualora gregarie entro mine o galle, ovvero appositamente riunite in nidi pedotrofici, come fanno certi Aculeati. Permettono altresì, grazie anche ad un rapido sviluppo, non condizionato dal partner, lo svolgimento di più generazioni dell'entomofago su una sola dell'ospite. L'ectoparassitoidismo è la forma più primitiva di parassitoidismo, che tuttavia si è conservata in particolar modo laddove essa risulti favorita, e cioè nei confronti di ospiti viventi in ambienti confinati.

Con gli endoparassitoidi si compie un ulteriore e significativo passo verso il vero parassitismo, che però viene raggiunto solo raramente. La larva, vivendo nel lacunoma di un unico ospite ne può subire, durante le prime età, vari condizionamenti nel ritmo di crescita, compresa l'induzione dello stato di diapausa, con conseguente sincronizzazione dei cicli fra i due simbionti. I parassitoidi endo-

fagi attaccano in grande maggioranza ospiti viventi all'aperto, colpendo di preferenza stadi giovanili che, dopo la contaminazione, possono compiere mute e perfino completare l'accrescimento. L'endoparassitoidismo appare dunque come una specializzazione particolarmente adatta per aggredire ospiti menanti vita libera, in posizione esposta. Negli Imenotteri Terebranti, ove la contaminazione è quasi sempre diretta, la femmina spesso prepara l'ospite secondo le necessità della prole, iniettando sostanze atte a deprimere i meccanismi di difesa emocitaria nonchè il ritmo di crescita. Nei Ditteri Ciclorrafi, che sovente ricorrono a modalità indirette di contaminazione, la soluzione di tutti i problemi inerenti alla vita parassitaria grava invece quasi esclusivamente sulle larve, che appaiono assai attive e resistenti.

Nei Terebranti il rapporto parassitario può complicarsi per l'insorgenza di fenomeni più o meno adattativi, quali la comparsa di larve protopode, l'utilizzazione di annessi embrionali sotto forma di teratociti ed il trofamnios, per il trasferimento dei materiali trofici dell'ospite alla larva endofaga, la comparsa di parassitoidi ovo-larvali, etc. In ogni caso però non viene meno, anche se inizialmente mascherata in vario modo, la natura sostanzialmente predatrice del parassitoidismo, si tratti di forme endofaghe o ectofaghe, che porta quasi sempre all'annientamento dell'ospite.

Il principale ostacolo, all'affermarsi di un vero parassitismo tra gli insetti, risiede nel modesto scarto megetico tra vittime e loro antagonisti, per cui il rapporto tra i due simbiotici, dopo un periodo iniziale più o meno lungo di equilibrio, finisce col degenerare in una forma di predazione interna distruttiva. Teoricamente il vero parassitismo sarebbe possibile nell'ambito della classe, data l'enorme differenza di mole tra le infinite specie di insetti, ma i Terebranti, che costituiscono la grande massa dei parassitoidi, tendono ad attaccare ospiti comparativamente piccoli e addirittura spesso ne pregiudicano la crescita, commisurandola alle necessità della prole; inoltre se perseguitano ospiti di una certa taglia, spesso sono gregari, annullando così il vantaggio iniziale.

Il mancato successo degli Apocriti, come veri parassiti, dipende dunque, in larga misura, dalla notevole assistenza prodigata dalla madre alla prole, che compromette fin dall'inizio la vitalità dell'ospite riducendolo ad una sorta di preda addomesticata. Tale comportamento sembra in relazione con la scarsa attitudine delle loro larve a condurre vita endozoa, costrette a ricorrere, per periodi più o meno lunghi, essendo gli stigmi mancanti od occlusi, ad una respirazione di tipo tegumentale.

I Ditteri Ciclorrafi invece, appena l'ospite ha una taglia sufficientemente grande, non lo sacrificano. Le femmine prolificanti non sono in grado di interferire sulla sua fisiologia e le larve meta- ed anfipneustiche possono respirare regolarmente attraverso gli stigmi posteriori che, grazie alla loro posizione caudale, vengono tenuti in comunicazione con l'aria atmosferica, attraverso il tegumento dell'ospite, ovvero con quella tracheale del medesimo. In generale le larve dei Ciclorrafi appaiono dunque preadattate a condurre vita parassitaria; esse infatti si comportano come perfetti parassiti in alcune famiglie infeudate ai grossi Mammiferi.

Così dei due grandi gruppi di parassitoidi, gli Apocriti ed i Ciclorrafi, il primo caratterizzato da una grande varietà di fenomeni biologici anche complessi ed altamente sofisticati, ed il secondo contraddistinto da comportamenti relativamente semplici ed uniformi, quello che riesce, talvolta, a varcare la soglia del vero parassitismo è proprio il secondo.

In conclusione, nel parassitoidismo, il principale problema sembra quello di adeguare la massa dell'ospite alle necessità trofiche dell'antagonista. In molti Imenotteri, che sono tendenzialmente piccoli, sono le femmine coi loro secreti che impediscono agli ospiti di divenire troppo grandi. In molti Ditteri invece, che sono generalmente più corpulenti e voraci, sono le giovani larve che, sottostando al bilancio ormonale dell'ospite, attendono, all'opposto, che esso abbia completato l'accrescimento, per procedere nello sviluppo. Orbene entrambe queste strategie, tipiche dei parassitoidi, proprio per le loro finalità risultano quasi sempre fatali all'ospite.

Infine conducono una vita da veri parassiti, a spese degli insetti, tutti gli Strepsitteri, modesto ordine di piccole forme in cui anche le femmine, limitatamente a quelle degli *Stylopidia* che sono catametaboliche, menano vita endozoa.

A parte, dunque, una casistica piuttosto eccezionale, pare si possa concludere che l'entomofagia tra gli esapodi consiste sostanzialmente in forme semplici ovvero più o meno sofisticate di predazione; il parassitoidismo quindi non sarebbe che una forma molto evoluta e specializzata di predatorismo.

Insect Entomofagy: a Brief Survey

SUMMARY

A commonly found activity among insects, entomophagy, is displayed in a wide variety of behavior patterns, ranging from predation to, albeit rare, parasitism. The various categories of entomophages recognized by entomologists are not so much clear-cut divisions as indicators of prevailing ethological models that are linked by numerous and diverse transitional cases. For example, there are predators that, like parasitoids, develop at the expense of one large prey and parasitoids that, like predators, need many small prey.

Predators are widely found among both exopterygota and endopterygota, usually developing to a much larger final size than their prey. Depending on the group to which they belong, they can evince predatory behavior throughout their life or only in pre-imaginal and imaginal growth stages. Maternal care of offspring is limited to egg laying in environments frequented by prey. The pre-imaginal stages, agile and usually legged, are readily capable of capturing prey on their own. And, given the brevity and superficial nature of the relationship between predator and prey, no physiological interactions are established.

Parasitoids too, like predators, cause the death of their hosts, but over a much longer time span and only one individual per capita. As a result, they are usually smaller in size than their hosts. Parasitoids are only found among endopterygota and behave as such only in the larval stages. And, given that offspring are apodous larvae and hence unsuited to predatory activity, females usually take great care to deposit their eggs either on or within the host's body.

By contrast, ectoparasitoids are much more similar in behavior to predators, differing from the latter in their attacking a single host and, if Hymenoptera, in the females' paralyzing the host to compensate for the lack of their defenseless larvae's predatory skills. They usually attack insects developing in protected micro-environments and preferably in advanced growth stages, as once parasitized the host can no longer grow. The weak physiological links between them and their hosts will sometimes admit of several victims, i.e. whenever the latter are found together in leaf mines or galls, or otherwise grouped in pedotrophic nests like certain Aculeata, and, thanks also to a rapid growth unconditioned by their partner, the development of several generations on the same host generation. Ectoparasitoidism, the most primitive form of parasitoidism, is still found particularly wherever conditions are suitable, i.e. wherever hosts live in restricted environments.

The endoparasitoids represents a significant step along the road to true parasitism, though the latter is seldom achieved. The larva, which lives in the haemocoel of a single host, may have its growth rate in the first instars affected in various ways by the latter, including diapause induction and consequent synchronization of both's life cycles. Endophagous parasitoids mainly attack hosts living outdoors, preferentially striking them in early stages so that they can moult and even complete their growth. Endoparasitoidism thus represents a specialization particularly suited to attacking hosts living in the open and, hence, exposed. In the Hymenoptera Terebrantia, where the attack is almost always direct, the female often prepares the host in relation to the needs of the offspring by injecting substances that depress its haemocytic defense reactions as well as growth rate. In the Diptera Cyclorhapha, which often resort to indirect attack strategies, the solution to all the problems inherent to parasitic life is left almost entirely to the larvae, which are notably active and resistant.

The parasitic relationships of the Terebrantia can become complicated by the triggering of such more or less adaptive phenomena as the occurrence of protopod larvae, the use of embryonic envelopes in the form of teratocytes, the trophamnios for transferring nutrients from the host to the endophagous larvae, the appearance of egg-larval parasitoids, etc. At any event, and even if initially disguised in some way, the substantially predatory nature of parasitoidism is never absent, whether in endophagous or ectophagous forms, and almost always leads to the death of the host.

The main obstacle to true parasitism in insects resides in the narrow weight difference between host and parasite, so that the relationship, after a more or less lengthy initial period of equilibrium, degenerates into a destructive form of internal predation. True parasitism would theoretically be possible within the class, given the enormous size differences among the innumerable species of insects. However, the Terebrantia, which make up the largest part of the parasitoids, tend to attack comparatively small hosts and even compromise the latter's growth by inoculating fluids, to suit the needs of their own offspring. Moreover, when they do attack larger sized hosts, they are usually gregarious, which offsets the initial advantage.

The failure of the Apocrita to become true parasites depends also on the care the mother lavishes on her offspring: it immediately compromises the vitality of the host, reducing it to a kind of domesticated prey. This behavior seems related to the poor aptitude for endozoic life of the larvae, which are forced to resort for more or less lengthy periods to a tegumental kind of respiration as their stigma are either missing or occluded.

The Diptera Cyclorrapha, by contrast, do not sacrifice a host that is sufficiently large. Egg-laying females are incapable of disrupting its physiology, and the meta- and amphipneustic larvae can breathe normally through the hind stigma. These latter maintain, by virtue of their caudal position, contact with the air through the host's integument or through the host's tracheae. The larvae of Cyclorrapha are thus generally pre-adapted to parasitic life and, in those families linked to large mammals, behave like real parasites.

Thus, of the two large groups of parasitoids, the Apocrita, which are characterized by a wide variety of complex and highly sophisticated biological behavioral phenomena, and the Cyclorrapha, which feature relatively simple and uniform behavior patterns, it is the latter that at times succeeds in crossing the threshold to true parasitism.

The main problem in parasitoidism would appear to be fitting the host's mass to the trophic needs of the antagonist. In many Hymenoptera, which are small, it is the females that by their secretions prevent hosts from becoming too large. By contrast, in many Diptera, which are generally "corpulent" and voracious, it is the young larvae that, being subject to the hormonal balance of the host, wait to develop until the latter has completed its growth. Both of these strategies, which are typical of parasitoids, almost always lead to the death of the host.

It should be noted that all the Strepsiptera, a modest group of small-sized insects, are true parasites. Even the females, albeit only those of the Stylopidae which are catametabolic, lead an endozoic life. Thus, apart from a rather exceptional number of cases, entomophagy among insects is essentially found in simple or more or less sophisticated forms of predation.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ACHTERBERG C. VAN, 1984. - Essay on the phylogeny of Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). - *Ent. Tidskr.*, 105: 41-58.
- ACHTERBERG C. VAN, 1988. - Parallelisms in the Braconidae (Hymenoptera) with special reference to the biology. - *Advances in Parasitic Hymenoptera Research*, 85-115.
- ALPHEN J.J.M. VAN, VET L.E.M., 1986. - An evolutionary approach to host finding and selection. - In: Waage J. (ed.). - *Insect parasitoids*. - Acad. Press, pp. 23-61.
- ASKEW R. R., 1971. - *Parasitic insects*. - H.E.B., London, 316 pp.
- ASKEW R.R., 1975. - The organisation of Chalcid-dominated parasitoid communities centred upon endophytic hosts. - In: Price P.W. - *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. - Plenum Press, New York and London, pp. 130-153.
- ASKEW R.R., SHAW M.R., 1986. - Parasitoid communities: their size, structure and development. - In: Waage J., Greathead D. (Eds). - *Insect parasitoids*. - Academic Press, London, pp. 225-264.
- BAKER W.A., BRADLEY W.G., CLARK C.A., 1949. - Biological control of the european corn borer in the United States. - *U.S. Dept. Agric., Techn. Bull.* 983, 185 pp.
- BEARD R.L., 1978. - Venoms of Braconidae. In: Bettini S., (Ed). - *Arthropod Venoms*. - Springer-Verlag, Berlin, pp. 773-800.
- CLAUSEN C.P., 1940. - *Entomophagous insects*. - Mc Graw-Hill New York, 688 pp.
- CLAUSEN C.P., 1950. - Respiratory adaptations in the immature stages of parasitic insects. - *Arthropoda*, 1: 197-224.
- COUDRON T.A., KELLY T. J., PUTTLER B., 1990. - Developmental responses of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) to parasitism by the ectoparasite *Euplectrus plathypenae* (Hymenoptera: Eulophidae). - *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 13: 83-94.
- COUDRON T.A., 1991. - Host-regulating factors associated with parasitic Hymenoptera. - In: Hedin P.A. - *Naturally occurring pest bio-regulators*. - Amer. Chem. Soc., pp. 41-65.
- DOUTT R.L., 1959. - The biology of parasitic Hymenoptera. - *Ann. Rev. Ent.*, 4: 161-182.
- DOUTT R.L., ANNECKE D.P., TREMBLAY E., 1976. - Biology and host relationships of parasitoids. - In: Huffaker C.B., Messenger P.S. (Eds). - *Theory and practice of biological control*. - Academic Press New York, San Francisco, London, pp. 143-167.

- FLANDERS S.E., 1973. - Particularities of diverse egg deposition phenomena characterizing carnivorous Hymenoptera (with morphological and physiological correlations). - *Can. Ent.*, 105: 1175-1187.
- GRANDI G., 1961. - Studi di un entomologo sugli Imenotteri superiori. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 25: 1-660.
- HUFFAKER C.B., 1971. - Biological control. - Plenum Press, New York-London, 511 pp.
- LENTEREN J.C. VAN, DEBACH P., 1981. - Host discrimination in three ectoparasites (*Aphytis coheni*, *A. lingnanensis* and *A. melinus*) of the oleander scale (*Aspidiotus nerii*). - *Netherlands J. Zool.*, 31: 504-532.
- MELLINI E., 1975. - Studi sui Ditteri Larvevoridi. XXV. Sul determinismo ormonale delle influenze esercitate dagli ospiti sui loro parassiti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 31: 165-203.
- MELLINI E., 1976. - Moderni problemi di entomoparassitologia. - *Atti XI Congr. Naz. Ital. Entom., Portici-Sorrento*, pp.263-292.
- 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 Larvevoridi. - *Frustula Entomologica*, 7-8: 395-419.
- MELLINI E., 1990. - Sinossi di biologia dei Ditteri Larvevoridi. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 45: 1-38.
- MELLINI E., 1991. - Tentativi verso l'entomofagia tra le larve dei Lepidotteri. - *Natura e Montagna*, 38 (3-4): 35-43.
- MELLINI E., 1991. - Il parassitoidismo nell'ordine dei Coleotteri. - *Natura Alpina*, 42: 19-30.
- PRICE P.W., 1975. - Reproductive strategies of parasitoids. - In: Price P.W. (Ed.). - Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. - Plenum Press New York & London, pp. 87-111.
- PRICE P.W., 1980. - Evolutionary biology of parasites. - Princeton Univ. Press, 237 pp.
- ROSEN D., DEBACH P., 1990. - Ectoparasites. - In: Rosen D. - Armored scale insects. Their biology, natural enemies and control. - Vol. B, Elsevier, Amsterdam, pp. 99-120.
- SALT G., 1941. - The effects of hosts upon their insect parasites. - *Biol. Rev.*, 16: 239-264.
- SALT G., 1952. - Trimorphism in the Ichneumonid parasite *Gelis corruptor*. - *Quart. J. Microsc. Sci.*, 93: 453-474.
- SALT G., 1964. - The Ichneumonid parasite *Nemeritis canescens* (Gravenhorst) in relation to the wax moth *Galleria mellonella* (L.). - *Trans. R. ent. Soc. London*, 116 (1):1-14.
- SATO H., 1990. - Parasitoids complexes of Lepidopteran leaf miners on Oaks (*Quercus dentata* and *Quercus mongolica*) in Hokkaido, Japan. - *Ecol. Res.*, 5:1-8.
- SULLIVAN D.J., 1987. - Insect hyperparasitism. - *Ann. Rev. Entomol.*, 32:49-70.
- SWEETMAN H.L., 1958. - The principles of biological control. - Brown Co., Dubuque, 560 pp.
- TAYLOR T.H.C., 1937. - The biological control of an insect in Fiji. - Imperial Institute of Entomology, London, 240 pp.
- TELENGA N.A., 1952. - Origin and evolution of parasitism in Hymenoptera Parasitica and development of their fauna in the USSR. - Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1969, 115 pp.
- TILLMAN P.G., CATE, J.R., 1989. - Six new hosts of *Bracon mellitor* (Hymenoptera: Braconidae), with a review of recorded hosts. - *Environ. Entomol.*, 18 (2): 328-333.
- VIGGIANI G., 1977. - Lotta biologica ed integrata. - Liguori Ed. Napoli, 709 pp.
- VIGGIANI G., 1981. - Gli Imenotteri Afelinidi e la lotta biologica. - *Atti Accad. Naz. Ital. Entomol.*, 28-29: 2-33.
- VIGGIANI G., 1984. - Bionomics of the Aphelinidae. - *Ann. Rev. Entomol.*, 29: 257-276.
- VIGGIANI G., 1990. - Hyperparasites. - In: Rosen D. (Ed.). - The armored scale insects, their biology, natural enemies and control. - Vol. B., Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, pp. 177-181.
- VINSON S.B., IWANTSCH G.F., 1980. - Host regulation by insect parasitoids. - *Quart. Rev. Biol.*, 55: 143-165.

- WAAGE J., GREATHEAD D., (ED.) 1986. - Insect parasitoids. - Academic Press, London, 390 pp.
- WALTER G.H., 1988. - Heteronomous relationships in Aphelinids - Evolutionary pathways and adaptive significance (Hymenoptera: Chalcidoidea). - Adv. Paras. Hymenoptera. Res., pp. 313-326.
- ZINNA G., 1961. - Ricerche sugli insetti entomofagi. II. Sperimentazione negli Aphelinidae: Studio morfologico, etologico e fisiologico di *Coccophagus bivittatus* Compere, nuovo parassita del *Coccus hesperidum* L. per l'Italia. - *Boll. Lab. Ent. Agr. Portici*, 19: 301-358.
- ZINNA G., 1962. - Ricerche sugli insetti entomofagi. III. Specializzazione entomoparassitica negli Aphelinidae: Interdipendenze biocenotiche tra due specie associate. Studio morfologico, etologico e fisiologico del *Coccophagoides similis* (Masi) e *Azotus matritensis* Mercet. - *Boll. Lab. Ent. Agr. Portici*, 20: 73-184.