

EGIDIO MELLINI

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

Elementi per un confronto tra il parassitoidismo degli Imenotteri e quello dei Ditteri. (*)

(Ricerche eseguite col contributo del MURST 60%)

INDICE

I. Introduzione	pag. 42
II. Vastità del mondo dei parassitoidi	» 44
III. Alcune caratteristiche morfo-biologiche degli adulti	» 46
1. Morfologia	» 46
2. Nutrizione	» 47
3. Riproduzione	» 48
4. Sex ratio	» 49
5. Proliferazione	» 49
6. Fecondità	» 50
IV. Cerchia degli ospiti	» 51
1. Gruppi sistematici perseguiti	» 51
2. Stadi attaccati	» 52
3. Specificità parassitaria	» 54
4. Scelta in relazione all'ambiente di vita	» 56
5. Discriminazione	» 56
6. Pluralità di vittime	» 57
V. Modalità di parassitizzazione	» 57
1. Deposizione nel corpo dell'ospite	» 57
2. Deposizione sul corpo dell'ospite	» 58
3. Deposizione negli ambienti frequentati dall'ospite	» 59
4. Deposizione di uova microtipiche sul substrato trofico dell'ospite	» 60
5. Foresia	» 61
6. Cure parentali	» 62
VI. Stadi preimmaginali	» 62
1. Uova	» 62
2. Larve	» 64
3. Pupe	» 67
VII. Sviluppo postembrionale	» 68
1. Larve ectofaghe	» 68
2. Larve endofaghe	» 70
a) Penetrazione nell'ospite	» 70

(*) Lavoro accettato il 26 maggio 1994.

b) Localizzazione	pag. 70
c) Nutrizione.....	» 71
d) Respirazione	» 72
e) Ritmo di sviluppo	» 74
f) Impupamento e sfarfallamento	» 75
VIII. Interazioni nei sistemi ospite-parassitoide	» 75
1. Azioni dell'ospite sul parassitoide	» 76
a) Reazione meccanica.....	» 76
b) Reazione emocitaria.....	» 76
c) Effetti su taglia e forma	» 76
d) Effetti sul ritmo di sviluppo.....	» 77
2. Azioni del parassitoide sull'ospite	» 77
a) Effetti indotti dalle femmine prolificanti	» 77
b) Effetti indotti dalle larve	» 79
c) Sopravvivenza	» 80
IX. Simbiosi antagonistiche a più simionti	» 81
X. Competizioni larvali tra Imenotteri e Ditteri in ospiti multiparassitizzati	» 83
1. Competizioni tra larve endofaghe	» 84
2. Competizioni tra larve endofaghe e larve ectofaghe	» 84
XI. Conclusioni e riassunto	» 85
Conclusions and Summary	» 92
Bibliografia citata	» 99

I. INTRODUZIONE.

A complemento del saggio sulla entomofagia degli Insetti, recentemente pubblicato (Mellini, 1993), mi sembra ora utile confrontare direttamente, sia pure a grandi linee, le differenze tra le manifestazioni parassitarie proprie degli Imenotteri e quelle dei Ditteri, cioè dei due grandi Ordini che, in pratica, detengono il monopolio del parassitoidismo nell'ambito della Classe.

Al pari del precedente, l'attuale lavoro va inteso come un mero tentativo di affrontare l'argomento, gettando le basi per una proficua discussione, non certo di esaurirlo. I lavori sulla biologia dei parassitoidi sono straripanti, ed è del tutto impossibile, da parte di un singolo, prenderne adeguata visione. La situazione, da questo punto di vista, era del resto insostenibile già mezzo secolo fa, quando Clausen (1940), nel suo celebre trattato, ebbe a scrivere "la bibliografia concernente gli insetti entomofagi sta assumendo proporzioni gigantesche per cui il ricercatore riesce a consultare solo una piccola parte delle pubblicazioni relative al soggetto". Inoltre, mentre a quel tempo le ricerche erano quasi esclusivamente di carattere descrittivo, e spesso finalizzate a scopi pratici di lotta biologica, in seguito si sono moltiplicati a dismisura i lavori sperimentali, cui aveva dato l'avvio, fino dagli anni trenta, con una superba serie di pubblicazioni, in gran parte ancor oggi valida, George Salt (1934-1973).

D'altronde questo confronto è pure necessario. Già una ventina di anni or sono ne tracciai un primo rapidissimo abbozzo (Mellini, 1976) ma, a quanto mi consta, l'argomento non è stato in seguito sviluppato. Anche il presente tentativo, sebbe-

ne notevolmente ampliato ed approfondito, non può essere che lacunoso ed imperfetto; tuttavia, consentendo una visione globale dei fenomeni del parassitoidismo da una insolita angolazione, è sperabile che non sia del tutto vano. Esso è infatti impostato per evidenziare, ai vari livelli, le differenze tra i due ordini, piuttosto che volto ad illustrarne le somiglianze.

Naturalmente la comparazione è stata effettuata sull'esame di una aliquota minima di pubblicazioni, ancorchè scelte tra quelle più moderne e di carattere generale, per quanto riguarda gli Imenotteri, e sulla base delle personali conoscenze per quanto concerne i Ditteri, per i quali i lavori comprensivi e di carattere generale sono estremamente rari.

Un'altra considerazione è pure opportuna. Poichè la stragrande maggioranza delle ricerche sul parassitoidismo riguarda gli Imenotteri, ne consegue la naturale tendenza a ritenere i loro comportamenti s.l. come modelli generali di riferimento ed a mescolare assieme indifferentemente, come se avessero la stessa valenza, reperti riferentisi a specie appartenenti ai due Ordini. Del resto le sintesi su vari aspetti del parassitoidismo, comparse in recenti volumi dedicati espressamente a queste tematiche, si basano esclusivamente, o quasi, su tale ordine (cfr. Waage e Greathead, 1986; Gupta, 1988; LaSalle e Gauld, 1993; ecc.). Ben raramente, in discussioni di carattere generale, si fa riferimento anche ai Ditteri, ed in tal caso sempre in modo alquanto superficiale e limitatamente ai Tachinidi. L'impropria sudditanza di questa grande famiglia è stata recentemente denunciata anche da Eggleton e Gaston (1992), i quali mettono in guardia gli studiosi dal considerarli quali "honorary ichneumonids", giacchè "appare sempre più chiaro che la loro biologia non assomiglia affatto, sotto parecchi aspetti, a quella degli Imenotteri".

Oltre che di gran lunga più numerosi, gli Imenotteri sono assai più facili da allevare in laboratorio ed è perciò ovvio che la ricerca sperimentale finisca con l'orbitare quasi esclusivamente attorno ad essi, con particolare riguardo per le forme oofaghe e quelle pupifaghe. Una rara eccezione è rappresentata dal lavoro svolto dal nostro gruppo di ricerca sul sistema *Galleria mellonella* L.-*Pseudogonia rufifrons* Wied., che, in poco più di una decina di anni, ha portato alla pubblicazione di una sessantina di lavori, compendati ultimamente da Mellini e Coulibaly (1991).

In realtà, tra l'ordine degli Imenotteri e quello dei Ditteri esistono differenze enormi a tutti i livelli ed è logico che esse si riflettano anche nelle loro manifestazioni parassitarie, pur nell'ambito degli scontati fenomeni di convergenza. Ora è certamente utile, per gli studiosi del parassitoidismo, avere un'idea di come gruppi diversi di entomofagi risolvano gli stessi problemi seguendo strategie diverse, conforme le caratteristiche proprie dell'ordine di appartenenza.

L'esame comparato delle soluzioni adottate dai due raggruppamenti, di fronte ai vari problemi connaturati a questo particolare tipo di vita, oltre ad offrirci una visione generale dei fenomeni, consentirà anche una più appropriata valutazione delle potenzialità e risorse di base impegnate in siffatti adattamenti, posto che, come generalmente si ritiene, i parassiti derivino da forme libere, eventualmente predatrici.

Anche se ovvio, è doveroso avvertire che le generalizzazioni, cui si è indotti a

ricorrere per comodità espositiva, hanno solo un valore largamente indicativo. Esse infatti in biologia soffrono sempre di una quantità di eccezioni, ma non per questo perdono la loro validità come strumenti per la conoscenza. I lavori di sintesi, come quello ora tentato, anche se fatalmente carenti sotto vari aspetti, possono tuttavia essere utili per dare uno sguardo di insieme a questo complesso mondo di entomofagi, tanto interessanti dal punto di vista conoscitivo quanto importanti dal punto di vista pratico. Del resto l'esigenza di siffatti lavori, nella grande marea dei dati accumulati nell'ultimo mezzo secolo, è denunciata da molti ricercatori nei diversi campi del parassitoidismo (vedi ad es. Hawkins, 1993).

Per l'approfondimento di argomenti specifici si rimanda alla sinossi sulla biologia dei Tachinidi (Mellini, 1990) ed al saggio sull'entomofagia degli insetti (Mellini, 1993).

II. VASTITÀ DEL MONDO DEI PARASSITOIDI.

I parassitoidi costituiscono una massa sterminata di antagonisti degli Insetti. De Bach nel 1974 riteneva che fosse stata scoperta e descritta solo una modesta frazione (15%) delle specie effettivamente esistenti, valutabili attorno al milione; basti pensare che per certe specie fitofaghe s.l. sono state contate oltre un centinaio di forme entomofaghe, sia pure polifaghe.

Questi antagonisti sono favoriti, per un verso, dalla infinita moltitudine delle loro vittime e, per un altro, dalla relativa semplicità dei loro cicli e dei loro rapporti con le medesime, per cui si collocano, anche per questo motivo, in una situazione intermedia tra i predatori ed i parassiti veri e propri. Essi sono una delle categorie più rappresentate nel mondo animale, comprendendo il 10% ed oltre di tutti i Metazoi; il loro modo di vita si è infatti evoluto parecchie volte nell'ambito della classe degli esapodi (Hassell e Godfray, 1992).

I parassitoidi sono distribuiti in 5 ordini, ma di questi, a parte gli Strepsitteri che oltretutto sono veri parassiti, due, e precisamente quello dei Coleotteri e dei Lepidotteri, hanno, al riguardo, un'importanza puramente marginale. Essi, infatti, a differenza dell'ordine dei Ditteri e degli Imenotteri, che già in partenza hanno caratteristiche di base consone a tale modo di vita, appaiono difficilmente adattabili, sia come adulti che come larve, verso il parassitoidismo. Questo è proprio soltanto di certi olometaboli, insetti contraddistinti da un netto polimorfismo ontogenetico che ha consentito la divisione dei compiti nell'ambito della specie: gli adulti assicurano la distribuzione spaziale mentre le larve si incaricano dell'accumulo delle riserve trofiche.

I Ditteri comprendono numerose famiglie dedite alla entomofagia, ma in maggioranza si tratta di forme predatrici, di norma allo stato di larva che, essendo apoda, trova il campo di attività limitato agli ambienti chiusi nonchè al terreno, quando se ne escludano i Sirfidi che peraltro, perseguendo vittime gregarie quali gli Afidi, non debbono compiere apprezzabili spostamenti. A parte alcune specie di Nematoceri, disperse tra i Cecidomiidi, gli Sciaridi e i Chironomidi (questi ultimi addirittura con forme ectofaghe), le famiglie di parassitoidi sono circa una decina, tutte comprese tra i Brachiceri, solo in minima parte tra gli Ortorafi (2) e nella grande maggioranza nei Ciclorafi, sia Aschizi(2) che Schizofori (5). Comunque

esse non formano un complesso omogeneo, come nel caso dei Terebranti tra gli Imenotteri, ma sono sparse qua e là nel sottordine con scarsi o nulli rapporti sistematici tra di loro.

Inoltre va tenuto conto che non tutte le famiglie racchiudono esclusivamente parassitoidi; alcune, infatti, quali Calliforidi e Sarcofagidi comprendono forme predatrici nonché zoonecrofaghe e zoosaprofaghe, e persino parassite di vertebrati, comunque solo di rado specie con larve tipicamente fitofaghe come accade invece tra i Terebranti.

Esse sono per di più di modesta comprensione, eccettuati i Tachinidi che superano enormemente tutte le altre per diffusione, numero di specie (8000 finora descritte), varietà di comportamenti ed importanza anche pratica, quali antagonisti di forme fitofaghe spesso dannose. Per tutte queste ragioni, nelle comparazioni con gli Imenotteri questo gruppo verrà tenuto come punto di riferimento imprescindibile. Del resto, quantificando, si è calcolato che i Tachinidi comprendono all'incirca il 90% delle specie dei Ditteri parassitoidi. Pertanto il riferimento a questa famiglia, quale rappresentante dell'ordine, è giustificato pure se gli altri piccoli gruppi possono esibire comportamenti peculiari non delineati nell'ambito della famiglia maggiore. Volendo, infine, dare un'idea molto approssimativa della consistenza numerica dei parassitoidi Ditteri rispetto a quelli Imenotteri, si può ritenere che essi siano, come numero di specie, meno del 5% del totale.

Gli Imenotteri entomofagi, compresi quasi esclusivamente nel sottordine degli Apocriti, sono miriadi, in piccola parte predatori, prevalentemente tra le forme sociali, e nella stragrande maggioranza parassiti. Di questi se ne contano una quarantina di famiglie nella sola sezione dei Terebranti, che peraltro ne include eccezionalmente 2 (Cinipidi e Agaonidi) costituite esclusivamente da specie galligene. Secondo Telenga (1952) si tratterebbe di forme che hanno compiuto il passaggio inverso, e cioè dalla zoofagia alla fitofagia, come pare dimostrato non solo dal fatto che le loro larve hanno il canale alimentare occluso a livello della valvola pilorica, ma anche dalla presenza di parassitoidi, per così dire intermedi, che dapprima si nutrono del cecidozoo e poi dei tessuti della relativa galla. Così i secreti che le femmine delle specie parassite iniettano nell'ospite per modificarne la fisiologia, nelle specie galligene contribuiscono a indurre la formazione del cecidio.

Va poi aggiunta una decina di famiglie di Aculeati per cui, in totale, il numero delle famiglie completamente coinvolte nel parassitoidismo è più che quintuplo rispetto a quello dei Ditteri. Così, con le loro 52 famiglie di parassitoidi, e le parecchie centinaia di migliaia di specie effettivamente esistenti (LaSalle e Gauld, 1993), gli Imenotteri giocano il ruolo principale negli equilibri degli ecosistemi terrestri con riferimento agli esapodi. Di conseguenza essi sono anche i più utilizzati nei programmi di lotta biologica che, in 2/3 dei casi, hanno visto come protagonisti i Terebranti ed in particolare i Calcidoidei nemici di ospiti sessili (DeBach, 1974).

Per il vero si rammenta che il numero di famiglie implicate può variare, anche sensibilmente, in relazione al sistema adottato. Boucek (1988) fa notare che, ad esempio, nella enorme superfamiglia dei minutissimi Chalcidoidea esso varia da

9 a ben 38, secondo i vari Autori, anche se oggi si tende a riconoscerne valide una ventina. Mentre circa una metà delle famiglie di Ditteri interessate nel parassitoidismo presentano anche numerose specie con larve a costumi diversi, quelle degli Imenotteri hanno invece, di norma, comportamenti omogenei, con forme quasi tutte parassite entomofaghe.

Da ultimo si rileva che mentre il parassitismo degli Imenotteri raramente viene esercitato fuori dalla classe degli insetti, e comunque esclusivamente nell'ambito degli artropodi, quello dei Ditteri spazia largamente nel mondo animale, colpendo non solo altri artropodi ed altri invertebrati ma anche vertebrati e perfino lo stesso uomo.

III. ALCUNE CARATTERISTICHE MORFO-BIOLOGICHE DEGLI ADULTI.

1. Morfologia.

Gli Imenotteri parassiti hanno dimensioni estremamente varie. Con riferimento ai soli Terebranti, si passa infatti, gradatamente, dalla rispettabile taglia di certi Icneumonidi del genere *Rhyssa* a quella incospicua delle forme oofaghe della famiglia Trichogrammatidae.

Gli adulti solitamente esibiscono una forma snella e slanciata nonchè, talora, uno spiccato polimorfismo in funzione dell'ospite in cui si sono evoluti; infatti nella stessa specie, accanto a individui normalmente alati, ve ne sono altri compiutamente atteri, di pari o minori dimensioni.

Nei Ditteri invece lo scarto megetico tra le numerose specie è comparativamente molto modesto ed inoltre la forma è di solito tendenzialmente tozza. Gli individui di minor taglia si riscontrano tra i Foridi, grande famiglia che peraltro conta un numero assai limitato di specie parassite. Non si conoscono casi di polimorfismo ma solo, e frequentissimi, di variazioni anche assai notevoli di mole in rapporto a quella delle vittime in cui gli individui, di specie solitamente polifaghe, si sono sviluppati.

Ma la differenza di maggiore importanza tra i due ordini, e proprio agli effetti dell'attività parassitaria, è data dalla presenza delle gonapofisi nelle femmine degli Imenotteri e dalla loro assenza in quelle dei Ditteri. Nei primi, se Terebranti, l'ovopositore morfologico non solo consente di introdurre l'uovo nel corpo dell'ospite, ma altresì di raggiungerlo direttamente in profondità, qualora si tratti di forma minatrice, ed ancora di iniettare nel lacunoma sostanze ad alta attività biologica, provenienti dalle ghiandole accessorie e da territori ghiandolari dell'apparato genitale, che ne modificano profondamente la fisiologia. Negli Aculeati l'ovopositore, perduta la funzione primaria e divenuto brevissimo, serve soltanto come una sorta di siringa ipodermica per l'iniezione di secreti a funzione paralizzante.

Nei Ditteri le femmine, tutte sprovviste di ovopositore morfologico, ne hanno uno di sostituzione costituito dagli ultimi uriti allungati ed assottigliati, suscettibili di introflessione ed estroflessione telescopica. Di solito questa sorta di tubo è membranaceo e quindi inidoneo a perforare, talvolta è invece sclerificato e quindi funzionante, grosso modo, come un ovopositore morfologico. Venendo ora alle specie entomoparassite, la prole è, pertanto, quasi sempre deposta in superficie, e

cioè sul corpo dell'ospite ovvero sul substrato nelle sue vicinanze. Nelle rare specie che depongono invece internamente, la perforazione del tegumento è ottenuta mediante un robusto ed acuminato processo ventrale secondario, localizzato anteriormente al gonotrema, e non mediante un ovopositore di sostituzione sclerificato come accade per certe forme fitofaghe quali i Tripetidi. Il mancato ricorso a tale adattamento forse dipende da una sua minore celerità di azione, rispetto a quella del processo ventrale che, con un solo colpo dell'addome, perfora in un attimo il tegumento del malcapitato. Talora, in specie nemiche di Coleotteri adulti, il II urosterno apparente forma una vistosa prominente contro la quale l'ospite viene premuto per favorire l'azione perforante, dal lato opposto, della suddetta grossa formazione spiniforme che è impervia.

Va ancora aggiunto che mentre nelle specie che effettuano la contaminazione diretta, l'ovopositore di sostituzione è sempre allungato, e talora anche in misura eccezionale per raggiungere ospiti variamente occultati, in quelle a contaminazione indiretta esso è in pratica inesistente.

In conclusione, mentre negli Imenotteri, ordine dotato di ovopositore morfologico, tale organo subisce un adattamento veramente straordinario in relazione all'attività parassitaria, nei Ditteri quello di sostituzione non mostra modificazioni evidenti rispetto alle altre forme con diversa biologia.

Negli Imenotteri inoltre, a differenza dei Ditteri, si conoscono altri appariscenti adattamenti morfologici in rapporto con l'attività parassitaria delle femmine; basti pensare, ad esempio, ai tarsi ipertelici nelle zampe anteriori dei Driinidi finalizzati, grazie alla loro conformazione a chela, a trattenere gli ospiti durante la contaminazione, nonchè alla notevole robustezza delle zampe posteriori nelle Brachymeriinae.

Per il resto gli adulti dei parassitoidi, menando vita libera al pari delle altre forme, non presentano involuzione di organi, come invece di norma accade per i veri parassiti. Essi del resto costituiscono lo stadio attivo nella loro diffusione.

Una caratteristica morfologica di base che non ha subito variazioni in funzione parassitaria, ma che tuttavia ha importanza nel ciclo delle forme entomofaghe, è l'apparato boccale. Mentre nei Terebranti, e nella gran parte degli Aculeati, è di tipo masticatore lambente, nei Brachiceri è lambente succhiatore. Così mentre gli adulti neofarfallati dei primi riescono ad aprirsi una strada anche in materiali compatti, per venire all'aperto, quelli dei secondi invece, qualora si trovino nelle stesse condizioni, finiscono col soccombere imprigionati nel microambiente della vittima.

In conclusione, mentre negli Imenotteri le differenze morfologiche tra le forme parassite e le altre sono abbastanza accentuate, sia a livello immaginale che larvale, nei Ditteri sono modeste e comunque non appariscenti.

2. Nutrizione.

Gli Imenotteri adulti, al pari dei Ditteri, frequentano abitualmente i fiori dai quali prelevano il nettare. Altre fonti di glucidi sono rappresentate da essudati di piante, melata, ecc.

Le femmine degli Imenotteri, tuttavia, abbisognano, per portare a maturazione le uova, di un consistente apporto proteico che si procurano direttamente dall'ospite, tramite le punture praticate con la terebra all'atto dell'ovideposizione, ma, ancor più, mediante le cosiddette punture di nutrizione effettuate, espressamente e magari ripetutamente, su altri individui conspecifici non destinati alla parassitizzazione. A questo scopo, quando l'ospite è protetto entro un bozzolo od una mina, costruiscono addirittura, con lo stesso ovopositore, una sorta di tubo di nutrizione atto a portare in superficie il pregiato liquido. Con la parte lambente del loro apparato boccale prelevano poi l'emolinfa che geme. Questa è la regola; comunque in altri casi, in particolare tra gli Aculeati, impiegando la componente masticatoria dello stesso apparato, possono arrecare ferite, da cui fuoriesce il sangue, o addirittura divorare, integralmente o quasi, individui delle specie ospiti.

La "host feeding" è un'attività comunemente praticata dalle femmine; essa è molto importante agli effetti della durata della vita e della fecondità, apportando i materiali proteici necessari per la vitellogenesi. Va anche rilevato che attraverso questa sorta di predazione, esercitata dagli adulti, si attua una notevole decimazione dell'ospite, con un livello di mortalità che può superare, anche di molto, quello causato dall'azione parassitaria vera e propria svolta dalle larve.

Per le femmine dei Ditteri invece, che di norma non hanno organi perforanti, questa attività è preclusa. In generale esse possiedono, tuttavia, buone riserve nel corpo adiposo che, sotto forma di grosse cellule sferoidali dissociate, occupa gran parte della cavità addominale. Sono così in grado di proliferare senza l'apporto di proteine esogene. Ciò non toglie tuttavia che un supplemento di materiali proteici possa giovare. Infatti le femmine delle rare specie di Tachinidi dotate di un processo sclerificato secondario nell'urosterno pregenitale, col quale perforano il tegumento dell'ospite all'atto della parassitizzazione, si nutrono, al pari degli Imenotteri, dell'emolinfa che fuoriesce. In questo caso, a differenza di quanto accade nel suddetto ordine, il prezioso materiale nutritivo supplementare viene utilizzato indirettamente non solo dagli ovociti, ma soprattutto dalle larvette stipate nell'utero. Queste infatti, pure restando avvolte dagli esili involucri dell'uovo, possono crescere vistosamente fino a raggiungere fasi avanzate della I età (Mellini e Gardenghi, 1994).

3. Riproduzione.

Gli Imenotteri in generale, oltre che per anfigonia, possono comunemente riprodursi anche per partenogenesi. La forma di gran lunga prevalente è quella arrenotoca. Nelle specie parassite bisessuali le femmine inseminate fecondano o meno l'uovo in risposta a vari stimoli esterni, ed in particolare alla natura ed alla mole degli ospiti. In certe specie si ha invece partenogenesi telitoca, accompagnata da fenomeni di spanandria e addirittura di anandria. Tale modo di riproduzione, comporta, almeno nel breve termine, notevoli vantaggi per la specie poichè, iniziando con una sola femmina, è possibile la colonizzazione di un dato ambiente.

I Ditteri si riproducono soltanto per anfigonia. Fanno eccezione alcuni Cecidomiidi che presentano il poco comune fenomeno della pedogenesi, e cioè una for-

ma di partenogenesi sostenuta però dalle larve.

Nelle specie parassite, a differenza di quanto talora accade tra gli Imenotteri, le femmine non sono in grado di scegliere l'ospite in base al sesso del nascituro ed inoltre la sex ratio tende ad approssimarsi all'unità.

Le femmine dei Ditteri, qualora non inseminate, non possono dare origine ad una nuova generazione; esse quindi non svolgono nessun ruolo, mentre quelle degli Imenotteri generano di solito maschi ovvero, per determinate specie, femmine. Così le femmine di quest'ultimo ordine non vanno perdute dal punto di vista riproduttivo, anche se, in taluni casi, si è accertato che, in mancanza dell'accoppiamento, la loro fecondità si abbassa fino a ridursi di circa la metà.

4. Sex ratio.

Negli Imenotteri, che sono parassiti aplodiploidi, la sex ratio presenta forti oscillazioni anche nell'ambito della medesima specie, sempre che le femmine siano state inseminate (Hassell, 1984). Il rapporto numerico dei sessi dipende infatti da vari fattori quali: a) la specie ospite; b) la mole dell'ospite, in relazione anche allo stadio contaminato; c) la sua densità, nel senso che più essa è elevata più aumenta l'aliquota dei maschi, in quanto la madre, deponendo le uova più rapidamente, tende a trascurarne la fecondazione (viceversa si innalza il numero delle femmine quando la densità è bassa); d) la densità dello stesso parassita; e) l'età della femmina prolificante; f) fattori ambientali vari, come la pianta nutrice dell'ospite e la temperatura, per cui possono manifestarsi variazioni anche in funzione stagionale.

La taglia dell'ospite, in relazione alla specie di appartenenza, al suo sesso e allo stadio raggiunto, spesso riveste una importanza primaria, soprattutto per i parassiti che paralizzano l'ospite o che comunque attaccano stadi a risorse trofiche definite, quali le uova o le pupe. La femmina inseminata tende infatti a deporre di preferenza uova maschili (non fecondate) su quelli di minori dimensioni e uova femminili (fecondate) su quelli più grandi, in relazione alle superiori esigenze alimentari di questo sesso anche durante l'accrescimento, visto che di regola raggiunge dimensioni maggiori. Gli Imenotteri possono dunque controllare, come adattamento, la sex ratio della loro progenie. Pertanto anche con la sperimentazione è possibile manipolarla "a piacimento".

Nei Ditteri invece, ove la diploidia è regola, la sex ratio tende ad oscillare intorno all'unità, costituendo un parametro relativamente costante. Quando si verificano decisi scarti dalla norma, la causa va ricercata in una mortalità differenziata nelle larve dei due sessi che, in condizioni di stress, colpisce elettivamente quello femminile, caratterizzato da maggiori esigenze.

Anche a questo proposito si può dunque notare come le caratteristiche proprie dell'ordine di appartenenza finiscano col riflettersi pure sulle forme parassite; così gli Imenotteri possono sfruttare le potenzialità offerte dalla partenogenesi che sono invece negate ai Ditteri.

5. Prolifichazione.

Gli Imenotteri sono di norma ovipari. Così, anche le femmine delle forme

parassite depongono uova non incubate o nell'ospite ovvero, meno comunemente, sul suo corpo, conseguendo in tal modo il notevole vantaggio di mettere la prole a destinazione. L'ovoviviparità, che di solito si accompagna alle modalità di contaminazione indiretta facilitandole, è in pratica sconosciuta in quest'ordine, ove la parassitizzazione, salvo poche eccezioni, è, come sopra riferito, diretta. Inoltre, anche in certi casi in cui è indiretta le femmine sono ovipare come si riscontra, ad esempio, nei *Perilampus*.

Le femmine dei Ditteri sono in maggioranza ovipare, ma altresì in larga misura ovovivipare. Nel primo caso incollano tenacemente le uova sul corpo dell'ospite ovvero sul suo substrato trofico; nel secondo le depositano semplicemente sul suo corpo o, più comunemente, nelle adiacenze.

I vantaggi dell'ovoviviparità nella contaminazione diretta sono evidenti: la larveta, che sguscia all'atto della emissione dell'uovo, può penetrare subito nell'ospite, evitando perciò il rischio insito nell'oviparità, e cioè che l'uovo venga rigettato nelle more dell'embriogenesi, assieme all'esuvia del sacrificando in occasione della ecdisi. Vantaggi si hanno pure nella contaminazione indiretta, giacchè la larveta è subito in grado, alla prima opportunità, di prendere possesso dell'ospite; non si dimentichi, infatti, che la ovoviviparità, o quanto meno l'emissione di uova ad embriogenesi conclusa, è la regola per le specie che depongono negli ambienti frequentati dall'ospite.

In conclusione, la ovoviviparità è una forma di proliferazione assai vantaggiosa per i Ditteri, i quali di norma depongono esternamente all'ospite, poichè riduce le probabilità che il "germe" vada perduto. Essa invece non è necessaria, e di fatto è rara, tra gli Imenotteri endofagi che di regola collocano le uova entro il corpo dell'ospite.

Nei Tachinidi si riscontrano anche forme di viviparità alquanto particolari, come nelle specie che iniettano la prole nell'ospite. In tal caso la larveta, pure restando entro gli involucri dell'uovo che è trattenuto nell'utero, si accresce notevolmente assorbendo il plasma emolinfatico della madre trasudato all'interno; di conseguenza, poco dopo la sua introduzione nell'emocele dell'ospite, può già passare alla II età.

Più in generale va rilevato che la ovoviviparità e la viviparità sono condizionate dalla presenza, nell'apparato genitale femminile, di un organo ad hoc, denominato utero, derivato per eccezionale sviluppo dell'ovidutto comune, a valle dello sbocco delle spermateche. Esso, nelle forme a contaminazione indiretta, si dilata e si allunga smisuratamente, avvolgendosi a spirale, per il progressivo accumularsi al suo interno di migliaia di uova in sosta per l'incubazione. Tali strutture sono particolarmente sviluppate nei Ditteri che praticano la contaminazione indiretta; negli Imenotteri sono invece sconosciute, essendo le femmine ovipare e dotate inoltre di una modesta fecondità.

6. Fecondità.

Va subito considerato che il suo livello è inversamente proporzionale alle cure che le madri dedicano alla prole.

Nelle femmine degli Imenotteri è generalmente modesta; esse emettono infatti

un numero di uova di solito inferiore al centinaio, e talora assai basso, come accade tra gli Afelinidi che non superano i 40/50 elementi (Viggiani, 1981). Una prolificità tanto contenuta, per un insetto, va messa in relazione con le particolari attenzioni poste dalle femmine nella collocazione della prole; ciò, infatti, mentre da un lato richiede un notevole impegno temporale, dall'altro garantisce un buon livello di protezione e quindi di sopravvivenza.

Se poi dai Terebranti si passa agli Aculeati, la fecondità scende ulteriormente ed in particolare nelle specie costruttrici di nidi pedotrofici, dove la premura della madre per i figli giunge ai massimi livelli.

Nei Ditteri la fecondità è quasi sempre molto più elevata, aggirandosi su alcune centinaia di uova nei casi di contaminazione diretta, e addirittura elevatissima nelle forme che hanno adottato la contaminazione indiretta, le cui femmine producono normalmente varie migliaia di uova ciascuna. Una fecondità tanto alta serve per compensare la forte decimazione cui va incontro la prole: eliminazione in occasione dell'ecdisi dell'ospite, competizioni tra parassiti solitari (le madri non sono in grado di discriminare gli individui già parassitizzati) nei casi di contaminazione diretta, ed inoltre, per quella indiretta, le scarse probabilità di acquisire l'ospite. Innalzare, anche enormemente, i valori della fecondità è del resto uno stratagemma cui sempre ricorrono gli animali per superare ogni sorta di difficoltà. Un eccezionale aumento della fecondità si accompagna a un deciso rimpicciolimento delle uova da un lato, e ad un ingrossamento più o meno accentuato dell'addome, dall'altro, nonchè alla presenza di un grande utero spiraliforme ove le uova vengono stipate per l'embriogenesi.

Per le poche specie che collocano la prole direttamente nel corpo della vittima, similmente a quanto fanno gli Imenotteri, la fecondità scende attorno al centinaio di uova, assestandosi quindi su livelli di poco superiori a quelli propri dei Terebranti.

Da ultimo non si può non rilevare come l'addome snello dei Terebranti e quello tendenzialmente globoso dei Ditteri trovino piena corrispondenza con la bassa fecondità dei primi ed elevata dei secondi. Comunque la grande economia di uova fatta dai primi e il notevole "sciupio" cui si abbandonano i secondi, pur rappresentando due strategie diametralmente opposte, finiscono poi con l'equivalersi nei risultati pratici.

IV. CERCHIA DEGLI OSPITI

Va innanzi tutto sottolineata la particolarità abbastanza eccezionale per cui le vittime ed i relativi parassitoidi appartengono di solito alla stessa classe. E' inoltre opportuno ricordare che, mentre nei Terebranti le famiglie hanno quasi sempre comportamenti omogenei al loro interno, quelle dei Ditteri, salvo poche, comprendono, accanto ai parassitoidi, specie aventi biologie del tutto diverse, denunciando il tentativo di percorrere varie strade nonchè la notevole plasticità comportamentale delle larve dei Ciclorrafi.

1. Gruppi sistematici perseguiti.

Gli Imenotteri ricercano le loro vittime quasi esclusivamente nell'ambito della

classe degli insetti, di cui molti ordini vengono in larga misura parassitizzati.

Tale sorte colpisce pesantemente anche il loro stesso ordine (basti ricordare se non altro la lunghissima serie degli iperparassiti), a differenza di quanto si riscontra nei Ditteri che hanno ben scarsa propensione, o possibilità, di insidiare gli appartenenti al loro stesso gruppo (Mellini, 1973). Poche sono invece le specie legate ad altre classi di Artropodi, tra questi in primis gli Aracnidi ed in particolare i ragni.

Il campo di ricerca dei Ditteri parassiti in pratica tende a sovrapporsi a quello degli Imenotteri per quanto concerne gli Insetti, ma poi si estende, oltre che agli Aracnidi e ad altre classi di Artropodi, anche verso differenti tipi di invertebrati quali i Molluschi e gli Anellidi. Infine numerose forme, ben note in Entomologia medica e veterinaria, aggrediscono, allo stato di larva provocando le cosiddette miasi, i vertebrati ed in particolare le classi con costumi terrestri. Passando a questo tipo di animali, caratterizzati da dimensioni comparativamente enormi, i Ditteri abbandonano gli schemi del parassitoidismo per conformarsi alle regole del parassitismo vero e proprio, sebbene anche in questi casi menino vita parassitaria come endofagi esclusivamente negli stadi larvali.

2. Stadi attaccati.

A questo riguardo si nota invece un maggiore eclettismo tra gli Imenotteri, intesi come gruppo nel loro insieme. Secondo le specie, essi aggrediscono tutti gli stadi preimmaginali, a partire dall'uovo, nonchè gli adulti. Vi sono infatti gruppi sistematici specializzati a perseguire stadi tipicamente immobili, quali pupe tra gli olometaboli, nonchè stadi postembrionali parimenti statici tra gli eterometaboli s.l., come in molti Rincoti Sternorinchi. Particolarmente nutrito è poi lo stuolo delle minutissime forme specializzate ad evolversi in singole uova, sia di eso- che di endopterigoti.

Anche i Ditteri, nel loro complesso, attaccano stadi giovanili ed immagini, con l'esclusione però di quelli sessili. Tale regola vale tanto nei casi di contaminazione diretta, in cui sono impegnate le femmine prolificanti, quanto in quelli di contaminazione indiretta in cui i protagonisti della presa di possesso dell'ospite sono le larve di I età. Alcuni A.A. hanno rilevato come lo stimolo chiave, che induce le femmine prolificanti a deporre, sia costituito proprio dai movimenti dei possibili ospiti.

Tuttavia le uova possono essere aggredite da Bombiliidi, però mai singolarmente, bensì qualora riunite in ooteche come quelle degli Ortotteri Celiferi. Dalle pupe, poi, spesso fuoriescono larve mature di Tachinidi, ma si tratta di parassiti larva-pupali, cioè di antagonisti che penetrano nelle larve per poi terminare l'accrescimento, obbligatoriamente (koinobionti) o meno (idiobionti), entro le pupe. Inoltre, in cattività, può verificarsi comunemente l'ovideposizione su corpi inanimati quando le femmine, private per un certo tempo degli ospiti, finiscono col deporre su consorelle morte nonchè su qualsiasi oggetto, purchè di piccole dimensioni ed in rilievo sul fondo della gabbia di allevamento. Ovviamente nei casi di contaminazione indiretta, con planidi e uova microtipiche, la deposizione avviene regolarmente su substrati inerti; in ogni caso però i primi si aggrappano solo a cor-

pi in movimento, mentre le seconde presuppongono addirittura l'attività trofica del partner.

In conclusione, dunque, i movimenti dell'ospite costituiscono uno stimolo primario nello scatenare le manovre di attacco da parte delle femmine prolificanti dei Ditteri, naturalmente nei casi di contaminazione diretta che sono peraltro quelli più comuni. Parrebbe quindi che, in questo ordine di entomati, sia la vista il senso maggiormente impegnato nella selezione dell'ospite, mentre negli Imenotteri, com'è ben noto, un ruolo di primaria importanza è sostenuto dall'olfatto, integrato, specialmente nelle forme oofaghe, dal senso del tatto. Questo a grandi linee, perchè nella fase precedente della selezione dell'ospite, relativa al ritrovamento del suo habitat, l'olfatto ha enorme importanza anche per i Ditteri, in particolare per quelli che depongono negli ambienti frequentati dall'ospite ovvero sul suo pabulum, giacchè sono in grado di percepire gli odori emanati dagli organi vegetali danneggiati dai fitofagi.

Per quanto concerne gli stadi aggrediti dalle singole specie, le femmine dei Terebranti operano una scelta più accurata, spesso escludendo regolarmente, se endoparassiti, gli stadi postembrionali avanzati che possono risultare inidonei e, se ectoparassiti, quelli precoci che, impossibilitati a crescere dopo la paralizzazione, possono rappresentare una fonte trofica inadeguata. Le femmine dei Tachinidi, invece, assalgono qualsiasi stadio e se talora si nota un calo nella deposizione su quelli più avanzati ciò è dovuto alle più energiche reazioni meccaniche di difesa contro gli intrusi da parte di potenziali ospiti troppo corpulenti. Del resto se koinobionti il risultato finale è lo stesso, mentre l'aggressione a forme giovanili resta facilitata sia per le femmine prolificanti che per le giovanissime larvette.

Sempre in riguardo agli stadi attaccati si rileva, tanto per gli Imenotteri Terebranti (diverso è il discorso per gli Aculeati su cui sarà riferito più avanti) quanto per i Ditteri, che sono di gran lunga preferiti quelli preimmaginali, certamente più facili da assalire, in particolare tra le forme olometaboliche. Piuttosto di rado sono attaccati direttamente (cioè non tramite una aggressione anticipata sugli stadi giovanili) gli adulti e in questo caso solitamente di gruppi poco reattivi quali i Coleotteri ed i Rincoti Eterotteri, esapodi di contro protetti da robuste corazze sclerificate. Queste, negli Imenotteri, sono perforate dalla madre grazie alla terebra e per i Ditteri dalla larva neonata, tramite un uncino boccale specializzato per la bisogna e agente su una microarea rammollita dalla saliva, come si verifica tra i Tachinidi. Non mancano però forme, in particolare tra i Ditteri Conopidi, capaci di insidiare i vivaci ed assai pericolosi Vespoidei e Apoidei che vengono ghermiti in volo. Mentre le specie persecutrici di adulti sono racchiuse soprattutto nei Braconidi, tra i Terebranti, nei Ditteri appaiono disperse in varie famiglie quali i Pirogodi e i Sarcofagidi, oltre a quelle sopraccitate.

In certi sistemi, con ospite coleottero adulto e parassita dittero, sovente un sesso è assai più colpito dell'altro. Ciò però non dipende da una precisa scelta operata dalla femmina prolificante, bensì, semplicemente, dal fatto che un sesso è più esposto o comunque più facilmente aggredibile dell'altro.

La caccia a individui adulti è invece relativamente comune tra gli Aculeati, in particolare Sfecidi che, secondo le specie, approvvigionano le proprie celle con forme immaginali sia di eterometaboli quali Efemerotteri, Blattoidei, Ortotteri che

di olometaboli come Neurotteri, Ditteri e perfino gli ingombranti Lepidotteri. Va comunque ricordato che la suddetta famiglia ha comportamenti atipici rispetto a quelli dei classici parassitoidi.

Un'altra differenza tra Imenotteri e Ditteri riguarda la taglia delle possibili vittime. Infatti, mentre i primi, grazie alle ridottissime dimensioni proprie di certe famiglie, possono svilupparsi in ospiti di infime dimensioni quali uova singole, nonchè Tisanotteri, Aleurodidi e Diaspidine fra i Rincoti Sternorinchi, i secondi, che non scendono a dimensioni tanto minute, attaccano raramente specie di piccola mole e mai quelle addirittura incospicue.

In modo analogo, con riferimento allo stadio dell'ospite, sembra lecito affermare che l'azione dei Terebranti si scarica tendenzialmente sugli individui più giovani, a cominciare dall'uovo, mentre quella dei Ditteri colpisce i più avanzati fino agli adulti. Tale scelta sembra in relazione con la taglia dei parassiti dei due gruppi, che spesso risulta notevolmente minore negli Imenotteri, come in precedenza accennato.

Per inciso rileviamo che, a livello pratico, l'attività dei primi comincia a limitare il danno dei fitofagi nell'immediato, mentre quella dei secondi fa risentire i suoi effetti quasi esclusivamente nella generazione successiva che parte decimata. Ciò non toglie che vi siano anche Imenotteri pupifagi per i quali, naturalmente, vale lo stesso discorso.

3. Specificità parassitaria.

Passiamo ora ad analizzare gli ospiti non più con riferimento all'ordine di appartenenza dei parassitoidi ma in relazione alle singole specie entomofaghe.

Com'è noto, il processo di selezione dell'ospite si svolge attraverso 4 o 5 tappe secondo i vari Autori (ricerca dell'ambiente frequentato dall'ospite, ritrovamento dell'ospite, sua accettazione, sua idoneità e, per vari Imenotteri, sua regolazione fisiologica). Esso è stato studiato con particolare attenzione negli Imenotteri per cui, al solito, i principi generali, formulati in base alla sperimentazione su questo ordine, vengono tacitamente estesi anche agli altri. Senza scendere nei dettagli, si può innanzi tutto osservare che nei Ditteri manca la quinta tappa, cioè la "host regulation", dato che le loro femmine non hanno i mezzi per influire sulla sua fisiologia; inoltre mentre per essi è l'idoneità dell'ospite la fase più importante nel processo di selezione del medesimo, per gli Imenotteri il ruolo primario è rappresentato dalla sua accettazione.

Più in generale, si può ritenere che gli Imenotteri, a livello di specie, abbiano una cerchia di ospiti piuttosto ristretta, anche se tende ad ampliarsi alquanto tra le forme ectofaghe. Come si è già riferito, essi, nella ricerca dell'ospite, si basano soprattutto su stimolazioni di ordine chimico, certamente ben più selettive di quelle visive. Inoltre, poichè ovidepongono nel lacunoma dell'ospite, le femmine debbono preventivamente neutralizzarne i meccanismi di difesa immunitaria; ma siccome i mezzi di cui dispongono agiscono solo su certe specie di ospiti, qualora ne vengano aggrediti altri, l'uovo o la giovane larveta possono rimanere incapsulati. Così, spesso, la scelta dell'ospite, sempre effettuata dalle femmine con molta cura, avviene su base sistematica, almeno nei Terebranti endofagi (negli ectofagi non-

chè negli Aculeati può essere invece biocenotica). Talora la scelta viene operata tenendo conto non solo della specie ma addirittura del sesso, come accade negli straordinari Afelinidi eteronomi.

Per le specie facenti capo all'ordine dei Ditteri, la cerchia degli ospiti è generalmente assai più ampia, con una specificità parassitaria molto meno netta, come hanno recentemente evidenziato anche Eggleton e Gaston (1992) con riferimento alla fauna inglese dei Tachinidi. Intanto la femmina tende sovente ad operare una scelta biocenotica dell'ospite, coinvolgendo quindi forme anche sistematicamente lontane (addirittura salto di ordine), qualora presenti nel medesimo biotopo ed aventi costumi ed aspetto simili. Inoltre numerose specie praticano una contaminazione indiretta, lasciando in larga misura al caso il raggiungimento di un ospite idoneo. In terzo luogo va osservato che le uova, stadio particolarmente suscettibile all'incapsulamento, sono sempre esterne e che le larve neonate dei Ditteri sono assai più resistenti di quelle degli Imenotteri per cui, grazie anche al loro comportamento nel lacunoma della vittima, riescono spesso a sfuggire alle reazioni di difesa emocitaria di ospiti insoliti. Le loro femmine in natura possono dunque attaccare liberamente, e con successo, specie al di fuori della cerchia abituale, ed in cattività, dato che la maturazione delle uova procede ininterrotta, ovideporre, in assenza di ospiti, addirittura su consorelle vive o morte e persino su piccoli oggetti, come già riferito. Simili evenienze sono invece del tutto ignote nell'ordine degli Imenotteri le cui femmine vanno soggette, in mancanza di ospiti idonei, al fenomeno del riassorbimento degli oociti.

Esso rientra nel quadro generale della "economia" attuata da questi antagonisti, caratterizzati da una fecondità comparativamente molto bassa. Il riassorbimento avviene a livello degli ovaroli ed è assai rapido, completandosi nel giro di qualche ora (Doutt, 1959).

I Ditteri, dunque, sono generalmente caratterizzati da livelli di polifagia, attuale e potenziale, molto elevati che possono estendersi non solo su famiglie diverse dello stesso ordine ma anche su ordini diversi. Clausen (1940), ancora mezzo secolo fa, riportava che, per *Compsilura concinnata* Meig., erano state segnalate più di 100 specie ospiti appartenenti a 3 ordini e a ben 18 famiglie. In natura i Tachinidi possono infatti attaccare con facilità, ed evolversi normalmente in ospiti insoliti e del tutto occasionali; in laboratorio, poi, ove è possibile creare artificialmente una sovrapposizione spaziale e temporale tra plausibili ospiti e parassiti, si può allungare "a piacere" la lista delle vittime di quei dati entomofagi, sotto la pressione delle uova che vanno accumulandosi nell'ovidutto comune e che sono necessariamente scaricate. Così per essi è facile trovare ospiti di sostituzione pienamente idonei; nelle nostre celle climatizzate, ad esempio, vengono allevate in permanenza 5 specie di Tachinidi su *Galleria mellonella*, che in natura non conta alcun nemico tra i Ditteri.

Negli Imenotteri, invece, tali possibilità sono assai limitate, innanzitutto perchè le femmine non sono use ad aggredire ospiti "sconosciuti", e poi perchè i fattori emessi dalle madri, per proteggere le uova dalla reazione emocitaria dell'ospite, sono efficaci solo nei confronti di certe specie, mentre le uova e le larve di I età del terebrante sono, al contrario dei Ditteri, sensibilissime ai meccanismi di difesa emocitaria.

In conclusione, e per dirla seguendo la moderna terminologia, i Terebranti sono tendenzialmente “specialists” e cioè oligofagi, mentre i Ditteri sono potenzialmente “generalists” e cioè polifagi.

4. Scelta in relazione all'ambiente di vita.

Per quanto riguarda la distribuzione degli ospiti dei nostri due ordini di parassitoidi, in rapporto all'ambiente di vita delle loro vittime, si nota sovente una generica coincidenza; il coparassitismo tra Imenotteri e Ditteri è, infatti, un fenomeno assai comune. Tuttavia, mentre i Ditteri attaccano, in relazione ai loro mezzi, soprattutto ospiti menanti vita libera allo scoperto, gli Imenotteri aggrediscono anche, ed in larghissima misura, ospiti variamente occultati e persino apparentemente inaccessibili. Hawkins (1993) ha addirittura notato che il numero di specie di parassitoidi per fitofago è mediamente più alto per gli ospiti protetti entro foglie arrotolate (5,7), in astucci (6,3) ovvero in mine fogliari (6,3), rispetto agli ospiti menanti vita libera (3,7). Così le forme xilofaghe, e più in generale minatrici o gallegene, sono particolarmente perseguitate dagli Imenotteri, mentre quelle ipogee lo sono dai Ditteri. La mancanza di un idoneo ovopositore perforante in quest'ultimo ordine ne limita fortemente la possibilità di raggiungere ospiti confinati; tuttavia in vari casi può essere delegata, per la bisogna, la larveta neonata, sempre che sia aperta una via di accesso per arrivare fino all'ospite.

Lo stesso discorso può essere allargato agli insetti, o loro stadi, protetti entro costruzioni proprie, come i bozzoli per le pupe degli olometaboli e gli scudetti, o follicoli, per certi eterometaboli sessili in tutti gli stadi come i Coccidi Diaspini; la loro contaminazione può infatti essere effettuata solo da femmine provviste di ovopositore perforante come nei Terebranti.

Per quanto concerne l'ambiente di vita degli stessi parassitoidi va aggiunto che, in generale, l'ordine degli Imenotteri tende a prediligere gli ambienti relativamente caldi e secchi, mentre quello dei Ditteri preferisce i luoghi freschi ed umidi (Schwenke, 1958).

5. Discriminazione.

Altra grande differenza comportamentale, tra i parassitoidi dei due ordini, è data dalla capacità propria delle femmine degli Imenotteri solitari, sia inseminate che vergini, di operare una discriminazione dell'ospite, in base a segnali esterni e/o interni, nel senso di escludere dalla contaminazione gli individui già parassitizzati dalla stessa femmina ovvero da femmine conspecifiche e perfino di altra specie. Esse sono inoltre in grado di regolare, qualora parassiti gregari, il carico di uova in base alla mole dell'ospite sia a livello di specie che, in particolar modo per le forme ectofaghe, a livello di stadio. Tutto ciò reca notevoli vantaggi al parassitoide, quali evitare uno spreco di uova e di tempo, da parte della femmina prolificante, nonché una morte anticipata dell'ospite causa l'eccessivo carico parassitario. Varie specie, poi, oltre a marcare coi feromoni l'ospite in cui hanno deposto, marcano altresì, col secreto della ghiandola alcalina, il biotopo ove lo hanno ricercato (Alphen e Visser, 1990), facilitando in tal modo il compito alle femmine intervenute successivamente.

Nei Ditteri, invece, simili capacità sono del tutto assenti per cui il numero di attacchi, che un ospite riceve, dipende quasi esclusivamente dal rapporto numerico tra le popolazioni dei due simbionti in quel determinato biotopo, indipendentemente dal fatto che l'antagonista sia gregario o solitario. Ciò vale sia per i casi di contaminazione diretta che, ed a maggiore ragione, per quelli di contaminazione indiretta, ove la discriminazione dovrebbe essere operata dalle larve neonate o addirittura dalle uova microtipiche (!) che sono ingerite assieme al pabulum. E' ovvio che la mancanza di potere discriminativo è causa di perdite talora enormi nelle file dei parassitoidi solitari, perdite che nei Ditteri vengono al solito compensate da una elevata prolificità.

6. Pluralità di vittime.

Una delle principali caratteristiche distintive dei parassitoidi, rispetto ai predatori, è quella di utilizzare, per il proprio sviluppo, un solo individuo dell'ospite. Tuttavia vi sono casi, peraltro discussi, in cui il parassitoide durante la vita larvale ne distrugge un numero più o meno elevato. Ciò accade tra gli Imenotteri sia Terebranti che Aculeati. Tra i primi vanno ricordati gli Evaniidi che si evolvono nelle ooteche di Blattoidei e certe forme ectofaghe nemiche di larve fillominatrici gregarie; tra i secondi, gli Sfecidi che accumulano più vittime all'interno di ciascuna cella pedotrofica. In quest'ultimo caso può addirittura accadere che una stessa larva si trovi a disporre di ospiti appartenenti a specie o perfino a famiglie diverse.

Pluralità di vittime si riscontra anche fra i Ditteri, ma assai di rado e, segnatamente, tra quei Bombiliidi che sono infeudati alle ooteche dei Celiferi, quindi in condizioni piuttosto contestabili come parassitoidi.

Si tratta, in ogni caso, di idiobionti che compensano il mancato accrescimento dei loro ospiti, dopo la contaminazione, aumentandone il numero pro capite.

V. MODALITÀ DI PARASSITIZZAZIONE.

Come descritto in un precedente lavoro di carattere generale (Mellini, 1993), le tecniche adottate dai parassitoidi nell'attaccare l'ospite sono riconducibili a 4 modelli, e precisamente 2 di contaminazione diretta, che sono quelli di gran lunga più comuni, e 2 di contaminazione indiretta, piuttosto inconsueti ed in prevalenza messi in atto dai Ditteri.

1. Deposizione nel corpo dell'ospite.

E' la tecnica tipica applicata dagli Imenotteri Terebranti endofagi; è la più sicura, nel senso che il giovane parassita non corre il rischio di perdere il contatto con il proprio partner. L'uovo, che di regola non è incubato, viene generalmente collocato nel lacunoma ovvero, per certe specie, entro organi particolari. Nel primo caso, esso viene adeguatamente protetto dalle reazioni di difesa del sistema immunitario del malcapitato. La formazione di capsule emocitarie, infatti, porta lentamente a morte uova e giovani larvette per asfissia e per inedia. Ovviamente tale problema non sussiste per i parassiti oofagi.

Spesso vengono altresì iniettate sostanze atte a modificare la fisiologia dello sviluppo dell'ospite, nonchè, per le forme solitarie, feromoni marcatori finalizzati ad evitare inutili e dannose superparassitizzazioni. In ogni caso le larve si comportano da endoparassite. Va infine ricordato che le femmine degli Afelinidi eteronomi presentano una dicotomia comportamentale in relazione al sesso del nascituro; ad esempio quelle del genere *Coccophagus* possono ovideporre, oltre che internamente, anche esternamente all'ospite. Nel primo caso salgono sul corpo del Coccide e vi inoculano un uovo fecondato di larva femminile endofaga; nel secondo si pongono a lato e depositano, sotto l'addome, un uovo non fecondato di larva maschile ectofaga.

Grazie alla terebra, oltre a raggiungere ospiti viventi all'interno di organi vegetali, certe specie oofaghe possono addirittura parassitizzare le uova ancora contenute nelle vie genitali delle femmine dell'ospite, come si è constatato per alcuni nemici di Afidi (Mackauer e Kambhampati, 1988).

Nei Ditteri, invece, la modalità di contaminazione endozoa è poco comune, anche se adottata, oltre che da alcuni Tachinidi, in seno a famiglie di modesta comprensione quali i Conopidi (Schmid-Hempel e Müller, 1991), i Pirogati e i Pipunculidi. Nel caso dei Tachinidi, vengono generalmente inoculate non uova, bensì larvette in fasi più o meno avanzate della I età; derogano alcune Fasiine che iniettano uova non embrionate, al pari dei Conopidi le cui femmine sono parimenti sprovviste di un utero incubatore.

Una eccezione veramente straordinaria è quella dei Criptochetidi del genere *Cryptochaetum* parassiti di Coccidi Monoflebini; infatti non solo attaccano ospiti immobili, ma vi iniettano uova membranacee che assorbono plasma emolinfatico e da cui sgusciano larvette apneustiche caudate, riproponendo, nel complesso, un quadro tipico da Terebrante.

2. Deposizione sul corpo dell'ospite.

Qualora trattasi di uova, si ha il vantaggio che esse sfuggono, durante il periodo di incubazione quando il parassitoide è più vulnerabile, al sistema immunitario dell'ospite; corrono, di contro, il rischio di restare distrutte dalle reazioni meccaniche di difesa dello stesso, ovvero di essere rigettate assieme all'esuvia nel corso delle mute.

Negli Imenotteri è una modalità di attacco assai meno comune della precedente e di norma limitata alle specie con larve ectofaghe. Si riscontra pertanto in certi Terebranti evolventisi a spese di forme minatrici, nonchè in quasi tutti gli Aculeati (fanno eccezione, a quanto pare, i Driinidi). La localizzazione delle uova è assai meno curata rispetto alle forme deponenti internamente, salvo che per i costruttori di nidi pedotrofici che le depongono su parti del corpo ben precise e col polo cefalico in corrispondenza di aree del tegumento membranacee; così la delicata larvetta neonata si trova facilitata nell'opera di perforazione. Talora l'uovo può essere ancorato mediante un pedicello infisso nel tegumento, ma di norma è semplicemente adagiato e non incollato sul corpo del sacrificando. Ciò è attuabile perchè l'ovideposizione è preceduta dalla paralizzazione dell'ospite; essa è di solito debole, o comunque di breve durata nei Terebranti, ed invece spesso per-

manente negli Aculeati. Le larvette che sgusciano da tali uova si comportano sempre da ectofaghe e non corrono il rischio, mentre ne perforano il tegumento, di essere scrollate via dalla vittima che è immobilizzata; in seguito, possono esse stesse concorrere a mantenerla immobile iniettando, attraverso la minuscola ferita di nutrizione, liquidi orali, fino a quando essa non viene progressivamente esaurata dalla stessa attività trofica dell'ectofago.

Oltre agli evidenti vantaggi derivanti dalla paralisi dell'ospite per un antagonista esterno, ve ne sono altri meno palesi ma pure importanti, come l'automatica esclusione di successive competizioni con parassiti ditteri le cui femmine non perseguono ospiti immobili.

Nei Ditteri è questa la forma di contaminazione prevalente. Riguarda sia specie ovipare che ovovivipare. Nel primo caso, che è quello usuale, vengono deposte uova macrotipiche, di regola non incubate e tenacemente incollate ai tegumenti mediante un apparato corionale di fissazione che ne garantisce l'inamovibilità. Nel secondo vengono emesse uova membranacee da cui schiudono immediatamente le larve; tali uova sono quindi semplicemente adagiate sul corpo del malcapitato. Comunque, a differenza di quanto accade negli Imenotteri, ove ad una deposizione esterna delle uova si accompagna una vita ectofaga delle larve, nei Ditteri le larve sono quasi sempre endofaghe. Non avendo le loro femmine la possibilità di paralizzare l'ospite, questo potrebbe con facilità scrollarsi di dosso le tendenzialmente subconiche larve dei Ciclorrafi. In ogni caso, la distribuzione delle uova sul corpo delle vittime non rappresenta l'espressione di una libera scelta da parte della madre, bensì il risultato di un compromesso fra le tecniche standardizzate di attacco, da un lato, e la reattività nonchè la localizzazione dell'ospite, dall'altro.

In generale va dunque rilevato come la contaminazione diretta dell'ospite sia, per gli Imenotteri, enormemente facilitata dalla sua temporanea paralizzazione, mentre le femmine dei Ditteri debbono sovente reiterare gli attacchi non avendo modo di neutralizzarne la spesso violenta reattività.

3. Deposizione negli ambienti frequentati dall'ospite.

Tra gli Imenotteri è una tecnica rara; le femmine degli Apocriti sono infatti generalmente orientate a prodigare particolari attenzioni alla prole. Si riscontra, ad esempio, negli Eucharitidae, nemici di formiche, che depongono le uova infiggendole nelle foglie di piante situate in vicinanza dei nidi; i planidi che ne schiudono restano in attesa di aggrapparsi alle operaie in circolazione e così vengono trasferiti entro la colonia dove finiscono col penetrare nelle larve di ultima età. In questo caso, dunque, la contaminazione indiretta si accompagna alla foresia, fenomeno praticamente sconosciuto fra i Ditteri. Anche i *Perilampus* Latr., infeudati a vari olometaboli solitari, emettono le uova nell'ambiente però in vicinanza degli ospiti, vale a dire entro un raggio non superiore alla trentina di cm. In questo caso i planidi stanno fermi, in posizione eretta, in attesa che le vittime passino loro accanto. Comportamento meno raro, ed anche meno impegnativo per la prole, è quello proprio di certe forme ectofaghe antagoniste di larve minatrici, in particolare di foglie; le femmine spesso, anzichè deporre le uova direttamente sull'ospite, le abbandonano, in alternativa, all'interno della mina nelle sue più o meno

immediate vicinanze, lasciando così alle larvette neonate il compito di raggiungerlo. Comportamenti simili sono stati notati anche a carico di ospiti ectofiti debilitamente paralizzati. A parte gli Eucharitidae, tutta questa casistica differisce profondamente dalla tecnica classica, giacchè la femmina depone accanto ad ospiti che ha già localizzato e predisposto, paralizzandoli; non si tratta quindi di un abbandono generico nell'ambiente.

Nei Ditteri, invece, è una tattica assai comune che, oltre a vari Tachinidi, coinvolge altre famiglie come i Nemestrinidi. Va poi rilevato che, al confronto di quella manifestata dagli Imenotteri, è del tutto semplice in quanto la prole viene abbandonata genericamente nelle aree frequentate dall'ospite. Le femmine, dotate di altissima fecondità, sono sempre ovovivipare e depongono planidi, ovvero larvette tachiniformi, in ogni caso di dimensioni ridotte rispetto a quelli delle specie a contaminazione diretta. I primi, se nemici di insetti ectofiti, restano in attesa che questi passino loro a tiro, invece, se antagonisti di forme ipogee, si infossano nel terreno alla loro ricerca; le seconde, collocate in vicinanza dell'imbocco delle gallerie scavate nelle piante, le risalgono fino a raggiungere l'occupante. Come si vede, in questi casi tutte le varie fasi dell'attività parassitaria, compresa la stessa ricerca dell'ospite e la sua presa di possesso, vengono sostenute dalle larve.

Questa forma di contaminazione indiretta, in cui la larva di I° età conduce per qualche tempo vita libera, è considerata dagli Autori come una modalità primitiva di acquisizione dell'ospite, simile a quella propria delle specie predatrici. Va però tenuto presente che, anche in questi casi, la dispersione della prole nell'ambiente è generalmente opera delle femmine, essendo di solito limitate o nulle le capacità di diffusione delle larvette neonate.

4. Deposizione di uova microtipiche sul substrato trofico dell'ospite.

E' una modalità di attacco molto rara tra gli Imenotteri, ove è rappresentata solo nella piccola famiglia dei Trigonalidi, gruppo ritenuto arcaico fra i Terebranti. Merita comunque di essere subito sottolineata la perfetta somiglianza strutturale delle uova e loro ubicazione ai margini delle foglie, con quella dei Ditteri.

E' invece relativamente comune tra questi ultimi ed in particolare nella tribù dei Goniini fra i Tachinidi. Le femmine, pur essendo ovipare, depongono uova in cui l'embriogenesi è in realtà già conclusa. La minutissima larva uscirà solo successivamente, allorchè l'uovo viene ingerito dall'ospite in fase trofica ed in seguito all'azione degli enzimi presenti nel suo intestino. Il fatto che la larvetta sia già pronta a sgusciare, fin dal momento dell'ovideposizione, rappresenta un adattamento atto a garantire la presa di possesso dell'ospite, anche quando le uova vengono inghiottite col pabulum subito dopo la loro emissione. Pure la loro localizzazione all'estrema periferia delle foglie ne favorisce l'impatto con il fitofago che comincia ad intaccarle ai bordi.

In relazione alle ridottissime dimensioni di queste uova, dette appunto microtipiche, ed alle scarse probabilità che siano effettivamente ingerite, le femmine godono di una fecondità eccezionalmente elevata, di gran lunga superiore a quel-

la di tutte le altre forme parassite e non, ad esclusione delle regine degli insetti sociali.

In conclusione, gli Imenotteri praticano quasi esclusivamente la contaminazione diretta, mentre i Ditteri contano anche numerose forme specializzate nella contaminazione indiretta. Inoltre, i primi prodigano cure supplementari alla prole, interferendo in vario modo sulla fisiologia dell'ospite a vantaggio della propria discendenza. Le femmine infatti, o prima o durante la contaminazione, iniettano nella vittima, assieme all'uovo, varie sostanze ad alta attività biologica aventi diverse funzioni: a) neutralizzazione delle reazioni di difesa emocitaria, qualora trattasi di forme endofaghe, e l'uovo non sia stato previamente rivestito con particolari secreti atti ad impedirne l'incapsulamento; b) riduzione dell'attività trofica dell'ospite, e quindi del suo ritmo di accrescimento, per adeguarne la mole alle modeste necessità alimentari delle larve antagoniste; c) inibizione dell'impupamento, cioè del passaggio ad uno stadio idoneo per numerosi parassiti larvali; d) paralisi, spesso permanente, nel caso di parassiti ectofagi, in particolare Aculeati, per neutralizzare le reazioni di difesa meccanica; e) marcatura interna ed anche esterna dell'ospite, e persino del microambiente visitato dalla femmina, per ostacolare la superparassitizzazione nel caso di forme solitarie.

Tali interventi, operati dalla madre sull'ospite, si rendono necessari per la sopravvivenza della prole, che è assai delicata in confronto a quella abbastanza tetragona dei Ditteri. Infatti le femmine dei Terebranti, di regola, depongono nell'emocele uova minute e non incubate che, quindi, restano esposte per vario tempo alle reazioni del sistema immunitario dell'ospite; inoltre le loro larve, a meno che non siano gregarie, non riescono a soverchiare ospiti di cospicue dimensioni finendo così col soccombere.

Accanto a questa molteplicità di interventi, messi in atto dagli Imenotteri, si pone la relativa semplicità delle operazioni effettuate dai Ditteri le cui femmine, non avendo i mezzi per interferire sull'ospite, si limitano a deporre sul medesimo uova o larvette neonate.

La contaminazione indiretta che, in forma piena, è pressochè esclusiva dei Ditteri oltre che dei Coleotteri, rappresenta, in definitiva, una modalità notevolmente semplificata; vengono infatti a mancare le ultime fasi della selezione dell'ospite, che sono poi quelle più sofisticate, e cioè la scelta della specie e dei vari stadi. La deposizione di larvette nei luoghi frequentati dall'ospite, in pratica, non differisce da quella propria dei predatori.

5. Foresia.

È un fenomeno poco comune fra gli insetti entomofagi parassiti. Ovviamente un simile comportamento è possibile solo quando il parassitoide, o meglio lo stadio veicolato, abbia dimensioni minime in confronto a quelle del vettore. Oltre che per certi Imenotteri, si riscontra nei Coleotteri Meloidi e Ripiforidi nonché tra gli Strepsitteri (per una moderna trattazione dell'argomento si consulti Clausen, 1976).

Essa consiste nel trasporto di questo o quello stadio del parassita da parte di

agenti, magari appartenenti alla stessa specie ospite, al fine di facilitare la diffusione o il ciclo dello stesso antagonista.

Tra gli Imenotteri, può riguardare gli adulti, come accade per certe forme oofaghe quali i Trichogrammatidae e gli Scelionidae. In tale caso le femmine di questi Terebranti vengono trasportate dalle stesse femmine dell'ospite, che di regola depongono le uova in gruppo; così l'antagonista può parassitizzarle appena deposte, quando la loro idoneità è maggiore.

Un altro esempio riguarda le larve di I età, di tipo planidio, e si riscontra tra i già citati Eucharitidae nemici di formiche. Non potendo entrare nel nido, le femmine depongono nelle sue vicinanze; di conseguenza i planidi vengono a trovarsi sul percorso delle operaie alle quali si aggrappano riuscendo, in tal modo, a raggiungere comodamente e impunemente le larve loro vittime entro la difesa roccaforte.

Nei Ditteri entomofagi in cui, come si è detto, i meccanismi della contaminazione sono assai più semplici, non si conoscono, per quanto ne so, comportamenti rientranti nella foresia.

6. Cure parentali.

Al di fuori delle specie sociali sono raramente praticate tra gli insetti in genere, e poco comuni sono anche tra i parassitoidi. Infatti nella quasi totalità dei casi le femmine, dopo la proliferazione, abbandonano i figli al loro destino. Si conoscono però alcune eccezioni (Doutt, 1973) fra i Terebranti, in cui le madri restano, per così dire, a sorvegliare le larvette che vivono come ectofaghe gregarie. Il fenomeno tende poi a diffondersi tra gli Aculeati, come i Betilidi, ma soprattutto nelle forme costruttrici di nidi pedotrofici che praticano l'approvvigionamento frazionato delle cellette; certe specie giungono addirittura a deporre l'uovo nella cella ancor vuota che verrà rifornita solo successivamente. E' interessante notare come Malyshev (1968) (citato da Doutt, 1973) abbia considerato il comportamento dei Betilidi quale primo passo evolutivo verso la formazione delle società tra gli Imenotteri (tant'è vero che lo ha denominato "ectoparassitoidismo familiare") e gli stessi come forme ancestrali che hanno portato alla genesi delle formiche.

Nei Ditteri, le cui femmine già adottano tecniche di aggressione dell'ospite assai meno raffinate rispetto agli Imenotteri, è naturale che le ben più sofisticate cure parentali siano del tutto ignote.

VI. STADI PREIMMAGINALI.

1. Uova.

Quelle degli Imenotteri hanno quasi sempre corion esile e membranaceo. Nella grande maggioranza delle specie esse sono infatti inoculate nel lacunoma dell'ospite dal quale possono trarre, per osmosi, materiali trofici. Così, dopo la deposizione, spesso aumentano di volume, e talora anche in modo abnorme, fino a qualche centinaio di volte quello iniziale: addirittura 1200 volte in certi *Perilitus*, Braconidi parassiti di Coleotteri adulti. Per il vero sono membranacee anche le uova delle forme ectofaghe; queste di norma, ed in particolare tra i Terebranti,

depongono però sul corpo di ospiti viventi in microambienti protetti. L'unica eccezione è rappresentata dalle uova microtipiche dei Trigonalidi, a calotta dorsale rigida, con sorprendenti caratteri di convergenza con quelle delle Goniinae, parimenti deposte nell'ambiente e destinate ad essere ingerite dagli ospiti.

In generale le uova degli Imenotteri sono più piccole di quelle dei Ditteri. Esse, però, possono compensare la minore quantità di deutolecite assorbendo, come si è accennato, plasma emolinfatico dalla vittima. Così sono relativamente comuni le uova oligolecitiche e persino quelle aleciticche, caratterizzate da una segmentazione di tipo oloblastico.

Hanno forma estremamente varia; con riferimento agli Icnemonidi si confrontino le tavole di Iwata (1958). Sovente sono allungate, talora anche fortemente, ed esili con asse maggiore pari a 4-5 volte, e più, il diametro trasverso. Spesso si presentano leggermente arcuate e non di rado provviste di pedicello; questo, inserito nel tegumento dell'ospite, può essere utilizzato come via d'accesso all'aria atmosferica dalle larvette che, internamente alla vittima, rimangono ancorate al corion (Encirtidi), ovvero come semplice organo di fissaggio. Eccezionalmente le uova sono sessualmente dimorfiche, come tra gli Afelinidi, ove quelle maschili sono provviste di peduncolo al polo cefalico mentre le femminili ne sono prive. Simile fenomeno è del tutto sconosciuto per i Ditteri.

Raramente subiscono lo sviluppo embrionale nelle vie genitali della madre; del resto, di solito, le femmine sono prive di quella dilatazione dell'ovidutto comune atta a funzionare da utero incubatore.

Le uova dei Ditteri sono in genere di dimensioni più cospicue e di forma più raccolta; escluse quelle membranacee, la lunghezza è circa 1,5-2 volte il diametro trasverso, per cui la larvetta, al termine della embriogenesi, appare fortemente contratta, entro il corion, lungo l'asse longitudinale. Esse sono, esclusi rarissimi casi, deposte fuori dal corpo dell'ospite e perciò automaticamente escluse da apporti nutritivi, come invece accade per gli Imenotteri. Del resto sono generalmente ricche di deutolecite per cui la segmentazione embrionale è di tipo mero-blastico.

Le più comuni sono le uova macrotipiche, caratterizzate da corion dorsale rigido e convesso, in funzione protettiva, e da corion ventrale coloso e pianeggiante, agente da organo di adesione. Largamente diffuse sono anche le uova membranacee, pure di cospicue dimensioni ma contraddistinte da corion uniformemente molle e da una subitanea schiusa all'atto della loro deposizione; si presentano allungate, similmente a quelle degli Imenotteri, riproponendo la forma della larvetta che subito sguscia.

Meno diffuse sono le uova microtipiche, sostanzialmente simili a quelle macro ma molto minute e destinate ad una contaminazione per via orale; pertanto vengono incollate sul substrato trofico dell'ospite, anzichè sopra i suoi tegumenti. Sono deposte ad embriogenesi ultimata, al pari delle uova membranacee, ma, a differenza di queste, con larvetta all'interno fortemente contratta poichè l'asse maggiore dell'uovo supera di poco il suo diametro trasverso. Le uova pedicellate sono invece rare, contrariamente a quanto si riscontra negli Imenotteri.

Uova poliembrioniche. Nell'ambito della classe degli esapodi si riscontra-

no unicamente tra i parassiti entomofagi della sezione Terebranti. La poliembrionia si è evoluta indipendentemente in varie famiglie quali Encirtidi, Platigasteridi, Braconidi e Driinidi, raggiungendo in certe specie manifestazioni paradossali: fino ed oltre un migliaio di larve, e ben 3000 embrioni, da un solo uovo. Essa è possibile perchè le morule, formatesi nell'uovo alecítico, sfruttano i nutrienti dell'emolinfa dell'ospite tramite il trofamnios, membrana derivata dalla moltiplicazione del globulo polare triploide nell'ooplasma polare indiviso, che le riveste. Da taluni la poliembrionia è considerata una sorta di riproduzione agamica, da altri, più correttamente, una particolare forma di sviluppo embrionale. Nonostante l'elevatissimo numero di figli, che si originano da un singolo uovo, non è che le popolazioni di questi entomofagi siano poi particolarmente numerose.

2. Larve.

In generale, negli organismi menanti vita parassitaria come endozoi, si verifica una progressiva atrofia o, addirittura, la scomparsa degli organi adibiti alla locomozione. Orbene, le larve degli Imenotteri Apocriti e di tutti i Ditteri sono apode, relativamente semplificate dal punto di vista morfologico e quindi, già in partenza, largamente preadattate a comportarsi come endozooe. La specializzazione nei parassiti protelici riguarda soprattutto il comportamento degli adulti, e segnatamente delle femmine che, conducendo vita libera, funzionano come vettori degli stadi contaminanti e cioè delle uova e delle larvette neonate. Tuttavia nelle larve, ed in particolare tra gli Imenotteri, non mancano adattamenti morfologici anche di un certo impegno, soprattutto nei primi stadi, per questo particolare tipo di vita.

Imenotteri.

Certamente le più modificate e le più varie si riscontrano nell'ambito di quest'ordine. Innanzitutto, se endofaghe, le larve presentano apparato tracheale apneustico nei primi stadi e non di rado pieno di liquido anzichè di aria. Nel contempo i loro tegumenti sono esili per favorire gli scambi gassosi con l'emolinfa dell'ospite, nella quale generalmente si trovano immerse. In certe specie, inoltre, sono differenziate formazioni caudali laminari (come negli *Iceumonidi*) ovvero vescicolari (come nei *Braconidi*) interpretate da alcuni Autori, vista l'eccezionale esiguità delle pareti, come organi respiratori assimilabili, per certi versi, alle branchie sanguigne delle forme acquatiche. Comunque gli spiracoli tracheali diventano funzionanti spesso nella penultima età e sempre nell'ultima.

Oltre all'assottigliamento del tegumento, si ha una riduzione nella sclerificazione del cranio nonchè dell'apparato boccale, per cui quest'ultimo appare in gran parte membranaceo. Ne restano escluse le mandibole che sono bene sviluppate, falciformi ed appuntite, in particolare nelle larve di I età delle specie solitarie ove vengono impiegate, come strumenti di lotta, nei casi di superparassitizzazione e di multiparassitizzazione. Simile interpretazione funzionale sembra trovare conferma nel fatto che quelle delle forme gregarie sono ridotte. Le mandibole sono altresì discretamente sviluppate nelle larve ectofaghe.

Esclusive di certi Terebranti sono poi le straordinarie larve protopode. Esse sgusciano da incospicue uova alecítiche ed hanno varia forma e denominazione;

sono però tutte contrassegnate da uno sviluppo incompleto che le colloca, per così dire, in una posizione intermedia tra embrioni e larve, non solo per le caratteristiche morfologiche esterne ma altresì per quelle anatomiche. Rudimentali come sono, la loro vita è possibile solo da endoparassite. Esse respirano e si nutrono per via tegumentale, poi, con la prima muta, diventano larve apode normali, proponendo una ontogenesi di tipo ipermetabolico. Anche se non strettamente necessarie nell'economia dei cicli parassitari dei nostri entomofagi, le larve protopode rappresentano un tentativo dei Terebranti per migliorare, diversificandole, le loro tecniche parassitarie. Probabilmente il risultato più concreto è quello di semplificare i processi dell'ovogenesi, escludendone la fase di acquisizione del deutolecite. Le larve-embriani possono infatti supplire al vitello mancante utilizzando l'emolinfa dell'ospite, come del resto accade per molte uova anche se in misura comparativamente ridotta. In definitiva le larve protopode rappresenterebbero la soluzione più raffinata, nell'ambito della tendenza generale manifestata dai Terebranti, di sfruttare il sangue dell'ospite come vicariante del vitello di nutrizione che è generalmente più o meno scarso. Esse inoltre ricordano l'involuzione morfologica tipica dei veri parassiti appartenenti ad altre classi, ma tale condizione è di breve durata giacchè, con la prima muta, esse acquisiscono le caratteristiche normali proprie degli Apocriti.

In comune coi Ditteri sono invece i planidi, larvette di I età non solo corazzate ma anche particolarmente resistenti al disseccamento e al digiuno. A loro riguardo i fenomeni di convergenza coi Ditteri, nei casi di contaminazione indiretta, sono davvero sorprendenti.

In generale, però, gli Imenotteri presentano una tale varietà di forme, particolarmente nel primo stadio larvale, che non ha riscontro nei parassitoidi appartenenti all'altro ordine. Peraltro ad essa corrisponde un enorme numero di specie distribuite in numerose famiglie, spesso caratterizzate da forti differenze anche allo stato adulto, e da più diversificati tentativi di adattamento a questo specializzato modo di vita, anche in relazione alla diversa tipologia degli ospiti. Non vanno poi dimenticate le esclusive larve teratoidi, destinate a soccombere in fasi più o meno avanzate dell'accrescimento, proprie di certe specie poliembriatiche.

Per di più, negli Imenotteri, possono manifestarsi pure casi di dimorfismo sessuale allo stato di larva, che seguono quello delle uova, accompagnati da difagia e dietia sessuale, come accade nei già citati Afelinidi dove le larve femminili, endofaghe, sono apneustiche, mentre quelle maschili, ectofaghe, sono polipneustiche. E' appena il caso di ricordare che anche siffatti fenomeni non trovano riscontro nei Ditteri.

Il numero degli stadi larvali, attraversati nel corso dell'ontogenesi, è di solito superiore a 3; le forme endofaghe generalmente ne hanno 5 ma possono giungere fino a 9 (Poinar, 1984). Fanno eccezione gli Afelinidi che ne hanno soltanto 3 al pari dei Ditteri.

Per quanto concerne l'anatomia, una caratteristica comune alle larve di tutti i parassitoidi è quella di avere il canale alimentare temporaneamente occluso, e cioè fino alla maturità, a livello della valvola pilorica. Tale accorgimento è quanto mai opportuno per le forme endofaghe, ma si ritrova altresì in quelle ectofaghe nonchè nelle forme sociali e, più in generale, in tutto il sottordine degli Apocriti,

incluse le specie galligene. Va inoltre ricordato che i tubi malpighiani possono produrre seta, ovvero secernere quel caratteristico involucre di consistenza pergameneacea che protegge la pupa. Tutto ciò manca nei Ditteri che, ai fini protettivi di questo stadio, dispongono, almeno nei Ciclorrafi, di un solido pupario.

Ditteri.

Contrariamente alle larve degli Imenotteri, che si presentano molto delicate e pressochè inermi, quelle dei Ditteri Ciclorrafi appaiono generalmente robuste, resistenti, agili ed attive. Già allo sgusciamiento, provenendo da uova ricche di deutolecite, si presentano più "grandicelle" e, per così dire, assai più intraprendenti. I loro tegumenti sono molto più spessi ed inoltre armati di vistose fasce di spinule nelle aree marginali dei vari segmenti. All'opposto degli Imenotteri, esse apparentemente non differiscono da quelle menanti vita libera se non per essere, almeno in III età, più compatte anzichè subconiche; hanno dunque aspetto abbastanza uniforme ed i loro adattamenti, quali parassiti, consistono solo in piccoli aggiustamenti.

Lo scheletro cefalo-faringeo, di norma robusto e sclerificato in tutte le età, appare fondamentalmente simile a quello degli altri Ciclorrafi. L'apparato tracheale è sempre bene sviluppato e, escluse le tracheole, contiene soltanto gas; è generalmente metapneustico nel I stadio ed anfipneustico nei due successivi. Gli stigmi posteriori, che sono generalmente esposti all'aria, presentano di solito da 1 a 3 larghe fessure, secondo l'età, mentre quelli anteriori, immersi nell'emolinfa, risultano sfioccati in numerosi piccoli lobi. Di rado gli spiracoli sono ridotti o mancanti nel primo e eccezionalmente nel secondo stadio, mentre sono sempre bene sviluppati, in particolare quelli posteriori, nell'ultima età.

Una specializzazione particolare, anche se modesta, riguarda le larve che si approvvigionano di aria a livello delle trachee dell'ospite; esse, infatti, nel peritrema degli stigmi posteriori sono fornite, allo scopo di perforarle, di un robusto processo appuntito. Le larve che invece inducono imbuti respiratori secondari di tipo tegumentale presentano, nella declività caudale dell'ultimo urite, gruppi di grosse spinule atte ad esercitare, all'interno dell'ospite, un'azione abrasiva sul suo tegumento. Inoltre vi è una tendenza, talora abbastanza spiccata, a rastremarsi caudalmente in rapporto all'ancoraggio entro l'imbutto respiratorio.

Morfologicamente le larve dei parassitoidi appartenenti all'ordine dei Ditteri sono abbastanza uniformi. Le principali differenze riguardano solo particolari strutturali dello scheletro cefalo-faringeo, degli apparati stigmatici anteriori e soprattutto posteriori, e l'ampiezza delle fasce di spinule nelle aree marginali dei vari segmenti. Unica patente eccezione sono i planidi, cioè larvette di prima età corazzate da placche sclerificate, solitamente impiegate nelle strategie di contaminazione indiretta, con abbandono dei medesimi negli ambienti frequentati dall'ospite. Peraltro in varie specie i planidi sono invece utilizzati nell'attacco diretto, ma in questo caso risultano alquanto più grandi.

Vi sono inoltre, sebbene non comuni, larve di prima e di II età che presentano un rigonfiamento più o meno pronunciato nell'area sternale dell'ultimo urite, tale da simulare vagamente le vescicole caudali di certi Terebranti.

Questa più modesta diversificazione nei tipi larvali dei Ditteri, rispetto agli

Imenotteri, trova forse una spiegazione nel loro maggiore preadattamento alla vita parassitaria, da un lato, e nella ben più limitata ricchezza e varietà di specie entomofaghe, dall'altro. Fra gli adulti della decina di famiglie coinvolte nel parassitoidismo si notano invece forti differenze nell'aspetto generale.

Comunque la specializzazione larvale riguarda, come del resto negli Imenotteri, quasi esclusivamente il I stadio, che è quello impegnato nella presa di possesso dell'ospite. Ciò può comportare metamorfosi di tipo ipermetabolico, che però sono assai più comuni nel suddetto ordine, data la grande varietà di forme con le quali sgusciano dall'uovo; nei Ditteri l'ipermetabolia resta infatti limitata alle specie aventi larve di I età di tipo planidio. Precisato che questo modello di sviluppo è particolarmente diffuso tra i parassitoidi, si fa notare che, mentre tra gli Imenotteri è, il più delle volte, legato ad una precoce fuoriuscita dall'uovo, nei Ditteri dipende invece da particolari necessità del ciclo biologico. Talora, negli Imenotteri, il polimorfismo può manifestarsi con 3 diversi tipi di larva, anziché con due come di regola. Ad esempio, in certi Scelionidi la larva di prima età è teleaforme, quella di II età sacciforme e, infine, quella di III età imenotteriforme (Volkoff e Colazza, 1992).

I Ditteri Ciclorrafi parassiti, al pari delle forme libere, compiono l'accrescimento, senza eccezioni, attraverso 3 stadi larvali soltanto, quindi con un minore numero di mute rispetto alla generalità degli Imenotteri.

Come le larve degli Apocriti, quelle dei Ditteri presentano vari accorgimenti anatomici ed istologici, atti ad ostacolare il flusso degli escrementi che vengono evacuati solo a maturità raggiunta. Ciò non impedisce che dall'apertura anale filtrino all'esterno limitatissimi quantitativi di sostanze liquide, che vanno a depositarsi ed a consolidarsi sulle pareti interne dell'imbuto respiratorio.

3. Pupe.

Giunto a questo stadio, l'entomofago è oramai completamente svincolato dalla vita parassitaria e pertanto, come forma libera, non presenta adattamenti particolari. Bastano perciò pochi cenni.

Negli Imenotteri Apocriti parassiti, le pupe sono exarate o meno comunemente obtecte, secondo il gruppo sistematico di appartenenza. Similmente, per quanto concerne la protezione, possono essere anoiche o, più frequentemente, evoiche. Le prime prevalgono tra le forme nemiche di ospiti evolventisi in ambienti riparati, e quindi protette esse stesse, le seconde tra le specie che si impupano in luoghi aperti. I bozzoli sono generalmente formati da seta e talora internamente rivestiti dal secreto delle voluminose ghiandole ileolabiali.

Ditteri. Negli Ortorrafi le pupe sono praticamente obtecte e spesso fornite, come accade in vari Bombiliidi e Nemestrinidi, di grosse spine sclerificate nell'area cefalica dorsale. Tali processi vengono utilizzati dalle pupe prossime allo sfarfallamento per portarsi verso la superficie del terreno, allo scopo di favorire l'esodo delle immagini. Per quanto riguarda la protezione sono anoiche, ma risultano spesso riparate nel suolo.

Nei Ciclorrafi le pupe sono, senza eccezioni, exarate e sempre evoiche, in quanto protette entro un robusto pupario sclerificato. L'esodo dagli ambienti con-

finati viene direttamente sostenuto dagli adulti che dispongono, per la bisogna, dello ptilino, efficiente però solo contro ostacoli più o meno incoerenti.

VII. SVILUPPO POSTEMBRIONALE.

Come si è indicato in un precedente saggio (Mellini, 1993), vi sono specie, tra i Terebranti, con larve che dapprima vivono nel corpo dell'ospite, ma poi ne fuoriescono stazionandovi sopra per terminare "il pasto". Questi comportamenti, tuttavia, non invalidano la distinzione qui sotto adottata e universalmente accettata.

1. Larve ectofaghe.

Sono una modesta minoranza rispetto alla grande massa delle larve endofaghe. Si riscontrano pressochè esclusivamente negli Imenotteri, in particolare tra gli Aculeati che sono quasi tutti ectofagi, non avendo le loro femmine la possibilità di iniettare le uova nell'ospite, nonchè in frange alquanto marginali di Terebranti, soprattutto antagonisti di forme endofite.

In generale, l'ectoparassitoidismo presuppone una condizione di immobilità dell'ospite o naturale, come negli stadi pupali e in quelli fissati al supporto come le femmine di certi Rincoti Sternorinchi, ovvero procurata mediante una paralizzazione effettuata dalla madre o dalle stesse larve parassite. Fanno eccezione i Driinidi che si sviluppano come ectozoi su Rincoti Omotteri saltatori perfettamente efficienti; ma in questo caso la larva è trattenuta sul corpo del vivace ospite mediante un sacco costituito dalle proprie esuvie saldamente ancorate al partner.

Il comportamento delle larve ectofaghe è, tutto sommato, piuttosto banale. Tuttavia, essendo l'uovo deposto esternamente, è compito della larva perforare il tegumento, più o meno resistente, dell'ospite; a tale scopo le mandibole sono più robuste che nelle larve endofaghe ed inoltre taglienti. Ma poi, vivendo sopra una vittima immobile, non corrono rischi di sorta, nè da reazioni meccaniche nè da reazioni del sistema immunitario e nemmeno subiscono sensibili condizionamenti da parte della fisiologia dell'ospite. Sotto certi aspetti il loro comportamento è simile a quello delle larve predatrici; ne differisce soprattutto perchè, di solito, la vittima è unica ed inoltre viene portata a morte piuttosto lentamente. In pratica si assiste, realmente, ad un ininterrotto ed impressionante travaso dei materiali costituenti la vittima nel mesentero mostruosamente dilatantesi dell'antagonista, attraverso un minuto, unico forellino praticato nei suoi tegumenti. Al fine di favorire la suzione, i visceri del partner vengono fluidificati mediante processi di digestione extraintestinale. Le larve ectofaghe possono inoltre emettere secreti che paralizzano gli ospiti, specialmente nei casi di vittime plurime entro mine fogliari.

L'apparato tracheale, che è pneustico, garantisce un buon apporto di ossigeno e di conseguenza l'accrescimento delle larve è assai più rapido che nelle forme endofaghe. Va tuttavia rilevato che siffatte larve sono piuttosto delicate e pertanto si ritrovano a perseguire soprattutto ospiti viventi in ambienti protetti, quali mine, galle, ecc. caratterizzati da alti livelli di U.R. Per insetti confinati, infatti, gli ectofagi sono gli antagonisti che causano le maggiori percentuali di mortalità. In tali ambienti, inoltre, i loro comportamenti, sostanzialmente di tipo predatorio, possono restarne esaltati e così le larve di certe specie attaccano più vittime in suc-

cessione, come accade in mine fogliari, e addirittura vittime appartenenti a specie diverse, come si verifica nelle galle che sono spesso sede di ricche biocenosi. Vi sono infine larve ectofaghe che hanno la possibilità di integrare il pasto perfino con i tessuti vegetali indotti dallo stesso cecidozoo.

In tutti questi casi è possibile, com'è regola tra i predatori, l'inversione del rapporto ponderale tra i due simbionti, nel senso che il parassitoide può svilupparsi su ospiti di taglia notevolmente inferiore alla propria. Regolare pluralità di vittime si ha poi nelle specie edificatrici di nidi pedotrofici ed in quelle con larve evolvendosi all'interno delle ooteche, come negli Evaniidi nemici di Blattodei. Ovviamente tutti questi comportamenti sono ignoti tra gli endofagi, dove i rapporti tra i due simbionti diventano assai più stretti. A questo riguardo va osservato che al massimo di semplificazione nella vita delle larve fa riscontro, nelle specie che impiantano nidi pedotrofici, il massimo di complicazione nell'attività delle femmine prolificanti.

Un altro vantaggio degli ectoparassitoidi, in comune con vari predatori, è quello di svolgere 2 o più generazioni a spese di una sola dell'ospite. Ciò è fattibile causa il loro rapido accrescimento, non condizionato dalla fisiologia del partner e favorito da un apparato tracheale pneumatico. Grazie a tutte queste caratteristiche, certi antagonisti di Diaspidinae risultano di gran lunga più efficaci degli endoparassitoidi, e degli stessi predatori, per il contenimento di siffatti Rincoti.

Va da ultimo ricordato che, limitatamente ai Terebranti, in certe specie la larva si comporta come ectofaga solo nelle prime fasi, sfruttando i vantaggi ed evitando gli svantaggi delle due condizioni. In altre, all'opposto, larve tipicamente endofaghe diventano ectofaghe in età più o meno avanzata, allorchè hanno acquisito tegumenti più robusti e stigmi pervi; in tal modo esse, grazie ad un metabolismo più intenso, possono raggiungere la maturità in tempi brevi (vedi ad esempio le Eucharitidae nemiche di larve di formiche).

Così negli Imenotteri abbiamo una varietà di comportamenti larvali del tutto impensabili per i Ditteri; infatti oltre a forme endofaghe, che peraltro rappresentano la grande maggioranza, ne abbiamo di ectofaghe e perfino forme ecto-endofaghe e endo-ectofaghe. Non mancano infine specie in cui i due antitetici comportamenti sono in funzione del sesso, come si verifica tra gli Afelinidi ove le larve maschili sono ectofaghe e quelle femminili endofaghe, a conferma della varietà e delle straordinarie, e talora apparentemente inesplicabili, complicazioni che si riscontrano nel parassitoidismo degli Imenotteri.

Tra i Ditteri le larve ectofaghe sono bandite, quando se ne escludano quelle di vari Bombiliidi viventi entro le ooteche degli Ortotteri Celiferi e sulle pupe di Coleotteri e Imenotteri. Discutibili sono poi i casi delle forme nemiche delle pupe dei Ditteri Ciclorrafi, appartenenti alla suddetta e ad altre famiglie. Le larve vivono sulla pupa exarata all'interno del pupario, che non è una protezione qualsiasi ma una struttura fortemente integrata con la pupa stessa. Tali parassitoidi si collocano pertanto in una situazione, per così dire, intermedia tra la ecto- e la endofagia. Mancando praticamente le forme ectofaghe, non si riscontrano tra i Ditteri, a parte i casi speciali dei nemici di ooteche, esempi di pluralità di vittime, a differenza di quanto accade per taluni Terebranti e per numerosi Aculeati, ove il fenomeno coinvolge vittime non solo allo stadio di uovo ma anche tutti gli stadi

postembrionali fino a quello di adulto compreso.

La pressochè totale mancanza di forme francamente ectofaghe tra i Ditteri sembra trovare la sua giustificazione nel fatto che, da un lato, le loro femmine non sono in grado di paralizzare gli ospiti e dall'altro che le loro larve, pur essendo endofaghe, godono già in larga misura dei vantaggi propri dell'ectofagia e cioè di una libera respirazione attraverso gli stigmi posteriori aperti, nonchè di una parziale elusione delle difese immunitarie dell'ospite, grazie alla diversione degli emociti verso la costruzione dell'imbuto respiratorio.

2. Larve endofaghe.

Con l'endoparassitoidismo la simbiosi antagonistica diviene assai più impegnativa e la vita delle larve estremamente più complicata. Mentre per i Terebranti questo modo di vita rappresenta una conquista filogenetica, partendo dall'ectoparassitoidismo, per i Ditteri è una condizione primaria.

a) Penetrazione nell'ospite. - Una profonda differenza, che fin dagli inizi caratterizza la vita parassitaria degli Imenotteri e dei Ditteri, è data dal fatto che mentre per i primi la larva sguscia di norma all'interno dell'ospite, dove le femmine hanno depositato le uova, nei secondi invece essa deve, salvo casi eccezionali, penetrare motu proprio nel partner. Generalmente la entrata avviene previa perforazione del tegumento ad opera dell'uncino boccale che è acuminato, nel caso siano attaccati ospiti con tegumento membranaceo, mentre è di solito laminare e finemente seghettato qualora siano perseguiti ospiti con tegumento sclerificato. Per certe specie può avvenire attraverso aperture naturali, come quella boccale nel caso delle uova microtipiche, raramente sfruttando quella anale, come per certi antagonisti di Coleotteri adulti, e pure di rado attraverso gli spiracoli tracheali (Mellini, 1990).

Le larvette dei Ditteri non solo debbono introdursi nel lacunoma dell'ospite, ma talora perfino procacciarselo, come succede nei casi di contaminazione indiretta con abbandono dei figli negli ambienti da esso frequentati. All'opposto, negli Imenotteri endofagi, non solo la madre colloca le uova nell'emocele dell'ospite ma addirittura procede a neutralizzarne i meccanismi di difesa emocitaria e perfino a modificarne la fisiologia dell'accrescimento ad esclusivo vantaggio della propria discendenza.

Fino dagli esordi della vita parassitaria le differenze tra Terebranti e Ditteri sono dunque enormi; mentre tra i primi tutti i problemi sono risolti dalla madre, nei secondi la maggior parte resta a carico delle larve neonate. Queste spesso corrono anche il rischio di essere distrutte, o quanto meno allontanate, dall'ospite che reagisce energicamente ai tentativi di perforazione del proprio tegumento.

b) Localizzazione. - Nella stragrande maggioranza dei casi le larve giacciono nel lacunoma, o libere come quelle dei Terebranti, oppure ancorate al tegumento o alle grosse trachee, mediante imbuto respiratori, come quelle dei Ditteri. Tuttavia, in entrambi gli ordini, vi sono specie le cui larve, nei primi stadi, vivono confinate entro organi specifici, quali gangli dell'apparato nervoso centrale, muscoli

scheletrici, ghiandole salivari, ecc. Nel caso degli Imenotteri è la madre che, all'atto della deposizione, colloca le uova in uno dei detti organi, come fanno ad esempio gli Encirtidi e i Platigasteridi; nel caso dei Ditteri, invece, sono le stesse larve neonate che, sempre in modo specifico, si insinuano al loro interno, come succede per le forme a uova microtipiche. Poichè tali larve sono sempre molto minute, si suppone che il confinamento serva per sfuggire alle reazioni emocitarie di difesa. Altri A.A., considerato che i visceri sono sempre riccamente tracheizzati, ritengono che l'internamento serva soprattutto a facilitare la loro attività respiratoria. Più in generale, gli Imenotteri, che introducono piccole uova e quindi stadi inermi, neutralizzano, come si è accennato, le difese immunitarie dell'ospite. I Ditteri, che non sono a ciò abilitati, non iniettano quasi mai uova; nel lacunoma del partner penetrano di norma solo stadi attivi, cioè larve neonate che generalmente sono di taglia notevolmente superiore a quella degli Imenotteri.

c) Nutrizione. - Nei Terebranti l'assunzione delle sostanze trofiche, a spese dell'ospite, spesso comincia già allo stadio di uovo che, come riferito, può assorbire dal lacunoma plasma sanguigno anche in quantità assai rilevanti. Pure larve giovanissime possono captare nutrienti per osmosi attraverso il tegumento, come quelle protopode; parimenti dicasi per certe larve oofaghe. Casi simili sono sconosciuti per i Ditteri le cui uova sono deposte esternamente all'ospite e le cui giovani larve, abbastanza standardizzate, non hanno quasi mai tegumenti molto esili. Comunque, più in generale, l'attività trofica delle larvette inizia con l'assunzione di emolinfa attraverso l'apparato boccale. Così esse, durante la prima parte dello sviluppo, si comportano come veri parassiti; ma poi, crescendo, finiscono col distruggere l'ospite comportandosi, in pratica, da predatori. Per il vero si conoscono casi, specialmente tra le forme oofaghe, in cui la madre uccide l'ospite già prima di ovideporre, per cui la larvetta è zoonecrofaga fino dagli esordi.

Un fenomeno comune alle larve dei due ordini è la digestione extraintestinale. Molte infatti emettono liquidi ricchi di enzimi che provocano una progressiva lisi di tessuti e di organi. Tale fenomeno è più appariscente e più rapido tra i Ditteri, in relazione al maggiore dinamismo del loro accrescimento. Così, quando la larva ha oramai raggiunto fasi avanzate della III età, i visceri della larva ospite appaiono spesso disciolti in una sorta di magma di aspetto putrescente ma in realtà inodoro. Nei Tachinidi questo processo può essere osservato anche dall'esterno in ospiti trattati con coloranti vitali, ovvero allevati *in vitro*. Nel I caso si forma un alone decolorato sempre più ampio attorno alla larva endofaga, mentre nel secondo si scorgono i segni di un rammollimento progressivo nel pabulum agarizzato ad essa circostante e concomitante acquisizione di un aspetto ialino.

Come si è riferito, la digestione extraintestinale è praticata anche dalle larve ectofaghe. Pertanto non viene mai attuato uno "sbranamento" interno od esterno dell'ospite, sebbene le larve dei Ditteri, a differenza degli Imenotteri che hanno appendici boccali più o meno involute, dispongano dei mezzi per attuarlo, ma solo un progressivo dissolvimento interno con la liquefazione dei visceri. In definitiva, dunque, la generalità delle larve parassite si nutre in tutti gli stadi, compresi quelli più avanzati, per semplice suzione.

Un fenomeno del tutto particolare, inerente la presa del cibo, è quello instau-

rato da certe famiglie di Terebranti che si avvalgono dei così detti teratociti. Sono, questi, cellule derivate per disgregazione degli annessi embrionali in occasione della schiusa delle uova. Tali cellule si diffondono nell'emocele ove, anziché moltiplicarsi, si ingigantiscono in misura eccezionale accumulando progressivamente materiali trofici, fino a raggiungere un diametro di mezzo mm e, talora, un volume di ben 3000 volte superiore a quello iniziale. A loro spese si nutrirebbero elettivamente, secondo vari Autori, le larve endofaghe. Altri, per il vero, hanno emesso, più di recente, ipotesi diverse sul loro ruolo che sarebbe assai più complesso, comprendendo un'azione immunosoppressiva nonché interferenze sul ritmo di sviluppo dell'ospite tramite l'emissione di secreti (Dahlman, 1991; Pennacchio et alii, 1992); comunque, quello trofico è il più noto ed accettato, soprattutto con riferimento alle larve a sviluppo avanzato (Doutt, 1959). E' ovvio che questi fenomeni sono del tutto sconosciuti fra i Ditteri, se non altro per il fatto che di regola ovi-depongono esternamente all'ospite.

Sempre in riguardo alla nutrizione, altre strutture esclusive dei Terebranti sono rappresentate dal trofamnios. Si tratta di una membrana, propria delle forme poliembrioniche, derivata per moltiplicazione del nucleo triploide formato dalla fusione dei 3 globuli polari, che va a rivestire i singoli embrioni mediando il passaggio di sostanze trofiche dall'emocele dell'ospite.

Generalmente l'attività delle larve dei Ditteri, e segnatamente quella dei Tachinidi, appare, in fasi avanzate dell'accrescimento, assai più rapida e distruttiva di quella dei Terebranti. Spesso, se la vittima è una larva, dopo l'esodo dell'endofago quasi non resta che la sola cuticola più o meno accartocciata. Bisogna infatti considerare che, accanto all'azione disgregatrice dei fluidi enzimatici, si pone quella meccanica dei forti uncini boccali sclerificati, mentre nelle larve degli Imenotteri i pezzi dell'apparato boccale sono ridotti ed in gran parte membranacei.

Oltre alle differenze di ordine morfologico, vi sono poi quelle comportamentali; infatti, mentre le larve dei Ciclorrafi sono sempre vigorose e si contraggono e distendono incessantemente nel corpo dell'ospite, quelle degli Apocriti sono tendenzialmente statiche. Le prime, d'altro canto, sopportano meglio di queste ultime una morte precoce del partner; del resto i Tachinidi sono parenti stretti di famiglie caratterizzate da una diffusa zooneco- e zoosaprofagia. Anche nel caso che l'ospite soccomba anzitempo, per cause diverse dal parassitoidismo in atto, esse riescono a terminare l'accrescimento magari originando pupari sottodimensionati. Ciò non toglie che le femmine di certi Terebranti, soprattutto oofagi, uccidano regolarmente l'ospite, per cui lo sviluppo della larva endofaga avviene, fin dagli esordi, in substrati privi di vita.

d) Respirazione. - Per le larve ectoparassite l'assunzione dell'ossigeno non costituisce un problema. L'apparato tracheale è di tipo pneumatico per cui gli scambi respiratori avvengono normalmente attraverso gli stigmi, come in una qualsiasi specie terrestre. Pertanto le larve, oltretutto non condizionate dalla fisiologia dell'ospite, si accrescono rapidamente pervenendo in breve alla maturità.

Ben diverso è invece il discorso per gli endoparassitoidi. Le larve si trovano generalmente immerse nell'emolinfa dell'ospite, per cui vengono a trovarsi in una situazione simile a quella delle forme viventi nell'acqua.

Imenotteri. Nei Terebranti le larve sono paragonabili alle forme acquatiche; tuttavia non risolvono il problema della respirazione ricorrendo, al pari di quelle, all'uso dei vari tipi di branchie. Negli stadi giovanili, gli stigmi o mancano o sono impervi, mentre l'apparato tracheale sovente risulta pieno di liquido anzichè di aria. Pertanto gli scambi gassosi, con l'emolinfa dell'ospite, avvengono attraverso il tegumento che è sempre esile. Per il vero le larve di certe specie presentano strutture, quali code laminari e vescicole caudali, che sono state interpretate da alcuni Autori come organi sussidiari nella respirazione e assimilate, talora, alle branchie sanguigne. Comunque il ritmo di sviluppo delle giovani larve apneustiche, in quanto condizionato dal rifornimento di ossigeno, dipendente non solo dalla permeabilità dei loro tegumenti ma altresì dal tenore di O₂ disciolto nell'emolinfa dell'ospite, è sempre lento.

Nell'ultimo stadio, o più spesso fin dal penultimo, gli stigmi si aprono mentre le trachee si svuotano del liquido e si riempiono di aria; di conseguenza il metabolismo diviene più intenso e così, dopo un periodo di lento sviluppo, la larva può infine raggiungere celermente la maturità.

Solo eccezionalmente le giovani larve dei Terebranti endofagi vengono a contatto con l'atmosfera. Ciò accade, ad esempio, negli Encirtidi; il peduncolo dell'uovo, infisso nel tegumento dell'ospite e sporgente all'esterno, funziona come tramite per il passaggio dell'aria a favore della larva parassita che, essendo metapneustica, rimane fissata al corion con l'estremità caudale.

Ditteri. Le larve dei parassitoidi appartenenti al sottordine dei Brachiceri hanno di norma stigmi aperti; più precisamente sono metapneustiche in I età e di solito anfipneustiche in II e III età, al pari delle larve menanti vita libera. Esse pertanto si trovano in condizioni simili alle forme acquatiche. Soprattutto quelle dei Tachinidi, ma anche di altre famiglie come i Nemestrinidi, restano in contatto con l'aria atmosferica ovvero quella tracheale, inducendo la formazione dei cosiddetti imbuto respiratori. Quelli tegumentali primari rappresentano il risultato dei processi di cicatrizzazione della ferita, prodotta dall'endofago per introdursi, e della reazione di difesa emocitaria, che, indirettamente pilotati dal parassita, anzichè nuocerli gli assicurano in permanenza un accesso diretto all'aria. Di conseguenza, l'accrescimento delle larve può essere più rapido che negli Imenotteri, a meno che non resti condizionato, in I o II età iniziale, dal bilancio ormonale dell'ospite, come accade nei koinobionti. In varie specie tuttavia, come quelle deponenti uova microtipiche, l'induzione dell'imbuto (in questo caso secondario) viene rimandata alla II età; durante la prima, le minutissime larve vivono confinate entro organi particolari riccamente tracheizzati e quindi bene ossigenati. Gli imbuto tracheali sono, tolte rare eccezioni, secondari; vengono cioè indotti, dopo un periodo più o meno lungo di vita libera nell'emocele, alla fine della I età o all'inizio della seconda ed allorchè l'ospite ha raggiunto un determinato stadio.

Ma la costruzione dell'imbuto comporta per l'endofago anche altri vantaggi, e cioè quello di dirottare la reazione emocitaria dell'ospite, potenzialmente nociva, verso l'edificazione di una struttura che gli è addirittura utile.

Questi sifoni sono costruzioni peculiari indotte quasi esclusivamente dai Ciclorrafi, legate alla particolare localizzazione degli stigmi posteriori che, anzichè disposti ai lati del corpo, come nella generalità delle larve, si trovano sulla

declività caudale dell'ultimo urite. Tale ubicazione è propria degli stadi larvali di tutti i Ditteri superiori e pertanto non costituisce un adattamento alla vita parassitaria.

In conclusione i Ditteri, pur essendo quasi tutti endofagi, godono largamente dei vantaggi propri delle forme ectofaghe, per quanto concerne la respirazione attraverso gli stigmi e l'elusione delle reazioni immunitarie dell'ospite. Non tutte le larve dei Brachiceri si avvalgono dei sifoni respiratori; quelle di alcune specie di Tachinidi, nonché dei Conopidi e dei Pirogati, si limitano ad ancorarsi di tanto in tanto, mediante particolari processi perforanti differenziati a livello del peritremia degli spiracoli posteriori, alle trachee degli ospiti donde traggono l'aria che loro necessita.

Comunque, la presenza di stigmi funzionali consente un tasso di consumo di ossigeno assai più elevato che nei Terebranti (Ziser e Nettles, 1979) e di conseguenza un ritmo di accrescimento molto più rapido. In un numero limitato di casi le larve di I età hanno stigmi chiusi e pertanto assumono O_2 per via tegumentale, come quelle degli Imenotteri.

e) Ritmo di sviluppo. - Oltre che dalla maggiore o minore efficienza delle tecniche di assunzione dell' O_2 , il ritmo di crescita è determinato dal grado di dipendenza delle larve endoparassite dalla fisiologia dell'ospite. Vi sono infatti specie le cui larvette si arrestano nello stadio di I o di II età iniziale in attesa che il partner abbia raggiunto la maturità larvale, se endopterigoto, ovvero lo stadio adulto se esopterigoto; esse sono quindi caratterizzate da uno sviluppo lento e da oligovoltinismo. In altre specie, invece, le larvette procedono nell'accrescimento senza interruzioni, causando in poco tempo la morte dell'ospite; lo sviluppo quindi è molto rapido, favorito oltretutto da un substrato trofico praticamente già assimilato, e quindi tale da consentire un deciso polivoltinismo.

Le specie a lenta crescita sono contraddistinte da due diapause: una breve, in attesa che l'ospite abbia terminato di crescere, ed una lunga allorchè questo arresta il suo ciclo. Ne consegue pertanto una precisa sincronizzazione dei cicli fra i due simbiotici. Altro vantaggio loro esclusivo è quello di disporre, nella fase distruttiva, di una vittima assai più grande di quella inizialmente contaminata.

Le specie a rapida crescita hanno solo una diapausa lunga che dipende dai fattori abiotici; inoltre le larve non possono lucrare apprezzabili incrementi trofici dopo la contaminazione dell'ospite.

Le due strategie sono seguite in entrambi gli ordini, sebbene nei Ditteri la prima sia più lineare e forse più comune. Seguendo una terminologia moderna (Askew e Shaw, 1986), gli entomofagi della I categoria rientrano tra i koinobionti e quelli della seconda tra gli idiobionti, anche se, con questi due neologismi, si è voluto indicare, rispettivamente, parassitoidi che non uccidono subito il partner, lasciandolo crescere, e parassitoidi che di contro ne impediscono l'accrescimento appena ne hanno preso possesso, o paralizzandolo o portandolo a morte in tempi brevi. Tipici rappresentanti di questa seconda categoria sono, oltre a tutti gli Imenotteri ectofagi, anche vari endofagi come la generalità delle forme oofaghe e pupifaghe, nonché diverse specie di Ditteri.

Per i koinobionti, lo stadio aggredito e quello in cui l'entomofago si sviluppa

non solo non coincidono, ma possono anche essere, in vari sistemi, del tutto diversi. Così esistono dei parassiti ovo-larvali che sono esclusivi dei Terebranti, dei parassiti larva-pupali che sono comuni ad entrambi gli ordini, ed infine degli antagonisti larva-immaginali che, per quanto mi consta, sono esclusivi dei Tachinidi infeudati ai Coleotteri. In quest'ultimo gruppo, completamente ignorato dalla entomoparassitologia ufficiale, lo slittamento dello sviluppo dell'endofago dall'ospite larva all'adulto può essere occasionale, e cioè legato alla contaminazione di larve mature o pressochè tali, ovvero regolare allorchè viene colpita la generazione destinata a ibernare (Mellini, 1971). Di regola, infine, l'accrescimento viene dilazionato negli adulti in ospiti eterometabolici aggrediti dai Tachinidi negli stadi di neanide e di ninfa.

Il comportamento dei Ditteri parassiti larva-immaginali è certamente eccezionale perchè le larvette endofaghe riescono a superare indenni, nell'ospite allo stadio di pupa, il periodo critico delle metamorfosi olometaboliche. Per il vero altrettanto straordinario è il caso degli Imenotteri antagonisti ovo-larvali, quando si consideri che, di regola, attacchi a larve troppo giovani ne causano in breve la morte, evento fatale anche per l'endofago.

f) Impupamento e sfarfallamento. - La localizzazione delle pupe è, ovviamente, sempre correlata alle possibilità dei relativi adulti di venire all'aperto.

La maggioranza degli Imenotteri endoparassiti si impupa nei resti della vittima ovvero all'interno del suo bozzolo o nelle sue mine. Da un lato, infatti, le larve mature, delicate ed inette, non sono in grado di compiere sensibili spostamenti e tanto meno di scavarsi una via attraverso materiali compatti, mentre, dall'altro, gli adulti neofarfallati, forniti di un apparato boccale masticatore lambente possono, con le robuste mandibole sclerificate, aprirsi un varco ed uscire all'aperto.

La maggioranza dei Ditteri si impupa invece fuori dalle spoglie dell'ospite, talora accanto ad esse ma più frequentemente lontano, nel terreno ove le larve mature si infossano con grande facilità, com'è del resto costume dei Ciclorrafi, indipendentemente dalla loro biologia. Esse, infatti, sono robuste, resistenti anche in ambienti ostili, capaci di spostarsi energicamente, nonchè di insinuarsi per ogni pertugio, fino a raggiungere punti in cui l'esodo degli adulti resti facilitato. Questi, infatti, hanno apparato boccale lambente succhiatore e quindi inadatto ad aprire una via attraverso materiali compatti. Per converso posseggono lo ptilino che può facilitare la fuoriuscita da substrati incoerenti, qual'è il terreno.

Un'altra differenza tra i due ordini riguarda la protezione delle pupe. Quelle degli Imenotteri sono spesso avvolte da un bozzolo nelle forme ectofaghe, nonchè in quelle endofaghe le cui larve si impupano fuori dai resti della vittima, mentre sono generalmente anoiche negli altri casi; quelle dei Ditteri invece sono di norma evoiche in quanto racchiuse nel pupario.

VIII. INTERAZIONI NEL SISTEMA OSPITE-PARASSITOIDE.

Ci limiteremo ad accennare solo ad alcuni aspetti con lo scopo di sottolineare, anche a questo riguardo, le principali differenze tra Imenotteri e Ditteri.

1. Azioni dell'ospite sul parassitoide.

a) **Reazione meccanica.** - A meno che non si tratti di stadi immobili, i candidati ospiti di norma reagiscono più o meno vivacemente contro gli approcci delle femmine prolificanti dei parassitoidi in generale. Gli Imenotteri neutralizzano in modo temporaneo o permanente il futuro ospite paralizzandolo, magari anche solo lievemente, prima di procedere all'ovideposizione vera e propria che, per gli endofagi, richiede oltretutto un certo tempo. Tale operazione non è possibile per i Ditteri che vi suppliscono con la rapidità dell'attacco, visto che uova o larvette neonate sono deposte in un battibaleno sui tegumenti del malcapitato e magari reiterando anche più volte l'assalto. Naturalmente nei casi di contaminazione indiretta mediante uova microtipiche o planidi, comuni in quest'ordine, il problema nemmeno si pone. Successivamente gli ospiti dei Ditteri sovente reagiscono contro le larvette neonate, intente a perforarne il tegumento, con movimenti incomposti, spesso strusciandosi contro oggetti circostanti ovvero, se la localizzazione della larvetta lo consente, tentando di afferrarla con l'apparato boccale.

b) **Reazione emocitaria.** - Come si è riferito, le femmine dei Terebranti iniettano negli ospiti secreti atti a deprimerne, o addirittura a neutralizzarne, il sistema immunitario, ovvero rivestono le uova con sostanze inibenti la formazione di capsule. Tali secreti appaiono efficaci solo nei riguardi di certe specie di ospiti potenziali che, anche per questo motivo, risultano idonee. L'incapsulamento infatti, sia che coinvolga uova o giovani larvette, è sempre fatale. Per certi parassiti, la reazione di difesa può essere aggirata collocando le uova all'interno di organi specifici, anzichè nel lacunoma, come avviene più comunemente. Va ricordato che tale sistemazione offre anche il vantaggio di favorire la respirazione delle minutissime larve, in quanto i visceri sono sempre riccamente tracheizzati.

Per i Ditteri le reazioni di difesa vengono di solito superate in altri modi. Innanzitutto nella contaminazione diretta essi depongono le uova sul corpo dell'ospite e in quella indiretta nell'ambiente, escludendo quindi dalla reazione emocitaria gli stadi più vulnerabili in quanto immobili. Inoltre le larve che penetrano, oltre che più grandicelle rispetto a quelle degli Imenotteri, sono vigorose e capaci, coi loro movimenti, di ostacolare in certa misura la formazione di capsule. Se poi sono molto minute, le larve vanno a rifugiarsi entro un viscere, similmente a quanto accade per gli Imenotteri. Ma il meccanismo più comune di difesa, peraltro indiretto, consiste nel dirottamento degli emociti verso la costruzione dell'imbuto respiratorio, che così assume, oltre al compito primario di garantire l'accesso all'aria, anche quello di sviare le reazioni emocitarie di difesa.

c) **Effetti su taglia e forma.** - In generale sono minori per i koinobionti e maggiori per gli idiobionti.

Per i Terebranti endoparassiti le dimensioni degli ospiti alla contaminazione influiscono in misura di solito modesta sulla mole, visto anche che le femmine prolificanti tendono a regolarne la fisiologia dell'accrescimento limitandolo. Tuttavia la taglia dell'ospite e la specie di appartenenza possono influire sulle caratteristiche morfologiche dell'antagonista, così che certe specie presentano, talora, un polimorfismo più o meno spiccato. Simili tendenze sono peraltro latenti tra gli Apocriti in genere, ove raggiungono la loro espressione più raffinata nelle forme sociali.

Negli Aculeati, che sono tutti ectoparassiti idiobionti, gli effetti sono ben più vistosi. La taglia del parassitoide resta infatti strettamente legata a quella dell'ospite che, essendo di norma paralizzato in permanenza, non è più in grado di crescere dopo la contaminazione. La mole dell'ospite condiziona indirettamente anche il sesso del parassitoide che si svilupperà a sue spese, nel senso che le femmine prolificanti depongono di preferenza uova fecondate (femminili) su individui più grandi e uova non fecondate (maschili) su quelli più piccoli.

Nei Ditteri, ordine non coinvolto nel polimorfismo, gli effetti dell'ospite si manifestano solo a livello megetico nonchè sulla fecondità delle femmine, essendo il numero degli ovarioli correlato alla loro taglia. Le variazioni di mole sono in funzione dello stadio attaccato per gli idiobionti e in funzione della specie ospite per i koinobionti. Così è facile trovare nell'ambito della stessa specie, ad esempio per i Tachinidi, individui "giganti", con peso superiore di una decina di volte rispetto agli esemplari "nani". Mentre le larve dei Ditteri sono assai voraci, ed approfittano di ospiti corpulenti per accrescersi fino al limite consentito dal loro genoma, quelle dei Terebranti possono addirittura trovarsi in difficoltà in ospiti sovradimensionati, tant'è vero che le femmine impediscono tale evento.

Comunque, più in generale, come si è ampiamente illustrato in altre sedi, sui parassitoidi di entrambi gli ordini, gli ospiti influiscono sugli anzidetti parametri non solo come specie ma anche come sesso e come stadio (Mellini, 1985 e 1986).

d) Effetti sul ritmo di sviluppo. - Come si è riferito, si verificano solo a carico dei koinobionti. Sono meno evidenti nel caso dei Terebranti, date le interferenze delle femmine sull'accrescimento dell'ospite, e di contro assai più palesi per i Ditteri le cui femmine non possono alterare la fisiologia delle vittime. In base all'ipotesi ormonale, si ritiene che il determinismo di tali influenze risieda nel bilancio endocrino dell'ospite (Mellini, 1973 e 1985). L'ipotesi è stata dimostrata sperimentalmente in vari sistemi ospite-parassita ed è divenuta stimolante argomento di studio. Attraverso questo meccanismo si realizza una perfetta sincronizzazione tra i cicli dei due simbiotici, con notevoli vantaggi per l'antagonista.

Naturalmente anche gli idiobionti, a sviluppo indipendente dalla fisiologia dell'ospite, traggono vantaggi da questo loro tipo di rapporti con il partner: innanzitutto uno sviluppo rapido con conseguente possibilità di svolgere un più elevato numero di generazioni nonchè di prevalere nelle competizioni con i koinobionti in vittime multiparassitizzate, ed inoltre più elevati livelli di polifagia e, più in generale, meno rischi derivanti da attese e tempi lunghi.

2. Azioni del parassitoide sull'ospite.

Premesso che generalmente questa speciale categoria di antagonisti finisce col distruggere la vittima, precisiamo quanto segue.

a) Effetti indotti dalle femmine prolificanti.

Soltanto quelle degli Imenotteri, grazie al possesso della terebra o dell'aculeo, possono interferire, anche pesantemente, sulla fisiologia dei partner. Come si è riferito, iniettando particolari secreti e materiali di varia natura, anche virale, presenti a vari livelli dell'apparato genitale, possono ridurre l'alimentazione e modificarne vistosamente il ritmo di accrescimento, inibendo la muta allo stadio successivo a quello di contaminazione, e spesso l'impupamento, per impedire che

l'ospite cresca eccessivamente e/o raggiunga uno stadio idoneo.

Talora siffatti interventi non sono accompagnati o seguiti dalla ovideposizione, per cui l'individuo colpito presenta una facies tipica da parassitizzato senza esserlo realmente. Tale fenomeno è stato indicato come pseudoparassitismo; in certi sistemi può raggiungere anche livelli piuttosto elevati (cfr. ad es. Münster-Swendsen, 1994). Ovviamente esso è riscontrabile soltanto fra gli Imenotteri.

Le loro femmine possono inoltre paralizzare gli ospiti in modo temporaneo (anche per meno di un minuto), come accade tra i Terebranti, ovvero permanente, com'è regola tra gli Aculeati e vari Terebranti ectofagi, mediante un veleno che agisce a livello delle sinapsi neuromuscolari. Nel primo caso, essendo l'immobilizzazione immediata, vengono avvantaggiate le femmine ovideponenti entro l'ospite, nel secondo le larve ectofaghe che, come tali, si trovano in posizione precaria. La paralisi viene indotta prima dell'ovideposizione dagli Aculeati e da vari Terebranti ectofagi; quelli endofagi, invece, spesso iniettano contemporaneamente uova e secreti determinando solo una stasi parziale e cioè soltanto locale. All'estremo opposto, va ricordato che il veleno può causare anche la morte della vittima che resta tuttavia idonea. Esso ha un potere tossico enorme. Beard (1952), per *Bracon hebetor*, ha calcolato che è sufficiente una concentrazione pari a una parte su 200.000.000 di emolinfa per causare una paralisi permanente. L'ospite può essere ucciso dalle femmine prolificanti anche mediante semplici azioni meccaniche effettuate con la terebra, come accade in certi Calcidoidei oofagi.

Inoltre, come si è accennato, le femmine dei Terebranti possono debilitare i meccanismi di difesa immunitaria dell'ospite, a tutto vantaggio delle uova, prima, e quindi delle giovanissime larve endofaghe. Le sostanze iniettate esercitano un effetto depressivo sulle popolazioni degli emociti, con conseguente mancata reazione di incapsulamento, ovvero impedendo la loro adesione al corion dell'uovo del parassitoide.

Questa operazione è fondamentale per il successo del parassitismo ma, avendo una certa specificità, la cerchia degli ospiti ne rimane contratta. Siffatto intervento materno è impossibile tra i Ditteri, per cui sono le larve neonate (non le uova ubicate di norma all'esterno) che debbono fronteggiare la reazione emocitaria dell'ospite; ma esse sono generalmente più grandi e vivaci di quelle degli Imenotteri ed inoltre, grazie alla presenza dei tubi respiratori, non corrono il rischio di morire soffocate in seguito alla formazione delle capsule.

Oltre a causare un generico "indebolimento" del partner, in certi sistemi la femmina del parassitoide addirittura lo uccide prima di ovideporre al suo interno, come si verifica tra alcuni Calcidoidei oofagi. A questo punto va subito evidenziata una differenza basilare tra i Terebranti ed i Tachinidi; infatti, mentre i primi tendono, in relazione alla minor mole e alla enormemente più bassa prolificità, a limitare le risorse trofiche offerte dall'ospite, specialmente se si tratta di forme solitarie, i secondi invece, per soddisfare le proprie maggiori esigenze, spesso lo lasciano crescere fino al limite delle sue possibilità.

Va poi ricordato che mentre gli interventi effettuati dalle femmine dei Terebranti sono assai raffinati, in relazione alle necessità delle loro larve in maggioranza endofaghe, quelli degli Aculeati sono piuttosto brutali, prevedendo esclusivamente la paralizzazione, in rapporto alle assai meno sofisticate esigenze delle

loro larve che sono tutte ectofaghe. Comunque l'assistenza preventiva alla prole raggiunge l'acme con la costruzione dei nidi pedotrofici. A questo punto occorre osservare che con la paralizzazione totale dell'ospite, o addirittura con la sua morte procurata dalla femmina dell'entomofago, l'ospite diventa semplicemente una razione di cibo allestita per la prole, e non più il partner, sia pure alla fine soccombente, di una simbiosi antagonistica. Tale situazione rappresenta l'ultima tappa evolutiva del parassitismo protelico, mentre tutte le cure prodigate alla prole anticipano certe caratteristiche proprie delle società degli olometaboli.

Non deve essere infine dimenticata l'attività di predazione, effettuata dalle stesse femmine, che costituisce un importante fattore di mortalità immediata nell'ambito della popolazione dell'ospite. Quanto meno, la suzione di emolinfa, a livello dei fori praticati nel tegumento mediante le gonapofisi, può determinare debilitazioni di varia gravità.

All'opposto, le femmine dei Ditteri, mancando di ovopositore morfologico, non sono in grado di interferire direttamente sulla vitalità del partner. Le ghiandole accessorie dell'apparato genitale, nonchè le cellule ed i territori a funzione secernente, dislocati soprattutto a livello dell'ovidutto comune, producono sostanze aventi principalmente funzione lubrificante per favorire l'emissione delle uova e per neutralizzarne l'apparato corionale di fissazione.

Le rarissime forme che depongono nell'ospite si avvalgono di una grossa spina impervia, differenziata anteriormente al gonotrema, avente esclusiva funzione perforante. Ciò consente, peraltro, un'attività di host-feeding limitata, a quanto pare, alle sole punture di larvideposizione. In ogni caso, quindi, non sono in grado di impedire l'impupamento dell'ospite, qualora lo stadio pupale non sia idoneo per le giovani larvette, come invece fanno gli Imenotteri; così, in molti sistemi coinvolgenti endopterigoti, si assiste ad una progressiva caduta nelle percentuali di parassitizzazione con l'avanzare dell'età in cui il partner viene contaminato.

Pertanto, in generale, mentre negli Imenotteri l'adattamento tra i due simbrionti è facilitato dalle femmine prolificanti, che modificano la fisiologia dell'ospite a vantaggio delle proprie larve, nei Ditteri è realizzato proprio da queste ultime che, all'opposto, tendono a soggiacere alla sua fisiologia. Così, mentre i Ditteri si adattano ad ospiti piccoli, lasciandoli crescere magari fino alla maturità larvale o all'impupamento se olometaboli, ed allo stadio immaginale se eterometaboli, gli Imenotteri si adattano ad ospiti grandi nanizzandoli. Si evidenziano, in tal modo, ancora una volta, le forti differenze nelle strategie di base di questi due grandi ordini.

b) Effetti indotti dalle larve.

Al contrario di quanto accade per gli adulti, non vi sono differenze notevoli in riguardo alle influenze esercitate dalle larve dei due ordini sui rispettivi ospiti. Va però sottolineato, ancora una volta, che, fra i Ditteri, sono soltanto le larve quelle che hanno la possibilità di interferire sui partner.

Esse possono alterare vari aspetti della loro fisiologia fra cui il bilancio ormonale. Ad esempio, negli ospiti di certi Terebranti si ha la degenerazione delle ghiandole toraciche nell'ultima età larvale, con conseguente inibizione dell'impupamento che sarebbe pregiudizievole per l'antagonista. Comuni sono poi le alterazioni indotte nel comportamento dell'ospite, talora con manifestazioni assai

vistose, anche quando le larve endofaghe sono giovani. La digestione extraintestinale, praticata su larga scala da moltissime larve, specialmente di Ditteri, dopo l'iniziale fase plasmofaga, finisce col produrre effetti devastanti e generalizzati, in modo particolare in ospiti larvali. Generalmente, però, tutti questi effetti vengono ben presto superati dall'esito letale di queste particolari simbiosi antagonistiche.

A questo punto, per completare il quadro, occorre evidenziare che le popolazioni soggette a contaminazione subiscono percentuali di mortalità notevolmente più alte di quelle indicate dal semplice tasso di parassitizzazione, rilevato in base al numero delle pupe dell'entomofago. Ciò accade anche, ed in misura assai rilevante, nel parassitoidismo operato dai Ditteri sebbene gli adulti non praticano l'host-feeding. Il suddetto fenomeno è stato bene evidenziato nel sistema *Galleria mellonella* L.- *Pseudogonia rufifrons* Wied. ove, su una mortalità complessiva aggirantesi attorno all'80% (e di circa il 17,5% nelle popolazioni testimone non esposte al Tachinide), le percentuali di parassitizzazione, con formazione del pupario, hanno contribuito solo per il 22% (Dindo, 1986).

c) Sopravvivenza.

In un numero assai circoscritto di sistemi, comprendenti parassiti di entrambi gli ordini, ma specialmente Ditteri le cui femmine non compromettono preventivamente gli ospiti, questi riescono a sopravvivere all'esodo delle larve parassite, e talora con danni molto limitati, coinvolgenti soprattutto le gonadi. Ciò accade in particolare quando lo scarto megetico tra i due simbionti è forte, il carico parassitario è basso ed inoltre gli antagonisti non ricorrono in modo evidente alla digestione extraintestinale, accontentandosi di una dieta quasi esclusivamente plasmofaga o tutt'al più steatofaga.

I casi di sopravvivenza si verificano soprattutto tra ospiti allo stato immaginale, in particolare di esopterigoti, ma talora anche di endopterigoti, specialmente Coleotteri. Si tratta comunque non di fatti occasionali, ma di una caratteristica propria di determinati sistemi ospite-parassita. Per quanto riguarda gli ospiti allo stato di larva, la sopravvivenza con antagonista imenottero può anche prolungarsi notevolmente dopo l'abbandono da parte dell'entomofago, però essi, a differenza di quanto può accadere con parassiti Ditteri, non riescono mai a raggiungere lo stadio adulto, causa le alterazioni fisiologiche indotte dalle femmine dell'antagonista. La sopravvivenza dell'ospite allo stadio di larva non rappresenta una figura fissa di un determinato sistema, ma una variabile dipendente da vari fattori, tra cui anche la pianta nutrice dell'ospite.

In conclusione, per quanto concerne gli effetti reciproci tra i due componenti del sistema, emerge, in linea generale, che mentre tra gli Imenotteri prevalgono le influenze esercitate dal parassita sull'ospite, soprattutto grazie all'intervento delle femmine prolificanti, tra i Ditteri predominano le influenze dell'ospite sul parassita che, allo stato di larva, soggiace in varia misura alla fisiologia del partner, non preventivamente alterato da impossibili interventi delle madri dell'entomofago. In linea di massima dunque, mentre i Terebranti dominano la fisiologia dell'ospite, adattandola alle proprie specifiche esigenze, i Tachinidi ne sono in diverso grado dominati, anche se limitatamente alla prima età larvale e alle fasi iniziali della seconda.

Da ultimo merita attenzione l'incidenza di tali comportamenti in campo pratico, e cioè sulla dannosità degli ospiti nocivi in campo agrario. L'azione delle femmine degli Imenotteri è pressochè immediata; limitandone l'accrescimento (Terebranti) o addirittura paralizzandoli (Aculeati), in definitiva ne contengono l'attività trofica e quindi la nocività; senza contare, poi, la moltitudine delle forme oofaghe che, come tali, prevengono alla radice ogni possibile danno da parte della specie ospite. L'azione dei Ditteri non solo cade solitamente su ospiti in stadi più avanzati, ma ha anche ripercussioni tardive; se koinobionti, attendono addirittura che la vittima abbia terminato l'accrescimento per sacrificarla, senza nel frattempo incidere in maniera significativa sulla sua attività trofica; solo se idiobionti la loro efficacia pratica ha una certa rilevanza nei tempi brevi, potendo le loro larve determinare una morte precoce del partner. In conclusione, quindi, l'intervento dei Ditteri, a differenza degli Imenotteri, spesso fa sentire i suoi effetti, per noi benefici, soltanto sulla successiva generazione del fitofago nocivo che ne resta numericamente contratta.

IX. SIMBIOSI ANTAGONISTICHE A PIU SIMBIONTI.

Le relazioni parassitarie degli Imenotteri, con gli entomati in genere, sono ben più sofisticate di quelle esibite dai Ditteri, prevedendo modalità loro esclusive. Anche in forme complesse di simbiosi comuni ad entrambi gli ordini, quali il superparassitismo, i Terebranti eccellono per la portata del fenomeno che può giungere anche a livelli straordinari; per certe forme poliembrioniche, infatti, da una sola vittima fuoriescono fino ad oltre un migliaio di individui. Di contro i Tachinidi possono arrivare a punte massime di qualche decina fino a due centinaia, particolarmente in ospiti di grande mole come i Lepidotteri Saturnidi e Sfinzidi nonché alcuni Ortotteri; di solito si resta invece nei limiti di qualche unità. A questo proposito è il caso di rilevare, ancora una volta, che le esigenze trofiche delle voraci larve dei Ditteri, spesso a sviluppo assai rapido, sono generalmente maggiori di quelle degli Imenotteri, se non altro in relazione alla loro più cospicua taglia. Infatti le femmine hanno una fecondità generalmente 4-5 volte superiore ed uova assai più voluminose, mentre manca loro la possibilità di assumere le indispensabili sostanze proteiche per l'ovogenesi direttamente dagli ospiti, come fanno invece le femmine degli Imenotteri.

Naturalmente occorre distinguere tra superparassitismo e superparassitizzazione. Col primo termine si indica la reale formazione di più individui dell'entomofago a spese di una sola vittima; col secondo il semplice fatto che l'ospite è stato ripetutamente contaminato, magari in rapida sequenza dalla medesima ovvero da più femmine, senza che necessariamente si abbia il completo sviluppo di 2 o più individui del parassitoide. Ribadiamo, anche a questo proposito, la netta differenza tra Imenotteri e Ditteri: mentre per i primi i due fenomeni tendono largamente a sovrapporsi, per i Ditteri, ove le femmine di forme solitarie non hanno potere discriminativo, spesso la superparassitizzazione rappresenta uno spreco. Altra differenza tra i due ordini riguarda le modalità di eliminazione delle larvette in soprannumero; infatti negli Imenotteri essa avviene principalmente per soppressione fisiologica, nei Ditteri invece in prevalenza mediante mezzi meccanici. In

entrambi gli ordini, poi, di solito sopravvive la larva che ha preso possesso dell'ospite con un congruo anticipo.

La superparassitizzazione attuata da parassiti solitari non va considerata come negativa in assoluto; essa infatti, esautorando le difese immunitarie dell'ospite, può favorire la sopravvivenza di un individuo che magari, se da solo, sarebbe rimasto soccombente. In certi sistemi si è però osservato che la superparassitizzazione, effettuata da forme solitarie, può condurre ad uno scadimento qualitativo dell'entomofago sopravvissuto (cfr., ad esempio, Harwey et alii, 1993).

L'iperparassitismo che è tanto diffuso e sofisticato, e che spesso si sovrappone a livelli successivi in tutte e 4 le grandi superfamiglie di Terebranti, sia come fenomeno regolare (iperparassitismo obbligatorio) che occasionale (iperparassitismo facoltativo), è invece assai raro fra i Ditteri, ove può talora manifestarsi esclusivamente in forma occasionale e piuttosto grossolana. Vanno citati al riguardo certi Bombiliidi endofagi, e persino ectofagi, di larve e pupe di Lepidotteri e Coleotteri localizzati nel terreno, ove possono attaccare con successo anche pupe di vari Ditteri Ciclorrafi tra cui Sarcofagidi e Tachinidi. In quest'ultimo caso rientrerebbero nella categoria degli iperparassiti (Mellini, 1973) ma, si badi bene, non è la madre che opera una scelta oculata, bensì sono le larvette neonate polifaghe che, casualmente, aggrediscono un parassita primario.

Non si conoscono casi di Ditteri iperparassiti di Imenotteri, mentre questi ultimi esercitano tale attività non solo su entomofagi del loro stesso ordine ma anche, ed in larga misura, a carico dei primi; anzi, spesso, una medesima specie può attaccare rappresentanti di entrambi gli ordini, raggiungendo livelli di polifagia sconosciuti tra i parassiti primari.

L'iperparassitismo, nei riguardi delle popolazioni entomatiche, è un fenomeno utile perchè impedisce una eccessiva rarefazione dell'ospite di base ad opera dei parassiti primari che, alla fine, resterebbero affamati. Gli Imenotteri pertanto, a riguardo di questi complessi equilibri biologici, svolgono un ruolo delicato ed assai importante cui, in pratica, i Ditteri non concorrono in maniera significativa. L'iperparassita infatti, oltre a femmine dotate di notevoli capacità di ricerca e discriminative, deve avere dimensioni decisamente minute visto che, nella catena dei simbionti, si ha necessariamente una progressiva forte riduzione di peso, quantificabile attorno al 50% ed oltre, ad ogni successivo passaggio di livello.

L'autoparassitismo, che consiste sostanzialmente in una particolare forma di iperparassitismo condotta nell'ambito della stessa specie, è una strategia esclusiva degli Imenotteri. Contrariamente alle apparenze, essa ritorna utile alla forma che ne è depositaria. In quanto adottata occasionalmente, in carenza degli ospiti usuali, permette infatti all'entomofago di superare, sia pure con sacrificio, periodi difficili. Oltre che in forma facoltativa, all'autoparassitismo si ricorre talora anche regolarmente, come accade fra certi Afelinidi ove i maschi si sviluppano a spese delle femmine conspecifiche. Pure in questo caso il fenomeno è considerato vantaggioso per la specie, poichè impedisce una sua eccessiva moltiplicazione seguita da rarefazione dell'ospite e conseguente affamamento del parassita. Per i Ditteri, che come parassitoidi sono assai meno raffinati degli Imenotteri, simili tecniche sono del tutto impensabili.

Comunque merita di essere sottolineato che gli insetti non soltanto perseguono

rappresentanti della loro stessa classe, in misura quale non si riscontra in nessun'altro gruppo animale, ma addirittura arrivano a colpirsi tra loro, occasionalmente od anche con una certa regolarità, perfino in seno alla medesima specie.

Il cleptoparassitismo, nell'ambito delle forme entomofaghe, consiste, com'è ben noto, nell'utilizzazione, da parte di una specie ladra, di ospiti procurati a proprio beneficio da altre forme parassite. E' un fenomeno regolare che va a danno specialmente di Aculeati costruttori di nidi pedotrofici. La ruberia viene il più delle volte operata da altri Aculeati appartenenti a varie famiglie, le cui larvette distruggono l'uovo o la giovane larva del legittimo proprietario, per poi divorarne le provviste ivi accumulate. Il "furto" si verifica anche, sebbene meno comunemente ed in forma meno plateale, fra certi Terebranti; il piano operativo è in pratica identico: sono le femmine che depongono su ospiti già paralizzati ed occupati e sono le loro larve neonate che provvedono ad eliminare il concorrente prima di consumarne l'ospite. Talora, però, è la stessa madre che provvede ad uccidere uova e larvette del competitore con la propria terebra.

Sia pure in scala ridotta, il cleptoparassitismo viene praticato nei nidi dei suddetti Aculeati anche da vari Ditteri tra cui eccellono i Sarcofagidi della tribù dei Metopiini. Il fenomeno non ha riscontro, in questo ordine, nell'ambito dei propri rappresentanti.

Infine, per quanto concerne il multiparassitismo tra Imenotteri e Ditteri, si rimanda l'analisi al paragrafo che segue, data la sua specifica importanza in ordine al tema oggetto della presente trattazione.

X. COMPETIZIONI LARVALI TRA IMENOTTERI E DITTERI IN OSPITI MULTIPARASSITIZZATI.

Il numero delle specie di Imenotteri parassiti è immensamente superiore a quello dei Ditteri con pari biologia, ma lo scarto numerico viene, in certa misura, compensato dalla ben maggiore polifagia di questi ultimi. Pertanto il coparassitismo, coinvolgente assieme questi due ordini, è un fenomeno oltremodo comune; così la multiparassitizzazione è un evento abbastanza banale, considerato anche che le femmine dei Ditteri non hanno potere discriminativo alcuno e che quelle degli Imenotteri spesso non sono in grado di riconoscere le marcature delle forme solitarie a livello interspecifico nemmeno nell'ambito del loro stesso ordine. Tuttavia in non pochi casi il fenomeno, che sovente si rivela negativo per una delle due specie in competizione, viene evitato in modo, per così dire, automatico. Infatti, mentre i Terebranti spesso concludono lo sviluppo a spese di ospiti giovani, già a partire dallo stadio di uovo, i Ditteri sovente lo terminano in ospiti pervenuti in fasi avanzate e talora perfino in individui adulti. E' chiaro che questa tendenziale diversificazione negli stadi attaccati riduce, fin dall'inizio, le possibilità di multiparassitizzazione.

Similmente dicasi per l'ambiente di vita delle vittime. I Terebranti sono spesso infeudati a forme endofite, o comunque protette, nonchè a stadi immobili, mentre i Ditteri sono specializzati a perseguire ospiti ectofiti, liberi e mobili; così le possibilità di interferenze tra le loro larve restano ulteriormente limitate.

Va poi rilevato che un fattore decisivo nelle competizioni risiede non tanto nel-

le caratteristiche morfologiche delle larve quanto, piuttosto, nel loro grado di dipendenza, per il ritmo di accrescimento, dalla fisiologia dell'ospite. E' infatti evidente che gli idiobionti, procedendo senza remore nello sviluppo, finiscono, a parità di condizioni, col prevalere sui koinobionti i quali restano in attesa che la vittima abbia raggiunto un determinato stadio.

Altro fattore importante, sebbene del tutto casuale, è la priorità nella presa di possesso dell'ospite, che di norma favorisce il primo parassita, anche quando l'intervallo di tempo, rispetto a quelli intervenuti successivamente, è piuttosto modesto. E' pertanto evidente che i vincitori della competizione, in un determinato sistema, non sono sempre i rappresentanti di una stessa specie.

Va infine ricordato che la multiparassitizzazione può talora risultare fatale ad entrambi i parassiti.

1. Competizioni tra larve endofaghe.

Le larve degli Imenotteri Apocriti hanno apparato boccale masticatore in gran parte membranaceo. Solo in I età, ed in particolare nelle forme solitarie, possiedono mandibole sclerificate, appuntite ed opponibili, atte ad offendere; si tratta infatti di veri e propri strumenti per il combattimento, visto anche che non sono espressamente collegate con l'attività trofica che è di tipo plasmofago.

Quelle dei Ditteri, invece, sono dotate di un robusto scheletro cefalo-faringeo bene sclerificato in tutti e tre gli stadi, con uncini boccali assai forti, sovente acuminati in I età e talora anche in seconda. Più in generale hanno poi tegumenti spessi e resistenti e nel complesso appaiono più agguerrite e reattive.

Se ne deduce quindi che, a parità di condizioni, in competizioni di natura meccanica, i Ditteri siano favoriti. Va peraltro ricordato che mentre le larve degli Imenotteri sono generalmente libere nel lacunoma della vittima, e quindi in grado di esplorarlo, quelle dei Ditteri sono spesso, fin dall'inizio, ancorate all'incipiente imbuto respiratorio tegumentale primario, e quindi in grado di compiere solo movimenti limitati e non veri e propri spostamenti. Comunque, se entrambe le specie in lotta sono idiobionti e la contaminazione è avvenuta entro un breve intervallo di tempo, il Dittero prevale sempre, data anche la rapidità di sviluppo delle sue larve che sono pneustiche.

2. Competizioni tra larve endofaghe e larve ectofaghe.

Mentre le larve dei Ditteri sono tutte endofaghe, quelle di vari Imenotteri sono ectofaghe. In tale caso le larve dei due ordini non possono venire in contatto tra loro e pertanto non si avrà lotta diretta; così l'intrinseca superiorità dei Ditteri non potrà essere determinante in riguardo all'esito della competizione. In questo caso il fattore decisivo è rappresentato dall'affamamento provocato nell'antagonista dalla larva che, accrescendosi per prima e magari rapidamente, esaurisce le risorse trofiche. Ma poichè gli Imenotteri ectofagi sono necessariamente idiobionti, in quanto le femmine paralizzano l'ospite impedendone le mute, mentre i Ditteri endofagi sono spesso koinobionti, questi ultimi finiranno fatalmente col soccombere nella vana attesa che la vittima raggiunga lo stadio in cui essi verranno attivati.

Se invece pure il dittero è un idiobionte, si instaurerà una competizione, per

così dire di tipo trofico, tra le larve ectofaghe e quelle endofaghe. Essendo in questo caso pneustiche anche le larve dell'Imenottero, il metabolismo di entrambi i parassitoidi sarà parimenti intenso, per cui pare lecito supporre che riesca a prevalere, come nel caso di tante competizioni tra endofagi conspecifici, il primo arrivato, semprechè l'anticipo sia stato congruo. Ma poichè le femmine dei Ditteri non aggrediscono mai ospiti immobili, nei casi di multiparassitizzazione il loro attacco avrà sempre preceduto quello paralizzante degli Imenotteri ectofagi. In realtà se il dittero depone uova macrotipiche, la sua precedenza può essere solo nominale, dato che tali uova richiedono alcuni giorni per schiudere; se invece depone uova che immediatamente schiudono, come spesso succede, l'anticipo è reale poichè le larvette prendono subito possesso dell'ospite, assicurandosi così la supremazia su eventuali ectofagi intervenuti successivamente. Resta tuttavia da stabilire se, e in quale misura, interferiscano sulla larva del dittero i veleni paralizzanti iniettati dalla femmina dell'imenottero, in particolare se aculeato, nell'ospite. Alcune ricerche indicano che essi sono ininfluenti, sempre che il dittero sia un idiobionte.

Più in generale, concludendo, appaiono più frequentemente favoriti gli ectoparassiti in quanto sempre idiobionti. Anche nelle competizioni tra Imenotteri essi generalmente prevalgono sugli endoparassiti; in questo caso ciò dipende dal fatto che le larve dei primi, essendo pneustiche, possono consumare l'ospite più rapidamente dei secondi che hanno larve apneustiche.

Segnaliamo infine che non sempre vi è competizione tra le larve dei due ordini. Sono stati infatti segnalati casi, anche se non molto comuni, di reale multiparassitismo con Imenotteri e Ditteri, evidentemente rientranti tutti nella categoria dei parassiti gregari, con la formazione, a spese della medesima vittima, di esemplari di entrambi gli ordini. In vari casi si è notato che le larve mature degli Imenotteri fuoriescono sensibilmente prima di quelle dei Tachinidi che, essendo più rustiche, riescono a completare l'accrescimento anche in ospiti parzialmente esaurati. L'inverso non sembra possibile, vista l'indiscriminata attività distruttiva delle larve dei Ditteri. In alcuni sistemi si è infatti dimostrato che, affinché si realizzi il multiparassitismo fra i due ordini, è indispensabile che la presa di possesso dell'ospite da parte dell'imenottero preceda di alcuni giorni quella del dittero. Il multiparassitismo non è quindi una figura fissa fra due specie parassite, ma un fenomeno il cui successo è largamente condizionato da fattori estrinseci, quali tempi di attacco e stadio dell'ospite colpito.

XI. CONCLUSIONI E RIASSUNTO.

I parassitoidi rappresentano uno dei gruppi ecologici più ricchi di specie e senza dubbio il più importante nella regolazione degli equilibri biologici degli esapodi. La stragrande maggioranza è compresa in due soli ordini di endopterigoti, gli Imenotteri (Apocriti) e i Ditteri (Brachiceri), profondamente diversi tra loro per numerose caratteristiche di base, sia morfologiche che biologiche s.l., e purtuttavia compatibili con siffatto modello di vita.

Gli Imenotteri prevalgono di gran lunga per numero di specie e per varietà di comportamenti; sono i più studiati in assoluto e oggetto di un'approfondita anali-

si sperimentale; sono inoltre i più utilizzati nei programmi di lotta biologica. E' naturale, quindi, che essi siano diventati una sorta di paradigma di riferimento nell'ambito del parassitoidismo. I Ditteri vi partecipano con una frazione comparativamente molto modesta, ma non possono essere omologati al gruppo principale, considerate le grandi differenze strutturali tra i due ordini, che ovviamente finiscono col riflettersi anche nelle manifestazioni parassitarie nonostante gli immancabili fenomeni di convergenza. In forma sintetica, le diversità essenziali che incidono fortemente sul parassitoidismo dei due gruppi sono le seguenti.

Adulti. Innanzi tutto le femmine degli Imenotteri sono provviste di ovopositore morfologico, organo che consente non solo una deposizione ottimale delle uova ma anche l'iniezione nel corpo dell'ospite di sostanze ad alta attività biologica, atte a renderlo idoneo alle necessità della prole. Inoltre sono dotate di apparato boccale masticatore lambente, con mandibole sclerificate con le quali gli individui neofarfallati possono aprirsi una strada, anche attraverso materiali compatti, per uscire all'aperto. Al contrario le femmine dei Ditteri hanno ovopositore di sostituzione membranaceo, inidoneo a perforare il tegumento dell'ospite, e apparato boccale lambente succhiatore non adatto ad aprire un varco alle immagini sfarfallate in ambienti chiusi; a questo scopo può essere impiegato lo ptilino che però è efficace soltanto per superare ostacoli incoerenti. Così, mentre negli Imenotteri gli strumenti atti a perforare e scavare sono appannaggio degli adulti, nei Ditteri sono confinati nelle larve dotate di un forte scheletro cefalo-faringeo con uncini boccali sclerificati e più o meno appuntiti.

La terebra, nei primi, perforando il tegumento degli ospiti consente inoltre l'assunzione di emolinfa, e quindi di sostanze proteiche, a loro spese (host feeding), mentre i secondi, salvo casi eccezionali, debbono accontentarsi di una dieta essenzialmente glucidica.

La riproduzione negli Imenotteri, oltre che anfigonica, è sovente partenogenetica, per cui possono verificarsi forti oscillazioni nella sex ratio, specialmente nelle forme ectofaghe in relazione alla taglia degli ospiti che sono paralizzati. I Ditteri entomofagi, invece, si riproducono solo per anfigonia, per cui la sex ratio è abbastanza costante (1:1), potendo essere alterata soltanto da una mortalità differenziata tra i due sessi durante lo sviluppo.

La proliferazione, che nei primi prevede quasi esclusivamente la oviparità, nei secondi comprende comunemente anche la ovoviviparità che è tipica della contaminazione indiretta, modalità pressochè esclusiva di questo ordine. In tali casi le femmine sono fornite di un utero incubatore, organo praticamente sconosciuto nell'altro gruppo.

Infine la fecondità degli Imenotteri (caratterizzati da un addome snello) è di norma molto più bassa (mediamente da una cinquantina ad un centinaio di uova) di quella dei Ditteri (dotati di addome più o meno globoso), che di solito si attesta su alcune centinaia e può addirittura salire a qualche migliaio, quando la deposizione avviene nell'ambiente anzichè sull'ospite. La fecondità appare infatti inversamente proporzionale alle cure adottate dalle femmine nel corso della parasitizzazione.

Cerchia degli ospiti. Gli Imenotteri attaccano, oltre agli insetti, solo qualche altro artropodo. I Ditteri invece ne aggrediscono quasi tutte le classi ed inol-

tre colpiscono anche vari altri invertebrati; infine, come veri parassiti, perseguono numerosi vertebrati terrestri, in particolare mammiferi. A questa polifagia a livello di ordine corrisponde, per le forme entomofaghe, quella a livello di specie, pure se koinobionti, cui fa riscontro la tendenziale oligofagia degli Imenotteri, particolarmente se endofagi.

Con riferimento agli stadi, gli Imenotteri preferiscono quelli giovanili, a partire dall'uovo, mentre i Ditteri attaccano generalmente stadi più avanzati fino agli adulti. Inoltre i primi spesso limitano la crescita dell'ospite; invece i secondi sovente, qualora l'aggressione sia avvenuta precocemente, lasciano che esso completi l'accrescimento prima di sacrificarlo. Tutti questi comportamenti sembrano legati alla mole degli entomofagi, minore nei primi, maggiore nei secondi e quindi alle rispettive esigenze trofiche.

Ed ancora: gli Imenotteri possono attaccare stadi naturalmente immobili, a risorse trofiche definite in partenza, quali uova e pupe (Terebranti), ovvero espressamente paralizzati (Aculeati); i Ditteri invece aggrediscono quasi esclusivamente insetti mobili.

Riguardo alla scelta degli ospiti in rapporto al loro ambiente di vita, gli Imenotteri attaccano in larga misura anche quelli nascosti e protetti, mentre i Ditteri, privi di organi perforanti, assalgono soprattutto forme ectofite e libere; talora delegano per il raggiungimento di ospiti endofiti, con mine aperte sull'esterno, le larve neonate. Inoltre, mentre nei primi la scelta è fondamentalmente sistematica, nei secondi è largamente biocenotica.

Gli Imenotteri hanno potere discriminante per cui, se parassiti solitari, evitano di ovideporre in individui già contaminati dalla loro stessa specie, e sovente anche da altre, grazie alla percezione dei feromoni marcatori non solo interni ma anche esterni all'ospite; se gregari, poi, tendono a regolare il carico parassitario in relazione alla taglia della vittima. I Ditteri invece depongono indifferentemente su individui già parassitizzati, subendo perciò perdite anche notevoli, peraltro compensate dalla loro alta fecondità.

Infine, derogando dalla norma, che vede ogni singolo parassitoide svilupparsi a spese di un solo individuo dell'ospite, certi Imenotteri ectofagi ne possono aggredire anche vari. I Ditteri, che sono praticamente tutti endofagi, vi fanno eccezione solo nel caso di attacchi a ooteche.

Modalità di parassitizzazione. Gli Imenotteri praticano quasi esclusivamente quelle dirette, e cioè deposizione dell'uovo nel corpo dell'ospite, per la grande maggioranza dei Terebranti, e deposizione sul suo corpo, per la quasi totalità degli Aculeati. I Ditteri invece applicano largamente anche quelle indirette; infatti, oltre a deporre sull'ospite, che è la modalità più comune, ovvero in via del tutto eccezionale nel suo corpo, depongono uova microtipiche sul suo pabulum, nonché larvette neonate negli ambienti da esso frequentati. Entrambe queste ultime modalità appaiono dunque eccezionali tra gli Imenotteri, usi come sono a prodigare un elevato grado di assistenza iniziale alla prole, culminante, tra gli Aculeati, addirittura nella costruzione di nidi pedotrofici. Gli Imenotteri, inoltre, presentano fenomeni poco comuni, completamente ignoti all'altro ordine e cioè: a) la foresia che coinvolge sia femmine di forme oofaghe, sia larvette abbandonate nei biotopi dell'ospite, b) le cure parentali, eccezionali tra i Terebranti ma non rare

tra gli Aculeati che non di rado effettuano l'approvvigionamento frazionato del nido.

Stadi preimmaginali. Le uova degli Imenotteri sono generalmente membranacee; così, essendo spesso inoculate nel lacunoma dell'ospite, possono assorbire plasma emolinfatico aumentando considerevolmente il loro volume, talora fino ad un migliaio di volte quello iniziale. Anche in relazione a tali fenomeni di assimilazione prenatale, le uova sono generalmente piccole; eccezionalmente minute sono poi quelle alecittiche ed oligolecittiche. Hanno di solito lunga forma elissoide, spesso alquanto arcuata, e non di rado sono provviste di peduncolo. In alcune famiglie vengono prodotte uova poliembrioniche "ad alto potenziale" esclusive, tra gli insetti, di certi Terebranti.

Le uova dei Ditteri hanno di solito dimensioni maggiori e spesso forma più raccolta. Nelle specie ovipare, le più comuni, sono asimmetriche sull'asse sagittale, con area ventrale pianeggiante a corion molle e vischioso, in funzione adesiva, e superficie dorsale convessa con corion rigido in funzione protettiva. Nelle specie ovovivipare sono membranacee e di forma allungata, e pertanto vagamente simili a quelle degli Imenotteri.

Le larve di entrambi gli ordini, in quanto apode, sono già, in larga misura, preadattate alla vita endozoa. Quelle degli Imenotteri hanno forma molto più varia, particolarmente in prima età, comprendendo anche larve protopode che sono esclusive dei Terebranti. L'apparato boccale, di tipo masticatore, ma semplificato ed in gran parte membranaceo, è praticamente inerme; i tegumenti sono esili; l'addome è formato da 10 uriti. Quelle dei Ditteri si presentano invece abbastanza uniformi; fanno eccezione i planidi, presenti pure nell'anzidetto ordine ove però sono assai meno comuni. L'apparato boccale, come in tutti Ciclorrafi, è rappresentato dallo scheletro cefalofaringeo, robusto e quasi sempre fortemente sclerificato; il tegumento è spesso ed armato di spinule nelle fasce marginali dei vari segmenti; l'addome è costituito da 8 uriti soltanto. Negli Imenotteri l'accrescimento richiede 5-9 stadi larvali, raramente 3; nei Ditteri Ciclorrafi avviene attraverso 3 stadi soltanto, senza eccezioni. Abbastanza diffusa è, in entrambi gli ordini, l'ipermetabolia. Caratteristica comune a tutte le larve parassite è la chiusura più o meno ermetica della valvola pilorica fino al raggiungimento della maturità.

Negli Imenotteri le larve sono nella grande maggioranza endofaghe; restano escluse quelle di tutti gli Aculeati e di vari Terebranti antagonisti di fitofagi minatori. Nei Ditteri, salvo casi del tutto eccezionali, sono sempre endofaghe; non vi sono infatti i presupposti per l'ectofagia, quali la procurata paralisi dell'ospite o, in alternativa, una struttura larvale adeguata.

Nei Terebranti endofagi la penetrazione nel corpo della vittima è assicurata dalla femmina, che depone l'uovo al suo interno; nei Ditteri è invece quasi sempre opera della giovane larveta che, nella generalità delle specie, perfora il tegumento del partner con l'uncino boccale o eccezionalmente approfitta delle sue aperture naturali.

Le larve di certi Terebranti sono inizialmente confinate entro organi particolari, ma poi diventano libere nel lacunoma come di norma. Le larve dei Ditteri, invece, sono generalmente ancorate nei sifoni respiratori; solo quelle sgusciate da uova microtipiche penetrano temporaneamente entro visceri specifici.

La respirazione nelle prime, che sono apneustiche, avviene attraverso il tegumento, che è esilissimo, fino alla penultima età quando diventano polipneustiche; nelle seconde, che sono di norma meta- o anfipneustiche, si realizza tramite gli stigmi posteriori che, siti in posizione caudale anziché laterale, consentono la comunicazione con l'aria atmosferica o tracheale mediante imbuti respiratori; queste strutture sono realizzate, in gran parte, sfruttando le reazioni emocitarie di difesa dell'ospite che invece, nell'altro ordine, vengono neutralizzate.

La nutrizione, in entrambi i gruppi, si compie per suzione, dapprima dell'emolinfa e poi del denso liquido derivato dalla progressiva fluidificazione dei visceri della vittima in seguito a processi di digestione extra-intestinale, sia per le forme endofaghe che per quelle ectofaghe. Talora, e limitatamente ai primissimi stadi, può avvenire per via cutanea, come in certi Terebranti endofagi, ed in seguito mediante i teratociti.

Il ritmo di sviluppo è fortemente condizionato, oltre che dalle modalità di assunzione dell'O₂, dal grado di dipendenza della giovanissima larveta parassita dalla fisiologia dell'ospite. Gli Aculeati, tutti ectofagi, sono idiobionti, mentre i Terebranti endofagi sono in larga misura koinobionti, sebbene la fisiologia del partner sia stata preventivamente alterata dall'intervento delle femmine prolificanti. Comunque, tolte le forme ectofaghe, con larve sempre polipneustiche, anche gli idiobionti hanno uno sviluppo relativamente lento, causa la modesta efficienza della respirazione tegumentale.

Parimenti i Ditteri comprendono forme appartenenti alle due categorie; se idiobionti, sono caratterizzati da una crescita larvale straordinariamente rapida al pari dei Ciclorrafi zoonecrofagi e zoosaprofagi, grazie non solo alla natura del substrato trofico in pratica già assimilato, ma anche alle possibilità di un illimitato rifornimento di O₂, garantito dagli stigmi posteriori aperti negli appositi imbuti respiratori.

Entrambi gli ordini racchiudono parassiti larva-pupali; in più, gli Imenotteri comprendono antagonisti ovo-larvali e i Ditteri larva-immaginali.

L'impupamento, per gli Imenotteri, avviene nei resti della vittima, ovvero all'interno del suo bozzolo o nelle mine, comunque sempre in luoghi riparati, dai quali l'adulto neofarfallato riesce facilmente a fuoriuscire utilizzando le mandibole. I Ditteri invece, nella maggioranza dei casi, si impupano nel terreno dove possono emergere grazie all'azione dello ptilino.

Le pupe sono generalmente exarate ed evoiche negli Imenotteri, quasi sempre exarate e coarctate nei Ditteri.

In ambedue gli ordini, per i koinobionti il numero delle generazioni è uguale a quello dell'ospite; per gli idiobionti, invece, è di solito superiore, potendosi svolgere 2 o più generazioni a spese di una sola del partner, nonchè sfruttando la loro sovente larga polifagia.

Interazioni nei sistemi ospite-parassitoide. Per quanto riguarda l'azione degli ospiti sugli entomofagi vanno ricordate: a) le reazioni meccaniche di difesa, spesso spettacolari, contro le femmine prolificanti nonchè, per i Ditteri, anche contro le uova esterne e le larvette intente a penetrare. Gli Imenotteri, più impegnati in una laboriosa ovideposizione endozoa, le eliminano paralizzandoli temporaneamente; i Ditteri invece le eludono con la fulminea rapidità della loro

ovideposizione ectozoa, eventualmente reiterata in tempi brevi. b) La reazione emocitaria, particolarmente pericolosa per gli Imenotteri endofagi che vi rimangono esposti fin dall'inerte stadio di uovo. Essi vi rimediano preventivamente rivestendo quest'ultimo con particolari secreti nonchè iniettando nell'emocele sostanze atte a neutralizzarla; i Ditteri, invece, vi si sottraggono avendo uova esterne e larvette, non incospicue, capaci di ostacolare la formazione di capsule, mediante movimenti vigorosi, e dirottando gli emociti verso l'edificazione dell'imbuto respiratorio.

In riguardo agli effetti su taglia e forma negli Imenotteri, i primi sono notevoli per le specie ectofaghe, i secondi per certe specie endofaghe che possono presentare un vero e proprio polimorfismo in funzione delle specie ospiti. Nei Ditteri, ordine in cui il polimorfismo è ignoto, gli effetti si manifestano quasi esclusivamente sulla mole che, nelle forme polifaghe, può superare il rapporto di 1 a 10 secondo le specie attaccate.

Notevoli sono anche gli effetti sul ritmo di accrescimento, con trasmissione dello stato di diapausa e sincronizzazione dei cicli dei due simbiotici, particolarmente evidenti tra i Ditteri dove non possono essere mascherati da preventivi interventi sull'ospite da parte delle femmine prolificanti.

Per quanto concerne le azioni del parassitoide sull'ospite, esse, prima di rivelarsi fatali nella generalità dei casi, coinvolgono vari aspetti della fisiologia e del comportamento della vittima. Negli Imenotteri esse provengono sia dalle femmine prolificanti che dalle larve, solo da queste ultime nei Ditteri le cui larve non possono godere, ma neppure abbisognano, di una preliminare preparazione dell'ospite. Infatti gli interventi delle femmine, come accade tra gli Imenotteri, sono finalizzati a favorire la sopravvivenza della prole (soppressione totale o parziale della reazione emocitaria, regolazione della fisiologia dello sviluppo affinché non vengano raggiunti dimensioni e stadi inadatti, paralizzazione per le forme ectofaghe). Le azioni delle larve si traducono generalmente in manifestazioni patologiche non finalizzate, dovute semplicemente alla loro opera di spogliazione più o meno lenta della vittima; riguardano la fisiologia (mobilitazione delle riserve immagazzinate nel corpo adiposo, alterazioni del bilancio ormonale, ecc.) nonchè modificazioni nel comportamento. Non vi sono, a questo proposito, differenze sostanziali tra i due ordini. Comunque, più in generale, i rapporti dei Ditteri parassitoidi con i loro ospiti sono assai meno complessi, lasciando più facilmente trasparire la loro origine fondamentalmente di tipo predatorio.

La mortalità, causata dai parassitoidi di entrambi gli ordini nelle popolazioni dell'ospite, va ben oltre a quella evidenziata dalle semplici percentuali di parassitizzazione rilevate a simbiosi conclusa. Per gli Imenotteri assume particolare importanza l'host feeding, per i Ditteri l'inevitabile sovente eccessiva superparassitizzazione anche per le forme solitarie, nonchè l'attività delle larve endofaghe che, pure se soccombenti in fasi precoci, causano stress e sovente esaltano le tendenze cannibalistiche delle vittime.

In un numero limitato di sistemi, in cui lo scarto megetico tra i due simbiotici è forte, l'ospite sopravvive all'esodo del parassita giungendo magari fino a riprodursi; ciò accade meno raramente tra i Ditteri le cui femmine non sono in grado di comprometterlo preliminarmente.

Con riferimento agli aspetti pratici del parassitoidismo attuati dai due ordini, va evidenziato che gli Imenotteri, oltre ad avere un impatto enormemente maggiore sulle popolazioni entomatiche grazie all'esorbitante numero di specie, determinano altresì effetti più immediati. Infatti le loro femmine possono uccidere subito l'ospite, nutrendosi a sue spese, ed inoltre il più delle volte attaccano stadi giovanili di cui inibiscono o limitano la crescita. L'azione dei Ditteri è invece ritardata; essi infatti non solo aggrediscono stadi più avanzati, ma lasciano, se koinobionti, che l'accrescimento del partner si completi, ed inoltre le loro femmine non sono in grado di debilitarlo.

Simbiosi a tre o più simbionti. Il superparassitismo è comune in entrambi gli ordini, ma raggiunge livelli assai più elevati tra gli Imenotteri. L'iperparassitismo, sia obbligatorio che facoltativo, è pressochè esclusivo degli Imenotteri; nei Ditteri può occasionalmente manifestarsi solo in quest'ultima forma. L'autoparassitismo è pure esclusivo degli Imenotteri; il cleptoparassitismo, invece, si manifesta in entrambi i raggruppamenti. Il coo-parassitismo coinvolgente Imenotteri e Ditteri è una condizione usuale, anche se non vi è completa coincidenza tra gli ospiti dei due ordini. I primi infatti attaccano anche insetti endofiti mentre i secondi aggrediscono quasi esclusivamente forme ectofite. Comunque la multiparassitizzazione, con individui di entrambi gli ordini, è un fenomeno abbastanza comune, anche se gli Imenotteri preferiscono attaccare stadi giovanili, uovo compreso, mentre i Ditteri prediligono stadi più avanzati, inclusi gli adulti. Se i parassiti sono solitari, vi è competizione tra le larve coinquiline, il cui esito è in larga misura condizionato dal grado di dipendenza dalla fisiologia dell'ospite (per cui l'idiobionte prevale di norma sul koinobionte), dall'efficienza nell'assunzione di O_2 (per cui, a parità di condizioni, almeno contro i Terebranti endofagi, vincono i Ditteri), dalla priorità di penetrazione che favorisce il primo arrivato, sempre che il distacco sul secondo sia congruo. Anche se i parassiti sono gregari, sovente completano lo sviluppo solo quelli di una specie, gli altri soccombono per semplice affamamento, non per lotta diretta.

In conclusione, il parassitoidismo degli Imenotteri si manifesta attraverso tecniche assai raffinate, messe in atto dalle femmine a beneficio della prole, rappresentata da larve delicate ed inermi, e che trovano la massima espressione nella costruzione dei nidi pedotrofici dove, in pratica, l'ospite costituisce semplicemente una massa di cibo fornita a domicilio. La soppressione della reazione emocitaria è una condizione imprescindibile per la sopravvivenza dei giovanissimi endofagi, tant'è vero che costituisce un fattore primario nel circoscrivere la cerchia degli ospiti. Nei Ditteri l'impegno delle femmine è di contro assai limitato, consistendo nella deposizione di uova o larvette sul corpo dell'ospite o più semplicemente nel suo ambiente, per cui la presa di possesso del partner e il compito di vincerne le resistenze, anche interne, ricadono interamente sulle larve che peraltro sono assai robuste e vivaci e, spesso, in grado di contrastare i processi di incapsulamento anche in ospiti al di fuori della cerchia abituale. Del resto l'entomofagia tra questi ultimi, che pure sono esclusi dall'ectoparassitoidismo, è condotta anche da un elevatissimo numero di forme predatrici, distribuite in numerose famiglie che, proprio come larve, si procurano in modo autonomo le vittime, dimostrando le notevoli capacità e la grande versatilità delle larve standardizzate dei

Ciclorrafi. Negli Imenotteri, invece, la predazione è un'attività limitata alle forme sociali, ed è effettuata dalle operaie per conto delle larve che sono praticamente inette e, al solito, bisognose di un alto livello assistenziale. I comportamenti di certi Aculeati solitari catalogati tra i parassitoidi, quali l'allestimento di appositi abitacoli ed il trasporto delle vittime alle larve ivi confinate, ricordano poi quelli propri delle specie sociali.

Comunque, pur seguendo due strategie diverse (protagonismo delle femmine negli Imenotteri e protagonismo delle larve nei Ditteri), conforme le loro caratteristiche morfologiche e comportamentali di base, entrambi gli ordini hanno risolto in modo soddisfacente i problemi del parassitoidismo.

Tuttavia gli Imenotteri si sono diversificati in un numero enormemente superiore di specie raggruppate in famiglie omogenee, mentre i Ditteri contano comparativamente poche specie, spesso disperse in famiglie a comportamenti eterogenei; inoltre molte forme, pure variamente distribuite, si sono arrestate a quel livello più grossolano di entomofagia che è la predazione s.s. Comunque, quali parassitoidi, tendono a compensare l'esiguità delle loro file con alti livelli, attuali e potenziali, di polifagia.

A Comparative Analysis of Parasitoidism in Hymenoptera and Diptera

CONCLUSIONS AND SUMMARY

Parasitoids are one of the ecological groups with the largest number of species and without doubt the most important in regulating and ensuring the biological balance of hexapoda. By far the greatest number of these parasitoids belong to only two orders of endopterygote insects, namely Hymenoptera (Apocrita) and Diptera (Brachycera), which differ considerably from each other in several basic morphological and biological characteristics. Despite these differences, the specific characteristics of each are, however, perfectly compatible with the parasitic lifestyle of these insects.

The most important of these two orders in terms of number of species and variety of behaviours are the Hymenoptera. They are also the ones which have been most widely studied, a lot of experimental studies having been conducted on them. Moreover, they are the most widely used in biological control programmes. As such, they have become a sort of model for the study of parasitoid behaviour. Diptera represent a comparatively small portion of these parasitoids. The latter cannot be fully assimilated to the main group given the considerable structural differences between the two orders which reflect themselves also in parasitoidism, despite unfailing convergence phenomena. Briefly, the essential differences which significantly affect the parasitoidism of these two groups are the following.

Adults. Hymenoptera females are endowed with a morphological ovipositor which not only permits optimum egg deposition but also the injection of highly biologically active substances into the host body which make it particularly suitable to the requirements of the offspring. Hymenoptera also feature masticatory lapping buccal organs with sclerified mandibles which enable the newly emerged adults to

open up a way to the outside even through compact substances. Vice versa, Diptera females feature a membranaceous retractile ovipositor which is not suitable for piercing the host tegument as well as lapping sucking buccal organs unsuitable to open up a way for the emerged imagoes in enclosed environments. For this purpose the ptilinum may be used even though the latter can only open a way in loose material. Thus, while in Hymenoptera the buccal organs capable of piercing and excavating are characteristic of adult individuals, in Diptera the organs capable of these functions are only present in the larvae, which feature a strong cephalopharyngeal skeleton with sclerified and more or less pointed buccal hooks.

In Hymenoptera, the fact that the terebra can pierce the host tegument also permits them to intake haemolymph and therefore proteic substances at the expense of the host (host feeding), while, apart from exceptional cases, Diptera can only feed on an essentially glucidic diet.

Another important difference concerns reproduction. Hymenoptera may reproduce not only by amphigony but also often by parthenogenesis so that there may be considerable fluctuations in the sex ratio, especially in the ectophagous forms, depending on the size of the paralysed host. On the other hand, entomophagous Diptera only reproduce by amphigony so that the sex ratio is rather constant (1:1), eventual fluctuations being only due to different mortality rates between the two sexes during development.

Moreover, in the former proliferation occurs almost exclusively by oviparity, while in the latter it may also frequently include ovoviviparity, a mode which is typical of indirect contamination and virtually peculiar to this order only. The females feature an incubatory uterus, an organ which is practically absent in the females of Hymenoptera.

Finally, the fecundity of Hymenoptera females (which feature a very slender abdomen) is usually much lower (on average 50 to 100 eggs) than that of Diptera (which feature a more or less globular abdomen). The fecundity of the latter, in fact, is usually of hundreds or even of up to some thousands in case of oviposition taking place in the environment rather than directly on the host. Fecundity is in fact inversely proportional to the care taken by the females during parasitization.

Range of hosts. In addition to insects, Hymenoptera also attack a few other arthropods. Diptera, vice versa, attack all arthropod classes as well as a variety of other invertebrates. Moreover, as true parasites, Diptera also parasitize numerous terrestrial vertebrates, especially mammals. The polyphagous behaviour of Diptera as order is reflected, for the entomophagous forms, in that of each species, even when koinobiontic. Hymenoptera, especially if endophagous, tend vice versa to be oligophagous.

As far as the stage of development at which the host is parasitized is concerned, Hymenoptera prefer early instars, beginning from the egg, while Diptera generally attack more developed instars and even the adults. Moreover, while Hymenoptera often limit host development, Diptera often allow the host to fully grow before killing it, especially if parasitization has occurred at an early stage of host development. All these behaviours appear to be related to the size of the entomophagans, that of Hymenoptera being smaller than that of Diptera, and consequently to their respective trophic requirements.

Furthermore, Hymenoptera can also attack either naturally immobile stages, the trophic resources of which are defined from the start such as eggs and pupae (Terebrants), or stages which they themselves paralyse (Aculeata). Diptera, on the other hand, attack almost exclusively mobile insects.

As far as the choice of the hosts in relation to their habitat is concerned, Hymenoptera attack to a large extent hidden and protected hosts, while Diptera, which have no piercing organs, mainly attack ectophytic and free forms. In some cases, Diptera rely on the capacity of the newborn larvae to reach the endophytic hosts in mines opening to the outside. Moreover, while the former choose their hosts essentially on a systematic basis, in the latter host selection is to a large extent biocenotic.

Hymenoptera are capable of discrimination so that solitary parasitoids belonging to this order avoid depositing their eggs in individuals which have already been contaminated by other females of their species as well as often by those of other species. This characteristic is achieved thanks to their ability to detect marker pheromones both internal and external to the host. Moreover, gregarious species of this order tend to adapt the parasitic charge to the victim's size. Vice versa, Diptera deposit regardless of whether the host has already been parasitized, which leads to a high mortality rate, even if this is compensated for by their high fecundity rate.

Finally, as an exception to the rule according to which each single parasitoid develops at the expense of a single host, some ectophagous Hymenoptera may attack several victims. The only exception to this rule in Diptera, which are practically all endophagous, is the case of attacks to oothecae.

Modes of parasitization. Hymenoptera almost exclusively perform direct parasitization, that is they deposit their eggs directly in the body of the host, in the case of the majority of Terebrants, or on the body in nearly all Aculeata. Indirect parasitization, on the other hand, is widely characteristic of the behaviour of Diptera. In fact, in addition to depositing on the host, which is the most common mode, or exceptionally in the host, the latter also deposit microtype eggs on the host's pabulum as well as newborn larvae in the host's habitat. These two latter modes are the exception in Hymenoptera which normally provide considerable initial assistance to their offspring even to the extent, in the case of some Aculeata, of constructing pedotrophic nests. Moreover, some Hymenoptera feature a number of uncommon behaviours which are completely absent in Diptera, namely: a) phoresy, which is practised by both females of oophagous species and by newborn larvae abandoned in the host habitat; b) parental care, which albeit exceptional amongst Terebrants, is nevertheless not uncommon amongst Aculeata which not infrequently provide fractioned nutrition to the nest.

Preimaginal stages. Hymenoptera eggs are generally membranaceous. Since they are often inoculated into the lacunoma of the host, they can absorb haemolymphatic plasma, thus considerably increasing in volume sometimes even up to one thousand times their initial size. Given their ability for prenatal growth, the eggs are generally small; exceptionally small are the alecithic and oligolecithic ones. Hymenoptera eggs usually feature a long ellipsoidal shape, often quite arched, and not infrequently they are equipped with a pedicel. High-potential

polyembryonic eggs are produced by some families; amongst insects, these are exclusive to certain Terebrants.

Diptera eggs are usually larger and often more roundish. In oviparous species, which are the most common, the eggs are asymmetrical along the sagittal axis and feature a flat ventral area with a soft and sticky chorion for adhesion and a convex dorsal surface with a rigid chorion for protection. In ovoviviparous species, the eggs are membranaceous and elongated and are therefore vaguely similar to those of Hymenoptera.

Being apodous, the larvae of both orders are already to a large extent pre-adapted to an endozoic life. The characteristics of the larvae of Hymenoptera are much more varied particularly in their early stages; some, exclusively in Terebrants, are protopod. Hymenoptera larvae feature masticatory buccal organs, albeit simplified and to a large extent membranaceous, which are practically inert, as well as thin teguments and an abdomen consisting of 10 urites. Diptera larvae, on the other hand, are fairly uniform with the exception of the planidia which can also be found amongst the Hymenoptera where, however, they are much less common. As in all Cyclorrhapha, the buccal organs feature a strong cephalopharyngeal skeleton, which is almost always highly sclerified; the tegument is thick and endowed with spines along the marginal bands of the various segments while the abdomen comprises only 8 urites. Hymenoptera growth goes through 5 to 9 larval stages, in some rare cases 3, while that of Diptera Cyclorrhapha invariably goes through only 3 stages. Hypermetamorphosis is fairly common in both orders. A feature common to all parasitic larvae is the fact that the pyloric valve remains closed until full maturity is reached.

Hymenoptera larvae are mostly endophagous, with the exception of those of all Aculeata and of several Terebrants which are antagonist to phytophagous miners. Except in extremely rare cases, Diptera larvae are always endophagous; in fact, the prerequisites for an ectophagous activity, such as host paralysis or a suitable larval structure, are absent.

In the endophagous Terebrants, penetration of the host body is ensured by the female, which deposits its egg inside the victim. Vice versa, in Diptera penetration of the host body is almost always performed by the young larva which, in the majority of species, pierces the victim's integument by means of its buccal hook or exceptionally penetrates into the body through its natural openings.

The larvae of certain Terebrants are initially confined within particular organs and free themselves only subsequently in the lacunoma, as is always the case. Diptera larvae, on the other hand, are generally anchored to the respiratory siphons; only those which emerge from microtype eggs temporarily penetrate into specific viscera.

In the former, which are apneustic, respiration takes place through the integument, which is very thin, up to the second last instar, when the larvae become polypneustic. In the latter, which are usually meta- or amphipneustic, respiration takes place through the posterior spiracles which, being located caudally rather than laterally, are in communication with the atmospheric or tracheal air via respiratory funnels. These structures are to a large extent made possible by the haemocytic defensive reactions of the host which are neutralized in the other order.

Both groups, whether endophagous or ectophagous, feed by sucking the haemolymph at first and then the dense liquid obtained from the progressive fluidification of the victim's viscera following upon extra-intestinal digestive processes. In some cases, and only in the first stage, feeding may occur cutaneously and afterwards through teratocytes as in certain endophagous Terebrants.

Growth rate largely depends not only on oxygen intake mode but also on the extent to which the young parasitic larva is dependent upon the physiology of the host. Aculeata, which are all ectophagous, are idiobiontic while endophagous Terebrants are mostly koinobiontic despite the fact that the physiology of the partner is altered by the activity of the ovipositing females. With the exception of ectophagous forms, the larvae of which are always polyphagous, even the development of idiobiontic larvae is however relatively slow as tegumental respiration is only moderately efficient.

Analogously, Diptera include both idiobiontic and koinobiontic forms. The larval growth of the former is extremely rapid, similar to that of zoonecrophagous and zoosaprophagous Cyclorrhapha, thanks not only to the nature of the trophic substrate which is virtually already assimilated, but also to the practically unlimited supply of oxygen ensured by the posterior spiracles which open up into the appropriate respiratory funnels.

Both orders include larva-pupal parasites. Hymenoptera also include ovo-larval antagonists while Diptera also comprise larva-imaginal antagonists.

In Hymenoptera, the pupa forms in the remains of the victim, that is inside its cocoon or in the mines, and in any case always in a sheltered place from which the young adult can easily emerge using its mandibles. The pupae of Diptera, on the other hand, mostly develop in the soil from which the adults can emerge by means of their ptilinum.

In Hymenoptera, the pupae are generally exarate and protected while in Diptera Cyclorrhapha they are always exarate and coarctate.

In both orders, the number of generations of the koinobiontic forms is identical to that of the host while those of the idiobiontic ones is usually greater. Two or more generations of idiobiontic forms may in fact develop at the expense of a single generation of the host also thanks to their largely polyphagous nature.

Host-parasitoid system interactions. Two kinds of reaction of the hosts on the parasitoids may be noted, namely mechanical and haemocytic. As regards the former, which often manifest themselves in quite a spectacular manner, these are defensive against the proliferating females and, in the case of Diptera, also against the external eggs and the young larvae attempting to penetrate the host. These reactions are weak against Hymenoptera which in their laborious activity of endozoic oviposition temporarily paralyse the host thus avoiding its antagonistic behaviour. Diptera, on the other hand, manage to avoid host reaction by their rapid ectozoic oviposition, which eventually may be repeated after brief intervals. As regards haemocytic reactions, these are particularly dangerous to endophagous Hymenoptera which are exposed to them beginning from their inerm egg stage. To offset these reactions, Hymenoptera cover their eggs with special secretions and also inject into the haemocoel substances capable of neutralizing them. Diptera, on the other hand, overcome these reactions thanks to the fact that their eggs are

external and the young larvae, which are not inconspicuous, are capable of hindering the formation of capsules by vigorous movements and by diverting the haemocytes towards the construction of the respiratory funnel.

As regards the effects of host on size and shape in Hymenoptera, effects on size may be considerable in ectophagous species, while those on shape may be considerable in endophagous species which may exhibit a veritable polymorphism in relation to host species. In Diptera, where polymorphism is completely absent, host reaction almost exclusively affects parasitoid size which in the polyphagous forms may even exceed the ratio of 1 to 10 depending on the species attacked.

Development rate may also be considerably affected, with the transmission of the diapause state and the synchronization of the cycles of the two symbionts. This is particularly evident in Diptera where these effects cannot be masked by the preliminary activity of the proliferating females on the host.

Regarding the action of the parasitoid on the host before the latter's final demise, which occurs in almost all cases, the victim's physiology and behaviour may be variously affected. In Hymenoptera alterations are wrought both by the proliferating female and by the larva, while in Diptera only the larvae affect the victim. In the case of Hymenoptera, female activity is essentially aimed at ensuring survival of the offspring (complete or partial suppression of haemocytic reactions, regulation of growth physiology so that dimensions and stages unsuitable to development are not attained, and, in ectophagous forms, host paralyzation). The actions of the larvae generally result in pathological manifestations in the host which are not necessarily functional, being simply due to its more or less rapid consummation by the parasitoid. These actions ensue in both physiological (drawing on the reserves stored in the fat body of the victim, alterations in hormonal balance, etc.) and behavioural modifications. These modifications are not substantially different from one order to the other, even though it can generally be said that parasitoid-host interaction in Diptera is less complex, the relationship being indicative of the essentially predatory nature of the latter.

The overall host mortality rate caused by the parasitoids of both orders by far exceeds that resulting from the parasitization rates reported at the end of the symbiotic relationship. In Hymenoptera, host feeding is an important factor contributing to the overall mortality rate while in Diptera this factor is represented by the inevitable superparasitization, which is often excessive also in the solitary forms, and by the activity of the endophagous larvae which, even if succumbing in early stages, cause stress and enhance cannibalism.

In a limited number of systems in which there is a considerable difference in size between the two symbionts, the host may survive the passage of the parasite and may even reproduce itself. This occurs less rarely in Diptera, the females of which are not capable of preliminarily compromising the host.

As regards the practical consequences of the parasitoidism of the two orders, it should be noted that Hymenoptera, in addition to exerting an enormously greater impact on insect populations thanks to the very high number of species in the order, also have more immediate effects. In fact, Hymenoptera females may immediately kill the host and feed on it, and in most cases may also attack the early stages of the host, thus limiting its development. On the other hand, the action of

Diptera is delayed. In fact, not only is the host attacked at more advanced stages of its development, but also, in the case of koinobiotic forms, the partner is allowed to complete its growth, and, moreover, the females are not capable of debilitating it.

Symbiosis involving three or more symbionts. Superparasitism is common in both orders, reaching much higher levels, however, in Hymenoptera. Hyperparasitism, whether obligatory or facultative, is practically exclusive to Hymenoptera; when it is encountered in Diptera, it is only facultative. Self-parasitism is also exclusive to Hymenoptera, while cleptoparasitism may manifest itself in both orders. Cooperparasitism involving both Hymenoptera and Diptera is common, even though the hosts of either order do not completely coincide. Hymenoptera, in fact, also attack endophytic insects while Diptera almost exclusively attack ectophytic forms. In any case, multiparasitization involving individuals of both orders is a fairly common phenomenon even though Hymenoptera prefer attacking early stages, including eggs, while Diptera prefer more advanced stages, including adults. In the case of solitary parasitoids, competition ensues between the larvae parasitizing the same host, the outcome of which is to a large extent conditioned by a number of factors. These include the degree of dependence on host physiology (so that the idiobiont usually prevails over the koinobiont), oxygen intake efficiency (so that, all other conditions being equal, Diptera tend to prevail at least over endophagous Terebrants), and order of arrival (the first to penetrate prevailing, on condition that the interval between the first and the second is sufficient for the first to undisputably establish itself). Even in the case of gregarious parasitoids, often only those of one species reach full development, while the others succumb simply from starvation rather than from direct competition.

In conclusion, the parasitoidism of Hymenoptera involves rather sophisticated behaviours adopted by the females to the benefit of their offspring, which are vulnerable and inert larvae. The most sophisticated of these behaviours is represented by the construction of pedotrophic nests in which the host is no more than a simple home-delivered supply of food. Moreover, the suppression of the haemocytic reaction in the host is an indispensable condition for the survival of the very young endophagous Hymenoptera larvae so much so that it is a primary factor in limiting the number of potential host species. Vice versa, in Diptera the activity of the females in favour of the offspring is limited. It essentially consists in the deposition of the eggs or of the young larvae on the body of the host or even simply in the host's habitat. This means that the task of taking possession of the host and of overcoming its resistance, even internal, fully lies with the larvae which, however, it should be noted, are fairly strong and lively and therefore often quite capable of counteracting encapsulation processes even in hosts not comprised within the habitual range of victims. Moreover, it should also be noted that amongst Diptera, in which ectoparasitoidism is not encountered, entomophagous behaviours are also adopted by a very large number of predatory forms belonging to many families. These predacious larvae exhibit a similar behaviour, procuring their victims independently and displaying the considerable capacity and versatility of the standardized larvae of *Cyclorhapha*. In Hymenoptera, on the other hand, predatory behaviour is limited to the social forms and is practised by the workers in favour of the larvae,

the latter being practically inept and normally requiring considerable assistance. The behaviour of certain solitary Aculeata classified as parasitoids, involving such activity as the construction of appropriate nests and the transportation of the victims to the larvae contained therein, is reminiscent of that typical of social species.

Despite the different strategies adopted in relation to their different morphological and behavioural characteristics (protagonism of the females in Hymenoptera and of the larvae in the Diptera), therefore it may be concluded that both orders have satisfactorily resolved the problems associated with parasitoidism.

It should nevertheless be noted that Hymenoptera have diversified themselves in a much greater number of species grouped into homogeneous families, while Diptera comprise comparatively few species often distributed in families with heterogeneous behaviours. Moreover, the evolution of many forms of Diptera, even though variously distributed, has not gone beyond a rather basic level of entomophagy, limiting themselves to a simple predatory behaviour. Having said this, however, it should also be noted that as parasitoids their limited number of species is partly compensated for by their high actual or potential level of polyphagy.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ALPHEN J.J.M. van, VISSER M.E., 1990.- Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids.- *Ann.Rev.Ent.*, 35:59-79.
- ASKEW R.R., SHAW M.R., 1986.- Parasitoid communities: their size, structure and development.- In: Waage J., Greathead D.- *Insect parasitoids*.- Academic Press, pp.225-264.
- BEARD R.L., 1952.- The toxicology of *Habrobracon* venom: a study of a natural insecticide.- *Bull. Conn. agric. exp. Station*, New Haven, 562, 27pp.
- BOUCEK Z., 1988.- An overview of the higher classification of the Chalcidoidea (Parasitic Hymenoptera).- *Adv. Par. Hym. Res.*, pp. 11-23.
- CLAUSEN C.P., 1940.- Entomophagous insects.- *Mc Graw- Hill Book Comp.*, 688 pp.
- CLAUSEN C.P., 1950.- Respiratory adaptations in the immature stages of parasitic insects.- *Arthropoda*, 1:197-224.
- CLAUSEN C.P., 1956.- The egg-larval host relationship among the parasitic Hymenoptera.- *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Portici*, 33:119-133.
- CLAUSEN C.P., 1976.- Phoresy among entomophagous insects.- *Ann. Rev. Entom.*, 21:343-368.
- DAHLMAN D.L., 1991.- Teratocytes and host/parasitoid interactions.-*Biol. Control*, 1:118-126.
- DE BACH P., 1974.- Biological control by natural enemies.-*Cambridge Univ. Press*, 323 pp.
- DINDO M.L., 1986.- Pupal premature mortality as a host mortality factor in the system *Galleria mellonella* L.- *Pseudogonia rufifrons* Wied. (Lep. Galleriidae-Dipt.Tachinidae).-*Boll. Ist. Ent. "G.Grandi" Univ. Bologna*, 40:215-220.
- DOUTT R.L., 1959.- The biology of parasitic Hymenoptera.-*Ann.Rev.Ent.*,4:161-182.
- DOUTT R.L., 1973.- Maternal care of immature progeny by parasitoids.- *Ann.ent.Soc. America*, 66:486-487.
- EGGLETON R., GASTON K.J., 1992.- Tachinid host ranges: a reappraisal (Diptera: Tachinidae).- *Entom. Gazette*, 43:139-143.
- GUPTA V.K., (Ed.), 1988.- Advances in parasitic Hymenoptera research.- *Brill*, Leiden, 546 pp.
- HARVEY J.A., HARVEY I.F., THOMPSON D.J., 1993.- The effect of superparasitism on development of the solitary parasitoid wasp, *Venturia canescens*(Hymenoptera: Ichneumonidae).-*Ecol. Entom.*, 18:203-208.
- HASSELL M.P., GODFRAY H.C., 1992.- The population biology of insect parasitoids .- In: *Crawley M. J.- Natural enemies*.- Blackwell Scientific Publ., Oxford, pp. 265-292.
- HAWKINS B.A., 1993.- Refuges, host population dynamics and the genesis of parasitoid diversity.- In: *LaSalle J., Gauld I. D. - Hymenoptera and biodiversity*.- pp.235-256.
- IWATA K., 1958.- Ovarian eggs of 233 species of the Japanese Ichneumonidae.- *Acta Hymenopt.*, 1:63-74.
- LASALLE J., GAULD I.D., (Eds.), 1993.- Hymenoptera and biodiversity.- *C.A.B. International*, Wal-

- lingford, U.K., 344 pp.
- LASALLE J., GAULD I.D., 1993.- Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity of other organisms.- In: *LaSalle J., Gauld I.D.(Eds.)- Hymenoptera and biodiversity.- C.A.B. International*, pp. 1-25.
- MACKAUER M., KAMBHAMPATI S., 1988.- Parasitism of aphid embryos by *Aphidius smithi*: some effects of extremely small host size.- *Entomol. Exp. Appl.*, 49:167-173.
- MALYSHEV S.E., 1968.- Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution.- *Methuen*, London, 319 pp.
- MELLINI E., 1971.- Studi sui Ditteri Larvevoridi. XIX. Sullo sviluppo di *Ptilopsina nigrisquamata* Zett., parassita di larve, differito in ospiti adulti.- *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 30:55-63.
- MELLINI E., 1973.- Ditteri parassiti di Ditteri.- *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 32:59-81.
- MELLINI E., 1975.- 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, 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. Entom. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 38:135-166.
- MELLINI E., 1985.- Importanza dello stadio postembrionale degli ospiti olometabolici, al momento dell'attacco, per la biologia degli Imenotteri parassiti.- *Boll. Ist. Entom. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 40:13-49.
- 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.- Un decennio di sperimentazione sul sistema ospite-parassita *Galleria mellonella* L.- *Pseudogonia rufifrons* Wied. : sintesi dei risultati.- *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 45:191-249.
- MELLINI E., 1993.- Saggio breve sulla entomofagia degli insetti.- *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 47:179-221.
- MELLINI E., GARDENCHI G., 1994.- Osservazioni anatomo-istologiche sull'apparato genitale femminile di *Eucelatoria bryani* Sabr. (Dipt. Larvaevoridae).- *Mem. Soc. ent. Ital.*, 72 : 521-532.
- MÜNSTER-SWENDSEN M., 1994.- Pseudoparasitism: detection and ecological significance in *Epinotia tedella* (Cl.) (Tortricidae).- *Norwegian J. Agric. Sci., Suppl.* 16:329-335.
- PENNACCHIO F., VINSON S.B., TREMBLAY E., 1992.- Host regulation effects on *Heliothis virescens* (F.) larvae induced by teratocytes of *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Lepidoptera, Noctuidae-Hymenoptera, Braconidae).- *Arch. Ins. Biochem. Physiol.*, 19:177-192.
- POINAR G.O., THOMAS G.M., 1984.- Immature stages of insect endoparasites.- *Laboratory guide to insect pathogens and parasites. Plenum press*, N.Y. and London, pp.281-325.
- SALT G., 1934.- Experimental studies in insect parasitism. I. Introduction and technique.- *Proc. R. Soc. London*, B, 114:450-456.
- SALT G., 1973.- Experimental studies in insect parasitism. XVI. The mechanism of the resistance of *Nemeritis* to defence reactions.- *Proc. R. Soc. London*, B., 183:337-350.
- SCHMID-HEMPEL R., MÜLLER C.B., 1991.- Do parasitized bumblebees forage for their colony? - *Anim. Behav.*, 41:910-912.
- SCHWENKE W., 1958.- Local dependence of parasitic insects and its importance for biological control.- *Proc. X Intern. Congr. Ent.*, 4:851-854.
- TELENGA N.A., 1952.- Origin and evolution of parasitism in Hymenoptera parasitica and development of their fauna in the U.S.S.R.- *Israel Progr. Scient. Transl.*, Jerusalem, 1969, 115 pp.
- VIGGIANI G., 1981.- Gli Imenotteri Afelinidi e la lotta biologica.- *Atti Accad. Naz. Ital. Entom.*, 28-29:2-33.
- VINSON S.B., IWANTSCH G.F., 1980.- Host regulation by insect parasitoids.- *Q. Rev. Biol.*, 55:143-165.
- VOLKOFF N., COLAZZA S., 1992.- Growth patterns of teratocytes in the immature stages of *Trissolcus basalis* (Woll.) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae).- *Intern. J. Insect Morph. & Embr.*, 21:323-336.
- WAAGE J., GREATHEAD D., 1986.- Insects parasitoids.- *Academic Press*, 389 pp.
- ZISER S.W., NETTLES W.C. Jr., 1979.- The rate of oxygen consumption by *Eucelatoria* sp. in relation to larval development and temperature.- *Ann. Entom. Soc. America*, 72:540-543.