

EGIDIO MELLINI, GUIDO CAMPADELLI

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

Analisi del superparassitoidismo di *Exorista larvarum* (L.) nell'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L. (*) ⁽¹⁾

(Ricerche eseguite con il contributo del M.U.R.S.T. 60%)

INTRODUZIONE

Da oltre una ventina di anni alleviamo in permanenza su dieta artificiale (Campadelli, 1973) *Galleria mellonella* L., lepidottero largamente impiegato nei laboratori di tutto il mondo per le più svariate ricerche di carattere sperimentale. Noi lo utilizziamo come validissimo ospite di sostituzione per l'allevamento di diverse specie di Ditteri Tachinidi tra cui, da circa un lustro, anche *Exorista larvarum* (L.) per la quale stiamo perfezionando, con esito soddisfacente, diete artificiali per l'accrescimento larvale (Mellini et alii, 1996).

Exorista larvarum è ritenuta dalla generalità degli Autori un parassita gregario. Tuttavia, avendo noi constatato una frequente ed accentuata sperequazione tra il numero degli imbuti respiratori tegumentali (evidentissimi sotto l'aspetto di macchie nere sui pallidi tegumenti dell'ospite) e il numero dei pupari successivamente formati, nonché una forte variabilità megetica tra quelli provenienti dallo stesso individuo dell'ospite, abbiamo voluto svolgere indagini sul tipo di gregarità esibita dal nostro tachinide su *G. mellonella*. Va subito precisato che questo lepidottero non solo è un ospite di sostituzione ma che è anche di taglia minore rispetto alla generalità degli ospiti naturali, spesso compresi nelle famiglie dei Nottuidi, dei Limantriidi e persino degli Sfingidi.

Poiché non vi è accordo nemmeno tra gli A.A. moderni nel definire il fenomeno del superparassitismo, precisiamo che con questo termine noi indichiamo l'effettivo sviluppo di più individui della stessa specie di parassita a carico di un solo individuo dell'ospite. In questa definizione non si tiene conto se tutti gli antagonisti inizialmente presenti riescano effettivamente a completare lo sviluppo. Tale precisazione richiederebbe infatti un'apposita indagine, con dissezione delle vittime nel caso di parassiti endofagi. Con superparassitizzazione indichia-

(*) Lavoro accettato il 24 ottobre 1996.

(¹) Studi sui Ditteri Tachinidi. LXXII contributo.

mo invece, come definito nel corso delle nostre ricerche sul koinobionte solitario *Macquartia chalconota* Meig. (Mellini e Baronio, 1971), la semplice deposizione di più uova o di più larvette neonate su un singolo individuo dell'ospite, lasciando impregiudicato il destino dei vari coinquilini: se il parassita è gregario essi procedono tutti, o quasi, nello sviluppo, se invece è solitario si manifestano ben presto fenomeni di competizione che ne lasciano uno solo padrone del campo.

MATERIALE E METODO

Exorista larvarum è una specie molto comune nel nostro Paese; è altamente polifaga evolvendosi a spese delle larve di varie famiglie di Lepidotteri di medie e grandi dimensioni (Herting, 1960). Le femmine depongono sugli ospiti uova macrotipiche, di solito non incubate, da cui sgusciano tipiche larve tachiniformi che, indotti imbuti respiratori tegumentali primari, e pertanto ubiquitari, si sviluppano rapidamente, senza interruzioni, indipendentemente dallo stadio della vittima, comportandosi quindi come idiobionti ⁽²⁾.

In celle climatizzate (25 °C e 70% U.R.) abbiamo sottoposto a parassitizzazione 4 gruppi, di 50 individui ciascuno, di larve di *Galleria* in fasi avanzate dell'ultima età, ma ancora lontane, di almeno 3 giorni, dalla maturità, per evitare che con l'incrisalidamento le uova venissero rigettate assieme all'esuvia prima della loro schiusa. L'esposizione delle larve nelle gabbie, contenenti mediamente un centinaio di adulti di *Exorista*, è durata circa un'ora. Tuttavia le uova, al momento della deposizione, non si trovano tutte nelle medesime condizioni per quanto concerne lo sviluppo embrionale. Nella maggioranza dei casi esso o non è o è appena iniziato, mentre in altri l'embriogenesi ha raggiunto stadi più o meno avanzati fino, talora, alla formazione di una larvetta prossima a sgusciare. Ciò accade quando le femmine sono rimaste prive di ospiti per qualche giorno, per cui le uova sono trattenute a lungo nella grossa vagina piriforme (Mellini et alii, 1993), salvo essere poi deposte pressoché ovunque nella gabbia di allevamento, con preferenza per gli oggetti sporgenti dal fondo della medesima, ivi compresi i corpi morti delle stesse *Exorista*.

Le larve sopportanti le uova sono state pesate e subito isolate ad una ad una, senza dieta, in altrettanti contenitori contrassegnati da un numero progressivo. Nei relativi protocolli, oltre al peso di ciascuna larva, è stato indicato il numero di uova inizialmente incollate sui tegumenti. Il materiale biologico è stato poi regolarmente esaminato a giorni alterni e i dati man mano scaturiti (numero di imbuti respiratori, numero dei pupari per larva ed il loro peso) sono stati riportati, esemplare per esemplare, sui detti protocolli.

Delle 200 larve, comprese in larga maggioranza nella classe ponderale di 150-

⁽²⁾ Per i Ditteri, le cui femmine non hanno la possibilità di uccidere o di paralizzare l'ospite (prerogativa esclusiva degli Imenotteri), il termine idiobionte vuole significare che le larve parassite, non essendo dominate dalla fisiologia dell'ospite, procedono subito nello sviluppo, appena ne hanno preso possesso, portandolo rapidamente a morte. Col termine koinobionte si indicano quelle specie le cui larve soggiacciono invece al bilancio ormonale dell'ospite e pertanto ne procrastinano la distruzione spesso allorché esso ha terminato la crescita, lucrando in tal modo il massimo di risorse trofiche.

180 mg e sopportanti da un minimo di 1 uovo (caso assai raro) ad un massimo di una dozzina, con frequenza prevalente di 5-6 uova/larva, hanno in seguito esibito imbuti respiratori indotti dagli endofagi solo 143 esemplari. Va infatti precisato che nel corso dei nostri rilievi, circa una metà delle uova si sono distaccate dall'ospite nelle ore immediatamente successive alla deposizione per cui, specialmente le larve latrici di 1-2 uova soltanto (ma talora anche di 3-4 e perfino di 5) sono rimaste "disinfestate" ma non grazie ad una muta.

Dato lo scopo della presente indagine, abbiamo trascurato le *Galleria* con un solo imbuti per concentrare la nostra attenzione sulle 81 larve contraddistinte dalla presenza di 2 o più imbuti.

I pupari man mano formati sono stati pesati entro le 24 ore ed i resti delle vittime accuratamente dissezionati in acqua, al fine di rilevare la presenza di larve parassite morte ed il loro stadio. Tale ricerca è facilitata dalle vistose macchie nere, corrispondenti agli imbuti respiratori tegumentali primari del parassita, che spiccano sulla chiara livrea bianco-cremea delle larve di *Galleria* prossime alla maturità; infatti le larve antagoniste soccombenti restano schiacciate insieme ai visceri residui della vittima, per cui, qualora distaccate dai loro sifoni, sono rilevabili soprattutto grazie agli scheletri cefalo-faringei, peraltro spesso mascherati.

RISULTATI

Nella sottostante tabella sono stati riuniti i dati ottenuti dall'esame di 4 gruppi di larve di *Galleria mellonella* sottoposte a superparassitizzazione. Esse sopportavano inizialmente, nel complesso, ben 913 uova di *Exorista larvarum*, quindi un carico individuale medio di oltre 4 uova. Delle 200 *Galleria* solo 81 sono risultate ospitare 2 o più larve dell'antagonista, per un totale di 265 individui pari ad una media di 3,27 larve/ospite. Le restanti 119 o albergavano un solo parassitoide (62) o addirittura erano completamente indenni, essendosi tutte le uova di *Exorista* distaccate dai loro tegumenti (57 larve).

Come si può notare, la percentuale di larve di *Exorista* che sono riuscite ad impuparsi è diminuita progressivamente con l'innalzarsi del livello di

Sistemi con	N°	N° pupari	% impup. paras.	Larve parassite soccombenti							
				Totali		I età		II età		III età	
				N°	%	N°	%	N°	%	N°	%
2 parass.	31	49	79,03	13	20,96	—	—	8	61,53	5	38,46
3 parass.	20	31	51,66	29	48,33	—	—	18	62,06	11	37,93
4 parass.	14	17	30,35	39	69,64	—	—	29	74,35	10	25,64
5 parass.	9	11	24,44	34	75,55	9	26,47	18	52,94	7	20,58
6 parass.	7	9	21,42	33	78,57	12	36,36	15	45,45	6	18,18

superparassitizzazione. Essa è scesa, infatti, dal 79,03% dei sistemi con due larve coinquiline, fino ad un minimo del 21,42 in quelli con 6 endofagi per ospite. Complessivamente, quindi, dalle 265 larve di *Exorista* coabitanti in 81 ospiti, si sono ottenuti soltanto 117 pupari con una media, quindi, di 1,44 pupari/ospite. Le perdite conseguenti alla superparassitizzazione sono, per questo parassitoide

ritenuto gregario dalla generalità degli Autori, davvero cospicue avendo coinvolto, nel materiale sotto osservazione, oltre la metà (55,85%) delle larve che avevano preso possesso dell'ospite.

Agli effetti della resa in pupari, riferita al numero di larve coinquiline, appare dunque conveniente non eccedere nel livello di superparassitizzazione. Esso non dovrebbe infatti superare le 3 larve/ospite o le 5-6 uova/ospite, tenuto conto che, almeno in cattività, oltre la metà si distacca dai tegumenti di *Galleria*. Tale considerazione è naturalmente valida per questo lepidottero, che è di taglia piuttosto modesta. Dal lato opposto, non è conveniente parassitizzare le larve con 1-2 uova soltanto, dato che, all'incirca, un 10% di esse non schiude, ma soprattutto, come già detto, perché molte, distaccandosi, vanno perdute. Da larve sopportanti un unico uovo si è infatti avuta la formazione di pupari solo in pochi casi.

In conclusione, volendo procedere ad una produzione *in vivo* del nostro parassitoide, il livello di superparassitizzazione iniziale è molto importante: se eccessivo porta a sprechi nel sistema, se troppo basso favorisce l'ospite che può sfuggire all'antagonista, infine solo se medio giova ad un superparassitismo effettivo.

Delle 148 larve soccombenti, oltre la metà (59,45%) ha raggiunto il II stadio, una discreta aliquota (26,35%) è pervenuta al terzo, mentre solo il 14,18% è perito nel primo. Come si può osservare nella tabella, le morti precoci si manifestano soprattutto in ospiti con alti livelli di superparassitizzazione, mentre quelle tardive si verificano principalmente in ospiti con livelli di superparassitizzazione medio-bassi. In altri termini, la decimazione degli endofagi è tanto più precoce quanto più elevato è il numero dei coinquilini. Va anche precisato che le larve soccombenti si trovano oltre che in tutti gli stadi anche in fasi di sviluppo diverse nell'ambito dei medesimi. Esse di solito non mostrano ferite, ed in breve i loro cadaveri, spesso disancorati dall'imbuto respiratorio, appaiono schiacciati dalle larve superstiti in rapido accrescimento ed infine come amalgamati con i visceri residui della vittima. Si ritiene che prevalgano le larve a sviluppo più avanzato, o perché sgusciate per prime dalle uova o perché caratterizzate da un ritmo di crescita più celere. Riguardo al primo punto, va in fatti ricordato che le femmine di *Exorista*, di regola ovipare, possono deporre anche uova prossime alla schiusa, ed in riguardo al secondo che, essendo il parassita un idiobionte, il suo ritmo di sviluppo non è regolato dalla fisiologia dell'ospite per cui i singoli endofagi possono accrescersi secondo un proprio ritmo. Il distacco dall'imbuto o la sua obliterazione, ai danni delle consorelle più piccole, avviene ad opera di quelle passate per prime alla III età, caratterizzate da un continuo movimento dell'avancorpo.

Che le larve coinquiline, a causa della loro massa e dei loro spostamenti nell'angusto tunnel rappresentato dal lacunoma dell'ospite, possano arrecarsi automaticamente reciproco disturbo, sembra dimostrato anche dal fatto che, da individui superparassitizzati, sovente fuoriescono per prime larve piccole e perfino nane, quando parrebbe logico, in un contesto gregario, che esse abbandonino per ultime le vittime già esaurite dalle conviventi più grosse, come peraltro talvolta succede.

Nelle presenti indagini il numero massimo di pupari per ospite è stato di 3, nonostante in 7 sistemi le larve conviventi fossero ben 6 e nonostante fossero

coinvolti "grossi" ospiti di peso largamente superiore ai 200 mg. Va anzi rilevato che il plenum si è verificato proprio in vittime che albergavano soltanto 3 endofagi, più raramente in quelle superparassitizzate a livelli più alti.

Analizzando singolarmente i vari sistemi ospite-parassita, si nota infatti una estrema variabilità nei risultati finali. Accanto a sistemi in cui vi è corrispondenza tra il numero delle larve coinquiline e quello dei pupari che si formeranno, proprio come accade per i classici parassiti gregari, ve ne sono altri, e sono ben più numerosi, in cui il numero dei pupari è inferiore, ed anche di molto, a quello delle larve coabitanti e persino ridotto ad uno solo, proprio come si verifica per i tipici parassiti solitari. Ribadiamo che ciò accade pure in larve di *Galleria* di peso superiore alla media, e quindi perfettamente idonee ad alimentare 2 od anche più *Exorista*. Pertanto l'abbondanza di risorse trofiche non garantisce di per sé che la superparassitizzazione iniziale si traduca in effettivo superparassitismo. Talora, poi, tutti i coinquilini soccombono, anche in stadi avanzati, portando sempre a morte l'ospite rimasto in ogni caso fortemente danneggiato.

In realtà, ed è opportuno ripeterlo, non emergono regole precise. Se ad esempio, consideriamo i casi di superparassitizzazione con 3 larve, in alcuni si impupano tutte e tre, in altre due, in altre ancora una soltanto, ed infine nemmeno una. Se si tiene conto del peso dell'ospite, si può tuttavia notare una certa tendenza verso un incremento nel numero dei pupari per ospite con l'aumentare del peso di quest'ultimo, proprio come accade, però regolarmente, tra i parassiti gregari. La mole dell'ospite è dunque un fattore abbastanza importante: se piccola, la decimazione dei coinquilini viene esaltata, se grande il superparassitismo resta favorito. Forse riveste una certa importanza, per la sopravvivenza di più endofagi nella stessa vittima, anche la mappa distributiva degli imbuti respiratori, come si è rilevato per certi parassiti solitari quali *Sturmia bella* Meig. (Mellini, 1956): nella crisalide ospite (*Inachis io* L.) possono eccezionalmente raggiungere la maturità due larve del tachinide qualora ancorate verso le due estremità. Nel presente lavoro, tuttavia, non sono stati fatti rilievi a questo riguardo.

Se dal numero di pupari per ospite passiamo ora a considerarne la taglia, notiamo parimenti una enorme variabilità. Accanto a pupari pressoché incospicui, di peso aggirantesi sui 10 mg ed anche meno (pur tuttavia di solito vitali), si passa infatti ad esemplari che superano, sia pure eccezionalmente, i 60 mg, mentre la media oscilla sui 35 mg. I pupari "giganti" si formano esclusivamente in ospiti monoparassitizzati fin dall'inizio e purché di notevole taglia (attorno ai 250 mg ed oltre). In ospiti di pari mole però superparassitizzati, in cui termina lo sviluppo un solo parassita questo non supera invece i 40-45 mg e talora può addirittura risultare nanizzato; ciò significa che la compresenza di più individui nella stessa vittima è in qualche misura nociva anche a quello che prevale.

Negli ospiti in cui si formano 2 pupari, il più delle volte essi hanno peso notevolmente diverso: mentre uno si mantiene entro i valori standard, l'altro si presenta spesso sottodimensionato (10-20 mg), pur essendo le risorse trofiche offerte dall'ospite largamente sufficienti per il pieno sviluppo di entrambi od anche di 3 individui, com'è dimostrato dall'abbondante materiale residuo nella spoglia della vittima. Al riguardo è significativo il fatto che, in vari casi, è tendenzialmente nano proprio il pupario formatosi per primo, quasi a significare che

l'endofago ha anticipato la fuoriuscita dall'ospite per sfuggire a stimolazioni negative.

Più in generale va poi notato che il superparassitismo tende ad accelerare in misura sensibile il ritmo dell'accrescimento larvale. Infatti i primi pupari, nel lotto sotto osservazione, sono comparsi di norma nelle provette con larve di *Galleria* alberganti più parassiti. Nei sistemi con 2 endofagi è abbastanza comune anche il caso in cui sono piccoli (15-20 mg) entrambi. Meno frequente è la situazione con 2 pupari di taglia standard, che è quella propria dei parassiti gregari a pieno titolo.

Pure quando se ne formano 3, i pupari hanno di regola dimensioni molto diverse, anche se provenienti da un ospite di notevole mole; uno, poi, è quasi sempre tendenzialmente nano. Comunque, pur essendo il peso dei pupari formati in ospiti pluriparassitizzati notevolmente inferiore a quello dei pupari originatisi da ospiti monoparassitizzati, l'indice di utilizzazione della vittima risulta assai superiore.

In *Galleria*, dunque, il superparassitismo effettivo porta ad una grande variabilità megetica dei pupari; essa tuttavia non appare negativa, almeno in riguardo agli sfarfallamenti, poiché emergono spesso adulti vitali anche da puparietti di peso attorno ai 10 mg. Sembra tuttavia scontato, com'è regola generale tra gli insetti sottodimensionati, che la durata della vita e la fecondità siano in varia misura ridotte.

Una così spiccata variabilità nella taglia e la perdita di molti endofagi anche con bassi livelli di superparassitizzazione, congiuntamente al fatto che nelle vittime rimane, dopo l'esodo degli antagonisti, abbondante materiale edule, denunciano una scarsa attitudine delle larve di *Exorista* a condurre vita gregaria anche se, a quanto sembra, non si manifestano veri e propri fenomeni di competizione cruenta, ma solo, per così dire, segni di reciproco disturbo e di scarsa tolleranza.

Per quanto riguarda il cospicuo materiale trofico residuo, pure nelle vittime in cui si sono sviluppati più parassiti, non si può escludere che ciò possa dipendere anche dall'inquinamento fecale dei visceri dell'ospite, visto che le larve mancano, in tutti e tre gli stadi, di un efficiente apparato di chiusura a livello della valvola pilorica. Che l'emissione degli escrementi da parte degli endofagi avviene durante tutto il corso dell'accrescimento, fenomeno questo davvero insolito nel mondo dei parassitoidi, può essere facilmente rilevata negli allevamenti *in vitro*.

DISCUSSIONE

Va innanzitutto ricordato che i dati qui considerati si riferiscono esclusivamente all'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* che è di mole piuttosto modesta. Con molta probabilità le conclusioni potrebbero variare qualora considerassimo il comportamento di *Exorista larvarum* in altri ospiti, in particolare se di considerevole taglia.

In *Galleria*, dunque, *Exorista*, che è universalmente riconosciuta come parassita gregario, ha in realtà un comportamento, sotto vari aspetti, intermedio tra

quello proprio delle forme gregarie e quello delle forme solitarie. Consideriamo pertanto e commentiamo a questo riguardo, in forma sintetica, i punti salienti.

A. Differenze di *E. larvarum* rispetto ai parassitoidi gregari.

1. Innanzitutto va considerata la grande variabilità megetica tra i pupari formati a spese di una stessa vittima. Infatti di solito, accanto ad un esemplare di peso standard (30-35 mg), se ne pongono altri di piccola se non addirittura di infima mole (10-15 mg). Nei tipici parassiti gregari, invece, i pesi dei vari coinquilini si discostano poco dalla media. Ad esempio Campadelli (dati non ancora pubblicati) ha recentemente ottenuto, da una crisalide di *Acherontia atropos* L., 41 pupari di *Drino atropivora* R.D. di taglia uniforme (peso medio mg 51, 63) e con rari sensibili scarti dalla norma solo per meno di una decina di esemplari (peso max eccezionale 76,70 mg, peso minimo 35,30 mg).

2. La frequente formazione di pupari nani (anche se vitali) non è giustificata da carenze alimentari, giacché, dopo l'esodo di tutti gli endofagi, restano ancora, nel corpo della vittima, quantitativi più o meno cospicui di riserve trofiche inutilizzate, a testimonianza di probabili reciproci disturbi tra le varie larve coinquiline. Va peraltro precisato che, in condizioni di gregarità, il raggiungimento della maturità larvale è sensibilmente accelerato e che il lacunoma della vittima appare largamente inquinato dalle feci che gli endofagi emettono copiosamente durante tutto il corso dell'ultimo stadio. Ora tali fenomeni possono, almeno in parte, giustificare il mancato sfruttamento integrale dell'ospite, quale invece si verifica per gli altri Tachinidi pienamente gregari.

3. Una forte decimazione tra le larve coinquiline che, nel corso della presente indagine, ha coinvolto oltre la metà dei 265 individui viventi in condizioni di gregarità. Spesso da un ospite albergante 2 o più larve parassite trae origine un solo pupario. Tale decimazione non è apparsa in nessun caso giustificata da scarsità di cibo, come già detto, poiché ne restano considerevoli quantitativi non utilizzati dopo l'esodo della larva matura superstite.

4. Come suggerito dai punti 2 e 3, appare assai probabile una decisa carenza di reciproca tolleranza tra le varie larve coinquiline, tolleranza che invece contraddistingue i tipici parassiti gregari.

B. Differenze di *E. larvarum* rispetto ai parassitoidi solitari.

1. Dalle vittime superparassitizzate, cioè alberganti 2 o più larve (non semplicemente sopportanti varie uova che si distaccano con facilità), si formano spesso 1-2 od anche più pupari del parassitoide. Poco comunemente si ha invece l'eliminazione totale dei concorrenti, ad esclusione di uno che solo rimane padrone del campo, come accade di norma nei parassitoidi solitari. L'eliminazione, dunque, coinvolge solo una parte, anche se consistente, delle larve coinquiline, senza che emerga al riguardo una norma ben definita.

2. La decimazione delle larve consorelle può avvenire, anche in un medesimo ospite, in qualunque stadio, compreso l'ultimo e persino in fasi avanzate dell'accrescimento. È chiaro che, in questo modo, non si realizza un risparmio di risorse trofiche a vantaggio dei sopravvissuti, come accade invece tra i parassitoidi

solitari che, regolarmente, eliminano precocemente i concorrenti e cioè in I età o al massimo, secondo le specie, in II età iniziale. Inoltre la decimazione può riguardare uno o più coinquilini senza, almeno in apparenza, una regola precisa. Talora, invece, con carichi parassitari non eccessivi (fino a 3 unità), tutti gli endofagi riescono ad impuparsi.

3. Con riferimento alle modalità di decimazione, fa difetto lo spiccato comportamento aggressivo tipico delle forme solitarie che immancabilmente uccidono i concorrenti a colpi di uncini boccali, nel caso specifico molto acuminati, ovvero, piuttosto raramente tra i Tachinidi, per soppressione fisiologica. Le larve soccombenti di regola non mostrano ferite. Esse muoiono lentamente per asfissia, in quanto disancorate dai loro imbuti respiratori tegumentali primari che, come tali, non sono rinnovabili, ovvero per schiacciamento dei medesimi in seguito ai continui e vivaci movimenti, apparentemente non finalizzati a questo scopo, effettuati con l'avancorpo dalle larve più grosse. In definitiva la competizione è, nel caso di *Exorista*, indiretta, a differenza di quanto accade per i tipici parassiti solitari ove è diretta e facilitata dall'esiguo spazio in cui le larve convivono.

In sostanza, dunque, *E. larvarum* non è certamente, come impostazione di base, un parassita solitario ma neppure un vero parassita gregario; esso può apparire ora l'uno ora l'altro secondo le circostanze anche se la tendenza verso la gregarietà è prevalente. Così, ancora una volta, si conferma come le categorie istituite dall'Uomo hanno sì un valore conoscitivo, ma non rispecchiano fedelmente la realtà che è ben più complessa e sfumata.

All'atto pratico va sottolineato come questa forma di parziale gregarietà presenti, ad un tempo, svantaggi e vantaggi. Almeno negli ospiti medio-piccoli porta a non pochi inconvenienti quali la perdita di una notevole aliquota di larve concorrenti, il mediocre sfruttamento delle risorse delle vittime, accompagnato da una caduta nel peso medio dei pupari. Negli ospiti medio grandi permette invece, con la formazione di 2 o più pupari per ospite, una loro migliore utilizzazione rispetto a quella realizzabile se fosse francamente un parassita solitario. Concorde, in natura, sono proprio queste le vittime più colpite.

Anche nel corso di nostre precedenti ricerche sul sistema *Galleria-Exorista* è emersa l'importanza della mole dell'ospite. Come si può rilevare nella tabella di pag. 188 (Mellini e Campadelli, 1996 b), il numero dei pupari che si formano in una singola vittima aumenta, anche se con qualche eccezione, con l'incremento ponderale medio di quest'ultima; di pari passo diminuisce il peso medio dei pupari per cui viene confermato un certo grado di reciproca tolleranza tra gli endofagi. Se poi l'ospite è di peso ancora maggiore, come succede nel caso dei Nottuidi, il numero dei pupari per vittima può salire sensibilmente, anche se non in misura proporzionale al suo peso: ad esempio fino a 4 in *Prodenia litura* F., che ha una mole almeno doppia (cfr. Hafez, 1951).

Si ritiene che il più elevato livello di sopravvivenza negli ospiti di maggiore mole non dipenda tanto dalla superiore ricchezza di sostanze eduli di per sé, quanto piuttosto dai meno angusti spazi disponibili che "diluiscano", per così dire, le interferenze negative tra i coinquilini.

Pur apparendo la decimazione senza regole fisse, non si può escludere che, al riguardo, possa avere una certa importanza, all'interno di una stessa vittima, la dislocazione degli imbuti respiratori che, come si è visto per certe specie solitarie, può favorire la temporanea sopravvivenza degli endofagi in soprannumero se localizzati verso le due estremità del corpo della vittima (vedasi ad es., *Macquartia chalconota* Meig., Mellini, 1957). Certo è che nei pochi casi in cui abbiamo considerato la distribuzione degli imbuti respiratori di *Exorista*, si è visto che le larve soccombenti li avevano indotti in prossimità di quelli delle larve sopravvissute, subendo pertanto le sollecitazioni delle vicine verosimilmente più sviluppate.

In vitro. Qualche dato utile, per comprendere le caratteristiche della particolare forma di gregarità esibita dalle larve di *Exorista*, può provenirci dal suo allevamento su diete artificiali. Anche in queste condizioni, ove la razione di dieta pro capite nonché lo spazio disponibile (capsule Petri del diametro di 5 cm) sono enormi, rispetto a quelli offerti dalle larve di ultima età di *Galleria*, la resa in pupari, rapportata al numero delle uova impiegate, diminuisce progressivamente con l'aumentare del grado di "affollamento". Ciò conferma una certa renitenza da parte delle larve di *Exorista* ad accettare una vita in comune che, anche *in vitro*, abbrevia, con l'affollamento, i tempi di crescita. Peraltro in tali situazioni, e ovviamente con diete del tutto idonee, il peso medio dei pupari risulta più elevato di un buon 50%; esso viene raggiunto anche attraverso un sensibile prolungamento della vita larvale (Mellini e Campadelli, 1996 a). Tuttavia *in vitro* la variabilità megetica dei conviventi appare assai modesta rispetto a quella riscontrata *in vivo*, forse in relazione proprio ai grandi spazi e le elevate razioni di cibo a disposizione nelle capsule Petri. Se l'allevamento, anziché in capienti capsule Petri, viene condotto in piastre multicellari ove gli spazi sono ristretti, le differenze di taglia tra i due pupari formati nella stessa cella appaiono subito assai forti come *in vivo*. Si confermerebbe così, ancora una volta, la tendenziale insofferenza di *Exorista* verso una stretta gregarità, anche se non si traduce in forma cruenta.

Da ultimo è interessante notare come questo comportamento di *E. larvarum* non ben definito e, per così dire, intermedio fra quello proprio dei parassiti gregari e quello dei solitari, si accompagni ad altre caratteristiche denotanti una sua scarsa specializzazione. Innanzitutto il nostro Tachinide, dal punto di vista sistematico, fa parte di un gruppo ritenuto primitivo (Richter, 1991). Poi è caratterizzato da un altissimo livello di polifagia, anche se contenuta nell'ambito dell'ordine dei Lepidotteri. Inoltre le sue larve inducono imbuti respiratori tegumentali primari, che sono quelli di più immediata e semplice attuazione. Ed ancora, a livello anatomico, esse non posseggono i sofisticati dispositivi di chiusura in corrispondenza della valvola pilorica e del proctodeo che, in specie più evolute, inibiscono la fuoriuscita di materiali fecali dall'apertura anale prima che sia stata raggiunta la maturità larvale (Gardenghi e Mellini, 1995). Così le larve di *Exorista*, fin dalla I età, scaricano i loro semifluidi escrementi attraverso un proctodeo che ricorda, anche per la sua lunghezza, quello dei Calliforidi. Ed infine, dal punto di vista fisiologico, esse non presentano integrazioni ormonali con l'ospite, rientrando perciò nella categoria degli idiobionti. Forse è proprio in virtù di questa sua conclamata primitività che il nostro Tachinide viene da noi

allevato con tanta facilità su diete oligidiche molto semplici oltre che assai varie (Mellini et alii, 1996).

RIASSUNTO

Exorista larvarum (L.), antagonista largamente polifago di larve di Lepidotteri, è considerato dagli Autori quale parassita gregario. Una attenta analisi del suo comportamento, da noi effettuata sull'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L. e suffragata anche da osservazioni condotte sull'allevamento del parassitoide *in vitro*, indica però che esso ha in realtà un comportamento "intermedio" tra quello proprio delle forme gregarie e quello delle solitarie.

Premesso che in vari casi si ha la formazione di più pupari da uno stesso ospite (al massimo tre in *Galleria mellonella*), di regola si nota, tuttavia, quanto segue:

a) Una più o meno forte decimazione, in quasi tutti i sistemi, tra le larve coinquiline, che talvolta possono essere coinvolte tutte, ad esclusione di una, proprio com'è regola tra i parassitoidi solitari; tale decimazione generalmente non è apparsa legittimata da insufficienti risorse trofiche. b) Una grande variabilità megetica tra i pupari derivati da una stessa vittima (non di rado i più piccoli arrivano a pesare anche un quarto soltanto di quelli maggiori). c) La presenza nell'ospite superparassitizzato, dopo l'esodo degli endofagi, di consistenti residui di materiali trofici inutilizzati. Tutti questi fenomeni denunciano uno scarso livello di reciproca tolleranza tra le larve coinquiline.

A differenza di quanto generalmente accade per i Tachinidi solitari, l'eliminazione di parte dei concorrenti non avviene, nel presente caso, per lotta diretta, cioè a colpi di uncini boccali, ma per disancoramento dall'imbuto respiratorio o compressione ed alterazione del medesimo, con conseguente morte lenta per asfissia dell'occupante. Inoltre la decimazione può interessare qualsiasi stadio larvale: di preferenza quelli più avanzati in ospiti con bassi livelli di superparassitizzazione, più frequentemente quelli giovanili in vittime fortemente colpite. Si verifica, in questo modo, uno spreco di risorse trofiche a scapito dei sopravvissuti, oltretutto indotti ad un ritmo di accrescimento accelerato dalle condizioni di gregarità. Pertanto, in aggiunta ad una perdita considerevole ed in gran parte apparentemente ingiustificata di parassiti, si ha una sensibile caduta nelle medie ponderali dei superstiti.

La decimazione non sembra avvenire secondo regole fisse, ma appare piuttosto casuale, persino nell'ambito della stessa classe ponderale di ospiti; talora non si manifesta come tra i parassiti gregari a pieno titolo, talaltra può coinvolgere uno o più coinquilini ed in certi casi, per il vero poco comuni, perfino tutti. Comunque essa tende a diminuire col crescere della mole dell'ospite.

Va infine rilevato che *E. larvarum*, specie appartenente ad un gruppo primitivo di Tachinidi, annovera, accanto a questa sorta di gregarità imperfetta, varie altre caratteristiche denotanti una scarsa specializzazione, quali elevata polifagia, induzione di imbuti respiratori tegumentali primari, mancanza di integrazione fisiologica con l'ospite e, infine, assenza di efficienti dispositivi di chiusura a livello della valvola pilorica e del proctodeo nelle larve di tutte le età.

Con riferimento a quest'ultima caratteristica, non si può escludere che il mancato sfruttamento totale della vittima, pure se albergante più endofagi, possa dipendere anche dall'inquinamento del lacunoma, con relativi visceri, in seguito all'abbondante emissione di materiali fecali, durante tutta la vita larvale, da parte degli antagonisti.

A study of the superparasitoidism of *Exorista larvarum* (L.) in the factitious host *Galleria mellonella* L.

SUMMARY

Exorista larvarum (L.), a widely polyphagous antagonist of Lepidoptera larvae, was assumed by the authors to be a gregarious parasite. Careful analysis of its behaviour on the factitious host *Galleria mellonella* L., supported by further observations on the *in vitro* reared parasitoid, has however indicated that its behaviour may in fact be considered as being intermediate between that of the typically gregarious and of the solitary species.

Notwithstanding that more than one puparium (maximum three in *Galleria mellonella*) may develop in the same host, it should however be noted that:

a) in all systems there is a more or less high death rate amongst the co-tenant larvae which in some cases may involve all of them except one, as is typical of solitary parasitoids. It should further be noted that such a high death rate does not appear to be accountable to insufficient medium; b)

a great variability in weight is observed amongst the puparia from the same victim and it is not rare that the smaller specimens may weigh as little as a quarter of the larger ones; c) after the endophagous larvae have abandoned it, large amounts of unused medium may still be found in the superparasitized host. In view of these findings, it may therefore be concluded that there is a low level of mutual tolerance amongst the co-tenant larvae.

Having said this, however, it should be noted that unlike what generally occurs in solitary Tachinids, in the case studied the elimination of part of the competitors does not take place through a direct struggle, that is through direct attacks with the buccal hooks, but rather indirectly as a consequence of detachment from the respiratory funnel or compression and alteration of same, which leads to the slow death of the parasitic larvae from asphyxia. Moreover, mortality may occur at any stage of larval development, which in less superparasitized hosts is usually at advanced stages while in highly parasitized ones is more frequent in early stages. In this way, there is a considerable wastage of medium to the detriment of the survivors which, moreover, are induced to grow at a faster rate given the gregarious conditions encountered. The overall effect is that in addition to the considerable mortality rate, largely unaccountable, there is a sensible drop in the average weight of the survivors.

The mortality pattern does not appear to follow fixed rules but is rather casual even amongst the same weight class of hosts. In some cases it does not appear as is typical amongst truly gregarious parasites, while in other cases it may involve one or more co-tenants; in other, albeit rare, cases, all the co-tenants are involved. Generally, however, mortality tends to be lower the greater the weight of the host.

It should finally be noted that *Exorista larvarum*, a species belonging to a primitive group of Tachinids, exhibits, in addition to this sort of imperfect gregarious behaviour, a number of other characteristics denoting a scarce specialisation, such as high polyphagia, an induction of primary tegumental respiratory funnels, a lack of physiological integration with the host and, finally, an absence of efficient closing mechanisms at the pyloric valve and the proctodaeum in the larvae of all stages.

With regards this last characteristic, it cannot be excluded that the failure to totally exploit the victim, even when it hosts more than one endophagous parasite, may also depend on the contamination of the haemocoel following on the heavy emission of faeces by the antagonists throughout their life span.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- CAMPADELLI G., 1973. - Allevamento di *Galleria mellonella* (Lepidoptera Galleriidae) con dieta semiartificiale. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 32: 11-25.
- GARDENGI G., MELLINI E., 1995. - Note sul canale alimentare delle larve del parassitoide *Exorista larvarum* (L.) (Dipt. Tachinidae). - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 49: 197-209.
- HAFEZ M., 1951. - Studies on *Tachina larvarum* L. (Diptera, Tachinidae). III. Biology and life-history. - *Bull. Soc. Fouad Ier Entom.*, 37: 305-335.
- HERTING B., 1960. - Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen. Dipt. Tachinidae. - *Monogr. angew. Ent.*, 16, pp. 1-188.
- MELLINI E., 1956. - Studi sui Ditteri Larvevoridi. III. *Sturmia bella* Meig. su *Inachis io* L. (Lepidoptera Nymphalidae). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 22: 69-98.
- MELLINI E., 1957. - Contributo alla conoscenza dei fattori determinanti l'esito della competizione tra parassiti endofagi in vittime superparassitizzate e multiparassitizzate. - *Rend. Accad. Naz. Lincei*, 23: 294-300.
- MELLINI E., BARONIO P., 1971. - Superparassitismo sperimentale e competizioni larvali del parassitoide solitario *Macquartia chalconota* Meig. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 30: 133-152.
- MELLINI E., GARDENGI G., COULIBALY A.K., 1993. - Caratteristiche anatomiche ed istologiche dell'apparato genitale femminile di *Exorista larvarum* L., parassitoide deponente uova macrotipiche sull'ospite. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 48: 45-58.
- MELLINI E., CAMPADELLI G., 1996 a. - Latest results in the rearing of the parasitoid *Exorista larvarum* (L.) on oligidic diets. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 50: 143-154.
- MELLINI E., CAMPADELLI G., 1996 b. - A first overall comparison between the *in vitro* and *in vivo* production of the parasitoid *Exorista larvarum* (L.). - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 50: 183-199.
- MELLINI E., CAMPADELLI G., DINDO M.L., 1996. - Actual possibilities of mass production of the parasitoid *Exorista larvarum* (L.) (Diptera Tachinidae) on oligidic diets. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 50: 233-242.
- RICHTER V.A., 1991. - A new tribe, new and little known species of the tachinid flies (Diptera, Tachinidae) of the fauna of the USSR. - *Entomol. Oboz.*, 70: 229-246.