

EGIDIO MELLINI

Istituto di Entomologia "G. Grandi" - Università di Bologna

Dalla predazione al parassitoidismo nell'ordine dei Ditteri. (*)

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

INDICE

I. Introduzione	pag. 92
II. Famiglie comprendenti forme antagoniste di Invertebrati	» 94
NEMATOCERA	» 94
<i>Mycetophilidae</i>	» 94
<i>Cecidomyiidae</i>	» 94
<i>Chironomidae</i>	» 96
<i>Ceratopogonidae</i>	» 96
BRACHYCERA	» 97
ORTHORHAPHA	» 97
<i>Rhagionidae</i>	» 97
<i>Tabanidae</i>	» 98
<i>Nemestrinidae</i>	» 99
<i>Acroceridae</i>	» 101
<i>Therevidae</i>	» 103
<i>Asilidae</i>	» 104
<i>Mydidae</i>	» 106
<i>Bombyliidae</i>	» 106
<i>Empididae</i>	» 109
<i>Dolichopodidae</i>	» 110
CYCLORHAPHA	» 111
<i>Phoridae</i>	» 111
<i>Pipunculidae</i>	» 113
<i>Syrphidae</i>	» 115
<i>Conopidae</i>	» 116
<i>Pyrgotidae</i>	» 118
<i>Lonchaeidae</i>	» 119
<i>Sciomyzidae</i>	» 119
<i>Phaeomyiidae</i>	» 122

(*) Lavoro accettato il 23 maggio 1997.

<i>Chamaemyiidae</i>	» 122
<i>Braulidae</i>	» 124
<i>Drosophilidae</i>	» 124
<i>Chloropidae</i>	» 125
<i>Milichiidae</i>	» 125
<i>Cryptochaetidae</i>	» 126
<i>Anthomyiidae</i>	» 127
<i>Calliphoridae</i>	» 128
<i>Sarcophagidae</i>	» 130
<i>Rhinophoridae</i>	» 135
<i>Tachinidae</i>	» 136
III. Conclusioni e discussione.	» 136
Riassunto	» 146
Summary	» 148
Bibliografia citata	» 151

I. INTRODUZIONE.

L'ordine dei Ditteri è, tra gli esapodi, quello che ha contratto i più numerosi e diversificati rapporti col mondo animale. La presente trattazione si limita a considerare le simbiosi antagonistiche tra i Ditteri e gli Invertebrati, tralasciando completamente quelle coi Vertebrati. Di queste si occupa infatti l'entomologia medica e veterinaria, con riferimento agli epizoi temporanei e persistenti nonchè agli endozoi determinatori di miasi cutanee e cavitare; in ogni caso tali insetti rientrano nella grande categoria dei veri parassiti, a differenza degli antagonisti di Invertebrati.

In concreto, dunque, i Ditteri sfruttano più di qualsiasi altro ordine il regno animale e ciò fanno sia allo stato adulto, prelevando sangue mediante apparati boccali di tipo perforante succhiatore, sia, e soprattutto, in quello di larva evolvendosi sopra od entro il corpo dei malcapitati. Della ottantina di famiglie di Ditteri generalmente considerate nella comune trattatistica [in realtà oggi sono oltre un centinaio (nel manuale dei Ditteri Neartici McAlpine et alii (1981) ne trattano 113), anche per la tendenza ad elevare al rango sistematico superiore le sottofamiglie] una buona metà comprende quasi esclusivamente, o in misura più o meno larga, forme zoofaghe s.l. Va poi aggiunto che oltre ad animali vivi, numerosi Ditteri possono utilizzare animali morti con larve zoonecrofaghe e zoosaprofaghe estremamente efficienti e rapidissime nello sviluppo. Ma specie zoofaghe, facoltative od occasionali, si trovano disperse anche nelle restanti famiglie, per cui si può dire che quasi tutte sono coinvolte nello sfruttamento degli animali, sebbene in vari gruppi solo in misura più o meno ridotta.

Venendo alle famiglie infeudate agli Invertebrati che costituiscono l'argomento, per così dire circoscritto, della nostra analisi, i Ditteri sono divisi in predatori e parassitoidi, anche se queste due categorie sono legate tra loro da numerosi casi di comportamento intermedio (Mellini, 1993). Comunque quasi sempre queste simbiosi, a differenza di quelle coi Vertebrati, risultano letali per le prede od ospiti

che siano. Del tutto eccezionali sono infatti i casi di sopravvivenza di questi ultimi; ciò accade quando, come tra gli Ortotteri, essi sono di taglia molto maggiore del parassitoide il quale, in simili evenienze, può essere qualificato come vero parassita.

Gli Invertebrati più colpiti sono innanzitutto gli Insetti e poi, in varia misura, le altre classi di Artropodi; molto perseguiti sono anche i Molluschi Gasteropodi, assai meno invece gli Anellidi Oligocheti, i Nematelminti e del tutto eccezionalmente i Platelminti ed i Poriferi. L'impatto dei Ditteri sugli altri insetti è davvero notevole. Come esempio si può citare il caso del Lasiocampide *Malacosoma* (Hübner) che nel Nord America, a carico delle 6 specie colà diffuse, conta quasi una ottantina di forme di Ditteri, di cui oltre 60 parassite con una cinquantina di Tachinidi (Witter e Kulman, 1972).

Nella presente memoria vengono passate in rassegna solo le famiglie più significative, o per la loro forte implicazione nel campo della zoofagia o per la singolarità di certi loro comportamenti. Così sono qui considerate tutte quelle, circa una decina, specializzate nel parassitoidismo ed un buon numero, poco più di una ventina, di quelle maggiormente, anche se in varia misura, implicate nella predazione. Va però tenuto presente che non sempre è possibile una distinzione netta tra famiglie di predatori e quelle di parassitoidi, giacchè entrambe le forme di zoofagia possono coesistere nell'ambito di uno stesso gruppo, e magari accompagnate da specie zoonecrofaghe, come accade ad esempio tra i Sarcofagidi.

In realtà la predazione, che è la forma più primitiva di zoofagia, compare più o meno sporadicamente anche in altre famiglie, oltre quelle considerate, ma ci è sembrato sufficiente, per illustrare il fenomeno, fare riferimento solo ai gruppi più rappresentativi. Comunque, ripetiamo, in pratica quasi tutte le famiglie dei Ditteri sono coinvolte nello sfruttamento degli animali, anche se, per un certo numero di esse, solo in misura alquanto marginale.

Nel tratteggiare le generalità dei vari gruppi sistematici si è tenuto conto, per quanto possibile, data l'enorme massa di pubblicazioni, di quelle più significative uscite in questi due ultimi decenni. Un fenomeno che subito colpisce è la grande varietà di comportamenti che si riscontra nell'ambito di molte famiglie. Infatti, mentre poche hanno un profilo biologico unitario, ben definito, con scarse o quasi nulle eccezioni, la maggioranza, accanto ad un'attività prevalente, per così dire tipica del gruppo, ne esibisce altre estremamente varie. Va precisato che tale variabilità non è solo una caratteristica propria di ciascuna famiglia nel suo insieme, ma lo è anche di singole specie, per cui molto spesso, accanto a forme con comportamento per così dire obbligato, se ne pongono altre che derogano occasionalmente, ma con grande facilità, ed anche in modi diversi.

Complessivamente le specie di Ditteri parassitoidi sinora censite sono circa 15.000 (Godfray, 1994) di cui, oltre la metà (8.000) comprese nella vastissima famiglia dei Tachinidi. La tabella presentata da Godfray (1994) è molto interessante perchè, sia pure limitatamente alle principali famiglie di Ditteri comprendenti parassitoidi entomofagi, offre, per ciascuna di esse, una stima comparata del numero di specie di parassitoidi in rapporto al numero totale di forme distribuite nel mondo. Non è stato di contro valutato il numero delle specie predatrici, impresa peraltro difficile se si tiene conto che la predazione, a differenza del

parassitoidismo, è spesso largamente facoltativa od occasionale, ovvero variamente commista con altri regimi dietetici. Va rilevato tuttavia che questa larga apertura dei Ditteri verso le fonti trofiche si manifesta, sia pure in altra forma, anche tra i parassitoidi, quando si consideri la loro generale polifagia, attuale e potenziale, notevolmente più elevata che nell'altro grande gruppo di parassitoidi, che è quello degli Imenotteri Terebranti.

Si è ritenuto opportuno presentare questa panoramica sui Ditteri antagonisti di Invertebrati, per fornire una base generale di discussione e di confronto e per comprendere le cause del loro grande successo. Finora si sono avute a disposizione solo sintesi parziali, come quelle sui Ditteri parassiti di Ortoteri ad opera di Leonide (1969) e Leonide e Leonide (1986), su quelli nemici di Coleotteri adulti (Mellini, 1964) e quelli parassiti degli stessi Ditteri (Mellini, 1973).

La presente memoria costituisce inoltre un doveroso e circostanziato complemento al "confronto", da me pubblicato, tra il parassitoidismo degli Imenotteri e quello dei Ditteri (Mellini, 1994), alla sintesi sulla biologia dei Tachinidi (Mellini, 1990) e al "saggio" sulla entomofagia nella classe degli Insetti (Mellini, 1993).

II. FAMIGLIE COMPREDENTI FORME ANTAGONISTE DI INVERTEBRATI.

NEMATOCERA

Mycetophilidae

È una grande famiglia di minuti e delicati ditteri con larve tipicamente fitosaprofaghe e spesso evolventisi nei funghi. Essa comprende inoltre un certo numero di specie predatrici a carico di piccolissimi Artropodi. Tra queste si distinguono le *Arachnocampa* della Nuova Zelanda ed altre forme del Guatemala, che si avvalgono di trappole assai caratteristiche per la cattura di microinsetti in volo. Le larve, che sono provviste di ghiandole labiali secernenti seta, costruiscono una sorta di sipari, con fili imperlati di sostanze agglutinanti e tossiche, nei quali rimangono impigliate le vittime che giungono in volo, attirate dalla loro chemioluminescenza nel buio delle grotte. L'emissione di luce non è continua, bensì regolata dalle larve che la possono interrompere secondo le circostanze. In questi casi, la luce è prodotta a livello della parte apicale dei tubi malpighiani che appare alquanto ingrossata. Nel genere *Ceroplatus* Bosc, invece, non si trovano differenziati veri e propri organi produttori di luce, ma solo granuli luminescenti distribuiti qua e là nel corpo adiposo. Altre larve predano senza ricorrere a siffatte "trappole luminose" ma limitandosi a tessere tele come fanno i ragni.

A quanto pare la famiglia comprende anche forme parassite, come la *Planarivora insignis* Hickman con larve apneustiche endofaghe di planarie terrestri (Vockeroth, 1981).

Cecidomyiidae

È un vasto gruppo comprendente in larghissima maggioranza forme fitofaghe, soprattutto galligene.

Varie specie sono predatrici di piccoli Artropodi, quali Acari, Tisanotteri e

Rincoti Omotteri Sternorinchi, in particolare di forme gregarie quali gli Afidi, dato che le larve, in quanto apode, hanno modeste capacità locomotorie.

Soltanto alcune specie si comportano come parassitoidi, a quanto pare tendenzialmente oligofagi: le *Endopsylla* di Psillidi e gli *Endaphis* Kieffer di Afidi. Le citazioni riguardanti forme parassite di altri Ditteri, già segnalate come incerte da Mellini (1973), non sembrano ancora confermate.

Generalmente le femmine abbandonano le uova nelle vicinanze degli ospiti, al pari delle forme predatrici. Tuttavia vi sono specie che le depongono sul loro corpo, perfino sulle ali ove restano ancorate mediante un peduncolo infisso nelle medesime (*Endopsylla*).

Vengono attaccati tutti gli stadi postembrionali, sebbene i più colpiti siano quelli avanzati. Le larve neonate sono mobili; se sgusciate da uova libere nell'ambiente vanno in cerca dell'ospite nel quale penetrano attraverso le membrane intersegmentali, qualora la sua cuticola sia resistente. In tutti i casi le larvette, dopo una eventuale breve fase ectofaga, vivono e si accrescono nell'emocele dell'ospite, senza attaccarne direttamente i visceri ma depauperandone il corpo adiposo e gli ovari. Raggiunta la maturità, le larve di solito fuoriescono dalla vittima, il più delle volte a livello della apertura anale, per lasciarsi cadere nel terreno ove si impupano entro un bozzolotto, o meno, secondo le specie.

L'ibernamento, almeno per certe forme, è sostenuto dalle larve mature interrato (Carl, 1969). Il numero delle generazioni annuali è non di rado elevato, in accordo col polivoltinismo degli ospiti ed inoltre per il fatto che, su una sola generazione di questi ultimi, se ne possono talora svolgere due del parassitoide.

Alcune specie danno luogo a fenomeni di superparassitismo con formazione di 2, al massimo 3, pupe per vittima. Il livello della superparassitizzazione iniziale può essere ben più elevato, ma le larve in soprannumero non riescono a superare la II età; la decimazione avviene non per lotta diretta ma per mancanza di nutrimento. Gli ospiti di norma soccombono. Dopo l'esodo dell'antagonista possono sopravvivere per breve tempo, senza però nutrirsi.

Le percentuali di parassitizzazione risultano non di rado elevate. Tuttavia i Cecidomiidi parassiti non sono per ora presi in considerazione ai fini della lotta biologica. A questo scopo vengono invece utilizzate, nelle serre, forme predatrici quali l'*Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) le cui larve, che a maturità raggiungono appena i 3 mm, riescono a distruggere durante l'accrescimento, che in estate dura appena una settimana, ben 60-80 afidi ciascuna (Viggiani, 1977).

Le larve, perforato il tegumento delle prede con le mandibole, iniettano saliva che provoca una paralisi totale dei malcapitati e, nel contempo, la lisi enzimatica dei visceri che così possono essere succhiati (Solinas, 1968). Le forme che attaccano i Coccidi approfittano delle loro secrezioni cerose per restare al riparo (Baylac, 1986). Su femmine adulte di Pseudococcine possono svilupparsi contemporaneamente più larve del predatore (Charles, 1985).

Tra le pubblicazioni recenti vanno ricordate, per la ricchezza di notizie, quelle di Carl (1969), Mackauer e Footitt (1979), Lardner e Hales (1990), Tang et alii (1994).

Da un punto di vista generale va notato come già nei Nematoceri, dove peraltro il parassitoidismo è poco comune, compaia, accanto a quella indiretta, la tecnica

della contaminazione diretta dell'ospite, con la deposizione e la fissazione delle uova sul suo corpo.

Chironomidae

Questa grande famiglia, avente in prevalenza larve viventi nell'acqua, presenta regimi dietetici molto vari. Le Tanipodine sono tutte predatrici non solo di insetti, quali stadi preimmaginali di Culicidi ed in particolare di confamiliari, ma anche di Oligocheti Tubificidi, che costituiscono una delle loro migliori fonti trofiche (Soster e MacCall, 1989), e di altri piccoli Invertebrati. Attacchi vengono segnalati pure a carico di Vertebrati: le larve, infatti, possono penetrare nei cordoni gelatinosi delle ovature di Anfibi ove consumano le uova nonchè gli embrioni in corso di sviluppo (Leclair e Bourassa, 1981), realizzando così un sorta di "allelopredatorismo".

Secondo Oliver (1971) probabilmente sono poche le specie carnivore obbligate. Comunque le prede piccole vengono divorate integralmente, mentre quelle grandi sono succhiate previa perforazione del tegumento; non vengono però disdegnate alghe e detriti vari.

Alcune Ortocladie, quali i *Symbiocladius* Kieffer, sono considerate parassitoidi ectofagi di Efemeroidei, in quanto le larve, che attraversano 4 stadi, annidatesi sotto le pteroteche delle ninfe e col capo affondato nel loro corpo, ne aspirano, attraverso un minuscolo forellino praticato nel tegumento, l'emolinfa (cfr. Clausen, 1940), protette dal solito astuccio di seta. Recentemente, poi, è stata sottolineata l'importanza di certi Chironomidi ectoparassiti quali antagonisti pupali gregari di vari Tricotteri (Parker e Voshell, 1979; Kobayashi, 1993).

Altre specie sono infine segnalate come ectoparassite ovvero endoparassite di Molluschi acquatici, ai quali spesso non sembrano arrecare danni di rilievo (Young, 1975), ma che talora portano a morte (Meier, 1987). Sono state segnalate anche alcune specie endoparassite di spugne.

Purtroppo la conoscenza della biologia di questi parassitoidi è molto lacunosa anche se resta il fatto, assai interessante, che essi sono in grado di colpire esapodi ed altri invertebrati viventi nell'acqua.

Va da ultimo ricordato che l'ectofagia nell'ambito dei Ditteri è una forma di parassitoidismo assai rara. Nel caso presente essa è però facilitata dal particolare ambiente di vita ed inoltre non si differenzia dalla predazione se non per l'unicità della vittima.

Ceratopogonidae

Le femmine di questi minuscoli nematoceri hanno apparato boccale pungente succhiatore col quale suggono il sangue di vertebrati omeotermi, uomo compreso, ovvero, secondo le specie, l'emolinfa di invertebrati. Un pasto ricco di sostanze proteiche è infatti indispensabile, come per tanti altri Ditteri, ai fini della maturazione delle uova.

Tra gli invertebrati sono particolarmente colpiti gli insetti, spesso allo stadio di immagine ma anche in quelli giovanili. Gli adulti, preferibilmente di medie o grandi dimensioni, vengono punti spesso da numerosi individui contemporaneamente, anche oltre un centinaio (Clastrier et alii, 1994), il più delle volte in

corrispondenza delle nervature alari ma anche a livello delle articolazioni femoro-tibiali, come in certi Fasmodei (Wirth, 1971). In ogni caso questi epizoi stanno saldamente aggrappati ai loro ospiti che non abbandonano nemmeno quando questi vengono catturati.

Sono aggrediti numerosi ordini di esapodi, a quanto pare senza specificità alcuna. Va tuttavia precisato che gli insetti di infima taglia, a differenza di quelli di media e grande mole, soccombono all'attacco. Di conseguenza, in tali casi, l'antagonista non si comporta più da epizoo bensì da predatore. Le vittime, catturate in volo e trattenute mediante zampe prensili, vengono punte con le mandibole. La saliva iniettata determina, al solito, una parziale digestione dei visceri; il liquido che ne deriva viene succhiato e la spoglia vuota viene rigettata.

In certe specie le femmine aggiungono, alle altre prede, anche il loro stesso maschio durante la copula, che aspirano inserendo i gnatiti nel cranio data la posizione frontale assunta dai due partner (Downes, 1978). Le citazioni più frequenti riguardano gli Odonati (cfr. Clastrier et alii, 1994), i Neurotteri (Dobosz, 1991), i Lepidotteri (Lane, 1984), grossi Ditteri come i Tipulidi e perfino i Coleotteri, nei quali la puntura è ovviamente possibile solo a livello delle membrane intersegmentali. Talora vengono perseguite femmine di Culicidi che abbiano terminato il loro pasto di sangue al fine di impadronirsi del medesimo.

Tra le forme giovanili più comunemente attaccate vanno annoverate le larve di Lepidotteri e di Imenotteri Sinfiti (Wirth, 1972).

Le esili e lunghe larve dei Ceratopogonidi, talora fornite di un paio di vistosi pseudopodi nel primo e nell'ultimo segmento, sono acquatiche, meno frequentemente terrestri. Il loro regime dietetico è vario, da fitofago s.l. fino a zoofago. Queste ultime si nutrono a spese di larve viventi nell'acqua; la biologia è poco nota, ma sembra si comportino in genere come eterofaghe e, almeno quelle di certe specie, come predatrici.

Questo gruppo viene qui ricordato per la particolarità alquanto singolare degli adulti, peraltro manifestata anche fra i Culicidi, di vivere come epizoi temporanei su altri insetti senza portarli, se di notevoli dimensioni, a morte, com'è costume dei veri parassiti. Ciò è possibile data l'enorme differenza di mole tra i due simbionti.

BRACHYCERA

Orthorhapha

Rhagionidae

È una modesta famiglia poco nota e diffusa, ma scientificamente importante perchè rappresenta la base di partenza per la evoluzione dei Brachiceri (Oldroyd, 1964). Comprende forme in prevalenza terrestri mentre altre hanno larve viventi nell'acqua.

Le larve ipogee si trovano spesso nei terreni ricchi di sostanze organiche, con materiali vegetali in decomposizione, e quindi in biotopi frequentati da tanti altri Nematoceri, ove la grande maggioranza pare che viva anche cacciando piccoli Invertebrati.

I Ragionidi si distinguono per essere sovente predatori sia allo stato di larva che in quello immaginale. Questi ultimi catturano soprattutto Ditteri adulti.

Le larve di alcuni generi quali *Vermileo* Macq., e vari altri della medesima sottofamiglia Vermileoninae (oggi innalzata al rango di famiglia) per il vero floricoli allo stato immaginale, catturano le prede mediante trappole ad imbuto, scavate nel terreno sabbioso o polverulento, di preferenza all'ingresso di grotte, a ridosso di muri e alla base di alberi. Le escavazioni sono del tutto simili a quelle dei formicaleoni appartenenti all'ordine dei Neurotteri. Come per questi ultimi, le loro prede sono rappresentate in maggioranza da formiche. Data anche l'aleatorietà del rifornimento trofico, i cicli sono piuttosto lunghi richiedendo un anno ed anche più. Altre specie si cibano delle uova contenute nei cannelli degli Ortoteri Celiferi ed altre ancora di larve endofite (Clausen, 1940).

Non mancano infine forme con adulti ematofagi su Vertebrati omeotermi (James e Turner, 1981).

A riguardo di questa famiglia di Ortorrafi va dunque segnalata, con l'eccezione delle Vermileoninae, la caratteristica, peraltro non esclusiva anche tra gli stessi Ditteri e limitata ad un certo numero di specie, di comportarsi come predatori per tutta la vita, ancorchè in ambienti diversi secondo gli stadi, come fanno i Coleotteri di pari costumi, però sovente a carico delle stesse specie di vittime per tutta la vita. Merita anche segnalare l'utilizzo di ingegnose trappole per la cattura delle prede.

Tabanidae

Costituiscono una notevole famiglia, comprendente forme di medie ed anche cospicue dimensioni. Sono noti soprattutto in campo medico-veterinario, quali ospiti intermedi di Filarie e per la capacità di trasmettere, per via meccanica, germi patogeni agenti di varie malattie. Responsabili sono le femmine ematofaghe con le loro dolorose punture che, oltretutto, causano disturbi non indifferenti, tali da provocare, nel bestiame, una caduta nella produzione di latte. Vengono peraltro punti, oltre ai Mammiferi, anche Uccelli e perfino Vertebrati eterotermi quali i Rettili (Tidwell, 1973). Di contro le femmine di varie specie sono esclusivamente floricole al pari dei maschi.

Le uova sono deposte in masse vistose, costituite anche da varie centinaia di elementi, generalmente sulle foglie, sulle erbe e sotto le pietre in vicinanza dell'acqua ovvero nel terreno umido.

Le larve, che alla maturità raggiungono rispettabili dimensioni, attraversano un numero di stadi variabile, di solito da 6 a 8 pure nell'ambito della stessa specie (Hafez et alii, 1970); vivono negli ambienti molto umidi, tra i muschi, lungo i rigagnoli, ai margini delle paludi anche con acque salmastre e, più in generale, nelle pozze d'acqua. Spesso stanno affondate per qualche cm nel fango o nella sabbia; alcune scavano gallerie nel legno marcescente. Sono metapneustiche, con spiracoli localizzati all'apice di un sifone che permette loro, in quanto acquaiole, di prendere più facilmente contatto con l'aria atmosferica. Possono peraltro nuotare liberamente in superficie, pronte ad affondare rapidamente se disturbate (Hafez et alii, 1970). Talora presentano ingrossamenti anulari, a livello delle membrane intersegmentali, atti a facilitare la locomozione. Le mandibole, operanti su un piano

verticale, sono forti ed appuntite, quali si conviene a forme carnivore; possono addirittura incidere la pelle umana. Sono infatti nella maggiore parte predatrici generiche; si nutrono degli organismi più vari, soprattutto Insetti, ma anche di piccoli Anellidi, Crostacei, Molluschi e perfino di girini di Anfibi; spesso mostrano anche tendenze cannibalistiche in tutte le età. Quelle che vivono nei terreni meno intrisi di acqua aggrediscono larve di Tipulidi e di Scarabeidi (Clausen, 1940).

Nelle vittime di notevole taglia esse penetrano addirittura al loro interno per meglio nutrirsi. Nonostante la grande varietà di prede di cui si ciba in natura, è stato possibile allevare *Tabanus nigrivittatus* Macq., da uovo ad adulto in laboratorio, con una dieta standard a base di larve di mosca domestica (Sofield e Hansens, 1984).

Raggiungono, fra gli insetti predatori, i livelli più alti di polifagia, in contrasto con i costumi degli adulti che spesso sono di preferenza oligofagi. Teskey (1969), che ha descritto larve e pupe di circa una cinquantina di specie, ha parimenti allevato con un certo successo larve dell'ultima età raccolte in natura, fornendo loro larve di mosche e di callifore che distruggono in ragione di una decina al giorno pro capite (Hafez et alii, 1970). Alcune specie, infine, sono orientate verso una fitofagia s.l. cibandosi di detriti vegetali vari. Giova sottolineare che il numero degli stadi larvali è decisamente elevato: per certe forme a ciclo biennale è stato valutato in una decina (Auroi, 1982).

L'impupamento avviene di preferenza nel terreno asciutto. È l'adulto farato, come succede in tanti Ortorafi, che, valendosi dei grossi processi dorsali sclerificati differenziati nella cuticola pupale, si apre, poco prima dello sfarfallamento, una strada verso la superficie per facilitare il proprio esodo. Nelle regioni temperate di solito i Tabanidi svolgono una sola generazione annuale (talora due), od anche una ogni due anni, e trascorrono l'inverno allo stato di larva (Pechuman, 1972).

Dato l'ambiente di vita e il tipo di prede aggredite, le larve rivestono scarsa importanza pratica per cui la loro biologia è poco studiata. All'opposto i costumi degli adulti hanno attirato ed attirano l'attenzione degli entomologi.

In conclusione, i componenti di questa famiglia sono quasi tutti legati al mondo animale durante l'intera vita: da adulti come parassiti epizoi temporanei di Vertebrati, e da larve come predatori generici di Invertebrati; il loro bilancio in riguardo agli interessi dell'uomo è pertanto negativo.

Nemestrinidae

Questi Brachiceri di ragguardevole taglia e di aspetto alquanto simile ai Bombiliidi, cui sono sistematicamente vicini, costituiscono un piccolo gruppo non comune ma diffuso, anche se strettamente localizzato, un pò ovunque sulla Terra con preferenza per le regioni calde.

Per quanto finora noto, sono tutti parassiti entomofagi assai interessanti per i loro singolari costumi. La biologia, conosciuta in modo frammentario ai tempi di Clausen (1940), è stata ampiamente illustrata in epoca abbastanza recente. Vivono a spese di larve e pupe ipogee di Coleotteri, in particolare Scarabeidi, nonchè di Ortotteri Celiferi. Le forme più conosciute dal punto di vista biologico sono quelle infeudate a questi ultimi.

La parassitizzazione è attuata per via indiretta mediante la deposizione di uova lunghe circa 0,5 mm, in ripari di fortuna laddove siano genericamente reperibili gli ospiti. Le femmine congregatesi allo scopo, talora in numero cospicuo, le introducono infatti in gruppi assai numerosi, anche oltre un centinaio, sotto le scorze sollevate degli alberi, nelle screpolature dei tronchi e dei rami, in gallerie di xilofagi, nelle fessure dei pali e dei muri (Leonide, 1964) nonchè nel terreno. Oltre agli anzidetti supporti, certamente molto solidi ma spesso alquanto lontani dai possibili ospiti, vengono utilizzati, almeno da parte di certe specie, cavità naturali in piante arbustive e steli di piante erbacee, senz'altro più vicine ai loro partner.

Date le modalità di contaminazione indiretta, le femmine godono di una fecondità assai elevata, emettendo spesso varie migliaia di uova. Pure eccezionale è il ritmo di ovideposizione: York e Prescott (1952) riferiscono di femmine capaci di emettere fino ad un centinaio di uova al minuto, e quasi 5.000 nel giro di sole 7 ore.

Sono le larve neonate, schiuse dopo una decina di giorni circa, che, disseminate dal vento e cadute a terra, ritrovano per caso (Teskey, 1981) gli ospiti. Esse sono infatti fornite, almeno in certe specie, di numerosi pseudopodi, sopportanti ciascuno una lunga spina uncinata facilitante la locomozione che è infatti spedita, nonchè di un paio di lunghissime setole, o processi, nell'ultimo urite che favoriscono il salto. Alcuni Autori includono siffatte larve nella categoria dei planidi, benchè siano prive di placchette dorsali e laterali sclerificate; di conseguenza fanno rientrare le metamorfosi di questi ditteri nell'ipermetabolia.

Tali larve, penetrate nelle cavallette a livello delle aree membranacee, sia dell'addome che del torace, nonchè attraverso gli stigmi (Corbel, 1967), inducono la formazione di tubi respiratori tegumentali, secondari a parere di certi Autori o primari secondo altri, strettamente localizzati di solito in vicinanza degli stigmi, ovvero di tipo tracheale anche nell'ambito dello stesso sistema ospite-parassita. Questa dualità lascia perplessi, ma diviene comprensibile quando si consideri che le larvette, pervenute nell'emocele, si introducono nei grossi tronchi tracheali ove permangono per qualche tempo, nutrendosi del plasma emolinfatico trasudato nel lume (Leonide, 1963). Questi sifoni, che differiscono notevolmente per l'aspetto da quelli brevemente subconici dei Tachinidi, sono stati illustrati in dettaglio da Prescott (1961). Si presentano infatti molto lunghi, anche 2-3 cm, subcilindrici e avvolti tutt'attorno da una spessa fascia brunastra a decorso spiraliforme; terminano in una sorta di larga coppa apicale in cui viene trattenuta l'estremità posteriore dell'endofago. Per questo motivo, sono stati erroneamente interpretati come strutture proprie di ipotetiche larve caudate. Vengono in gran parte differenziati durante il III stadio cui ne seguirebbe, a quanto pare, un quarto (Leonide, 1963). Peraltro non tutte le specie li inducono (Teskey, 1981).

I Nemestrinidi hanno cicli assai lunghi, compiendo una sola generazione annuale ovvero, addirittura, una ogni 2 anni, conformandosi al voltinismo proprio dell'ospite. L'inverno viene trascorso, secondo le specie, allo stato di larva matura o di pupa nel terreno, e perfino, a quanto pare, di larva di I età che ancora non ha preso possesso dell'ospite. Certe forme nemiche di Scarabeidi si sincronizzano con le vittime attendendo, come larva di I età al loro interno, che queste abbiano

raggiunto lo stadio di larva matura o di pupa, per procedere nello sviluppo. Altre, parassite di Ortoteri, rispondono invece a segnali ambientali aspettando, per impuparsi, l'arrivo delle piogge (Askew, 1971).

L'impupamento ha luogo nel terreno. Come in altri Ortorafi, sono poi le stesse pupe, prossime a schiudere, che facilitano l'uscita degli adulti dal sottosuolo aprendo, in posizione eretta, la strada verso la superficie fino ad emergere con l'avancorpo, grazie ai robusti processi sclerificati distribuiti lungo la fascia dorsale mediana.

Molte specie si comportano come parassiti solitari, altre come gregari, altre ancora si collocano in una categoria intermedia. I grossi Ortoteri possono sopravvivere all'esodo delle larve mature di siffatti antagonisti, qualora queste si nutrano senza intaccare i visceri e siano solitarie; le femmine, talvolta, arrivano persino ad ovideporre, sia pure in misura ridotta.

In altri sistemi, invece, il parassita, oltre a determinare notevoli alterazioni a livello del corpo adiposo, inibisce la maturazione delle uova (Horwood e Hales, 1991) e incide nella sfera etologica. In ospiti di modeste dimensioni l'addome si presenta rigonfio anche in seguito alla presenza di una sola larva matura, che può raggiungere 17 mm in lunghezza con un diametro massimo di 5 mm (Leonide, 1963).

Le percentuali di parassitizzazione risultano talvolta basse ma talaltra assai elevate; Leonide (1962), in certi sistemi ed in certi ambienti, ha rilevato valori anche superiori all'80%.

In conclusione, meritano di essere sottolineati due aspetti della biologia di questa famiglia di Ortorafi, la prima dell'ordine ad essere costituita integralmente da parassitoidi. Essa esibisce infatti caratteristiche proprie di un parassitoidismo molto avanzato, quali l'induzione di sofisticati imbuti respiratori e la dipendenza dello sviluppo larvale dalla fisiologia dell'ospite. Va inoltre rilevato che, a differenza delle femmine dei Tachinidi praticanti la contaminazione indiretta, che sono ovovivipare, quelle dei Nemestrinidi sono ovipare. Va peraltro osservato che in questo caso le uova non sono poste in vicinanza degli ospiti, ma solo approssimativamente nell'ambiente da loro frequentato.

Acroceridae

È una modesta famiglia cosmopolita ma poco comune, comprendente specie caratterizzate da un capo sorprendentemente minuto. La loro biologia è uniforme essendo tutte endoparassite tendenzialmente polifaghe di ragni, in grande maggioranza solitarie ma, in vittime di grossa mole, anche gregarie.

Le femmine, che sono di norma floricole, depongono in rapida sequenza le uova (anche 2.000 ed oltre in meno di un'ora) in gruppi più o meno fitti e numerosi, non necessariamente nelle immediate vicinanze degli ospiti, su piante erbacee ed arboree nonché su substrati inerti quali, ad esempio, fili spinati dei recinti ove, su breve tratto, se ne possono contare anche decine di migliaia (Ralley, 1988). Talora l'emissione può essere effettuata in volo; le uova di certe specie restano incollate ai supporti grazie alla presenza di materiale adesivo, quelle di altre vengono lasciate cadere a terra (Schlinger, 1981). Le femmine di alcune specie mostrano tendenze gregarie; così, data anche la loro elevata fecondità valutabile

nell'ordine di alcune migliaia di uova, i substrati coinvolti ne restano qua e là come incrostati.

Le uova sono assai minute e sovente nerastre, quindi simili, all'apparenza, a quelle microtipiche dei Tachinidi, dalle quali differiscono per non essere embrionate al momento della posa, per essere deiscenti ed inoltre per essere incollate al substrato col solo polo caudale.

Le larve di I età, solitamente di tipo planidio, con placche sclerificate e talora munite di 2 lunghe "setole" caudali, rimangono in attesa degli ospiti, ovvero li ricercano attivamente, anche a lungo, strisciando e talora saltando; sono infatti caratterizzati, come i consimili, da una discreta resistenza al digiuno. La ricerca è condotta a caso; talora si scorgono in movimento lungo i fili delle ragnatele. In prossimità dell'ospite assumono posizione eretta per meglio aggrapparvisi, ma talvolta rimangono distrutti proprio dalla mancata vittima.

La penetrazione nel corpo dei ragni ha luogo a livello delle membrane articolari delle zampe ovvero nella parte anteriore dell'addome. In seguito le larvette si ritrovano tutte in questo tagma. La respirazione avviene applicando gli stigmi posteriori in corrispondenza dei sacchi polmonari dell'ospite, ovvero assumendo aria esterna mediante imbuti respiratori tegumentali secondari.

Entrata nel III stadio (la permanenza nel secondo è breve o lunga secondo la specie (Schlinger, 1981)), la larva consuma rapidamente i visceri e, divenuta matura, fuoriesce attraverso una lacerazione praticata ventralmente verso l'estremità posteriore (Clausen, 1940) o quella anteriore (Lamore, 1960) dell'addome. Peraltro vengono segnalate anche altre vie di uscita, sempre però a livello addominale. In certe specie le larve di III età sono polipneustiche ma, a quanto pare, sono funzionanti solo gli stigmi protoracici ed i caudali, cioè quelli di gran lunga più sviluppati (Schlinger, 1972). Spesso gli Acroceridi si comportano come parassiti solitari, ma nei grossi ragni, come ad es. i migalomorfi, si possono manifestare fenomeni di superparassitismo anche a livello elevato (Cady et alii, 1993).

Limpupamento avviene sulla ragnatela o nelle gallerie scavate dalla vittima, se terricola, ed in ogni caso in vicinanza dei suoi resti.

Libernamento, almeno in certe specie, è sostenuto dalle larve di I età nel corpo dell'ospite. A quanto pare, viene svolta una sola generazione all'anno, probabilmente due per certe specie (Lamore, 1960), mentre nei casi di contaminazione di ragni giovani occorrono due o più anni per il completamento del ciclo, causa i fenomeni di prolungata diapausa cui sottostanno in particolare i planidi.

Di solito i ragni non mostrano esternamente segni evidenti dell'attività demolitrice che si svolge al loro interno, almeno fino a poche ore prima della morte. Secondo Cady et alii (1993) certi Acroceridi possono però alterare il comportamento delle vittime, la quale cosa finisce col tradursi in un vantaggio per lo stesso antagonista, che si trova accresciute le probabilità di sopravvivenza.

I ragni parassitizzati in stadi giovanili possono compiere una o due mute, assicurando così un cibo sufficiente per il loro nemico. Questo infatti rimane per lunghissimo tempo alla I età, talora anche più anni, e pare proprio che siano i fattori fisiologici legati alla muta del partner che ne promuovano l'accrescimento

(Cady et alii, 1993). Si intravede così, anche per questi parassitoidi di Artropodi non Insetti, una sudditanza fisiologica al bilancio ormonale nell'ospite, ben nota per i Tachinidi koinobionti antagonisti di esapodi (Mellini, 1975 e 1983).

Va infine rilevato che, in relazione alle modalità di contaminazione indiretta degli ospiti (unica via possibile data la natura spiccatamente predatoria di questi ultimi), i planidi possono aggredire anche altri Artropodi. Talora infatti penetrano in certi Acari nei quali, però, soccombono senza avere raggiunto la II età, se non altro a causa delle ridotte dimensioni del partner (Sferra, 1986).

È interessante notare come anche in questa famiglia compaia l'uso di imbuti respiratori tegumentali, indotti in Artropodi non Insetti bensì Aracnidi, nonché una netta dipendenza fisiologica rispetto alle vittime. In conclusione, quindi, nonostante la profonda diversità negli ospiti perseguiti, emerge una notevole convergenza comportamentale tra questa famiglia e quella precedente dei Nemestrinidi.

Therevidae

È un piccolo gruppo dai costumi poco noti, assai vicino agli Asilidi. A quanto sembra, però, gli adulti, caratterizzati spesso da una notevole longevità, non sono predatori ma si cibano di nettare e di essudati delle piante nonché di secreti ed escreti di insetti (Irwin e Lyneborg, 1981).

Le femmine di *Schlingeria ammobata* Irwin, dotate di una fecondità piuttosto bassa (mediamente una cinquantina di uova) le depongono al suolo isolandole in altrettanti pozzetti, profondi circa 4,5 mm, scavati con le zampe posteriori e quindi richiusi con le medesime (Irwin, 1997).

Le larve, viventi nel terreno, si nutrono a spese di insetti vari e di altri invertebrati anche se preferiscono le larve dei Coleotteri, svolgendo un ruolo non indifferente nel limitarne il pullulamento. Esse sono caratterizzate da una forma estremamente allungata ed esile con una ventina di segmenti apparenti, che conferisce loro un aspetto vermiforme, e dal fatto di attraversare ben 5 stadi. Le pupe exarate sono di solito, come in tanti Ortoraffi, armate di forti processi sclerificati al dorso che facilitano l'affioramento dal suolo nella imminenza dello sfarfallamento.

I Terevidi sono generalmente univoltini anche se talora soggiacciono a diapause pluriannuali come larve mature o pupe (Irwin e Lyneborg, 1981).

Certe specie si rivelano utili, distruggendo stadi preimmaginali di Curculionidi evolventisi o rifugiatisi sotto terra (Pinkham e Oseto, 1987). Altre invece possono attaccare confamiliari e divenire pure cannibali (Irwin, 1997), come del resto spesso accade tra i predatori e non.

Nel gruppo che gli inglesi denominano cumulativamente "Robber flies" (Oldroyd, 1964), oltre a questa famiglia ed a quelle degli Asilidi e dei Mididi cui si accenna qui di seguito, sono comprese altre 2 modeste famiglie a costumi consimili, contraddistinte da una più o meno spiccata tendenza verso l'entomofagia sia allo stato larvale che immaginale. Mi riferisco agli Apioceridi ed agli Scenopinidi. Su questi non mi soffermo, considerata anche la scarsità dei dati disponibili, ma colgo l'occasione per sottolineare, ancora una volta, quanto l'entomofagia sia diffusa nell'ambito dell'ordine dei Ditteri.

Asilidae

Sono una nutrita schiera di Ortorrafi molto comuni, specialmente nelle regioni calde ed aride, sovente di cospicue dimensioni ed assai robusti, con occhi composti molto sviluppati, zampe prensili fornite di solide spine, potenti volatori e, più in generale, straordinariamente attrezzati per la caccia. Sono infatti predatori polifagi allo stato adulto, meno comunemente in quelli larvali. I primi catturano, spesso in volo, anche prede vigorose talora più grandi di loro o addirittura difese come Apoidei e Vespodei, nei confronti dei quali esibiscono fenomeni di mimetismo anche assai spinti; le seconde, che vivono nel terreno ma anche nei tronchi marcescenti, sotto le scorze sollevate, nel materiale vegetale in decomposizione, possono aggredire gli insetti più vari.

Con tale diversificazione di ambiente e di prede, si ha che gli adulti spesso si rendono dannosi per gli interessi umani, in quanto distruttori di insetti utili quali le api e svariati ditteri entomofagi, ivi compresi gli stessi confamiliari. Molte sono le specie che aggrediscono l'ape domestica; per alcune addirittura, le operaie hanno rappresentato, in certi ambienti, fino al 66-78 % sul totale degli insetti catturati (Adamovic, 1972). Le larve invece che vivono a spese di insetti ipogei, oltre che di materiali di origine vegetale, si rivelano generalmente utili.

Gli adulti, rigorosamente isolati, sostano di solito in posizione elevata per meglio vigilare sul territorio di caccia. Questo è abbastanza limitato per ciascun individuo, che ne difende l'area centrale da qualsiasi intrusione, ed inoltre temporaneo, dato che viene cambiato più volte. Le vittime, spesso afferrate in volo saldamente con i tarsi di tutte e sei le zampe (Dennis e Lavigne, 1979), sono subito paralizzate ed uccise con secreti elaborati nelle ghiandole salivari (Adamovic, 1963) ed iniettati in varie parti del corpo, ma sovente nel capo attraverso gli occhi composti, nel torace e nella membrana del collo, per mezzo di una grossa prefaringe sclerificata in grado di perforare persino le elitre dei Coleotteri. La saliva, oltre ad enzimi proteolitici, contiene sostanze neurotossiche. In questo modo gli Asilidi possono utilizzare insetti di mole superiore alla propria, che svuotano completamente mediante suzione.

La durata del pasto varia da circa un minuto ad oltre un'ora, in rapporto alla taglia della preda giacchè questa viene abbandonata solo dopo il suo completo utilizzo. Generalmente tra un pasto e l'altro intercorre in media una mezz'oretta. Tuttavia non di rado gli individui ghermiti vengono liberati, specialmente se entrati in tanatosi, senza che sia stato recato loro danno (Dennis e Lavigne, 1979). Le catture vengono effettuate preferibilmente nella prima metà della giornata verso le ore più calde. Va precisato che certe specie cacciano insetti posati sulle piante (e quindi spesso anche in stadi preimmaginali) ove poi sostano per succhiarle (Dennis e Lavigne, 1976). Per quanto riguarda l'intensità della predazione, gli stessi Autori hanno calcolato che certe forme, nel corso della attività giornaliera della durata di circa 6 ore, possono catturare una ventina di individui. È interessante rilevare che, contrariamente a quanto si verifica in molti altri Ditteri i cui maschi sono glicifagi, la predazione in questa famiglia è generalmente condotta da entrambi i sessi, anche se quello femminile è più esigente in termini quantitativi.

I nostri Ortorrafi sono polifagi; quelli che lo sono in misura minore catturano

prede appartenenti fino a 4 ordini, quelli più spinti fino ad 8 ordini (Adamovic, 1963), comunque ogni specie mostra una tendenziale predilezione per un determinato gruppo sistematico; così vi sono quelle che preferiscono gli Ortotteri, altre i Coleotteri, altre ancora i Ditteri, ecc. (Adamovic, 1968). Non mancano poi i generici che catturano qualsiasi insetto capitato loro a tiro e perfino ragni.

Va notato che possono predare anche rappresentanti della loro stessa famiglia, particolarmente se di taglia minore. Come si è detto, alcune forme sono particolarmente dannose perchè instancabili predatrici anche di api domestiche. Adamovic (1963) elenca, per alcune regioni della Jugoslavia, ben 7 specie responsabili di danni notevoli all'apicoltura.

Un'idea più precisa sulla vasta polifagia degli adulti si può avere consultando il lavoro di Adamovic del 1964, dove, per 11 specie, vengono elencate le prede riscontrate, nel corso di più anni, nelle anzidette circoscrizioni, in base ad un campionario di ben 19.000 esemplari. Esso comprende anche insetti di rispettabile taglia quali gli Odonati, gli Ortotteri, i Lepidotteri Ropaloceri, nonchè i corazzati Coleotteri. In genere sono predatori "opportunisti", nel senso che approfittano degli insetti che all'improvviso compaiono in gran numero.

Le uova sono deposte in piccole serie, di solito nel pomeriggio, mediante un ovopositore di sostituzione di varia forma e grandezza, secondo i gruppi sistematici, in luoghi riparati, spesso negli strati superficiali del terreno, pure se sabbiosi, ma anche in fessure o cavità di piante sia arboree che erbacee. Le femmine di certe specie le emettono invece a caso lasciandole cadere dalle piante su cui sono posate ovvero mentre volano (Dennis e Lavigne, 1976).

Le larve sono generalmente ipogee ed eterofaghe, con una spiccata propensione verso la zoofagia a spese degli stadi preimmaginali degli insetti più vari; talune sono invece decisamente fitofaghe. Recentemente Wei XinTian et alii (1995) hanno segnalato la grande importanza rivestita dalle larve degli Asilidi nel ridurre le infestazioni da larve ipogee di Scarabeidi. Le pupe, nell'arera tergaie, sono armate, com'è costume tra gli Ortorafi, di grosse spine sclerificate utili all'adulto farato per venire in superficie.

I cicli sono tendenzialmente lenti, occorrendo anche 2 e talora 3 anni per il loro completamento (Lavigne e Holland, 1969).

In questa famiglia di tipici predatori non mancano casi di forme orientate verso il parassitoidismo, come quelle studiate da Tsacas et alii (1970). Si tratta di specie del genere *Hyperechia* Schiner, imitanti morfologicamente e cromaticamente le *Xilocopa* Latr., le cui larve si evolvono come ectofaghe a spese delle larve e delle pupe dell'apoideo, protette in celle pedotrofiche scavate in serie nei rametti secchi di oleandri. La deposizione delle uova avviene molto probabilmente in prossimità o addirittura entro il foro di ingresso al nido, visto l'ovopositore fortemente allungato di queste femmine.

Ma le fasi di transizione dalla predazione all'ectoparassitoidismo, o viceversa, sono ben delineate nel genere *Mallophora* Macq. Le larve di *M. media* Clem. et Benn. finchè sono giovani si comportano tutte da ectoparassite ma poi, crescendo, divengono in parte predatrici; quelle di *M. ruficaudata* (Wied.) si comportano invece come ectoparassite per tutta la vita (Wood, 1981).

Simili casi dimostrano come il passaggio dalla predazione al parassitoidismo,

nella forma ectofaga, sia relativamente facile e per così dire automatico in quanto condizionato, soprattutto, dal rapporto dimensionale tra i due simbiotici antagonisti.

Mydidae

È un piccolo gruppo poco noto e, a quanto pare, in via di estinzione (Oldroyd, 1964), includente specie di notevoli dimensioni e ornate di livree vistosamente colorate. Ha caratteristiche morfologiche e biologiche assai simili a quelle degli Asilidi, cui è anche sistematicamente vicino. È largamente diffuso nelle regioni calde e piuttosto aride.

Gli adulti, per quanto si sa, frequentano i fiori ma sono anche predatori di altri insetti; in certe specie non si nutrono nemmeno le femmine essendo l'apparato boccale atrofizzato (Wilcox, 1981). I maschi difendono, vigilando da posizioni dominanti, i loro territori scacciando gli altri animali volanti, ivi compresi anche piccoli uccelli (Nelson, 1986). Le loro livree imitano, spesso in modo sorprendente, quelle dei Pompilidi e di altri Aculeati. Si tratta di mimetismo fanerico batesiano, evidente anche nel comportamento di volo (Meyer et alii, 1984).

Le grandi larve di certe specie (possono superare, una volta mature, i 7 cm in lunghezza) attaccano pupe di Lepidotteri nel terreno e larve di Scarabeidi Dinastini nei cumuli di rifiuti degli immensi nidi dei Formicoidei del genere *Atta* F. (Wilcox, 1981), nonché stadi preimmaginali di Coleotteri viventi nel legno marcescente (Genung, 1959). Per le grosse forme studiate da questo Autore il ciclo sarebbe assai lungo richiedendo almeno 2 anni.

Bombyliidae

È una delle più vaste famiglie di Ortorrafi, distribuita su quasi tutta la Terra, ma prevalentemente nelle regioni calde. Gli adulti sono caratteristici per il corpo spesso ricoperto da una densa e lunga peluria ovvero da squame, per il loro mimetismo fanerico che li fa sovente assomigliare ad Aculeati ed in particolare ad Apoidei, cioè ad insetti protetti di cui varie specie sono nemiche. Hanno medie ed anche grandi dimensioni, sono amanti del sole e frequentano i fiori da cui traggono il nutrimento mediante i spesso lunghi apparati boccali di tipo succhiatore non perforante.

Le larve, invece, si comportano quasi tutte da entomofaghe, parte come predatrici e parte come parassitoidi, anche se in molti casi tale distinzione può sembrare alquanto arbitraria. Particolarmente colpite sono le forme ipogee di vari ordini, spesso stadi immobili quali pupe rifugiate nel suolo, larve mature di Imenotteri costruttori di nidi pedotrofici sotterranei nonché ooteche di Ortotteri Celiferi. La contaminazione dell'ospite è indiretta e pertanto le femmine sono dotate di una fecondità molto elevata, dell'ordine di varie migliaia di uova (Du Merle, 1979a).

Le larve parassite sono tutte ectofaghe, quando se ne eccettuino 2 soli generi che sono i più evoluti nell'ambito della famiglia (Du Merle, 1979 b).

Nella maggioranza dei casi l'ovideposizione è effettuata nel terreno, in corrispondenza di fori e fessure, ove le uova vengono abbandonate in gruppi più o meno consistenti secondo le specie, da poche unità fino ad un centinaio ed oltre. Le femmine di alcune forme, nemiche di certi Apoidei, le lasciano cadere al suolo

mentre sorvolano a bassa quota (10-20 cm secondo Paxton, 1996) le aree di nidificazione dei loro ospiti (Askew, 1971) arrestandosi di tanto in tanto, in volo stazionario, sopra le entrate delle gallerie nel suolo. Curioso, a questo riguardo, è il comportamento delle femmine di alcune *Villa* Lioy nemiche invece di crisalidi. Scese a terra, riempiono di polvere molto fine la tasca perivaginale e successivamente, in volo stazionario, espellono le uova ricoperte da un sottile strato del suddetto materiale "bombardando" così il territorio sottostante (Biliotti et alii, 1965).

Tale tecnica di parassitizzazione indiretta favorisce certamente l'elevato grado di polifagia di questi Ortorrafi, data l'estrema varietà e ricchezza di insetti che, temporaneamente o durante tutto l'accrescimento, si trovano affondati nel suolo. Vi sono tuttavia specie nemiche di larve di Coleotteri Cicindelidi che localizzano le uova all'ingresso dei loro pozzi, mantenendosi in volo stazionario a pochi cm di altezza (Palmer, 1982); altre invece, parassite di pupe di Tenebrionidi, le lasciano cadere al suolo mentre stanno posate su piante che cambiano in continuazione. Le uova sul terreno, tanto se nude quanto se protette da pellicole di terra, vengono predate in altissima percentuale dalle formiche (Du Merle e Mazet, 1978).

Le uova non esibiscono caratteristiche particolari, salvo il fatto di essere sovente rivestite di materiale mucillaginoso che facilita l'adesione al corion di particelle terrose. Sovente si seguono, dunque, le modalità di attacco proprie dei predatori, e cioè di ovideposizione negli ambienti frequentati dalle possibili vittime. Le forme parassite di Aculeati, di solito solitari ma talora anche sociali (cfr., ad esempio, Martin, 1988), con nidi epigei, sono più accurate, ovideponendo all'ingresso dei medesimi o proiettando le uova in volo o dopo essersi posate accanto alle celle.

Le larve metapneustiche di I età, slanciate ed esili, da certi Autori considerate planidi sebbene prive di placche sclerificate, sono fornite di un paio di lunghe spine laterali negli sterni di ciascuno segmento toracico, nonchè nell'ultimo urite; in quelle di certe specie sono presenti inoltre pseudopodi retrattili negli uriti intermedi e sull'ultimo (Du Merle, 1964). Appena sgusciate iniziano a ricercare gli ospiti, facilitate in questo compito dalla loro particolare struttura "vermiforme", idonea per insinuarsi nei piccoli interstizi del terreno. Sono dotate di una eccezionale vitalità potendo, affondate nel suolo, sopravvivere per oltre un mese, e di notevoli capacità locomotorie, visto che sono in grado di superare distanze di oltre un metro dal punto in cui sono sgusciate (Du Merle, 1979). Passate in II età, acquisiscono un aspetto brevemente fusiforme, attuando così una metamorfosi di tipo subipermetabolico, atta a soddisfare entrambe le necessità cardinali dell'entomofago, e cioè, anzitutto il reperimento dell'ospite, e poi di nutrirsene. Considerato, se non altro, il rapporto dimensionale tra i due partner, i Bombiliidi nemici di stadi postembrionali sono parassiti solitari, anche se la superparassitizzazione è, come al solito per i Ditteri, un evento comunissimo.

Pure le larve oofaghe, ai danni delle cavallette, sono generalmente solitarie; dopo avere consumato il contenuto di un cannello vanno, se necessario, a ricercarne un secondo denunciando, così, una chiara qualifica di predatori. Il loro accrescimento è particolarmente rapido, non essendo minimamente condizionato

dalle "vittime". Raggiunta la maturità, abbandonano l'ooteca per approntarsi, nelle vicinanze, una cella sotterranea in cui trascorrere l'inverno.

Le forme che attaccano stadi postembrionali di olometaboli, e che sono assimilabili ai parassitoidi, si comportano sovente come ectofaghe; ciò nonostante, in vari sistemi, il loro sviluppo è condizionato dal raggiungimento della maturità larvale del sacrificando. In certe specie, nemiche di Nottuidi e di qualche altra famiglia di Lepidotteri, il planidio penetra nelle larve giovani mentre l'adulto fuoriesce da quelle mature o dalle crisalidi (Askew, 1971; Aiello, 1980); in questi casi il parassitoide si comporta come endofago. Prende anche inizio, nel punto di penetrazione, la formazione di un imbuto respiratorio che però viene ben presto abbandonato, correndo il planidio il rischio di restare incapsulato (Du Merle, 1981); così l'endofago mena vita libera nel corpo dell'ospite durante tutti e tre gli stadi larvali (Du Merle, 1972).

Per le forme ectofaghe si è notato che nel tegumento della vittima, nel punto in cui l'antagonista ne succhia il contenuto, si forma un cercine sclerificato, assomigliante al foro esterno di un imbuto respiratorio, di cui peraltro non vi è necessità vivendo il parassita sul corpo dell'ospite; in tale modo il sacrificando può campare a lungo, garantendo al nemico sempre cibo fresco. Va inoltre osservato che le larve di certe specie possono nutrirsi, pro parte, dei materiali immagazzinati nelle celle pedotrofiche, comportandosi quindi, tendenzialmente, anche come cleptoparassite.

Per quanto non molto comuni, vi sono specie ectofaghe su larve di Coleotteri terricoli in particolare Scarabeidi. Pure le larve parassite di pupe di Ditteri Ciclorrafi sono ectofaghe; in questo caso, però, risultano ben protette dal pupario della vittima. Con riferimento ad ospiti ditteri va segnalato che certe specie aggrediscono, nel terreno, anche pupe di Tachinidi divenendo di conseguenza, sia pure occasionalmente, iperparassite.

Raggiunta la maturità, le larve oofaghe si impupano nel terreno, in prossimità dei cannelli distrutti. Quelle evolventisi a spese di larve mature o di pupe compiono le metamorfosi entro le celle pedotrofiche, ovvero entro i bozzoli delle vittime, nonchè nei pupari svuotati nel caso di nemici di Ciclorrafi, ovvero nei resti delle crisalidi.

Le pupe, come in molti Ortorrafi, sono armate di grosse spine, soprattutto nella parte dorsale dell'avancorpo; è grazie ad esse che l'adulto farato riesce ad emergere parzialmente dal suolo, consentendo l'esodo dell'immagine, ed anche a sfondare i bozzoli delle vittime.

Nelle regioni temperate i cicli sono monovoltini, con possibilità, però, di lunghe diapause protraibili anche per più anni. L'ibernamento è sostenuto, secondo le specie, da vari stadi preimmaginali, compreso quello di uovo, per quanto il più comune sia quello di larva matura.

Tutto sommato, l'attività dei Bombiliidi è per noi positiva, in quanto efficienti distruttori di Lepidotteri e Coleotteri impupati nel terreno e soprattutto di cannelli di Celiferi; va considerato infatti che anche le uova non direttamente lesionate non schiudono, in seguito alle alterazioni apportate al microambiente ooteca. Non mancano però aspetti negativi, come l'attacco a Imenotteri impollinatori e a Ditteri parassitoidi. Va infatti rilevato che, a differenza dei Tachinidi, possono colpire

anche forme rientranti nella categoria dei parassitoidi, divenendo perciò, sia pure occasionalmente e nel terreno, grazie alla loro polifagia, iperparassitoidi (cfr. Mellini, 1973).

Inoltre, a differenza dei medesimi, attaccano stadi immobili quali pupe di Ditteri e di Lepidotteri addirittura protette, rispettivamente, entro pupari o robusti bozzoli di seta; come del resto fanno le forme predatrici nell'ambito di questa stessa famiglia.

D'altro canto, al pari dei Tachinidi, in certi sistemi soggiacciono alla fisiologia dell'ospite, giacchè ne rimandano in qualche caso, pure essendo ectofagi, la distruzione, allorché esso è pervenuto alla maturità larvale o nello stadio pupale (Bohart et alii, 1960; Palmer, 1982). I planidi di certe specie, raggiunte le larve mature infossatesi nel terreno per incrisalidarsi, attendono anche settimane che si formi la pupa per penetrare al suo interno (Du Merle, 1979).

È doveroso ricordare che un notevole contributo alla conoscenza di questi brachiceri è stato apportato da Du Merle, anche con revisioni bibliografiche di notevole impegno (Du Merle, 1975).

In conclusione, nella vasta famiglia dei Bombiliidi, composta da forme quasi tutte nemiche di Insetti, troviamo rappresentati i diversi modelli di entomofagia riscontrabili nella classe degli esapodi, con le varie sfumature possibili, anche se non sono state realizzate certe soluzioni tecniche che restano appannaggio quasi esclusivo dei Tachinidi.

Empididae

È un gruppo, abbastanza ricco, di piccoli e slanciati ortorafi somiglianti, sotto vari aspetti, a minuti Asilidi, ma diffusi soprattutto nelle regioni a clima temperato, ed anche freddo, e nelle aree umide ricche di vegetazione. Si segnala per l'attività predatrice esercitata in certi gruppi (altri sono floricoli) dagli adulti e, in varie specie, anche dalle larve viventi nel legno marcescente, sotto le foglie cadute e nel terreno bagnato.

Sia i maschi che le femmine delle Tachydrominae, muniti di zampe tendenzialmente raptatorie, aggrediscono insetti gracili quali Tisanotteri, Psillidi, Afidi, Ditteri Nematoceri nonché Acari fitofagi, in ogni caso fermi sul supporto. Le Ibotinae, invece, catturano le prede in volo (Chvala, 1976). La polifagia costituisce la regola per molte specie. Per *Rhamphomyia sociabilis* (Will.), Evans (1988) ha segnalato vittime appartenenti a ben 37 famiglie distribuite in 6 ordini, tra cui perfino Lepidotteri ed Imenotteri. I più perseguitati sono i Ditteri con 26 famiglie, tra cui sovente gli stessi Empididi, ed alcune anche con componenti di cospicua mole come i Tipulidi e i Bombiliidi. Mentre i maschi sono spesso cacciatori, se non altro in favore delle femmine, queste talora si accontentano, a quanto sembra, di tale dono nuziale (Powell, 1964), peraltro ripetuto varie volte (Steyskal e Knutson, 1981) e di frequentare i fiori.

I loro cicli sono poco conosciuti perchè, almeno fino a qualche anno fa, nessuna specie era stata allevata in tutti i suoi stadi in laboratorio (Cumming e Cooper, 1993).

Curiosi, e ben noti, sono invece i comportamenti nuziali di varie specie. Spesso si formano sciami composti da centinaia di individui di entrambi i sessi. I maschi,

come si è accennato, offrono alle femmine, durante le danze che accompagnano il corteggiamento, una preda uccisa e variamente impacchettata (talora anche un semplice sassolino) con fili di seta emessi da ghiandole localizzate nei tarsi delle zampe anteriori. Tale omaggio ha il significato simbolico di segnale favorente l'accoppiamento e, nello stesso tempo, di dirottare gli istinti predatori delle femmine verso altri obiettivi. Le femmine si nutrono delle prede succhiandole durante la copula. A questo riguardo va peraltro precisato che in non poche specie tutte le femmine, o parte di esse, possono riprodursi per partenogenesi (Cumming e Cooper, 1993).

Comunque, come si è detto, non tutti gli Empididi sono predatori negli stadi immaginali. Chvala (1976) ha delineato le varie tappe attraverso le quali la famiglia passa da una dieta entomofaga, che coinvolge entrambi i sessi, ad un regime esclusivamente glicifago.

Le larve, oltre che negli ambienti già indicati, nel quale caso sono metapneustiche, si ritrovano, in condizione apneustica, anche nell'acqua. Si nutrono di radici, di funghi, di escrementi, di detriti vari pure nei nidi di rapaci notturni ma sono in varia misura quasi tutte predatrici. Tale attività è stata dimostrata in laboratorio, somministrando larve di Drosophilidi, nonchè accertata in natura a spese di larve e pupe di vari Nematoceri e di Tricotteri (Steyskal e Knutson, 1981).

Non va da ultimo dimenticato che alcune specie mostrano una decisa tendenza verso forme semplici di parassitoidismo (Oldroyd, 1964).

Dolichopodidae

Come la precedente, è una famiglia di piccoli ortorafi, caratterizzata da zampe molto lunghe e contraddistinta da una attività predatrice allo stato immaginale, non solo ai danni degli insetti ma anche di altri minuti Artropodi quali Acari e perfino di Oligocheti. Mancano tuttavia di un vero e proprio apparato boccale di tipo pungente. Sono amanti dei luoghi umidi ed alcuni predano animaletti vari camminando addirittura sull'acqua o frequentando i litorali marini. Le forme che bazzicano sulle piante si cibano di incospicui esapodi come Collemboli e Tisanotteri.

Per molti versi assomigliano agli Empididi, sebbene generalmente catturino le prede deambulando, ovvero restando immobili, anzichè in volo come le Ibotine. Anche gli stadi preimmaginali sono molto simili nelle due famiglie (Dyte, 1967).

Pure le larve predano negli ambienti più vari, tuttavia i prediletti sono quelli ricchi di umidità come le aree rivierasche in genere (Dyte, 1959). In alcune specie possono cibarsi di insetti morti (Kishi, 1969), di escrementi, di materiali derivati dalle piante o, eccezionalmente, minandone le foglie (Dyte, 1959). Le meglio note sono quelle che perseguitano i Coleotteri Scolitidi in tutti gli stadi, nonchè altri e diversi Artropodi viventi sotto le cortecce e nelle gallerie degli xilofagi scavate nei tronchi e nei rami. Non mancano forme che esercitano la loro attività nell'acqua, raramente in profondità più spesso in superficie, nonchè nel terreno. Si tratta comunque di specie generalmente polifaghe il cui campo trofico spazia dagli Insetti fino agli Oligocheti, ai Policheti e perfino ai Nematodi (LaSalle e Bishop, 1990).

Le *Metedera* spp., che sono le più conosciute, in quanto importantissimi antagonisti degli stadi preimmaginali (uova comprese) degli Scolitidi corticicoli, superano l'inverno allo stato di larva, a sviluppo più o meno avanzato, entro i cunicoli delle vittime. Quivi si impupano in primavera per lasciare sfarfallare gli adulti in contemporanea con gli ospiti. Le femmine depongono le uova, in gruppetti di 1-4 elementi, nei fori delle nuove gallerie ovvero nelle screpolature della corteccia. Spesso si svolgono anche 2 generazioni annuali.

Secondo Nicolai (1995) l'accrescimento larvale di *M. dendrobaena* Kowarz avverrebbe attraverso 4 stadi, contrariamente a quanto si verifica nella generalità dei Ditteri Brachiceri che ne hanno soltanto tre, con l'eccezione, fra gli altri, dei Criptochetidi e di vari Ortorrafi quali i Nemestrinidi che ne hanno 4 ed i Tabanidi che arrivano addirittura ad una decina.

Vale la pena di sottolineare che l'attività distruttiva aumenta notevolmente, fino a duplicarsi o addirittura a triplicarsi, col crescere della densità di popolazione delle prede, giacchè, in tali situazioni, le larve divorano solo in parte gli individui uccisi.

Cyclorhapha

Phoridae

È un vasto gruppo di minuscoli Brachiceri, dalla biologia estremamente varia, comuni in tutti gli ambienti, ivi comprese le caverne e le case ove talora formano sciami.

La grande maggioranza delle larve è eterofaga, cibandosi delle sostanze più disparate, sia di origine animale che vegetale in decomposizione, di carogne, di escrementi, di funghi, ecc. Possono perfino raggiungere cadaveri sepolti anche a circa un metro di profondità, e su di essi compiere più generazioni fino alla loro mummificazione. Talora, pure specie saprofitiche provocano miasi cutanee, oftalmiche e intestinali nei Vertebrati. Non poche larve vivono nei nidi delle termiti e delle formiche come detriticole e commensali.

Le ricerche, moltiplicatesi in questi ultimi anni, vanno scoprendo un numero sempre crescente di specie a comportamenti di tipo francamente o facoltativamente parassitario o comunque orientati in tale direzione. Le vittime rientrano in vari ordini di Insetti, in particolare olometaboli, ma anche eterometaboli quali gli Isotteri, i Blattodei, i Rincoti Omotteri, nonchè in altre classi di Artropodi come i Miriapodi, gli Aracnidi e perfino Molluschi Gasteropodi e Oligocheti terricoli. Per quanto riguarda le forme nemiche di Ditteri si consulti Mellini (1973). In generale si tratta di carnivori caratterizzati da alti livelli di polifagia; non mancano tuttavia forme, anche se piuttosto rare, orientate verso l'oligofagia come, ad esempio, quelle infeudate ai Coleotteri Lampiridi (Lewis e Monchamp, 1994).

Date le esigue dimensioni, i Foridi possono vivere da parassitoidi anche in ospiti assai minuti, come sono in generale i Formicidi, nei quali ovviamente si comportano da antagonisti solitari. In vittime di discreta o grande taglia sono invece, di solito, gregari con la compresenza anche di varie decine di individui, secondo la mole del sacrificando. Va però precisato che il loro parassitoidismo non è stato sempre sicuramente accertato, perchè vi sono specie che attaccano

solo individui feriti, o comunque debilitati o addirittura moribondi, per cui vanno considerate zoonecrofaghe, proprio come accade per certi Sarcofagidi, che parimenti sfruttano un così ampio campo trofico. È questo, ad esempio, il caso di molti Foridi che si sviluppano in larve di Lepidotteri magari già gravemente compromesse da microorganismi patogeni. Tenuto conto della loro plasticità a questo riguardo, Askew (1971) ritiene che molti Foridi possano essere definiti quali "parassiti polifagi facoltativi".

Non mancano infine forme predatrici a carico di uova di Ortoteri e di Ragni, anche se costituiscono uno sparuto gruppuscolo. Ad ogni modo una dettagliata documentazione critica dell'attività predatrice e parassitaria di questa famiglia compare nel recente e fondamentale volume di Disney (1994) ad essa dedicato.

I parassitoidi più noti sono quelli, assai numerosi, che si sviluppano a spese di formiche, tant'è che qualche Autore ritiene che alcuni di essi possano essere impiegati in programmi di lotta biologica (Pesquero et alii, 1995). Particolarmente colpite sono le operaie più grandi, nonché, per certe forme, i soldati (Feener, 1987), del tutto occasionalmente le femmine alate (Wojcik et alii, 1987) e le giovani regine mentre stanno fondando la società (Gadau e Disney, 1996); poco infestate sono invece le larve e le pupe ben protette all'interno dei nidi. Nella citata opera di Disney (1994) sono dedicate alle forme associate con le formiche oltre la metà della ventina di pagine riservate ai Foridi nemici di Invertebrati.

Le femmine di certe specie sorvolano le colonne di operaie in movimento lungo le piste, avvicinandosi loro progressivamente fino a deporre, con un lungo ed appuntito ovopositore, piegato in basso ed in avanti, un uovo tra due uriti. Altre forme, che sovrastano in volo stazionario le aggregazioni di questi esapodi sociali, iniettano in un battibaleno le uova addirittura nel loro corpo mentre stanno correndo. Altre ancora depongono rapidamente l'uovo, nonostante tutte le manovre difensive, sul collo delle operaie. La larvetta penetra nel capo e divora il cervello. Le formiche così colpite finiscono tutte col restare decapitate ed il loro cranio utilizzato come ricovero per i pupari (Feener e Brown, 1993), i quali sono orientati in modo da occupare con la calotta cefalica la cavità intergnatale (Porter et alii, 1995).

In questi sistemi vengono scelte come vittime operaie al di sopra di una certa taglia; ciò è perfettamente comprensibile quando si consideri che la larvetta si limita, a quanto pare, a divorare solo gli organi contenuti nella capsula cranica.

Va precisato che questi mirmecofagi presentano in generale una notevole specificità ed inoltre che più forme strettamente affini, anche una mezza dozzina ed oltre, possono gravare sulla stessa specie di formica (Fowler, 1977). Poichè gli individui di maggiore mole svolgono le funzioni di soldati, i Foridi finiscono con l'alterare le interazioni competitive tra le varie forme a favore di quelle meno colpite (Feener, 1981).

Non mancano specie le cui larve vivono come spazzini nei cumuli di rifiuti scaricati fuori dai nidi o dai bivacchi (Rettenmeyer e Akre, 1968) ed altre che attaccano formiche gravemente ferite o appena morte, secondo un costume tanto diffuso tra questi Ditteri fortemente orientati verso la zoonecrofagia. Nel primo caso lo sviluppo larvale è piuttosto lento, nel secondo rapido. Vi sono infine specie che perseguitano sia operaie ferite che operaie sane, anche se le prime sono quelle

più colpite (Silveira-Costa e Moutinho, 1996). Pure i maschi restano attratti dagli odori emessi dagli individui lesi, nella prospettiva di suggerire l'emolinfa che ne gema (Brown e Feener, 1991), nonché dai feromoni secreti dalle ghiandole mandibolari (Feener et alii, 1996).

Assai interessanti sono le contromisure adottate dalle formiche per difendersi da questi insidiosi moscerini, che causano forte e generalizzata "inquietudine", allorchè sovrastano in volo stazionario, pure se in numero ridotto, le popolazioni attive di formiche (Feener e Brown, 1992), determinando, già con la sola presenza, una netta flessione nell'attività lavorativa (Porter et alii, 1995). Oltre ad agitare antenne e zampe, a piegare l'addome ed a spruzzare veleno, possono ad esempio marciare incolonnate protette sotto gallerie adattate allo scopo e, nel caso delle *Atta F.*, farsi scortare da un'operaia minima collocata all'apice del pezzetto di foglia che stanno trasportando. Per il ricorso ad altre strategie di difesa, si consultino Porter et alii (1995); costoro fanno rilevare come tutti questi accorgimenti denuncino una forte pressione selettiva da parte dei Foridi su certe specie di formiche.

Riepilogando va ribadita la notevole importanza dell'associazione tra questi due gruppi di insetti, nella quale i nostri ditteri possono, secondo i casi, svolgere il ruolo di spazzini, di sinfilii, di commensali, di predatori ed infine di parassitoidi.

Tra le forme nemiche di altri Imenotteri, hanno attirato molta attenzione quelle che insidiano Apoidei adulti, ivi compresa l'ape domestica. Non vanno peraltro dimenticate le specie che aggrediscono le larve nei nidi pedotrofici approfittando dell'assenza della madre (Wcislo, 1990).

Pure studiati sono i Foridi antagonisti di Coleotteri, ed in particolare di Coccinellidi e di Crisomelidi. Le femmine abbandonano gruppetti di uova prossime a schiudere, senza incollarle, direttamente sul corpo di pupe neoformate. Le larvette penetrano all'interno perforando il tegumento nella molle area ventrale dell'addome. Esse vivono libere nell'emocoele raggiungendo in tempi brevi la maturità. A questo punto abbandonano i resti della vittima per impuparsi al suolo.

In conclusione, con questa famiglia si entra nella grande sezione dei Ciclorrafi e così cominciano ad affermarsi comportamenti parassitari evoluti, quali la contaminazione diretta dell'ospite (in entrambe le forme e cioè sia sopra che entro il suo corpo) e l'endofagia larvale. Permangono tuttavia caratteristiche proprie degli Ortorrafi, quali l'attacco ad ospiti immobili come le pupe e l'incertezza, in molti casi, sul loro reale status parassitario. Va anche ricordato che i Foridi sono, nell'ordine dei Ditteri, tra i parassitoidi più minuti e corrispondentemente tra quelli che hanno gli ospiti più piccoli (formiche).

Pipunculidae

È una famiglia di media comprensione, costituita da Ditteri pressochè incospicui, immediatamente riconoscibili per il grande, sproporzionato capo subsferico ed oloptico in entrambi i sessi, e per eccellere nel volo stazionario, al pari dei Sirfidi cui sono strettamente affini.

Per quanto ci risulta, sono tutti endoparassiti solitari (anche se la superparassitizzazione è frequente) di Omotteri Auchenorinchi, in particolare Cicadellidi, Cercopidi e Delfacidi che vengono di solito contaminati negli stadi ninfali ed

eccezionalmente in quello di adulto. Sono caratterizzati da un notevole grado di specificità che non oltrepassa mai il livello di famiglia, e spesso quello di sottofamiglia; per certe specie si conosce addirittura un solo ospite. Non di rado costituiscono gli antagonisti più importanti di questi omotteri.

Le femmine iniettano nel loro addome, perforandone le membrane intersegmentali mediante un ovopositore di sostituzione lungo ed appuntito, uova non embrionate che schiuderanno 2-3 giorni dopo. Allo scopo, afferrano il malcapitato con le zampe e lo colpiscono dopo averlo sollevato in volo; compiuta l'operazione lo lasciano cadere a terra. In certi sistemi, a quanto sembra, l'uovo verrebbe invece deposto in superficie.

Le larve di I età, che sono apneustiche, presentano le trachee piene di liquido ed una vistosa vescicola anale bilobata avente, verosimilmente, la funzione di favorire gli scambi gassosi con l'emolinfa della vittima. Le larve di II età, che sono anfipneustiche, esibiscono una vescicola simile però proporzionalmente più piccola. Esse soggiornano, isorientate o meno con l'ospite, nel suo addome che finisce col distendersi fortemente. Molto probabilmente, per respirare, utilizzano le minute bolle d'aria che vengono a formarsi nel lacunoma in seguito alla procurata rottura delle trachee minori (Keilin, 1944). La morfologia larvale e le caratteristiche dei pupari di 4 specie giapponesi sono state di recente illustrate da Morakote e Yano (1987).

Curiosamente questi ditteri, forse unici nell'ambito dell'ordine, attraversano solo 2 stadi larvali contro i tre che rappresentano la regola tra i Ciclorrafi ed un quorum più numeroso e variabile in seno ai Nematoceri ed agli Ortorrafi. Ciò è stato posto in evidenza da Askew (1971) e confermato da Morakote e Yano (1987 e 1988). Inoltre, almeno in certe specie, lo scheletro cefalofaringeo è estremamente semplificato con uncini boccali incospicui e armatura faringeale addirittura mancante (Belcari, 1997).

Raggiunta la maturità, le larve fuoriescono dall'addome della vittima completamente svuotata, spesso a livello dei primi uroterghi, o fra questo ed il torace, per andare ad impuparsi al suolo oppure, se la pianta ospite è acquatica (spesso sono parassitizzati Omotteri viventi sul riso), sulle foglie o sugli steli ove la larva matura si fissa mediante materiali fuoriuscenti dall'apertura anale.

Lo sviluppo larvale è piuttosto lento, richiedendo, pure in regioni calde, da uno a due mesi. Si comprende così come gli ospiti, che sono in accrescimento, subiscano varie influenze sia sulla morfologia esterna sia sulla anatomia, in particolare nella sfera riproduttiva, che sul comportamento (Yano et alii, 1985).

Molte specie nell'Europa settentrionale compiono 2 generazioni annuali, altre sono addirittura trivoltine (Waloff, 1980) ed altre ancora monovoltine, con una spiccata tendenza ad allinearsi sul voltinismo del partner. L'influenza dell'ospite sul ritmo di sviluppo del parassita è dimostrata anche dal fatto che la durata dell'accrescimento è largamente condizionata dallo stadio contaminato. Infatti le larve di seconda ed ultima età si ritrovano esclusivamente negli ospiti adulti, mentre l'attacco del parassita investe soprattutto gli stadi giovanili, dalla neanide di II età in poi.

L'ibernamento è sostenuto, secondo le specie, o dalle pupe o dalle larve di I età annidate nelle ninfe ospiti ovvero negli adulti (Waloff, 1975; Asai e Yano, 1988).

Le conoscenze sulla biologia di questi singolari parassitoidi sono molto progredite, nell'oltre mezzo secolo trascorso dalla pubblicazione del celebre manuale di Clausen (1940), soprattutto in relazione alla loro importanza come agenti di controllo biologico di Auchenorinchi dannosi nelle regioni asiatiche, ed in particolare alle coltivazioni di riso.

In definitiva i Pipunculidi si segnalano per varie caratteristiche denuncianti un avanzato livello evolutivo nell'ambito del parassitoidismo: sono tutti parassiti, hanno una decisa specificità parassitaria, hanno una biologia abbastanza uniforme, attraversano, forse unici nell'ambito dei Ditteri, due soli stadi larvali dotati di scheletri cefalofaringei quanto meno aberranti ed infine dimostrano in modo evidente, tra i primi nella serie di famiglie finora passate in rassegna, una netta dipendenza dalla fisiologia dell'ospite, caratteristica, questa, propria dei livelli più avanzati di parassitoidismo.

Syrphidae

È un ricco gruppo comprendente forme di media ed anche di rispettabile taglia, con adulti spesso caratterizzati da livree di colori vivaci, sovente metallici, e da un sorprendente mimetismo fanerico che li fa assomigliare, persino nei movimenti, a Vespoidei ed Apoidei, benchè solo le Volucelle abbiano rapporti con questi aculeati. Eccezionali sono anche le possibilità di compiere voli stazionari. Sono tra i Ditteri più comuni presenti sui i fiori.

La biologia è estremamente varia, essendo praticati i più diversi regimi dietetici, inclusa la fitofagia s.s., e frequentati i biotopi più disparati, compresi quelli acquatici. Di conseguenza, nell'ambito della famiglia, si riscontra un notevole polimorfismo larvale quale difficilmente si ritrova negli altri gruppi di Ditteri. Ben note e diffuse sono le forme entomofaghe, di origine recente e tuttora in piena evoluzione (Oldroyd, 1964), le quali, esclusivamente allo stato di larva, perseguono Rincoti Omotteri gregari, soprattutto Afidi ma anche Coccidi e, certe specie, perfino larve di Lepidotteri e uova di Coleotteri qualora riunite in ovature di una certa consistenza. In ogni caso, dunque, esse danno la caccia a insetti ectofiti, mentre le larve degli Asilidi, a pari costumi, cacciano, esattamente all'opposto, prede ipogee o comunque confinate.

Le uova sono sovente deposte, singolarmente o in piccoli gruppi, in mezzo alle colonie dei suddetti Sternorinchi. Le larve, che sono adattate a vivere in superficie in quanto larghette e alquanto depresse, spesso esibiscono, in contrasto con le caratteristiche dell'ordine, vistose livree colorate. Esse distruggono, secondo le specie, fino ad alcune centinaia di Afidi ciascuna, con punte di 50-60 individui al giorno. Durante questa frenetica attività trofica, vengono succhiati anche insetti diversi occasionalmente presenti nella colonia, fra cui altre specie predatrici.

Tra le forme con larve viventi all'interno dei nidi degli insetti sociali, ve ne sono, accanto a quelle che funzionano da "spazzini", di predatrici. Tali sono le specie del genere *Microdon* Meig. le cui straordinarie larve, scambiate talora per piccoli Molluschi o Coccidi, divorano esclusivamente in II e III età (Duffield, 1981), nelle camere di allevamento, quelle giovani delle formiche, col "benessere" delle operaie, essendo protette da una sorta di "mimetismo chimico" (Akre et alii, 1990). Le larve di III età sono assai voraci potendo succhiare fino ad una decina

di larvette nel giro di mezz'ora. Sono poi le stesse operaie che provvedono a ripulire l'ambiente, prelevando i resti delle vittime per portarli nelle discariche. Esse, poi, ingeriscono i liquidi brunastri emessi dal predatore prima di impuparsi (Duffield, 1981), verso la superficie dei nidi (Garnett et alii, 1985) o addirittura all'esterno sotto le cortecce sollevate degli alberi (Campadelli, dati non pubblicati). Gli adulti, a differenza della generalità dei Sirfidi, non frequentano i fiori ma stazionano in prossimità dei nidi delle formiche (Duffield, 1981), sui quali depongono le uova (Garnett et alii, 1985).

Gli adulti, amanti del sole e dei fiori, sono in pratica esclusivamente glicifagi ed emeriti impollinatori. I Sirfidi predatori compiono nei nostri climi da una a tre generazioni annuali e, secondo le specie, trascorrono l'inverno nei più diversi stadi postembrionali, compreso quello immaginale.

A differenza di molte altre famiglie di Ditteri, variamente e più o meno marginalmente coinvolte nell'entomofagia, sia come predatori che come parassiti, i Sirfidi zoofagi rientrano esclusivamente nella prima categoria e solo negli stadi larvali, svolgendo peraltro un'attività assai utile nei confronti dei nostri interessi. Vi sono certe forme afidifaghe che, svernando come femmine adulte, sono in grado di proliferare subito in primavera e quindi di attaccare gli Afidi fino dal momento in cui si formano le prime colonie.

Conopidae

È una famiglia cosmopolita di modesta comprensione, con specie poco comuni di media grandezza, con grosso capo, grandi antenne e corpo allungato, imitanti per livrea, forma ed atteggiamenti Imenotteri Aculeati, *Apis mellifica* L. compresa. Dal punto di vista biologico costituiscono un gruppo omogeneo. Gli adulti succhiano il nettare dai fiori, spesso in volo stazionario, valendosi di una lunga proboscide.

Le larve sono, in grande maggioranza, parassite solitarie di Apoidei e di Vespoidei adulti; qualche specie del genere *Stylogaster* Macq. ovidepone invece su Ditteri Ciclorrafi adulti, ivi compresi anche Tachinidi, agendo in tale caso, sia pure fortuitamente, come iperparassite; altre ancora, a quanto pare, perseguitano eterometaboli come Ortotteri e Blattodei, che colpirebbero sorvolando le colonne di formiche Doriline responsabili della loro fuga. Al di fuori degli Aculeati non si è però certi che i Conopidi riescano effettivamente a svilupparsi.

Per deporre le uova, le femmine inseguono in volo l'ospite; posatesi infine sul suo dorso vi si aggrappano mediante appendici differenziate negli ultimi uriti e costituenti una sorta di morsa; quindi, con l'ovopositore di sostituzione sclerificato, infiggono il peduncolo dell'uovo nel tegumento preferibilmente a livello delle membrane intersegmentali (Ferrar, 1987). Il peduncolo, che è differenziato al polo cefalico, si presenta appuntito e rigido nonchè fornito di punte rivolte all'indietro a mò di freccia, e talora di una vescicola estroflettibile nell'emocele, che garantiscono un saldo ancoramento dell'uovo sull'ospite. Certe specie invece, anzichè ancorarle in superficie, iniettano le uova direttamente nel suo lacunoma.

L'attacco, oltre che in volo, viene spesso condotto sugli Apoidei intenti a bottinare sui fiori; per certe specie, si conclude in tempi assai brevi. Nel caso dei Vespoidei ed Apoidei sociali le femmine, secondo alcuni Autori, possono

addirittura penetrare all'interno dei nidi. Le più colpite sono le operaie ma vengono attaccate anche le regine ed i maschi (per i Bombi vedi Schmid-Hempel R. e P., 1991). Si è notato che la produzione di parassitoidi è più elevata in ospiti di maggiore taglia, anche se ciò, secondo Müller et alii (1996) non significa necessariamente che le femmine prolificanti operino sempre una scelta dell'ospite in questo senso. La coppia Schmid-Hempel (1996) ritiene invece che almeno certe specie scelgano effettivamente come ospiti, nello stesso ambito sistematico, gli individui di maggiore mole con i conseguenti vantaggi in termini di fecondità, vitalità, ecc.

Durante la I età e parte della seconda, le larve vivono libere nel lacunoma dell'ospite nutrendosi di emolinfa. Nel corso della III età, stazionando sempre nell'addome, attaccano i visceri distruggendoli. Esse sono piriformi (Smith, 1966) per cui possono introdurre il sottile avancorpo nel torace della vittima, attraverso l'esile peziolo, e così terminare il pasto a spese della ricca muscolatura alare. Prima che ciò avvenga, l'ospite può continuare per qualche tempo la sua attività, mostrando però delle turbe nel bottinare, nella scelta della pianta ma soprattutto nel trasporto del miele, dato che lo spazio riservato all'ingluvie, che si spinge nell'addome, viene progressivamente occupato dalla larva endofaga. Per quanto concerne la respirazione, le larve di II e III età mettono in comunicazione gli stigmi posteriori con i grossi sacchi aerei, che vengono perforati mediante processi rigidi presenti in vicinanza del peritrema. Negli stessi stadi sono inoltre differenziate delle vescicole anali più o meno sviluppate.

È stato da più parti rilevato che i Conopidi hanno spesso dimensioni all'incirca uguali, o addirittura superiori, a quelle dei loro ospiti, contro la regola generale che prevede questi ultimi decisamente più grandi dei parassiti. Per spiegare tale fenomeno, si è tra l'altro supposto che la larva endofaga lucra anche il nettare prelevato dal partner, attaccandosi alla sua ingluvie. Ma probabilmente la spiegazione più semplice è che si tratti di un ingrossamento postmetamorfico, come accade ad esempio nei casi di viviparità adenotrofica. Poiché gli ospiti sono allo stadio immaginale, non si manifestano condizionamenti sul ritmo dello sviluppo larvale che pertanto è piuttosto rapido.

La superparassitizzazione è abbastanza frequente, sia ad opera della stessa che di diverse femmine; di norma però una sola larva riesce ad impuparsi (Schmid-Hempel R. e P., 1980). L'eliminazione dei coinquilini soprannumerari avviene nel corso della I età, per attacco diretto con gli acuminati uncini boccali (Schmid-Hempel R. e P., 1996) consentendo così il risparmio delle già esigue risorse trofiche offerte dalla vittima.

La larva matura si impupa nell'addome completamente svuotato della vittima, isorientandosi, o meno, con i resti della medesima. Da notare che in vari casi le operaie infestate, prima di morire, si infossano nel terreno procurando così, automaticamente, una ulteriore protezione al loro nemico (Müller, 1994). In questo modo viene trascorso l'inverno.

Per quanto noto, i Conopidi svolgono una sola generazione all'anno, in accordo con la durata annuale delle società degli Aculeati perseguiti. Le percentuali di parassitizzazione, calcolate sul numero di pupari formati, possono risultare tutt'altro che trascurabili. Nei suoi primi studi, la coppia Schmid-Hempel (1988)

ha rilevato, su 2 specie di Bombi, un tasso del 21,7 %. Va sottolineato che nell'ultimo decennio questi due Autori Svizzeri hanno apportato un notevole contributo alla conoscenza dell'etologia ed ecologia dei Conopidi infeudati agli Apoidei.

In conclusione, questo gruppo di entomofagi si segnala per la sua omogeneità comportamentale, per l'abilità nel perseguire in volo ospiti adulti assai pericolosi, per l'ancoramento di uova non incubate al tegumento dell'ospite mediante dispositivi morfologici speciali e non con materiali collanti, per le modalità di assunzione dell'ossigeno a livello dell'apparato tracheale del partner. Al pari di quasi tutti gli altri Ditteri parassitoidi, non hanno però potere discriminativo nella scelta dell'ospite nonostante siano tutti solitari.

Pyrgotidae

È un gruppo piuttosto ristretto, comprendente specie di cospicua taglia, diffuso in particolar modo nelle regioni calde; allo stadio di larva vive da parassitoide, solitario o, piuttosto raramente, gregario (fino ad una trentina di individui per vittima, secondo Clausen, 1940, al massimo 2 secondo Ferrar, 1987), di Scarabeidi adulti.

Le femmine prolificanti hanno costumi notturni, crepuscolari, o anche diurni, conformemente a quelli degli ospiti; sono provviste di ovopositore di sostituzione distalmente sclerificato ed appuntito nonchè di un forte processo impari acuminato e ricurvo nel 7° urosterno.

I cicli, abbastanza uniformi, possono essere così sintetizzati.

L'ovideposizione è effettuata nel corpo dell'ospite, già in volo o indotto "artatamente" a volare, approfittando delle membrane intersegmentali al dorso dell'addome che rimane scoperto, ovvero, per altre specie, nell'ospite immobile talora con inserzione dell'uovo nella apertura anale. Va rilevato che, a differenza della generalità dei Ditteri che depongono nel corpo dell'ospite, i Pirgotidi iniettano uova non incubate che impiegano poco meno di una settimana a schiudere.

Al pari dei Tachinidi nemici di Coleotteri adulti, le femmine parassitizzano in misura diversa i due sessi dell'ospite. Certe forme colpiscono in grande maggioranza i maschi, altre in prevalenza le femmine. Comunque se la specie ospite è minuta, la sex ratio del parassita si volge a favore dei maschi (Crocker et alii, 1996).

Lo sviluppo larvale, come accade per tutti gli antagonisti di forme adulte, è rapido e la morte del partner precoce. La respirazione avviene attraverso piccoli fori praticati nei sacchi aerei, o nei grossi tronchi tracheali dell'ospite, mediante processi sclerificati differenziati nel peritrema degli spiracoli posteriori.

L'impupamento ha luogo entro le spoglie della vittima, con pupario orientato in senso inverso rispetto a questa (Ferrar, 1987), ovvero sotto le sue elitre. L'ibernamento è sostenuto dalle pupe. Viene svolta una sola generazione annuale.

I Pirgotidi sono parassitoidi generalmente solitari e poco comuni, se non addirittura decisamente rari; pertanto rivestono una scarsa importanza come fattori limitanti degli Scarabeidi dannosi. In questi ultimi decenni sono stati ben poco studiati. I loro comportamenti, comunque, appaiono del tutto simili a quelli dei Tachinidi infeudati a questo tipo di ospiti.

Lonchaeidae

È una piccola famiglia costituita da minuti Acalitteri fitofagi s.l., in prevalenza fitosaprofagi, e con una esigua componente di forme coprofaghe e predatrici allo stato larvale. Fra queste ultime una specie assai nota è la *Lonchaea corticis* Taylor, largamente diffusa e spesso riportata in letteratura come distruttrice di Coleotteri, soprattutto Curculionidi infestanti le conifere ma anche di Scolitidi.

Le femmine depongono le uova nei pozzetti di nutrizione e di ovideposizione praticati dai suddetti xilofagi, talora direttamente sulle loro uova. Le larve si nutrono soprattutto a spese di pupe nonchè di stadi larvali, ma soltanto se in cattive condizioni e magari parassitizzati (Alfaro et alii, 1985). In carenza di vittime, si cibano anche dei loro escrementi, sebbene una prevalenza di siffatti materiali comporti un forte allungamento nei tempi di sviluppo (Harman e Wallace, 1971).

Ricerche successive hanno ridimensionato l'importanza di *L. corticis* quale forma predatrice, non solo in quanto automatica distruttrice, sebbene indiretta, di parassitoidi ma anche perchè le larve, durante i loro vagabondaggi nelle gallerie, non operano una effettiva scelta delle prede ma si nutrono a caso di quanto viene a portata degli uncini boccali, come ha concluso Hulme (1989) analizzando sperimentalmente il loro comportamento. Peraltro la possibilità di aggredire larve vitali è stata provata da Lawson et alii (1997) per una specie indeterminata di *Lonchaea* nei riguardi di certi Scolitidi.

Altre specie di *Lonchaea* Fall. hanno un regime dietetico zoonecrofago nell'accertata impossibilità di aggredire prede viventi (Kishi, 1972), mentre la grande maggioranza della cinquantina ed oltre di forme comprese in questo genere sono francamente fitofaghe ed alcune pure alquanto nocive.

Curiose sono poi le osservazioni di Dobson (1992) che sembrano indicare una decisa tendenza verso una sorta di cleptoparassitismo, ai danni dei ragni, da parte degli adulti di alcune specie. Simili fenomeni non sono per il vero rari in altri gruppi di Ditteri, sebbene non sia stato sicuramente accertato se trattasi di comportamenti specializzati ovvero semplicemente opportunistici.

Si è voluto ricordare questa famiglia perchè ci sembra che in essa si possano cogliere i tentativi verso la predazione che però, salvo qualche caso, non sembra ancora raggiunta nella sua pienezza.

Sciomyzidae

Questa famiglia, di media estensione, racchiude quasi esclusivamente importanti predatori e parassitoidi, nonchè forme saprofaghe, viventi a spese di Molluschi Gasteropodi, distribuiti sia negli ambienti acquatici (in questo caso, per quanto raramente, anche di Lamellibranchi) che in quelli terrestri. Certe larve si nutrono invece degli ammassi di uova delle stesse lumache, sui quali le femmine di norma ovidepongono (Berg e Knutson, 1978). Eccezionali sono poi le deroghe alla malacofagia con attacchi agli Oligocheti ed agli Isopodi (Rivosecchi, 1992). Alcune specie sono state prese in seria considerazione ai fini della lotta biologica contro ospiti intermedi e vettori di Trematodi parassiti dell'uomo e degli animali domestici.

Gli Sciomyzidi evolventisi ai danni di chiocciole si comportano, volendo

schematizzare, o come predatori, soprattutto nei riguardi di forme acquatiche, o come parassitoidi specialmente nei confronti di quelle terrestri, ovvero seguendo svariati modelli intermedi, in relazione al substrato trofico al momento disponibile e persino adottando tutte e tre le suddette modalità nell'ambito della medesima specie (Munari, 1988). Comunque essi sono in grado di sopraffare Gasteropodi attivi e vigorosi di mole varie volte superiore alla loro. Certe forme predatrici di grosse limacce sono capaci di immobilizzarle ed ucciderle mediante l'iniezione di neurotossine prodotte a livello delle ghiandole salivari (Berg e Knutson, 1978).

Le femmine dei predatori depongono le uova, in piccoli gruppi ordinati o no secondo le specie, sulla vegetazione rivierasca; le larvette rapidamente raggiungono l'acqua alla ricerca di Gasteropodi che in breve uccidono, lacerandone con gli appuntiti uncini boccali organi e tessuti, e che utilizzano solo in piccola parte, disdegnando un substrato che, con la morte, comincia subito ad alterarsi. Una sola larva può così distruggere fino ad alcune decine di questi molluschi (Vala e Gasc, 1990), ma più larve possono, almeno temporaneamente, banchettare assieme sullo stesso gasteropode (Berg, 1964; Barraclough, 1983). Esse dimostrano un'elevata polifagia, sfruttando le specie che di volta in volta incontrano. Sono, come del resto quelle parassite, metapneustiche in I età ed anfipneustiche in II e III età.

Si tratta in ogni caso di larve acquaiole, in quanto respirano aria atmosferica con gli stigmi posteriori affioranti in superficie, e protetti da lunghi ed esili processi arborescenti cosparsi di secreti idrofughi (Vala e Gasc, 1990) emessi dalle ghiandole perispiracolari. In molte specie il galleggiamento delle larve a livello dell'ultimo urite, unitamente alle prede che stanno divorando, è favorito dalla presenza di una bolla d'aria nel mesentero, che acquisiscono fin dalla I età (Barraclough, 1983) e che conservano ingerendo frequentemente aria (Berg e Knutson, 1978); peraltro esse, di tanto in tanto, fuoriescono dall'acqua per qualche tempo. Raggiunta la maturità, s'impupano in loco formando pupari morfologicamente idonei a galleggiare almeno con l'ultimo urite. Possono compiere da una ad oltre 3 generazioni all'anno.

I così detti parassitoidi attaccano invece Gasteropodi terrestri, o quanto meno forme che trascorrono periodi più o meno lunghi fuori dall'acqua; dimostrano una minore polifagia e talora sono addirittura oligofagi; a differenza dei predatori, finiscono con l'uccidere l'ospite solo dopo vari giorni che se ne sono impossessati.

Vi sono varie modalità comportamentali, da quelle più primitive, che poco differiscono dalla predazione, a quelle più evolute proprie dei tipici parassitoidi (Berg e Knutson, 1978). Le femmine delle forme più specializzate depongono le uova nelle vicinanze dell'ospite o addirittura sul guscio nella fossetta ombelicale (Rivosecchi, 1992), a volte anche in numero notevole sebbene in una lumaca di solito possa terminare lo sviluppo una sola larva. Del resto esse non hanno potere discriminativo, deponendo anche su individui già parassitizzati, come del resto fanno tutte, o quasi, le femmine dei Ditteri parassitoidi. Le larve, dopo essere penetrate completamente nel corpo della lumaca, finiscono poi con l'espore gli spiracoli posteriori in superficie per potere respirare e portano a morte la vittima soltanto dopo essere pervenute in III età (Foote, 1973). L'impupamento avviene nella conchiglia, in modo che la calotta cefalica sia rivolta verso la sua apertura.

Per il vero, certe forme meno specializzate possono manifestare fenomeni di superparassitismo; se però il livello di superparassitizzazione è stato eccessivo, le larve in corso di sviluppo che sono in esubero abbandonano la vittima per cercarne un'altra nella quale completare l'accrescimento (Vala e Ghamizi, 1992). Merita attirare l'attenzione su un simile comportamento "pacifico" giacchè, generalmente, negli altri Ditteri, in caso di superparassitizzazione, gli individui soprannumerari restano uccisi nella competizione. Peraltro certi Sciomizidi solitari seguono la regola generale sopprimendo i concorrenti.

Nelle forme non specializzate la contaminazione è indiretta; le uova sono abbandonate sulla vegetazione e le larve neonate restano in attesa del passaggio di un possibile ospite, stazionando in posizione eretta, ovvero lo ricercano a caso avvertendone la presenza solo quando ne vengono a diretto contatto. Le larve, al pari di quelle strettamente predatrici, uccidono precocemente gli ospiti quando ancora si trovano in II età. La polifagia è elevata ed inoltre una sola larva, nel corso dello sviluppo, può distruggere 3-4 lumache (Berg e Knutson, 1978). Comunque il passaggio tra le forme specializzate e quelle che non lo sono è continuo, così come lo è tra queste ultime e le forme predatrici.

Diventute mature, le larve si impupano entro la conchiglia vuota originando, di conseguenza, pupari tendenzialmente spiralati, oppure, nel caso di parassitizzazione indiretta e di forme meno specializzate, nel terreno, dando origine a pupari di forma standard. L'inverno è spesso trascorso allo stato di pupa.

Considerando i cicli della famiglia nel suo complesso, il numero delle generazioni varia da 1 a 5 e l'ibernamento può essere sostenuto da tutti gli stadi, da uovo embrionato fino ad adulto compreso.

Dopo i numerosi lavori di C.O. Berg negli anni cinquanta (culminanti in una sostanziosa sintesi sulla biologia: Berg, 1978) e quelli di L.V. Knutson negli anni sessanta, un notevole contributo alla conoscenza bio-etologica, oltre che sistematica, di questi ditteri è stato apportato da J.-C. Vala nell'ultimo decennio. Nel complesso è la famiglia di antagonisti di invertebrati non insetti più studiata.

Gli Sciomizidi, tra tutti i Ditteri malacofagi, sono quelli di gran lunga più importanti ai fini del contenimento di questi Gasteropodi. Rispetto ai Ditteri entomofagi parassiti, presentano ben pochi punti in comune, in relazione alla estrema variabilità dei loro comportamenti ed anche perchè incommensurabile è la distanza sistematica tra le due categorie di ospiti. Comunque, con riferimento alle specie che vengono assimilate ai parassitoidi, va rilevato che la contaminazione può essere, secondo la specie, diretta o indiretta, ma che sovente dopo qualche giorno l'ospite soccombe, cosicchè la larva, che si trova ancora alla II età, si comporta precocemente da zoosaprofaga, senza avere instaurato un rapporto parassitario col mollusco nemmeno lontanamente paragonabile a quello intercorrente tra i Ditteri e le loro vittime Insetti, od anche appartenenti ad altre classi di Artropodi.

Del resto altresì le varie forme associate coi Gasteropodi, disseminate in altre 6 famiglie di Ditteri (cfr. Baronio, 1974), riescono, salvo qualche calliforide e sarcofagide, a condurre una vita da parassitoide simile a quella propria degli insetti entomofagi. Va aggiunto che i Gasteropodi rappresentano un vasto substrato trofico particolarmente appetito dai Ditteri; basti considerare che nella Asia sud-

orientale, Beaver (1986 e 1987) ha trovato ben 33 specie, appartenenti ad una decina di famiglie, svilupparsi come semplici saprofagi su una singola forma, l'*Achatina fulica* Bowdich.

Phaeomyiidae

È una famiglia modestissima, comprendente un solo genere, istituita di recente elevando a questo rango la sottofamiglia Phaeomyiinae, già facente parte degli Sciomizidi.

Si tratta di forme oligofaghe parassite di Miriapodi, in particolare di Diplopodi Iulidi, la cui biologia è stata ampiamente studiata da Bailey (1989) e la morfologia degli stadi preimmaginali illustrata da Vala et alii (1990).

Le femmine, a costumi tipicamente diurni, depongono uova macrotipiche sugli ospiti verso il crepuscolo, quando essi cominciano ad entrare in circolazione, ignorando quasi del tutto gli individui acciambellati. Le uova vengono incollate (con secreti materni secondo Vala et alii, 1990), in larghissima maggioranza sui primi 6-7 segmenti. Non poche sono distrutte da altri individui della colonia, e varie larvette vaganti sull'ospite eliminate dal medesimo. Le larve neonate migrano infatti verso il cranio e penetrano nel corpo del diplopode perforando lateralmente la membrana del collo, che è l'unica area idonea a questo scopo. Introdottesi, mantengono gli spiracoli posteriori esternamente alla ferita, inducendo così la formazione di un tubo respiratorio tegumentale primario. Se l'ospite compie una muta, il sifone si spezza e la giovane larva soccombe, con ogni verosimiglianza, per asfissia. L'imbutto viene comunque abbandonato nel III stadio, quando la larva procede in direzione caudale consumando progressivamente il denso liquame originato dal disfacimento dei visceri.

L'impupamento ha luogo all'interno delle spoglie della vittima. L'inverno viene superato allo stadio di pupa. La specie è monovoltina e può talora comportarsi come parassita gregario, limitatamente alla formazione di due soli pupari per ospite. È allo studio lo sfruttamento di questo antagonista contro forme sinantropiche di millepiedi importate dalla Europa in Australia.

Si è voluto riassumere la biologia di questi ditteri per la somiglianza veramente straordinaria, esclusa l'appartenenza sistematica dell'ospite, con quella dei Tachinidi, famiglia sistematicamente assai lontana da questi Acalitteri. In particolare meritano di essere sottolineati: a) l'incollamento dell'uovo macrotipico sul corpo dell'ospite, b) l'esclusione dall'attacco delle forme immobili, c) l'utilizzazione di imbuti respiratori primari. Alquanto singolare è invece la migrazione delle larve neosgusciate verso l'unica ristretta area che consente la loro penetrazione nella vittima.

Va peraltro segnalato che i millepiedi contano parassitoidi anche in altre famiglie di Ditteri quali, ad esempio, Foridi e Sarcofagidi.

Chamaemyiidae

È una modesta famiglia di piccolissimi Ditteri, nella quale prevale il grande genere *Leucopis* s.l. Le larve sono predatrici di Omotteri Sternorinchi, principalmente di Afidi e Coccidi. Quelle nemiche di Afidi sono spesso polifaghe, potendo aggredire anche una settantina di specie di questi fitomizi (Tanasijschuk, 1996).

Ciascuna larva, nonostante le sue ridotte dimensioni, può distruggere, durante l'accrescimento, quasi un centinaio di individui (Gaimari e Turner, 1996 a). In I età possono cibarsi anche di uova.

Le larve, alquanto bernoccolute, si spostano sulle foglie con una tecnica simile a quella delle larve pure afidifaghe, ma di mole ben maggiore, dei Sirfidi, aderendo al lembo con gli ultimi uriti mediante un particolare secreto. Al pari di quelle, e nonostante le infime dimensioni (circa 5 mm in lunghezza verso la maturità), sollevano in alto le prede che hanno ghermito. D'altro canto, proprio grazie alla piccola taglia ed ai movimenti assai lenti, riescono a sfuggire all'attenzione delle formiche di guardia alle colonie (MacLean, 1992). Raggiunta la maturità si impupano in loco, restando fissate al supporto grazie ad una cospicua goccia caudale del suddetto secreto (Raspi, 1983).

Per il vero, vi sono anche specie le cui larve vivono protette all'interno delle galle indotte dagli Afidi; le femmine depongono le uova accanto al cecidio mentre le larve neonate ne perforano le pareti per penetrare al suo interno (Ferrar, 1987). Altre abitano in quelle dei Cecidomiidi ove forse, secondo Oldroyd (1964), potrebbero svilupparsi come parassitoidi a spese dell'agente galligeno. Gli adulti, più che frequentare i fiori, si nutrono di melata di cui sollecitano l'emissione stimolando gli afidi coi tarsi delle zampe anteriori (MacLean, 1992). Le femmine depongono le uova a stretto contatto con le colonie dei suddetti omotteri, o addirittura in seno alle medesime, in gruppetti di una decina di elementi al massimo (Sluss e Foote, 1973).

Com'è norma per i predatori di questi Rincoti, possono svolgersi, nel corso dell'anno, numerose generazioni. Nei climi temperati l'inverno viene di solito trascorso allo stato di pupa. Alcune specie sono utilizzate in programmi di lotta biologica seguendo il metodo inoculativo (Ferrar, 1987; Greathead, 1995; Tanasijtshuk, 1996). Gaimari e Turner (1996 b) hanno infatti messo a punto tecniche per l'allevamento massale di alcune specie di *Leucopis*.

Largamente attaccati sono anche i Coccidi. Le femmine di certe specie depongono singole uova sotto, o addirittura entro, gli ovisacchi. La larva consuma tutte le uova contenutevi e si impupa all'interno del medesimo. Il numero di larve che possono svilupparsi in tali involucri varia da 1 a 4, in relazione al numero di uova presenti (rispettivamente da circa 500 a 2000), secondo le specie predate (Raspi e Bertolini, 1993). In questi casi, il comportamento dell'entomofago può essere assimilato a quello di certi "parassitoidi" evolventisi entro le ooteche, considerando queste strutture quali ospiti unitari e tenuto conto che le femmine dell'entomofago collocano la prole a ridosso delle vittime, e non genericamente nell'ambiente com'è costume dei predatori tipici.

Va aggiunto che certe forme coccidifaghe possono predare le femmine preovigere nonchè stadi giovanili. La larva neonata sale sul dorso della pseudococcina che la veicola fino a quando non rimane esautorata dall'attività trofica dell'antagonista che, attraverso un minutissimo forellino praticato nel tegumento dorsale, ne succhia gli umori. In II e III età attacca l'intera colonia, ivi compresa la capostipite. L'impupamento avviene nella massa amorfa costituita dai resti delle vittime e dai secreti cerosi (Sluss e Foote, 1971).

Braulidae

Questa curiosa minima famiglia è rappresentata da due soli generi, comprendenti in tutto 3 specie (Morse, 1987), di minutissima taglia (circa 1 mm in lunghezza) e dall'aspetto vagamente somigliante a quello degli Acari per la forma subrotondeggiante e piatta.

Gli adulti, atteri ed involuti ma provvisti di robuste zampe e con tegumenti fortemente sclerificati, vivono da epizoi sul dorso degli Apidi adulti (quasi esclusivamente operaie e regine), non come parassiti bensì da commensali. Essi infatti si nutrono a spese di miele rigurgitato dagli ospiti senza recare loro danno, a parte una certa molestia in funzione del loro numero che può essere anche molto elevato. Di solito sostano nel profondo solco tra torace ed addome dell'ospite, per portarsi sul suo capo, in corrispondenza dell'apparato boccale, quando intendono nutrirsi. La presa su ospiti tanto irrequieti è garantita dalla straordinaria struttura a pettine arcuato differenziata nei pretarsi, idonea per un saldo ancoramento ai peli ramificati delle api.

Le uova sono deposte sui favi e le larve si nutrono, oltre che di miele e di polline nelle celle alberganti i legittimi proprietari, anche dei relativi opercoli di cera nei quali scavano esilissime gallerie. Le larve assomigliano a quelle dei Camemiidi e, nonostante le ridottissime dimensioni degli adulti, passano ugualmente attraverso 3 stadi.

Alle medie latitudini la *Braula coeca* L., che è la forma più diffusa e più nota, compie di solito una sola generazione all'anno con ibernamento allo stato adulto nell'alveare.

Pur non racchiudendo dei veri antagonisti nei riguardi dei loro ospiti, la famiglia viene qui ricordata per i suoi singolari costumi e l'aspetto di tipici epizoi propri degli adulti.

Drosophilidae

Anche nell'ambito di questa famiglia, costituita da numerosissime minuscole forme e ben nota per la sua generale predilezione verso i substrati, soprattutto vegetali, in fermentazione, nonchè per il larghissimo impiego nella sperimentazione in genetica, una modesta frazione si è orientata verso l'entomofagia sia come predatori, più comunemente, che come parassiti, in ogni caso esercitata negli stadi larvali.

Le forme predatrici attaccano soprattutto Rincoti Omotteri Sternorinchi in tutti gli stadi, e così pure le poche ritenute parassite, anche se il loro status non è sicuramente accertato, visto altresì il comportamento ectofago. Insolito è il caso di *Cladochaeta inversa*, le cui larve vivono entro le masse spumose che ricoprono le ninfe dei Cercopidi, nutrendosi di tali liquidi e di tanto in tanto prelevando emolinfa da queste ultime. Thompson e Mohd-Saleh (1995) hanno definito siffatto drosofilide come "parassita intermittente". Infine altre specie con larve acquatiche predano uova e giovani larve di Simuliidi e di Chironomidi (Ferrar, 1987).

Questo gruppo viene citato non per la sua importanza, che è del tutto marginale, nell'ambito della zoofagia, bensì per sottolineare ulteriormente come l'entomofagia, in questa o quella forma, faccia capolino anche nelle famiglie di Ditteri più insospettabili a questo riguardo.

Chloropidae

Sono dei minuscoli cicloraffi acalitteri, nerastri, in grande maggioranza fitofagi, con larve minatrici e talora galligene; nel complesso, però, hanno regimi dietetici assai vari, comportandosi anche come saprofagi e detritifagi. Certe specie sono poi note per formare grandi sciami che arrecano disturbo agli animali, trasmettendo anche malattie agli occhi ed alla pelle. Di inverno in Europa si possono trovare riuniti a milioni nelle case, in stato di quiescenza, nelle stanze disabitate (D'Aguilar, 1946).

Le larve di alcune forme, comprese in questa famiglia di media estensione, sono francamente predatrici di Afidi, anche ipogei, e, a quanto pare, di Lepidotteri; quelle di altre specie si evolvono nelle ooteche dei Mantodei ovvero negli ovisacchi dei Ragni. Recentemente sono state descritte forme le cui larve si sviluppano, anche gregariamente, nelle ooteche degli Ortotteri ove trascorrono l'inverno come pupe (Dysart, 1991). Per le specie nemiche di ooteche, la loro collocazione nella categoria dei predatori è, al solito, abbastanza discutibile, dato che il contenitore con le uova può essere considerato, sotto certi aspetti, come una "vittima" unitaria. Comunque, in tali situazioni, i rapporti di simbiosi non possono essere altro che rudimentali.

Vi sarebbero però anche dei veri parassitoidi, dato che D'Aguilar (1946) cita, senza peraltro fornire dettagli esplicativi, una specie endofaga in larve di Lepidotteri Tortricidi. Più circostanziate sono le notizie fornite al riguardo da Colless e Whittle (1977) che hanno osservato due casi di vero endoparassitoidismo, uno a carico di larve di microlepidotteri e l'altro ai danni di uova di Crisomelidi. Quest'ultimo reperto è davvero eccezionale giacchè, da ciascuno uovo, fuoriesce una larva matura del dittero, proprio come accade fra i classici Terebranti oofagi quali i Tricogrammatidi.

Non mancano poi forme cleptoparassite di ragni che tessono tele (Aldrich e Barros, 1995), ovvero che cacciano liberamente sul terreno (Clark e Blom, 1993) e addirittura alcune che attaccano direttamente stadi giovanili di questi Aracnidi (Asquith e Adamski, 1989) ed altre ancora che si comportano come veri parassiti sottocutanei negli Anfibi Anuri (Colless e Whittle, 1977).

Altre specie, infine, sono eterofaghe agendo ad un tempo come fitosaprofaghe e predatrici; viene così sottolineato ancora una volta l'estrema variabilità, anche individuale, nei costumi dietetici delle larve nella grande maggioranza delle famiglie dei Ditteri.

Milichiidae

Questo esiguo gruppo di minuscoli ditterini si segnala per i caratteristici fenomeni di foresia praticati da certi adulti, i quali invece di frequentare i fiori, al pari della maggioranza dei confamiliari, vivono da commensali sul corpo di robusti predatori, in quanto incapaci di catturare le prede di cui pure si nutrono. Così si trovano spesso associati a Ditteri Asilidi, a Rincoti ematofagi e persino a Ragni (Landon e Gaylor, 1987). In quest'ultimo caso si comportano da "cleptopredatori", nutrendosi delle prede impigliatesi nelle ragnatele (Aldrich e Barros, 1995). Forme diverse possono banchettare sugli stessi Eterotteri attratte in gruppo dai caratteristici secreti difensivi da questi emessi (Eisner et alii, 1991).

Certe specie, poi, inducono rigurgiti nelle operaie delle formiche, sfruttando così i fenomeni di trofallassi propri degli insetti sociali.

Le larve sono in grande maggioranza saprofaghe e coprofaghe del tutto generiche, con forme che vivono, in qualità di spazzini, nei nidi di alcune formiche o di uccelli dimostrando però, in tal caso, una certa specificità.

Non hanno importanza ai fini della presente trattazione ma si è voluto ugualmente citarli per i curiosi comportamenti, da mancati predatori, propri degli adulti.

Cryptochaetidae

È una famiglia minima, formata dal solo genere *Cryptochaetum* Rond. con una decina di specie. Essa è stata istituita separando questo genere dagli Agromizidi (ditteri a larve tipicamente minatrici di foglie), a causa dei suoi straordinari comportamenti. Si tratta infatti di minuscoli acalitteri, eccezionali biologicamente per essere gli unici rappresentanti dell'ordine che vivono, come parassitoidi, in Rincoti Coccoidei e morfologicamente per la singolare struttura delle loro "bi-caudate" larve endofaghe.

Queste presentano infatti, fin dalla I età, una doppia coda tubolare che si estende straordinariamente durante l'accrescimento, fino a raggiungere, nel III stadio, una lunghezza pari a 3-4 volte quella della larva in *C. iceryae* (Williston) e fino ad una decina di volte in altre specie. Queste strutture, assimilabili alle branchie tracheali delle forme acquatiche per l'eccezionale ricchezza di simili ramificazioni, coesistono tuttavia, almeno in ultima età, con gli stigmi sia anteriori che posteriori. Va poi osservato che esse non trovano riscontro nel mondo dei parassitoidi. Infatti nei Ditteri in particolare, le larve apneustiche di I età, e talora anche di seconda, per favorire gli scambi respiratori con l'emolinfa dell'ospite si limitano ad avere tegumenti in toto o in determinati territori, quali la vescicola anale fortemente ingrossata, insolitamente esili.

Atipico è pure lo scheletro cefalo-faringeo che, almeno in certe forme ed in certi stadi, appare più o meno rudimentale (Thorpe, 1930). Alcuni Autori, anche recenti (Thorarinsson, 1990), ritengono che l'accrescimento avvenga attraverso 4 stadi larvali (anzichè i soliti tre dei Ciclorrafi), con larve di I età vagamente simili a quelle protopode di certi Imenotteri Terebranti, anche a causa della loro imperfetta differenziazione anatomica che le obbliga a nutrirsi ed a respirare per via tegumentale (embryo-larvae di Thorpe, 1930).

Le uova sono introdotte nel corpo dell'ospite, preferibilmente negli stadi avanzati, previa perforazione del tegumento mediante un ovopositore di sostituzione sclerificato. Infatti se gli ospiti sono troppo piccoli, le larve endofaghe non riescono a terminare lo sviluppo. Queste in I e II età sono libere nell'emocele. Nell'ultima sono anfipneustiche con strutture stigmatiche posteriori provviste di vistosi uncini che, in fasi avanzate dell'accrescimento, vengono fatti sporgere nell'ovisacco dell'ospite, come pure quelli anteriori con lobi parimenti appuntiti; si passa così dalla respirazione mediante branchie tracheali all'assunzione di ossigeno atmosferico (Keilin, 1944).

Sono parassitoidi gregari o solitari secondo le specie, tutti infeudati alle Margarodinae. Per i primi il numero degli individui per ospite aumenta con le

dimensioni di quest'ultimo: in *Icerya purchasi* Mask. da 1-4, se le femmine attaccano il III stadio, fino ad oltre una decina se ovidepongono negli adulti.

L'impupamento avviene di solito entro le spoglie delle vittime, con pupari isorientati rispetto alle medesime.

Il numero delle generazioni annuali varia da specie a specie e secondo le condizioni ambientali: da una soltanto a mezza dozzina ed oltre. Vi è, per di più, la possibilità che vengano svolte 2 generazioni su una sola dell'ospite. Questo fatto, congiuntamente al fallimento della simbiosi in ospiti troppo piccoli, indica che non vi è correlazione fisiologica tra i due simbionti; l'antagonista è dunque un idiobionte anche se dotato di una notevole specificità parassitaria.

Utilizzati con successo nella lotta biologica, fin dagli inizi di questo secolo, anche per la loro effettiva o tendenziale monofagia, ed ancora oggi introdotti in nuove regioni (Mendel e Blumberg, 1991), la loro biologia è stata ampiamente studiata da vari Autori anche in tempi relativamente recenti (cfr. Quezada e De Bach, 1973).

Concludendo è, questa, una famiglia di parassitoidi, assai scarna sì, ma del tutto fuori serie sia dal punto di vista morfologico, per la struttura delle larve, sia da quello etologico con riferimento agli adulti che ricercano Coccoidei, disdegnati da tutti i parassitoidi Ditteri, ad esclusione di certi Foridi, e per di più ospiti statici.

Anthomyiidae

È un vasto gruppo con adulti di modeste dimensioni e di aspetto più o meno simile a quello dei Muscidi. I costumi sono estremamente eterogenei, e spesso assai vari pure nell'ambito dello stesso genere e persino della medesima specie, anche in relazione alla vita ipogea condotta da molte larve.

Certi adulti si comportano da predatori polifagi, pungendo e succhiando l'emolfinza di altri insetti, tra cui forme immaginali degli stessi ditteri, che catturano in volo. Alcuni (*Coenosia* spp.) vengono distribuiti, e se ne preconizza un impiego più diffuso, nelle serre per combattere gli Aleirodidi, mentre le loro larve vivono nel terreno a spese di piccoli invertebrati nonchè di detriti organici.

Le larve hanno i regimi dietetici più disparati. Non poche sono fitofaghe e assai nocive a colture erbacee e perfino a funghi, altre sono fitosaprofaghe o zoonecrofaghe o coprofaghe ed occasionalmente, ovvero obbligatoriamente nelle fasi finali dell'accrescimento, carnivore; alcune vivono nei nidi degli Uccelli; molte altre, infine, sono esclusivamente predatrici polifaghe ai danni di larve ipogee nonchè di vermi di terra, come *Coenosia tigrina* (F.) i cui adulti, dal loro canto, attaccano in volo forme immaginali, oltre che di Aleirodidi, di ditteri minatori fogliari più piccoli, o anche della loro stessa mole, con i quali cadono a terra per meglio infiggere la prefaringe nel loro corpo (Morris e Cloutier, 1987; Drummond et alii, 1989) ovvero lederne il tegumento alla base dell'addome come fa *C. attenuata* Stein (Colombo e Eördegh, 1991). La predazione è esercitata da entrambi i sessi, anche se nei maschi è meno intensa, come di solito accade e non solo tra i Ditteri.

Tra le forme predatrici allo stato larvale, sono, poi, note quelle che si evolvono, fra l'altro, nelle ooteche degli Ortoteri Celiferi, quali *Muscina* R.D. e *Fannia* R.D. (Grandi, 1951), spesso in gruppi di varie decine entro la stessa capsula. Che si

tratti di predazione è sottolineato dal fatto che le femmine depongono nelle vicinanze e non nell'ooteca, ma soprattutto dal fatto che le larve gregarie si trasferiscono facilmente in nuovi cannelli, qualora uno solo non sia sufficiente a garantire il raggiungimento della maturità.

Le larve di altre specie predano insetti viventi nell'acqua. Assai specializzate sono quelle di certe *Phaonia* R.D. che, provviste di vistosi pseudopodi pluriuncinati nel II-VIII urosterno, possono uccidere larve di Culicidi in numero assai superiore alle proprie necessità. Quelle di *P. signata* (Meig.) predano invece larve di Tipulidi affondate nel terreno (Griffiths et alii, 1984) e quelle di *P. trimaculata* Bouché larve di Curculionidi pure nel suolo (Ciampolini, 1960). Ve ne sono anche di cleptoparassite, come tutte le *Leucophora* R.D. che si sviluppano nei nidi di Apoidei solitari (Volkart, 1987). Le femmine del dittero, per localizzare i nidi dell'imenottero, volano appresso le legittime proprietarie dirette a rifornirli (Paxton et alii, 1996).

Non mancano infine specie francamente parassitoidi evolventisi sia a spese di larve di Lepidotteri che di ninfe di Ortotteri. Fra queste ultime va ricordata, per l'alta specializzazione, l'*Acridomyia sacharovi* Stack. Le femmine praticano l'host feeding, attività questa del tutto eccezionale tra i Ditteri, ed inoltre approfittano delle punture di nutrizione per iniettare le uova all'interno dell'ospite. Il superparassitismo è la regola; se il carico è eccessivo, raggiungendo talora un centinaio di larve coinquiline (Corbel, 1967), una parte di queste soccombe; se invece è modesto il celifero può addirittura sopravvivere all'esodo dell'antagonista. Le larve vivono liberamente nell'emocoele, di preferenza nell'addome ove si nota una atrofia molto spinta dei sacchi aerei (Arnoux e Remaudière, 1946); ciò fa supporre che esse assumano, di tanto in tanto, l'aria a questo livello.

Similmente si comporta l'*Acyglossa pollinosa* Vill. le cui femmine perforano, con i forti processi sclerificati presenti medialmente nei labelli dell'apparato boccale, il tegumento a livello di una membrana intersegmentale dell'addome di neanidi di Ensiferi, e quindi, rigiratesi, si avvalgono della goccia di emolinfa fuoriuscita per localizzare, con l'ovopositore, la ferita nella quale introducono mediamente una decina di uova (Leonide, 1963a; Leonide 1969). Queste schiudono dopo circa mezza giornata e le larve, così sembra, vivono libere nel lacunoma dell'ospite, in tutti e tre gli stadi, senza portarlo a morte. Come si vede, la biologia di questi "muscidi" entomobi è alquanto simile a quella dei Tachinidi.

In definitiva, dunque, la famiglia è in grado di condurre con successo i più svariati modi di vita, dimostrando le eccezionali capacità di adattamento proprie delle larve dei Ciclorrafi, anche nei riguardi dell'entomofagia.

Va aggiunto che pure i Muscidi, dai quali gli Antomiidi sono stati separati come famiglia a sè stante, hanno costumi somiglianti quando se ne tolga la tendenza verso la fitofagia s.s. Essi includono infatti, tra le altre, specie predatrici, facoltative od obbligate, allo stato immaginale ovvero in quello di larva, di Insetti o altri Invertebrati, nonché parassitoidi di Miriapodi ed agenti di miasi nei Vertebrati (Huckett e Vockerth, 1987).

Calliphoridae

Anche la biologia di questa famiglia è assai varia, sebbene ne resti coinvolto solo il regno animale. La grande maggioranza si sviluppa a spese di carogne di

Vertebrati appena morti, ed infatti i Calliforidi (assieme ai Sarcofagidi) rappresentano le forme di gran lunga prevalenti nella ditterofauna necrofaga (So e Dudgeon, 1989); tuttavia vi sono diverse specie che attaccano animali vivi, sia Vertebrati soprattutto omeotermi (determinando miasi, oppure comportandosi, sempre da larva, come ematofaghe perfino sull'uomo) che Invertebrati.

Certi adulti (gen. *Bengalia* R.D.) sono predatori di insetti in stadi immaginali e preimmaginali. Le larve di altre specie (gen. *Stomorhina* Rond.) si evolvono nelle ooteche degli Ortotteri. In tale caso le femmine, che seguono in volo gli sciami migranti delle cavallette, depongono le uova in gruppi, anche assai numerosi, non genericamente nell'ambiente, com'è costume dei predatori, bensì sull'opercolo ancora molle dei cannelli neoformati e pertanto facilmente perforabile da parte delle larvette neonate. Le larve, che sono gregarie, sono spesso costrette a disperdersi alla ricerca di altre ooteche in cui completare l'accrescimento. Va ulteriormente sottolineata l'eccezionale cura posta dalle femmine di questi predatori nella ovideposizione; esse, infatti, dapprima scavano il terreno con le zampe anteriori, per giungere in prossimità delle uova contenute nel cannello, poi, una volta ovideposto, livellano la terra smossa servendosi delle zampe posteriori (Greathead et alii, 1962).

Le forme parassite di invertebrati solo raramente aggrediscono gli insetti. Così le Polleniinae col genere *Pollenia* R.D. sono, in Europa, nemiche, spiccatamente oligofaghe e di norma solitarie, di Anellidi Oligocheti terrestri. Le femmine depongono le uova isolatamente nelle screpolature del terreno, "accertandosi" della presenza dell'ospite nelle immediate vicinanze; pertanto la loro fecondità è abbastanza modesta, in media circa 350 uova (Tawfik e El-Husseini, 1972), per parassitoidi che ricorrono a tecniche di contaminazione indiretta. Le larvette neonate, approfittando degli interstizi del terreno, raggiungono a caso l'ospite nel quale penetrano sfruttandone le aperture naturali o, più spesso, perforando le pareti del corpo. Per certe specie, l'ibernamento è sostenuto dagli adulti (Yahnke e George, 1972) che spesso, durante l'autunno, si radunano in massa nelle parti più tranquille degli edifici (Thomson e Davis, 1973); per altre, invece, l'inverno è trascorso dalle larve di I età nel celoma, a livello dei segmenti genitali e rivestite da una guaina formata dagli emociti dell'ospite.

In primavera le larvette migrano in direzione del prostomio ove mettono gli stigmi posteriori in comunicazione con l'esterno, dopo avere praticato un pertugio nelle pareti del corpo dell'ospite, garantendosi così il rifornimento di aria (Keilin, 1944). In altri casi il foro è primario, nel senso che la larva neonata non penetra per intero ma lascia sporgere all'esterno l'ultimo urite, diversamente essa soccomberebbe. Se nell'area invasa il lombrico si altera, la larvetta fuoriesce per ripenetrare in altra parte ovvero in un individuo vicino; l'intervallo di tempo, compreso tra le due introduzioni, può allungarsi sensibilmente con l'età delle larve (Thomson e Davies, 1973). Va rilevato che simili comportamenti, implicanti un temporaneo allontanamento dell'endofago dall'ospite, sono davvero eccezionali nell'ambito del parassitoidismo. Comunque non si forma un vero e proprio tubo respiratorio, forse a causa della morte precoce dell'ospite e dei trasferimenti successivi dell'endofago entro lo stesso o verso altri ospiti (Thomson e Davis, 1974). In ogni caso, però, anche le larve di II e III età mantengono gli stigmi

posteriori in superficie, restando ancorate al foro grazie alle fascie di lunghe spinule differenziate nei due ultimi uriti, che, essendo rivolte cefalicamente, impediscono lo slittamento entro il corpo del lombrico.

Vengono generalmente compiute da 1 a 4 generazioni annuali, secondo la specie e le località (Yahnke e George, 1972). Davvero curiosa è poi la possibilità che hanno i lombrichi di autodisinfestarsi tramite fenomeni di autotomia a livello dei segmenti alberganti l'antagonista (Thompson e Davis, 1974).

Recentemente una specie indeterminata di *Pollenia* è stata segnalata quale parassita solitario dell'ape domestica. La larva giovane vive dapprima nel torace ma poi si trasferisce nell'addome; infine il pupario si forma fuori dai resti della vittima (Ibrahim, 1984).

Tra le Calliphorinae le *Onesia* R. D., diffuse in Australia e pure nemiche di lombrichi, si comportano similmente ma le femmine sono ovovivipare, come la generalità dei parassitoidi che depongono negli ambienti in cui vivono gli ospiti.

Il genere *Melinda* R.-D. è associato invece ai Gasteropodi terrestri. Le femmine hanno adottato tecniche di contaminazione diretta, deponendo le uova nella cavità del mantello. Le larve, penetrate nel "rene", si assicurano il rifornimento di ossigeno lasciando sporgere l'ultimo urite nel "polmone"; passate in II e III età pongono addirittura gli stigmi posteriori in corrispondenza del pneumostoma, venendo così a diretto contatto con l'aria atmosferica (Keilin, 1944). L'ospite muore poco dopo che l'antagonista è entrato in III età. L'impupamento avviene nel terreno.

Pure malacofaghe sono le Ameniinae, sottofamiglia di volta in volta inclusa tra i Tachinidi od i Sarcofagidi ma ora ritenuta come facente parte dei Calliforidi. Le femmine, a bassa fecondità, sono macrolarvipare, partoriscono cioè larve già passate in II età ed incubate, una per volta, entro un piccolo utero (Ferrar, 1976). Tale tipo di viviparità è eccezionale, ma è stato riscontrato, sia pure in forma attenuata, e nell'ambito di un apparato genitale completamente diverso, anche nei Tachinidi (Mellini e Gardenghi, 1994).

Per un approfondito studio della morfologia e della tassonomia degli stadi preimmaginali dei Calliforidi, e relativi confronti con i Sarcofagidi e i Tachinidi, si consulti la voluminosa tesi di Erzinclioglu (1984).

I Calliforidi sono dunque legati in tante maniere al mondo animale che ne resta coinvolto in tutti i principali raggruppamenti e secondo le modalità più varie. Per quanto riguarda i rapporti con gli Invertebrati, va evidenziato come il comportamento delle forme nemiche di Anellidi e di Molluschi tenda ad assomigliare a quello dei Tachinidi infeudati agli Insetti.

Sarcophagidae

È, accanto alla precedente, una grande famiglia a comportamenti assai vari, anche se tutti parimenti compresi nell'ambito della zoofagia.s.l. A differenza dei Calliforidi le cui femmine sono, escluse le Ameniine, tutte ovipare, quelle dei Sarcofagidi sono tutte vivipare. Predominano le forme zoonecrofaghe e zoosaprofaghe, sia di Vertebrati che di Invertebrati, nonchè predatori e parassitoidi entomofagi; non mancano poi specie che si evolvono come parassitoidi di altri Artropodi, quali ragni, scorpioni e miriapodi, e di altri Invertebrati, quali lumache e lombrichi,

ed infine veri parassiti, obbligati o facoltativi, determinatori di miasi nei Vertebrati. Se però questi ultimi sono piccoli ed i livelli di infestazione elevati, essi possono soccombere, come hanno rilevato, ad esempio, Dial e Roughgarden (1996) nei riguardi di certe lucertole, che si badi bene sono insettivore. Ciò conferma, ancora una volta, l'importanza del rapporto megetico tra i due simbiotici nel qualificare il tipo di attività svolto dall'antagonista.

Già dai primi anni di questo secolo, Aldrich (1915) aveva evidenziato l'estrema polifagia nell'ambito animale, sia di gruppo che individuale, di questa entità sistematica che non risparmia neppure l'uomo. Le larve, poi, come nella generalità dei Ciclorrafi, sono dotate di una eccezionale forza muscolare che, unita alla forma tendenzialmente subconica e alla elasticità dei tegumenti, consente loro di penetrare, a viva forza, nei substrati trofici più disparati. La bibliografia concernente questa famiglia, come del resto quella precedente, è particolarmente copiosa.

Tra le forme predatrici, ben note sono quelle che si sviluppano nei cannelli degli Ortotteri nonchè quelle le cui larve aggrediscono in serie bruchi e pupe di Lepidotteri; meno conosciute sono invece le specie che si sviluppano nei sacchi ovigeri dei ragni (Cantrell, 1986). Va rilevato che certe femmine a bassa fecondità (circa una cinquantina di uova, in media) larvidepongono direttamente sulle prede (Kuhlmann, 1995) proprio come fanno vari confamiliari parassitoidi. Dall'altro lato è bene precisare che non pochi predatori, come del resto non pochi parassitoidi facenti parte di questa famiglia, sono tali solo occasionalmente.

Tra i parassitoidi emergono le forme che attaccano ninfe e adulti di Ortotteri e Mantodei (Sarcophaginae), tra gli eterometaboli, nonchè larve e adulti di Apoidei ed altri Aculeati (Miltogramminae) e Ditteri adulti (Thompson e Love, 1979), tra gli olometaboli. Sono spesso utilizzate anche larve e pupe di Lepidotteri, ma non sempre è chiaro se vengano perseguiti individui sani ovvero moribondi. In vari casi (cfr., ad esempio, Campbell, 1963) si è accertato che i Sarcofagidi evolventisi a spese di crisalidi non sono parassiti bensì saprofagi, giacchè i presunti ospiti erano in realtà soccombenti in seguito a punture inferte da *Ichneumonidi*.

Coppel et alii (1959) considerano invece quale parassita l'*Agria affinis* (Fall.) che larvidepone accanto o sopra larve dell'ultima età ed a pupe di Tortricidi, e che attacca, oltre ai Lepidotteri, anche Imenotteri ed Ortotteri; e così dicasi per *Sarcophaga aldrichi* Park. nemica dei medesimi tortricidi, che pure hanno allevato con fegato di maiale sul quale le femmine depositano le larvette (Arthur e Coppel, 1953).

Parry (1995) riferisce che *Arachnidomyia aldrichi* (Parker) depone sui bozzoli dei Lepidotteri e che la larvetta, superata la barriera di seta, uccide "immediatamente" la crisalide; altri Autori ritengono che questo sarcofagide si collochi a metà strada fra il parassitoidismo e la saprofagia, ed inoltre che sia un iperparassita facoltativo dato che molte pupe albergavano già altri antagonisti. Wyatt e Sterling (1988) credono che, nella tribù dei Sarcofagini, l'evoluzione da una presumibile saprofagia iniziale verso il parassitoidismo sia facilitata dagli improvvisi pullulamenti di certi Lepidotteri.

Parimenti dicasi per le vittime comprese tra i Coleotteri ed altri ordini. La tendenza verso la necrofagia è infatti assai forte nell'ambito di questa famiglia.

Inoltre la polifagia è vastissima: una stessa specie può aggredire insetti vivi appartenenti a svariati ordini nonché sacchi ovigeri di ragni, Gasteropodi terrestri e Oligocheti, oppure Vertebrati vivi, provocando miasi, ed infine animali morti.

Le femmine hanno una fecondità media compresa tra le 50 e le 200 uova che emettono ad embriogenesi ultimata.

Con riferimento ai parassitoidi degli Ortotteri, soprattutto Celiferi ma anche Ensiferi, e di entrambi i sottordini per certe specie, l'aggressione coinvolge neanidi (dalla II età in poi), ninfe ed adulti; di solito le femmine sono notevolmente più colpite dei maschi forse a causa della loro staticità. Leonide e Leonide (1986), che hanno a lungo studiato i Sarcófagidi nemici di Ortotteri, li considerano, salvo qualche eccezione, dei parassitoidi veri, obbligati, spesso polifagi, incapaci però di svilupparsi come saprofagi.

Alcune forme nemiche di Ensiferi colpiscono quasi esclusivamente maschi adulti, dato che il reperimento dell'ospite viene condotto in base all'emissione di suoni, così come accade tra i Tachinidi della tribù Ormiini (Allen e Pape, 1996). L'attacco si svolge, secondo le specie, o in volo o a terra durante l'attività trofica. Più comunemente, qualora l'ovopositore di sostituzione sia allungato, la ovo-larvideposizione viene effettuata sul corpo dell'ospite, tendenzialmente in regioni privilegiate, non di rado a livello del gonotremo, della apertura anale e della cavità intersegmentale. Altre specie, dotate invece di ovopositore brevissimo, depongono rapidamente su una qualsiasi regione del corpo dell'ospite in volo, oppure a terra, "mitragliandolo" con gruppi di larvette mentre lo sfiorano; parte di queste, non colpendo il bersaglio, cade a terra e va perduta (Leonide e Leonide, 1986).

Le femmine di alcune specie, provviste di un processo perforante nell'urosterno pregenitale, simile a quello di certi Tachinidi, iniettano addirittura le larve neonate nel corpo dell'ospite (Middlekauf, 1959), spesso a livello delle membrane intersegmentali; in questi casi la fecondità è minima, riducendosi anche a meno di una cinquantina di larve (Leonide, 1967).

Merita di essere segnalato il comportamento di varie specie le cui femmine, per rendere possibile l'attacco vero e proprio, "abituano" le cavallette alla propria presenza, così da poterle avvicinare al momento buono, senza spaventarle, e parassitizzarle fulmineamente (Crouzel e Salavin, 1961). Comunque le reazioni dei candidati ospiti all'attacco ravvicinato sono più o meno violente, con battiti frenetici delle ali, sfregamenti del corpo con le zampe, contorcimenti dell'addome, movimenti convulsi dei gnatiti e delle valve dell'ovopositore, rigurgiti e defecazioni, raggiungendo non di rado lo scopo di eliminare le larvette deposte sul proprio corpo (Leonide e Leonide, 1986).

Le larvette, se non iniettate, penetrano attraverso il gonotremo o l'apertura anale ovvero dopo avere perforato, anche in meno di un minuto, le membrane intersegmentali, in corrispondenza o poco lontano dal punto di deposizione; in ciò sono facilitate da una muta recente dell'ospite. Le larve vivono libere nel lacunoma, senza occupare zone ben definite, nutrendosi a spese dell'emolinfa e del corpo adiposo; gli altri organi sono rispettati, evidentemente per la mancata emissione di liquidi digestivi. Esse, già a cominciare dalla II età, respirano l'aria che fuoriesce dai sacchi aerei che appaiono, infatti, precocemente danneggiati.

Divenute mature in poco tempo, d'estate anche in 4-5 giorni soltanto dalla deposizione (Leonide e Leonide, 1972), fuoriescono dalla vittima, più frequentemente in corrispondenza della membrana del collo, dalla estremità caudale ovvero dalle membrane del timpano, per andare ad impuparsi nel suolo; talora però compiono le metamorfosi entro l'esoscheletro del sacrificato. Va considerato che un accrescimento larvale così veloce, di tipo predatorio fin dall'inizio, non consente il dispiegarsi delle reazioni emocitarie di difesa degli ospiti, che tuttavia si manifestano con formazione di capsule e melanizzazione attorno agli individui morti per altre cause. Inoltre esso non è accompagnato dalla solita digestione extraintestinale generalizzata dei visceri dell'ospite, bensì da lesioni essenzialmente meccaniche ad opera degli uncini boccali (Leonide e Leonide, 1986).

Frequente è il superparassitismo, con la formazione di anche una ventina ed oltre di pupari in ospiti di grande mole. Il multiparassitismo con i Tachinidi è possibile purchè l'attacco di questi preceda di vari giorni quello dei Sarcofagidi che, avendo uno sviluppo rapidissimo, non lascierebbero loro scampo (Allen e Pape, 1996).

L'ibernamento avviene di solito come larva matura o pupa nel suolo. Generalmente vengono svolte 2-3 generazioni all'anno.

L'ospite soccombe allorchè l'endofago è prossimo alla maturità ovvero appena è fuoriuscito. In non pochi casi, invece, può riprendersi se colpito da un solo individuo e se allo stato adulto; addirittura può riprodursi qualora sia rimasto danneggiato solo il corpo adiposo. Comunque le percentuali di parassitizzazione sono talora abbastanza elevate per cui i Sarcofagidi vanno annoverati tra i principali antagonisti dei Celiferi.

Se da un lato il comportamento parassitario di questi sarcofagidi può apparire evoluto, per le complesse modalità di contaminazione diretta, da un altro si rivela invece piuttosto grossolano dato che la medesima specie può agire anche come predatrice a carico delle uova degli stessi Ortoteri che persegue negli stadi postembrionali. E, a questo riguardo, non si può non rilevare come gli Ortoteri, con le loro popolazioni spesso prorompenti, rappresentino ospiti e prede particolarmente gradite ai Ditteri che si accaniscono contro di essi con rappresentanti, più o meno numerosi, di circa una quindicina di famiglie (cfr. Greathead, 1963). Per quanto concerne i Sarcofagidi emerge, sotto ogni riguardo, il lavoro svolto da Jean-Claude Leonide nel corso di quasi un quarto di secolo (1962-1986) in riguardo alle forme acridiofaghe.

Anche le forme nemiche di Imenotteri Aculeati hanno comportamenti vari. Alcune sono cleptoparassite nei loro nidi pedotrofici variamente ubicati e puntualmente reperiti dalle femmine larvideponenti; queste approfittano dell'assenza del legittimo proprietario per intrufolarsi, anche se questo poi, in vari casi, provvede ad eliminare le larve usurpatrici, le quali altrimenti distruggerebbero innanzitutto le uova dell'aculeato e poi le prede immagazzinate, ovvero i pani di polline e miele. Se le provviste accumulate in una cella non sono sufficienti, la larva perfora il diaframma per entrare in quella contigua (Chapman, 1959). Altre Miltogrammine, invece, si sviluppano a spese delle larve mature o delle giovani pupe, anche entro le celle di specie sociali. Altre ancora parassitano, con eccezionale abilità, gli adulti in volo, ovvero posati sui fiori; le larvette penetrano

di solito a livello della membrana del collo e, durante l'accrescimento, respirano aria dalle trachee dei sacrificati senza indurre la formazione di imbuti respiratori.

Non si può non rilevare l'eccezionale interesse suscitato negli entomologi dalle forme cleptoparassite in quest'ultimo decennio, soprattutto in relazione alle complesse strategie adottate per ritrovare i partner e le loro provviste, nonché le manovre di difesa messe in atto da questi ultimi.

Nelle specie malacofaghe, le femmine sovente larvidepongono sul guscio in vicinanza dell'opercolo; talora praticano un foro nell'epifragma per cui riescono a collocare la larvetta direttamente sul corpo del mollusco (Coupland e Baker, 1994). In vari casi, dopo 2-3 giorni soltanto le lumache soccombono così che lo sviluppo larvale si svolge, per la maggiore parte, in una sorta di liquame derivato dal disfacimento dei visceri. L'impupamento ha luogo fuori o dentro il guscio secondo i casi. Data la generale rapidità che contraddistingue lo sviluppo larvale dei Sarcófagidi, possono completarsi varie generazioni all'anno, anche oltre la mezza dozzina (Coupland e Baker, 1994). Questi parassitoidi si comportano come solitari o gregari, soprattutto in relazione alla mole della vittima. Va peraltro ricordato che non poche forme viventi a spese di Gasteropodi, sia terrestri che acquatici, sono in realtà dei saprofagi che crescono altrettanto bene sia su lumache vive che morte nonché su svariati materiali in decomposizione.

Per quanto concerne le caratteristiche larvali dei Sarcófagidi nei tre stadi, non sono state segnalate particolari adattamenti a carico delle forme che vivono come parassiti entomofagi; le loro larve, infatti, presentano la solita facies propria della generalità dei Ciclorrafi, salvo mostrare gli stigmi posteriori affondati in un avvallamento nella declività dell'ultimo urite e, in I età, una eccezionale ricchezza di spinule assai lunghe.

In conclusione i Sarcófagidi hanno esteso al massimo la loro zoofagia non solo in ambito sistematico, colpendo sia Invertebrati che Vertebrati, ma pure in direzione qualitativa, agendo anche come necrofagi, coprofagi e come saprofagi. Inoltre, accanto a comportamenti parassitari bene definiti, assimilabili a quelli dei Tachinidi, cui sono sistematicamente vicini, ne esibiscono altri incerti ed assai variabili sconfinanti in quelli propri di altre categorie. In certo qual modo in questa famiglia viene riproposta, quasi negli stessi termini, la vastissima polifagia sia a livello di gruppo che di singole specie che si riscontra in una famiglia di bassi Ciclorrafi, qual'è quella dei piccoli Foridi. Le larve non inducono imbuti respiratori, ma, come si è accennato, hanno gli spiracoli posteriori affondati in una fossa che si chiude, quando si immergono completamente nel substrato trofico, e che si apre quando l'estremità caudale viene a trovarsi esposta all'aria.

Nel loro insieme i Sarcófagidi costituiscono una riprova della grande versatilità delle larve dei Ciclorrafi che possono svilupparsi, anche in seno ad una stessa specie, sui substrati trofici più vari, non viventi e viventi e sia come parassiti che come predatori, quasi senza un limite alle loro possibilità. Alcuni Autori ritengono che il loro parassitoidismo, a carico degli insetti, rappresenti linee evolutive relativamente recenti, partendo da un regime dietetico ancestrale di tipo zoonecro-saprofago. Certo è che le forme entomofaghe sono, nella generalità, fisiologicamente indipendenti dagli ospiti, non sincronizzandosi nè sul loro ritmo

di sviluppo nè coi loro cicli. Ciò consente un accrescimento rapidissimo, per cui le loro larve riescono quasi sempre a prevalere sugli altri antagonisti in vittime multiparassitizzate. Inoltre l'estrema polifagia rende del tutto superfluo ogni legame fisiologico coi partner per quanto concerne il loro ritrovamento.

Rhinophoridae

Questo piccolissimo gruppo incluso nel passato, col rango di sottofamiglia, alternativamente ora tra i Sarcofagidi ed i Calliforidi, ora tra i Tachinidi, viene da tempo considerato come famiglia a sè stante.

Le forme più note sono endoparassite, generalmente solitarie, di Crostacei Isopodi terrestri. Le femmine depongono uova membranacee, però non embrionate, in vicinanza degli ospiti o, almeno in laboratorio, sui medesimi (Sassaman e Garthwaite, 1984).

Le larve di prima età sono tutte di tipo planidio ma rientrano in due categorie diverse sia per caratteristiche morfologiche che comportamentali, proprio come si riscontra tra i Tachinidi. Quelle col corpo più o meno rivestito di tubercoli, e con l'ultimo urite modificato, assumono posizione eretta sul supporto, in attesa del passaggio di un possibile ospite, e si agitano in modo frenetico se stimolate chimicamente o meccanicamente; nel complesso hanno una facies insolita, bernoccoluta ed assai curiosa (cfr. Bedding, 1973). Quelle alquanto depresse e corazzate da placchette sclerificate sono mobili e ricercano attivamente gli ospiti. I planidi penetrano nella vittima a livello delle aree membranacee del corpo, restando spesso ancorati con l'ultimo urite nella ferita; viene così a formarsi un tipico imbuto respiratorio tegumentale primario.

L'impupamento ha luogo nei resti del malcapitato, con orientamento inverso rispetto al medesimo. Ciò facilita la fuoriuscita dell'adulto che avviene regolarmente a livello dell'estremità posteriore della vittima. Almeno per certe specie, è stata registrata una sola generazione annuale, con ibernamento allo stato di larva di I o di II età, secondo i generi, entro l'ospite.

Le percentuali di parassitizzazione, che sono generalmente basse in natura, si mantengono tali anche in laboratorio pure ricorrendo ad accurate tecniche di contaminazione artificiale (Sassaman e Pratt, 1992). Le ragioni della scarsa efficienza di questi parassitoidi non sono ancora note (Sassaman e Garthwaite, 1984). Pare che alcune specie aggrediscano, sia pure occasionalmente, altre classi di Artropodi, oltre quella dei Crostacei, ed in particolare gli Insetti (Pape, 1986; Dahlem, 1991).

La stretta somiglianza biologica di questo gruppo con i Tachinidi è sottolineata dalla induzione di sifoni respiratori, dalla presenza di planidi corazzati ancorchè di aspetto strano e bernoccoluto, dall'aver, in certe specie, uova asimmetriche sull'asse sagittale con area ventrale piatta ed adesiva e dal fatto di trascorrere l'inverno in stadi giovanili nel corpo della vittima. Una vistosa differenza è invece quella di deporre nell'ambiente uova non incubate anzichè pronte a schiudere; ciò sembra costituire un fatto negativo non solo per la prolungata esposizione di uno stadio inerte, ma anche per la possibile perdita di occasioni favorevoli nella conquista dell'ospite da parte delle larvette che ne sguscieranno. Certo è che tale tecnica non si è affermata tra la grande massa dei Ditteri parassitoidi.

Tachinidae

Con questo raggruppamento i Ditteri raggiungono le più alte manifestazioni del parassitoidismo esplicate nell'ambito del proprio ordine. Secondo Van Emden (1958) esso si è evoluto dai Calliforidi-Sarcofagidi, com'è dimostrato sia da caratteristiche morfologiche che biologiche. Infatti, riguardo a quest'ultime, la generale necro-saprofagia e zoofagia dei Calliforidi e dei Sarcofagidi giunge ad elementari forme di parassitoidismo obbligato a carico degli Artropodi solo in piccoli gruppi, e, in forma facoltativa, anche in singole specie.

La famiglia ha una enorme comprensione, racchiudendo circa la metà di tutte le specie che si comportano come parassitoidi nell'ordine dei Ditteri. Essa, inoltre, si differenzia dalle altre famiglie per presentare una biologia omogenea, essendo tutti i componenti dei parassitoidi s.l. e, salvo poche eccezioni, esclusivamente di Insetti. Una simile condizione si verifica infatti assai raramente all'interno di questo ordine e quando ciò accade riguarda solo qualche piccolo gruppo, che però è infeudato ad una cerchia di ospiti sistematicamente assai ristretta, mentre i Tachinidi la allargano su oltre un terzo degli ordini compresi nella classe degli Insetti, e precisamente su quasi tutti quelli terrestri aventi una taglia congrua rispetto alle loro necessità.

Sui vari e complessi comportamenti di questi importantissimi Ciclorrafi, si rimanda, tra l'altro, al manuale di Herting (1960) ed alla sintesi pubblicata alcuni anni or sono da Mellini (1990).

Da un punto di vista generale, si può affermare che moltissime soluzioni ai problemi del parassitoidismo appaiono già realizzate in questa o quella tra le famiglie finora qui considerate. Tuttavia i Tachinidi vi aggiungono non solo soluzioni più raffinate, come una puntuale dipendenza del I stadio larvale e la fase iniziale del secondo dalla fisiologia dell'ospite, ma anche tecniche del tutto nuove, come il largo impiego di uova macrotipiche con apparato di fissazione incorporato, e quello delle uova microtipiche che, destinate ad essere ingerite, assicurano una nuova via di penetrazione nel corpo dell'ospite.

III. CONCLUSIONI E DISCUSSIONE.

L'ordine dei Ditteri, che ha colonizzato con successo praticamente tutti gli ambienti, sfrutta il regno animale con una intensità ed una varietà di modi che non trova riscontro negli altri gruppi zoologici. Infatti verso i Vertebrati si comportano come veri parassiti o come zoonecrofagi e zoosaprofagi, mentre nei confronti degli Invertebrati agiscono soprattutto come parassitoidi e predatori, costituendo così il complesso di forme zoofaghe s.l. di gran lunga più numeroso e vario.

Limitando il discorso agli Invertebrati, i più colpiti sono certamente gli Artropodi ed in primis gli stessi Insetti, ma in varia misura vengono attaccati anche i Gasteropodi e gli Oligocheti ed eccezionalmente altri gruppi. Nei riguardi di tutte queste vittime, generalmente di taglia piuttosto piccola, si comportano come predatori o come parassitoidi, non di rado anche come necrofagi, in particolare nei confronti di grossi esapodi e di lumache, ed eccezionalmente

perfino da veri parassiti, quando la differenza di mole fra i due simbionti è molto forte a vantaggio dell'ospite.

Con riferimento alle sole forme entomofaghe, Clausen (1940) ha passato in rassegna 36 famiglie, sull'ottantina comprese, ai suoi tempi, nell'ordine dei Ditteri; ma in realtà l'entomofagia è assai più estesa, considerato che soprattutto la predazione compare in varia misura, in forma obbligatoria o puramente occasionale, in quasi tutte le famiglie.

A) PREDATORI

La predazione è la forma di zoofagia di gran lunga più diffusa nell'ambito dell'ordine; infatti la stragrande maggioranza delle famiglie, che sono biologicamente disomogenee, racchiude in vario numero forme predatrici. Nella presente rassegna ci siamo però limitati ad esaminare quelle maggiormente coinvolte o contraddistinte da comportamenti caratteristici; del resto questo modo di vita è abbastanza standardizzato, per cui un allargamento della base sistematica non avrebbe fruttato ulteriori significativi apporti alle conoscenze generali sulla predazione.

Questo tipo di attività, quando esercitato dalle larve, non richiede necessariamente, dato anche l'ambiente ipogeo o comunque confinato in cui di solito si svolge, particolari specializzazioni morfologiche, per cui è comprensibile come numerose forme di moltissime famiglie, praticanti altri regimi dietetici, possano occasionalmente divenire predatrici per tutta o parte della loro vita. Inoltre, secondo Oldroyd (1964), la tendenza verso la zoofagia diviene più spiccata con l'avanzare dell'età delle larve. La stessa cosa non può invece accadere nei riguardi del parassitoidismo, per il quale è quasi sempre richiesto un certo livello di specializzazione.

Ciò non toglie che certi gruppi di predatori abbiano inaugurato metodi raffinati, come la costruzione di trappole per la cattura delle prede (Micetofilidi e Ragonidi), ovvero abbiano apportato modifiche alle loro larve apode per abilitarle ad una vita libera all'aperto sulle piante, come i Sirfidi, o addirittura, limitatamente a certi Nematoceri ed a vari Ortorrafi, siano comparse strutture, quali pseudopodi anche assai vistosi, ed altri accorgimenti morfologici atti a facilitare la locomozione. La grande massa delle larve vive, peraltro, nel terreno, e per quanto in misura minore entro cecidi, in gallerie nel legno marcescente o meno, e comunque in ambienti circoscritti ove l'apodia non rappresenta un handicap.

La ovi-larvideposizione viene effettuata genericamente negli ambienti frequentati dalle prede; tuttavia nei Ciclorrafi più alti può avvenire addirittura sulle stesse vittime, similmente a quanto fanno i confamiliari comportantisi da parassitoidi.

La predazione è di solito esercitata dalle larve, meno comunemente dagli adulti; ma vi sono anche casi in cui è svolta sia dalle une che dagli altri, naturalmente in modi ed in ambienti diversi, e quindi anche a spese di vittime in stadi diversi e di differenti ordini.

I predatori allo stato adulto sono diffusi, in varia misura, in numerose famiglie di Brachiceri sia Ortorrafi quali i Terevidi, i Mididi e gli Asilidi, sia Ciclorrafi come gli Antomiidi. Per la bisogna essi debbono possedere un apparato boccale pungente succhiatore; ma poichè nella grande maggioranza dei Brachiceri

le mandibole e le mascelle, cioè i gnatiti perforanti, sono scomparse è stato sovente necessario modificare in modo appropriato la prefaringe ovvero dotare l'area prestomiale di idonei processi spiniformi.

Da notare che per le larve non occorrono invece particolari aggiustamenti, specialmente poi tra i Ciclorrafi che dispongono di uno scheletro cefalo-faringeo buono per tutti gli usi. Le larve, inoltre, predano in maggioranza stadi giovanili negli ambienti più vari, principalmente nel terreno, ma anche nell'acqua e sulle piante; è soprattutto nei primi due ambienti che può manifestarsi al massimo grado la polifagia insita in generale nell'ordine.

Gli adulti, di contro, cacciano di solito stadi immaginali, che vengono catturati in volo ovvero mentre stanno bottinando sui fiori o comunque posati. È evidente, pertanto, che la predazione effettuata dagli adulti richiede particolari tecniche ed una notevole abilità, mentre quella condotta dalle larve può, in molti casi, apparire abbastanza banale e generalmente tale da non richiedere particolari capacità.

Gli adulti di entrambi i sessi di solito paralizzano le prede fulmineamente, iniettando con la prefaringe secreti provenienti dalle ghiandole salivari; in tale modo raggiungono risultati simili a quelli ottenuti da varie femmine di Imenotteri Apocriti, in particolare Aculeati, con l'iniezione, mediante l'ovopositore trasformato, di secreti elaborati dalla ghiandola del veleno annessa all'apparato genitale, nonché di secreti provenienti dalle ghiandole salivari nel caso di larve ectoparassite.

Una caratteristica comune alle larve e agli adulti dei Ditteri predatori è data dalla modalità con cui consumano le prede. In queste infatti viene immessa saliva che provoca una parziale digestione extraintestinale tale da permettere la suzione dei loro visceri più o meno fluidificati. Va peraltro considerato che anche le larve dei Ditteri agenti come parassitoidi si comportano nello stesso modo: l'estrema gracilità del loro esofago appare infatti incompatibile col passaggio di parti solide grossolane (Gardenghi e Mellini, 1995).

Le forme predatrici sono proporzionalmente distribuite circa in ugual misura in entrambi i sottordini, a differenza dei parassitoidi che sono invece concentrati quasi tutti tra i Brachiceri.

Le prede sono principalmente rappresentate da altri insetti in pratica di quasi tutti gli ordini, in tutti gli stadi dalle uova agli adulti, secondo la specie di predatore. Vengono altresì attaccati vari altri Artropodi, in particolare piccoli Crostacei per le forme viventi nell'acqua, nonché Gasteropodi ed Oligocheti. A parte gruppi speciali, come le larve afidifaghe di certi Sirfidi, che possono definirsi oligofaghe in certo qual modo obbligate, dato l'ambiente in cui vivono, in generale vige la polifagia, anche la più larga. Ad esempio predatori del tutto generici sono le larve dei Tabanidi, che perseguono gli Invertebrati più vari favoriti in ciò dai biotopi umidi che frequentano.

Va da ultimo rilevato che mentre la predazione è diffusa in moltissime famiglie, non ve ne sono invece di quelle costituite integralmente da forme predatrici, proprio il contrario di quanto si riscontra tra i parassitoidi, che sono concentrati in famiglie omogenee ed in poche altre a costumi misti ma pur sempre zoofagi. Gli stessi Asilidi, tipici predatori, includono, anche se rare, specie con caratteristiche biologiche decisamente orientate verso il parassitoidismo.

Sembra vi sia un certo affinamento nei costumi dei predatori larvali procedendo

verso le famiglie più alte. Così mentre i Bombiliidi, nemici di uova dei Celiferi, ovidepongono genericamente nelle "grillare", i Sarcofagidi di pari costumi arrivano a larvideporre persino entro gli stessi cannelli. Resta però da decidere se tali distruttori di ooteche siano sempre da catalogare tra i predatori o invece anche tra i parassitoidi. Più in generale le larve ectofaghe di questi Ciclorrafi finiscono col rientrare nella categoria dei predatori se le vittime sono piccole, per cui debbono cercarne altre, ovvero in quella dei parassitoidi se sono grandi talchè una sola è sufficiente a garantire il raggiungimento della maturità.

B) PARASSITOIDI

Tolti alcuni generi, dispersi nelle grandi famiglie dei Cecidomiidi e dei Chironomidi, i parassitoidi sono tutti concentrati nel sottordine dei Brachiceri e precisamente in 3 famiglie di Ortorrafi e 7 di Ciclorrafi, che è, per il vero, la sezione di maggiore comprensione. A questi gruppi praticamente omogenei, quando se ne escludano i Bombiliidi, vanno aggiunte frazioni abbastanza consistenti di Foridi, Calliforidi e soprattutto di Sarcofagidi, cioè di famiglie zoofaghe caratterizzate, in questo ambito, da un grande eclettismo dietetico. A loro riguardo va precisato che, non di rado, includono specie in grado di attaccare solo individui feriti o comunque prossimi alla morte, per cui in tale caso è improprio considerarle parassite.

In linea generale si osserva, dunque, che il parassitoidismo fra i Ditteri non compare in un insieme sistematico omogeneo, come si verifica negli Imenotteri Apocriti, ma che è disperso qua e là nell'ordine in famiglie non aventi affinità tra di loro, per cui è lecito dedurre che questo stile di vita sia apparso e si sia evoluto più volte, separatamente, nell'ambito di questo ordine. Fa in un certo qual modo eccezione la superfamiglia dei Tachinoidea od Oestroidea, con 2 famiglie comprendenti solo parassitoidi (Tachinidi e Rinoforidi), altre due (Calliforidi e Sarcofagidi) zoofaghe s.l. ed infine un'ultima determinatrice di miasi nei Mammiferi (Oestridae). Del resto tutto il complesso dei Caliptrati mostra un'accentuata tendenza verso la zoofagia.

O s p i t i.

Appartengono in larghissima maggioranza agli Insetti, ma colpiti sono anche, spesso da intere famiglie specializzate e con comportamenti unitari, altri Artropodi quali Aracnidi, in particolare ragni, ad opera degli Acroceridi, ma anche scorpioni da rari Sarcofagidi e Tachinidi (Williams et alii, 1990), i Crostacei Isopodi insidiati dai Rinoforidi, i Miriapodi dai Feomiidi, nonchè i Gasteropodi perseguiti principalmente dagli Sciomizidi ed infine gli Anellidi Oligocheti vittime in particolare delle Polleninae tra i Sarcofagidi. Come si può rilevare, sono gli stessi gruppi zoologici inseguiti anche dai Ditteri predatori.

Nella classe degli Insetti vengono aggrediti molti ordini, sia di eterometaboli che di olometaboli, sia negli stadi preimmaginali che immaginali, anche se gli olometaboli sono parassitizzati soprattutto negli stadi larvali. Tuttavia si contano due intere famiglie (Pirgotidi e Conopidi) che attaccano esclusivamente adulti anche molto pericolosi, quali gli Aculeati, ed almeno altre due (Sarcofagidi e Tachinidi) che ne includono frange più o meno consistenti.

Non si può, dunque, non notare l'eccezionale ampiezza della cerchia degli ospiti, che investe più tipi di Invertebrati, e la varietà degli ambienti frequentati, comprendente anche quelli acquatici. L'eccelettismo dell'ordine risalta se comparato con le possibilità degli Imenotteri, tanto Terebranti quanto Aculeati, che solo eccezionalmente colpiscono fuori dalla classe degli Esapodi e mai dal tipo degli Artropodi. Il fatto è che i Ditteri in genere, a differenza degli Imenotteri, colonizzano anche il suolo e gli ambienti ipogei, cioè quelli maggiormente frequentati dai suddetti Invertebrati. E che gli ospiti non artropodi non siano una mera curiosità, ma un fenomeno rilevante, è dimostrato dal fatto che, ad esempio, i Gasteropodi sono parassitizzati, oltre che dagli Sciomizidi, dai rappresentanti di almeno altre 4 famiglie di Ditteri.

A questa grande varietà di vittime non fa riscontro una pari varietà nei comportamenti parassitari; in pratica, infatti, non si notano differenze sostanziali tra il parassitoidismo a carico degli Insetti e quello a spese degli altri Artropodi e neppure nei confronti degli altri Invertebrati, quando si accettano, pro parte, gli Sciomizidi nemici di Gasteropodi.

Gli ospiti insetti sono di varia taglia, anche piccola e piccolissima; questi ultimi sono idonei per i Foridi antagonisti di formiche i quali, tra i Ditteri parassitoidi, sono quelli più minuti, assieme ai rari Cecidomiidi persecutori di Afidi e di Psillidi.

Per quanto concerne gli stadi attaccati, occorre distinguere tra quelli contaminati dalle femmine prolificanti e quelli conquistati dalle larvette neonate libere nell'ambiente. Mentre queste ultime possono impadronirsi di ospiti sia mobili che immobili, le prime di regola aggrediscono solo ospiti in movimento evidenziando, così, l'importanza degli stimoli visivi nel loro reperimento. È dunque eccezionale l'attacco diretto a pupe, peraltro possibile solo se anoiche od emioiche nonchè epigee od epifite. Ciò si verifica tra i Foridi che sono ditteri usi a deporre su substrati inerti in decomposizione nei quali si sviluppano le larve. È vero che spesso si vedono fuoriuscire ditteri dalle pupe, ma normalmente si tratta di koinobionti, penetrati nelle larve, che rinviando l'accrescimento nell'ospite impupato.

Comunque, globalmente, vengono aggrediti tutti gli stadi, anche se in varia misura poichè restano "privilegiati" quelli giovanili mobili. Se l'attacco diretto alle pupe è piuttosto raro, addirittura del tutto eccezionale è quello a singole uova, sul modello, ad esempio, dei *Trichogramma* Westw. tra i Terebranti; ciò accade per qualche Cloropide le cui larvette raggiungono la maturità entro uova isolate di Crisomelidi.

Va infine ricordato che tra i Ditteri, ed in particolare tra i Sarcofagidi Miltogramminae, sono rappresentati anche i cleptoparassiti con forme evolventisi nei nidi pedotrofici di Aculeati sia predatori che melliferi.

M o d a l i t à d i p a r a s s i t i z z a z i o n e.

Una delle più seguite è la deposizione negli ambienti frequentati dall'ospite. Questa tecnica è la più primitiva ed è tipica dei predatori. Di regola nei Ciclorrafi vengono rilasciate uova embrionate, che immediatamente schiudono, per cui sin dall'inizio la larvetta è pronta a cogliere l'occasione per assicurarsi un ospite; negli Ortorrafi, che in pratica seguono solo questa modalità, vengono invece emesse uova non incubate. Pur essendo una tecnica, per così dire, arcaica essa è da

ritenersi pienamente valida, visto che è molto sfruttata anche dai Tachinidi, famiglia situata al vertice del parassitoidismo nei Ditteri e detentrica di tutte le modalità di contaminazione. Essa infatti consente di raggiungere ospiti in ambienti confinati preclusi alle femmine prolificanti nonchè ospiti notturni.

Pure molto frequente è la deposizione sul corpo della vittima. Questa modalità, dopo una fugace comparsa nei Nematoceri, con qualche rara specie di Cecidomiide, si afferma nei Ciclorrafi, già a partire dai Foridi che, sebbene siano in gran parte saprofagi, includono forme molto abili nel deporre su ospiti assai irrequieti come le operaie delle formiche.

Vengono collocate, secondo le specie, larvette neonate ovvero uova non embrionate. In quest'ultimo caso, dato che gli ospiti sono mobili, l'uovo deve essere fissato; bene adattato allo scopo è quello macrotipico, proprio dei Tachinidi, con superficie ventrale pianeggiante a corion colloso. Fuori da questa famiglia si riscontra soltanto tra i Rinoforidi ed i Feomiidi.

Altra soluzione sebbene poco comune, in quanto adottata solo dai Conopidi, è quella di ancorare altrettanto saldamente l'uovo sugli ospiti, peraltro assai vivaci trattandosi di Aculeati adulti, con dispositivi meccanici. Le uova, col polo cefalico allungato ed appuntito e fornito di spunzoni rivolti caudalmente a mò di freccia, vengono infatti conficcate nel tegumento. Una soluzione simile, ma assai meno sofisticata, si riscontra anche in qualche raro Cecidomiide.

Diffusa in varie famiglie, sebbene non altrettanto comune, è la deposizione nel corpo dell'ospite, nonostante che le femmine dei Ditteri siano prive di ovopositore morfologico. Essa è regolarmente praticata dai Pipunculidi, dai Pirogati e inoltre da frazioni più o meno consistenti di Foridi, di Sarcofagidi e di Tachinidi. In questi casi viene usato un ovopositore di sostituzione opportunamente sclerificato, ovvero una struttura secondaria differenziata nell'urosterno pregenitale, rappresentata da un forte processo impari, arcuato e spiniforme, atto, con un solo colpo, ad aprire la via. Nel primo caso è possibile che le femmine iniettino, assieme all'uovo, anche secreti elaborati a livello dell'apparato genitale; nel secondo caso tale possibilità sembra difficile essendo l'organo pungente impervio. Del tutto eccezionale è invece la tecnica adottata da certi Antomiidi nemici di Ortoteri; le femmine forano il tegumento degli ospiti a livello delle membrane intersegmentali con l'apparato boccale, quindi inseriscono l'estremità dell'ovopositore nella ferita che viene localizzata grazie alla gocciolina di emolinfa fuoriuscitane.

L'impiego di uova microtipiche è invece una tecnica di parassitizzazione esclusiva, nell'ambito dei Ditteri, dei soli Tachinidi.

In conclusione, mentre le femmine degli Ortorafi ovidepongono soltanto nell'ambiente, la maggioranza dei Ciclorrafi aggredisce direttamente gli ospiti; inoltre, affinché ciò avvenga, è di norma indispensabile che questi siano in movimento. Viene così denunciata l'importanza degli stimoli visivi nelle manovre di attacco. Non sono tuttavia da sottovalutare gli stimoli olfattivi come, ad esempio, nella deposizione di uova microtipiche su foglie intaccate da fitofagi, nè quelli sonori nell'aggressione ad ospiti notturni produttori di suoni come i maschi degli Ensiferi.

Va rilevato che la mobilità dell'ospite consente alle femmine, che sono generalmente prive di potere discriminativo, di evitare la superparassitizzazione e con essa l'affidamento della prole almeno ad individui inidonei in quanto

alberganti endofagi in stadi avanzati dello sviluppo. Peraltro i Ditteri parassitoidi, anche a questo riguardo, per rimediare alle perdite ricorrono al metodo naturale più elementare che è quello di aumentare la fecondità. Tuttavia studi recentissimi indicano che le femmine di certi Tachinidi solitari deponenti nel corpo dell'ospite tendono ad evitare, in maniera significativa, la superparassitizzazione (Lopez et alii, 1995). Ciò in realtà non sorprende quando si consideri che il potere discriminativo non è del tutto sconosciuto nell'ordine, visto che, ad esempio, alcuni Tripetidi carpfagi, con larve evolventisi in piccoli frutti, emettono efficacissimi feromoni marcatori atti ad impedire ulteriori ovideposizioni entro quelli già infestati.

P e n e t r a z i o n e n e l c o r p o d e l l' o s p i t e .

Tutte le larve dei Ditteri parassitoidi sono endofaghe, escluse quelle di alcuni Chironomidi, che sono ectofaghe su ospiti acquatici, e quelle dei Bombiliidi, che però si evolvono entro pupari o bozzoli e quindi in situazione protetta.

In un numero abbastanza limitato di casi, tale collocazione è opera delle femmine prolificanti, ovvero deriva da una sorta di autoinfestazione, procurata dall'ospite stesso mediante l'ingestione di uova microtipiche. Nella grande maggioranza dei casi è, invece, la larva neonata che risolve il problema perforando il tegumento dell'ospite a livello di aree membranacee. Talora però, opportunamente indirizzata dalla madre o meno, può penetrare senza colpo ferire approfittando delle aperture naturali come quella intergnatale, quella anale, quella genitale e, a quanto pare, anche le stigmatiche.

Così nei Ditteri, a differenza degli Imenotteri, due tappe basilari nel ciclo parassitario, quali il ritrovamento dell'ospite e la sua presa di possesso, vedono sovente come protagoniste le larvette neonate, morfologicamente piuttosto semplificate ma nel contempo abili ed agguerrite.

T i p i d i l a r v a .

Le larve di I età, soprattutto nei casi di contaminazione indiretta, sono di tipo planidio. Questi non sono esclusivi dei Tachinidi, ma diffusi anche tra gli affini Rinoforidi nonchè in tutte e tre le famiglie di Ortorrafi parassiti, aventi in comune la tecnica di deporre nell'ambiente. Questa è, tra l'altro, l'unica efficace per aggredire ospiti occultati o comunque inaccessibili alle femmine.

La struttura dei planidi varia notevolmente da famiglia a famiglia; non sempre sono corazzati da placche sclerificate come nei Tachinidi, talora lo sono da curiose verruche come in vari Rinoforidi, talaltra hanno cuticola del tutto membranacea ma sono forniti di 3 paia di lunghe spinule negli sterni toracici e di un paio di lunghissime spinule caudali facilitanti, rispettivamente, la locomozione ed il salto, come nei Bombiliidi. Di solito i planidi ricercano attivamente gli ospiti com'è costume tra i predatori, ma quelli di vari Tachinidi restano immobili in attesa dei medesimi, proprio come fanno altri Ditteri pure predatori ma costruttori di trappole. Nei Tachinidi, poi, i planidi possono essere utilizzati anche nella contaminazione diretta, nel qual caso sono molto più grandi e, corrispondentemente, di gran lunga meno numerosi.

Mentre per le larve di I età si rileva un certo polimorfismo, negli altri stadi

esse hanno di solito una morfologia abbastanza standardizzata e senza caratteristiche peculiari vistose, salvo che nei Conopidi ove sono piriformi quindi atte a raggiungere attraverso il peduncolo, stazionando nell'addome, la ricca muscolatura toracica delle vittime Aculeati. Del resto le larve dei Ditteri, e segnatamente quelle dei Ciclorrafi, sono già preadattate a vivere quali endoparassiti. Così le modifiche nei parassitoidi sono piuttosto marginali come, ad esempio, il tendenziale reciproco accostamento degli stigmi posteriori, in rapporto all'uso di imbuti respiratori, ed alla presenza di speciali macrospinule nella declività dell'ultimo urite in quelle inducenti imbuti secondari, come si osserva nei Tachinidi. Nei Sarcofagidi, poi, che non inducono sifoni, gli spiracoli posteriori sono localizzati nel fondo di un avvallamento, sito nella declività dell'ultimo urite, suscettibile di chiudersi impedendo così la penetrazione di liquami nell'apparato respiratorio.

Di regola i Ditteri Ciclorrafi attraversano tre stadi larvali. Poco noto è invece il fatto che alcuni, come i Pipunculidi, ne abbiano soltanto due e che altri, come i Criptochetidi, ne contino addirittura 4. Negli Ortorrafi, invece, il numero degli stadi può essere superiore fino a raggiungere, nei Tabanidi, che però sono predatori, quasi la decina.

Va aggiunto che le larve dei Ditteri sono eccezionalmente resistenti anche nel I stadio; ciò dipende certamente dalla loro struttura ma anche dal fatto che sgusciano da uova tendenzialmente grosse e quindi ricche di deutolecite.

I m b u t i r e s p i r a t o r i .

La quasi totalità dei Tachinidi ne induce la formazione di primari e di secondari, sia tegumentali che tracheali. Altre famiglie, le cui larve si avvalgono di queste strutture, sono i Rinoforidi che li inducono in Crostacei Isopodi nonchè i Feomiidi in Miriapodi Diplopodi, e perfino numerosi Ortorrafi come i Nemestrinidi che ne formano di tubulari e lunghissimi negli Ortoteri, nonchè vari Acroceridi nei ragni e certi Bombiliidi che però si limitano solo alle fasi iniziali. Va dunque sottolineato come queste particolari formazioni, derivate ad un tempo da processi di cicatrizzazione tegumentale e di difesa emocitaria, si differenzino non solo negli Insetti ma anche in ospiti appartenenti ad altre classi di Artropodi. Comunque l'induzione degli imbuti, com'è facilmente intuibile, è una attività pressochè esclusiva di larve metapneustiche ed anfipneustiche, e legata, in particolare, alla localizzazione caudale (e non laterale) degli stigmi posteriori. C'è inoltre da considerare che tali sifoni costituiscono un duplice vantaggio per le larve endofaghe, in quanto non solo consentono efficienti scambi gassosi con l'esterno ma neutralizzano, dirottandole verso la loro edificazione, le reazioni di difesa del sistema immunitario.

Per molti parassitoidi che non inducono tali imbuti, le larve di I età non di rado apneustiche assumono, attraverso il proprio tegumento particolarmente sottile in toto o in alcune regioni, l'ossigeno disciolto nell'emolinfa dell'ospite; talora sono differenziate delle voluminose vescicole anali che possono ripresentarsi, anche se proporzionalmente ridotte, nello stadio successivo. Dalla II età in poi, essendo un simile prelievo insufficiente, l'aria viene procurata a livello dell'apparato tracheale dell'ospite mediante agganci temporanei al medesimo, ovvero per rottura di piccole trachee con conseguente formazione di minute bolle d'aria, od anche per

lacerazione dei sacchi aerei, in particolare nei casi di sviluppo larvale eccezionalmente rapido come accade tra i Sarcofagidi.

Unico è il caso riscontrato nella famiglia dei Criptochetidi le cui larve sono provviste, in tutte le età, di due evaginazioni tegumentali caudali, lunghissime ed esili, funzionanti da branchie tracheali.

In ospiti non Artropodi non si ha la formazione di imbuti; si manifestano invece processi infiammatori, talora accompagnati da necrosi dei tessuti circostanti, nei punti in cui gli endofagi aprono una breccia nel tegumento per respirare.

R i t m o d i s v i l u p p o .

Nel complesso prevalgono di gran lunga gli idiobionti, per cui l'accrescimento è spesso rapido e talora rapidissimo come nei Sarcofagidi, le cui larve possono raggiungere la maturità nel giro di soli 4-5 giorni.

I koinobionti sono in larghissima maggioranza confinati tra i Tachinidi che, allo stato di larva di I età e di seconda iniziale, soggiacciono alla fisiologia dell'ospite ed in particolare al suo bilancio ormonale; però, una volta attivate, le larvette terminano l'accrescimento altrettanto velocemente dei Sarcofagidi.

È interessante notare che si incontrano koinobionti pure tra gli Ortorafi, e non solo tra i Bombiliidi parassiti di insetti olometabolici, ma perfino in famiglie infeudate ad altri Artropodi. Ci riferiamo agli Acroceridi, i cui planidi attendono anche a lungo che i ragni abbiano compiuto qualche muta per procedere ad una loro rapida distruzione.

V o l t i n i s m o e i b e r n a m e n t o .

Il numero delle generazioni varia notevolmente da specie a specie e secondo la vittima; mentre è di solito basso per i koinobionti che ne possono compiere anche una soltanto ogni 2-3 anni, conformemente ai cicli degli ospiti, esso è di norma più o meno elevato per gli idiobionti, grazie anche ad un'ampia polifagia che facilita in sommo grado l'incontro con ospiti idonei.

L'inverno è trascorso, secondo le specie, nei vari stadi: più comunemente in quello di larva di I o II età iniziale nel corpo della vittima, nonchè in quello di eopupa e di pupa, piuttosto raramente come adulto e del tutto eccezionalmente allo stato di uovo abbandonato nell'ambiente, come si verifica per certi Bombiliidi.

S o p r a v v i v e n z a d e l l ' o s p i t e d o p o l ' e s o d o d e l p a r a s s i t o i d e .

Può verificarsi solo quando vi è un forte scarto megetico tra i due simbiotici e l'ospite non è superparassitizzato, o lo è solo a livelli molto bassi. Accade talora tra le vittime dei Tachinidi e dei Sarcofagidi, che possono raggiungere lo stato adulto e persino riprodursi; non si riscontra mai tra quelle dei Pipunculidi, dei Rinoforidi e perfino degli Sciomizidi che pure spesso si evolvono in Gasteropodi di notevole mole.

Tra tutti i parassitoidi compresi nell'ordine dei Ditteri, la famiglia di gran lunga dominante è quella dei Tachinidi, non solo per l'elevato numero di specie, che supera addirittura quello di tutte le altre famiglie messe assieme, ma anche per l'alto livello di specializzazione. Intanto tutti i componenti si comportano come

parassitoidi e quasi esclusivamente di Insetti; poi, oltre ad adottare praticamente tutte le soluzioni tecniche maturate dall'ordine attraverso le precedenti famiglie, in fatto di parassitoidismo, hanno evoluto le straordinarie uova macrotipiche non incubate, per colpire ospiti mobili, e le eccezionali uova microtipiche destinate ad essere ingerite dai medesimi. Ed ancora hanno generalizzato l'uso degli imbuti respiratori diversificandone nel contempo i modelli. Hanno inoltre adottato una diapausa breve per consentire all'ospite di completare l'accrescimento, e quindi di accumulare il massimo di risorse trofiche, e di conseguenza allargare il numero degli stadi suscettibili di essere proficuamente parassitizzati.

Rispetto alle affini famiglie dei Calliforidi e dei Sarcofagidi, che pure rientrano nella stessa superfamiglia dei Tachinoidea, il salto qualitativo è enorme. In queste infatti la zoofagia è praticata in tutte le sue forme, dalla necrofagia alla predazione, dal parassitismo al parassitoidismo, a carico rispettivamente di Vertebrati e di Invertebrati. Inoltre le specie classificabili come parassitoidi hanno sovente comportamenti abbastanza primitivi, quasi da predatori, se non fosse per l'unicità della vittima. Basti pensare ai Sarcofagidi nemici di Ortoteri che, in pratica, non sono altro che voracissimi predatori interni di vittime corpulente. La loro vastissima polifagia non solo si manifesta in seno alla famiglia nel suo insieme, ma addirittura nell'ambito di singole specie, che possono da sole riproporre il quadro dietetico generale.

Per contro, proprio in rapporto alla loro alta specializzazione, i Tachinidi presentano, per così dire, delle limitazioni rispetto alle altre famiglie di Ditteri parassitoidi nel loro complesso. Innanzitutto hanno ristretto il campo di azione escludendo dalla lista degli ospiti i non Artropodi e tra questi, salvo rarissime eccezioni, i non Insetti; nell'ambito degli esapodi, poi, non insidiano forme minutissime, i Coccoidei e gli Aculeati, nonchè stadi immobili, quali uova e pupe, più o meno perseguiti invece da altri Ditteri. Inoltre le larve non sono in grado di attaccare più ospiti di seguito, qualora uno solo costituisca una fonte insufficiente di cibo, come fanno invece certi Sciomizidi nei riguardi dei Gasteropodi e certi Sarcofagidi nei confronti dei vermi di terra, nonchè, più in generale, vari Imenotteri Terebranti ectofagi su larve fillominatrici gregarie. Tale incapacità dipende forse dai più stretti legami che vincolano le larve dei Tachinidi alle loro vittime, tra cui, in primis, la presenza dell'imbutto respiratorio. Ciò non toglie che le larve neonate di specie ovovivipare possano penetrare successivamente in più ospiti qualora prelevate e trasferite sperimentalmente subito dopo la loro penetrazione (Mellini, 1957).

Va infine ricordato che tra i Ditteri vi sono anche 2 famiglie i cui componenti, di infima taglia, sfruttano, da adulti, gli insetti comportandosi come epizoi. Uno è rappresentato dai Ceratopogonidi alati che spesso succhiano in gruppo l'emolinfia di grossi insetti a livello delle nervature alari; l'altro quello dei Braulidi atteri che vivono da commensali sull'ape domestica.

C o m p o r t a m e n t i d i t r a n s i z i o n e t r a l a p r e d a z i o n e e d i l p a r a s s i t o i d i s m o .

Si riscontrano abbastanza comunemente qua e là nell'ordine, ed in particolare nelle non rare famiglie in cui sono rappresentati entrambi i suddetti modi di vita.

Tra i Nematoceri, ad esempio, i pochi Cecidomiidi considerati parassitoidi hanno larve dapprima ectofaghe e successivamente endofaghe, per cui non è evidente la differenza rispetto alle forme predatrici che attraversano grosso modo entrambe queste fasi. L'unica discriminante è rappresentata dall'unicità della vittima nel I caso e dalla pluralità nel secondo, dato anche che, comunque, le femmine depongono nell'ambiente.

Tra i Brachiceri valga il classico esempio dei Sarcofagidi, nei quali la differenza tra i due modelli di entomofagia può essere così schematizzata. Nelle forme parassite, la femmina opera una contaminazione diretta e le larve si evolvono a spese di un unico ospite; in quelle predatrici, la femmina di solito ovolarvidepone nell'ambiente e le larve distruggono più individui della vittima (vedi ooteche dei Celiferi), ma in entrambi i casi le larve hanno uno sviluppo rapidissimo, non contraggono rapporti fisiologici di sorta con le vittime nè mostrano caratteristiche morfologiche peculiari di qualche rilievo. Inoltre la stessa specie può comportarsi nell'uno o nell'altro modo secondo la mole della vittima e la situazione contingente. Del resto, come già rilevato in un precedente lavoro di carattere generale, i confini tra le due forme di entomofagia sono molto sfumati (Mellini, 1993).

Infine, a riprova delle grandi capacità di adattamento dei Ditteri entomofagi, va ricordata la possibilità di certi predatori e di certi parassitoidi, anche evoluti quali i Tachinidi, di compiere incredibili salti sistematici di partner determinando, sia pure occasionalmente, miasi nei Mammiferi (Mellini, 1992).

RIASSUNTO

Nessun altro ordine di Insetti è tanto ampiamente e variamente implicato nella zoofagia quanto quello dei Ditteri. Essi, infatti, coinvolgono quasi tutto il mondo animale nei più svariati modi: dal parassitismo al parassitoidismo, dalla predazione alla necro-saprofagia.

Tralasciati i rapporti con i Vertebrati, che ricadono nell'ambito del parassitismo vero e della necrofagia s.l., si passa ad analizzare i rapporti con gli Invertebrati che investono quasi tutte le classi di Artropodi, in primis gli Insetti, ed inoltre i Molluschi Gasteropodi, gli Anellidi Oligocheti e marginalmente Nematelminti, Platelmini e Poriferi.

La zoofagia, tra i Ditteri, è largamente praticata dalle larve. Esse si presentano morfologicamente molto semplificate, ma nel contempo forti, rustiche ed oltremodo efficienti. Protette da tegumenti elastici ed assai resistenti, fornite di una buona muscolatura somatica, sono, nei Ciclorrafi, di forma tendenzialmente subconica e armate di due formidabili uncini boccali, sorretti da una robusta base scheletrica, adatti per affrontare quasi tutti i regimi dietetici. Così fatte, sono idonee per vivere in moltissimi ambienti, in particolare quelli ipogei, e capaci di una larga polifagia attuale e potenziale, non solo a livello di famiglia ma anche di specie, e talora sconfinante oltre il regno animale. Così, questa grande versatilità delle larve, che pure sono morfologicamente piuttosto uniformi, sta alla base della disomogeneità dei comportamenti all'interno dei vari gruppi sistematici favorita dalle circostanze.

Salvo rari casi in cui, grazie al forte scarto megetico tra i due simbionti, gli antagonisti si comportano da veri parassiti, essi rientrano di regola nelle due grandi categorie dei predatori e dei parassitoidi. Una caratteristica comune ad entrambe è l'immissione di saliva nelle vittime, per cui i visceri ne restano parzialmente digeriti consentendo, attraverso l'esilissimo stomodeo, la suzione del denso liquame che ne deriva.

Predatori.

Sono le forme più comuni, distribuite in varia misura nella stragrande maggioranza delle famiglie, sia di Nematoceri che di Brachiceri. Molto rare sono le famiglie comprendenti quasi esclusivamente specie predatrici, numerose invece quelle che ne racchiudono aliquote consistenti, e numerosissime,

poi, quelle che ne includono solo frazioni modeste, essendo il comportamento di base del gruppo orientato in altra direzione. Sono infatti piuttosto rare le famiglie di Ditteri con biologia larvale abbastanza uniforme. Accanto alle forme predatrici obbligate, numerose sono quelle, in particolare tra le specie saprofaghe, che si comportano come tali in modo occasionale. Pertanto l'attività predatrice trova nei Ditteri una larghissima diffusione. Globalmente vengono cacciati tutti gli stadi.

La predazione può essere esercitata dagli adulti, ovvero dalle larve ed anche dagli uni e dalle altre sebbene, ovviamente, in ambienti e con modalità e prede del tutto diversi. Da entrambi gli stadi la preda viene consumata per suzione. Comunque l'attività predatrice è svolta soprattutto allo stato larvale. Nel caso degli adulti, è indispensabile un notevole livello di specializzazione non solo morfologica (apparati boccali perforanti succhiatori, zampe prensili, ecc.), ma soprattutto comportamentale, dato che le prede sono rappresentate quasi esclusivamente da forme immaginali, sovente buone volatrici, che vengono paralizzate all'istante da secreti iniettati con la prefaringe.

Nel caso delle larve, modifiche di un certo impegno sono richieste in ambito morfologico solo quando esse cacciano in situazioni esposte, dove in realtà aggrediscono solo prede agglomerate, come fanno i Sirfidi; ma in generale le larve dei Ditteri vivono in ambienti protetti ed assai comunemente nel terreno, ove la loro apodia non pregiudica l'attività predatrice. Anzi il dominio ipogeo, tanto frequentato dagli Artropodi in genere, rappresenta il più ricco ed il più comune campo di caccia. Così la grande polifagia tendenziale, propria dell'ordine dei Ditteri, ne rimane esaltata con una attività predatrice facoltativa ed occasionale largamente seguita, oltre a quella obbligata. I comportamenti di predazione esibiti dalle larve appaiono sovente piuttosto banali, ma talora risultano sofisticati con la costruzione di apposite trappole, come accade tra i Micetofilidi ed i Ragionidi; così come sono "raffinati" i comportamenti delle femmine di certi Sarcofagidi le quali, anziché abbandonare la prole genericamente negli ambienti ove sono presenti le prede, depongono direttamente sulle medesime.

Parassitoidi.

A differenza dei predatori, che sono più o meno dispersi nell'ambito dell'ordine, i parassitoidi sono in maggioranza concentrati in una decina di famiglie quasi tutte a comportamento omogeneo. Dato il grado di specializzazione sovente indispensabile per questo modello di vita, esso di solito non compare in forma facoltativa ed occasionale. Tuttavia in certi gruppi con caratteristiche biologiche disomogenee, quali i Sarcofagidi, comprendenti, accanto ad una nutrita rappresentanza di forme zoonecrofaghe e zoosaprofaghe, sia forme parassite poco specializzate che predatrici, non di rado la stessa specie può comportarsi nell'uno o nell'altro modo, secondo il tipo di vittima, la sua mole e le circostanze.

Sono quasi tutti compresi nel sottordine dei Brachiceri, in larga prevalenza tra i Ciclorrafi, però in famiglie aventi in genere scarsa o nulla affinità sistematica fra di loro. È pertanto opinione generale che, a differenza degli Imenotteri, il parassitoidismo nei Ditteri non abbia seguito un'unica linea evolutiva ma sia comparso più volte, in maniera indipendente, nel corso della evoluzione. Nei Nematoceri si conta solo qualche specie di cecidomiide e di chironomide, peraltro con comportamenti parassitari non ben definiti.

Le vittime, come per i predatori, sono costituite nella stragrande maggioranza dagli Insetti e, in misura modesta, da rappresentanti delle altre classi di Artropodi nonché da Gasteropodi ed Oligocheti. La cerchia degli ospiti, nel suo complesso, è molto più vasta di quella degli Imenotteri, che pure sono enormemente più numerosi; ciò dipende dalla maggiore varietà di ambienti frequentati dai Ditteri in generale. La taglia delle vittime è quanto mai varia e talora infima, come nel caso di certe formiche perseguitate dai Foridi. Vengono attaccati, secondo le specie, tutti gli stadi, ivi compreso quello di uovo che, per quanto raramente, costituisce un singolo ospite, come accade per certi Cloropidi antagonisti di Crisomelidi. Anche a livello specifico vi è una spiccata tendenza verso la polifagia, favorita specialmente dalla contaminazione indiretta, che può addirittura sfociare in un iperparassitoidismo puramente occasionale, come accade in particolare tra i Bombiliidi.

Negli Ortorrafi vengono impiegate solo modalità di contaminazione indiretta con l'immissione di planidi, di varia conformazione, negli ambienti frequentati dagli ospiti. È questa la tecnica più primitiva, propria dei predatori, ma raffinata nei parassitoidi con l'uso di larve di I età particolarmente adatte a sopravvivere nell'ambiente in attesa, o alla ricerca, dell'ospite.

Nei Ciclorrafi compaiono e dominano le altre tre modalità di parassitizzazione, tra cui prevale quella consistente nella deposizione, sul corpo dell'ospite, o di uova membranacee pronte a schiudere, ovvero di uova macrotipiche non incubate. Dato che l'ospite è mobile, queste ultime vengono fissate al tegumento col corion ventrale coloso, come nella generalità dei Tachinidi, oppure con dispositivi meccanici, pure corionali, come si riscontra nei Conopidi. La deposizione nel corpo dell'ospite è

seguita da intere famiglie come quelle dei Pipunculidi e dei Pirogati, mentre è tentata solo da frazioni più o meno modeste negli altri gruppi. La perforazione del tegumento è ottenuta o mediante un ovopositore di sostituzione sclerificato, oppure grazie ad un vistoso processo secondario, spiniforme ed impari, differenziato nell'urosterno pregenitale. La tecnica consistente nella deposizione di uova microtipiche, destinate ad essere ingerite, sul substrato trofico dell'ospite resta invece esclusiva dei Tachinidi.

Le larve che sono tutte endofaghe, escluse quelle dei Bombiliidi, e che nell'ordine dei Ditteri sono perfettamente preadattate alla vita endoparassitaria, penetrano nell'ospite, qualora non iniettate dalla madre ovvero sgusciate da uova microtipiche, generalmente perforandone il tegumento e talora utilizzando le aperture naturali. Così, sovente, viene scaricato sulle larve neonate non solo il compito di ritrovare l'ospite ma anche quello della sua effettiva presa di possesso.

Essendo meta- o anfipneustiche le larve attingono aria, in permanenza, attraverso i tubi respiratori, ovvero saltuariamente agganciandosi con gli stigmi posteriori ai grossi tronchi tracheali od anche lacerando i sacchi aerei. La formazione dei suddetti imbuti è indotta in varie famiglie, perfino di Ortorafi, nonchè in ospiti appartenenti a varie classi di Artropodi. Queste larve sono dotate di una straordinaria vitalità e resistenza, specialmente se paragonate a quelle delicate degli Imenotteri Terebranti che infatti abbisognano di una accurata e molteplice assistenza iniziale ad opera della madre.

Non mancano poi famiglie depositarie di comportamenti del tutto atipici, quali i Ceratopogonidi che da adulti vivono come epizoi temporanei ematofagi di grossi esapodi, i Criptochetidi che esibiscono larve endofaghe inusitate ed i Braulidi che, allo stato immaginale, vivono da epizoi sulle api in qualità di commensali.

I Tachinidi si pongono al vertice del parassitoidismo nei Ditteri, non solo per la posizione sistematica e l'enorme numero di specie, pari alla metà del totale dei parassitoidi compresi nell'ordine, ma anche per i più alti livelli di specializzazione in ospiti quasi unicamente Insetti. Pressochè esclusive sono le uova macrotipiche, che hanno in comune con alcuni Rinoforidi e Feomiidi, e del tutto quelle microtipiche. Hanno ampliato la gamma degli imbuti respiratori con l'introduzione di quelli secondari, sia di tipo tegumentale che tracheale. In molte specie sono stati perfezionati i meccanismi di dipendenza fisiologica dal bilancio ormonale degli ospiti, con l'insorgenza della diapausa breve che consente a questi ultimi di completare l'accrescimento a beneficio dell'antagonista.

Tale specializzazione appare poi in netto contrasto con la zoofagia del tutto generica delle affini famiglie dei Sarcofagidi e dei Calliforidi, nonchè col loro parassitoidismo piuttosto rudimentale, caratterizzato da un comportamento larvale di tipo spiccatamente predatorio fin dagli esordi, anche se limitato dall'unicità della vittima qualora di taglia cospicua. L'estrema variabilità comportamentale, che si riscontra nell'ambito di queste due famiglie di Tachinoidea (o Oestroidea), si ripropone spesso anche a livello di singole specie che possono, ad un tempo, vivere da parassitoidi, da predatori e da zoosaprofagi anche a carico di classi diverse.

From Predation to Parasitoidism in the Diptera Order

SUMMARY

No other insect order is so widely and variously dedicated to zoophagy as Diptera. The zoophagous behaviour of Diptera, in fact, involves nearly the whole animal world in various ways whether by parasitism or parasitoidism, predation or necro-saprophagy.

Leaving aside the zoophagous behaviour of Diptera towards vertebrates, which involves true parasitism and necro-saprophagy, this study intends investigating the relationships of Diptera to invertebrates which concerns all classes of Arthropods, first and foremost insects, as well as Gasteropod Molluscs, Oligochete Anellids and rarely Platyhelminthes, Nematelminthes and Porifera.

Zoophagous behaviour is particularly typical of Diptera larvae. While being very simple from a morphological point of view, these larvae are nevertheless strong, rustic and extremely efficient. Protected by elastic yet highly resistant teguments and with a well-developed skeletal muscles, in Cyclorrhapha these larvae are subconic in shape and exhibit two formidable mouth hooks, supported by a sturdy skeleton structure, which enables them to feed on all sorts of diets. With this make-up, they can live in a wide variety of environments, in particular hypogeal ones, and are highly polyphagous both potentially and in practice, not only in the same family but also in the same species and sometimes

feeding also out the animal kingdom. Versatility, then, is the hallmark of these larvae which, moreover, albeit being rather uniform, exhibit a dishomogeneous behaviour within the various systematic groups depending on external circumstances.

Except in rare instances in which the difference in size and weight between the two symbionts allows the antagonists to adopt a true parasitic behaviour, as a rule these larvae can be classified under two categories, namely that of predators and parasitoids. A characteristic shared by the larvae falling under both categories is the injection of saliva into the victims so that the victim's viscera are partially digested thus permitting the thick resulting fluid to be sucked in through the very thin stomodeum.

P r e d a t o r s .

This is the most common kind of zoophagy which may be found in varying extent in the great majority of families, whether of Nematocera and Brachycera. Families comprising almost exclusively predators are very rare while those comprising predators to a large extent are numerous and those which include just a small number are more numerous still as the basic behaviour of this latter groups tends to be essentially different.

Diptera families the larval biology of which tends to be rather uniform are in fact rather rare. Next to forms for which predation is the only behaviour, there are many others, in particular saprophagous forms, which resort to predation only occasionally. It may therefore be concluded that predatory activity is very widespread amongst Diptera. Overall, all victim stages are subject to being preyed upon.

Predation may be exerted by either the adults or the larvae or even by both, albeit in different environments, according to different patterns and with different preys. Both stages feed on the prey by suction. In any case, predatory activity is most typical of the larval stage. In the case of adults, a high degree of specialisation both of a morphological nature (perforating and sucking mouth parts, prehensile legs, and so on) and in particular of a behavioural one, is essential as the victims are almost exclusively in the imago stage and therefore quite often capable of flying so that they must be instantly paralysed by the secretions injected into them with the prepharynx.

In the case of the larvae, morphological adaptation is required only when predation is carried out in an open and unprotected environment, where, in actual fact, only preys living in clusters are attacked, as for Syrphid larvae. Generally speaking, however, Diptera larvae live in protected environments and in many cases in the soil where their lack of legs does not adversely affect their predatory activity. Indeed, the hypogeal environment, which is the one most commonly inhabited by Arthropods in general, is where preys are most abundant. Thus, the high tendential polyphagy typical of the Diptera order is favoured so that, in addition to species in which predation is the only behaviour, there are many species in which this behaviour is widely practised optionally and occasionally. The predatory behaviour exhibited by the larvae is often rather simple and straightforward but at times it may be sophisticated, entailing the construction of special traps, as in the case of some Mycetophilidae and Rhagionidae. The behaviour of the females of certain Sarcophagidae is also quite sophisticated as, instead of laying their eggs of larvae randomly in the environments in which the preys are present, they directly deposit them on their victims.

P a r a s i t o i d s .

Unlike predators which are more or less spread out within the order, parasitoids mostly belong to about ten families almost all of which exhibit a homogeneous behaviour. As parasitoidism requires a considerable degree of specialisation, it does not generally occur optionally or occasionally. Notwithstanding, amongst certain groups with dishomogeneous biological characteristics such as Sarcophagidae which include, in addition to numerous zoonecrophagous and zoosaprophagous forms, also scarcely specialised parasitic and predatory forms, it is not unusual to find the same species exhibiting either type of behaviour depending on the type of victim, its size and the circumstances.

Almost all the parasitoids belong to the Brachycera suborder and are largely to be found amongst the Cyclorrhapha but in families with little or no systematic affinity with each other. It is generally believed therefore that, unlike in Hymenoptera, parasitoidism in Diptera is not the outcome of a single evolutionary trend but rather that it has come up again and again and independently in the course of their evolution. Only a few species of cecidomyiid and chironomid parasitoids are to be found among Nematocera and, moreover, these do not exhibit a well-defined parasitic behaviour.

As for the predators, victims are mostly insects and, to a lesser extent, other classes of Arthropods as well as Gasteropods and Oligochaeta. Overall, the list of hosts is much wider than that of

Hymenoptera, even though the latter are far more numerous. This wider choice of hosts depends on the greater variety of environments generally inhabited by Diptera. Host size may vary considerably and at times it can be very small as in the case of the ants parasitized by Phoridae. Depending on the species, all stages may be attacked including the egg which, even though rarely, constitutes a single host as in the case of certain Chloropids which victimise Chrysomelids. The tendency to polyphagy can be said to be marked even at a specific level and is especially favoured by indirect parasitization which may even lead, albeit merely occasionally, to hyperparasitoidism as is particularly the case amongst Bombyliidae.

In the case of Orthorrhapha, only indirect parasitization is adopted, with the introduction of planidia of various conformations into host environments. This is the most primitive type of behaviour, typical of predators, but which has been especially refined by parasitoids that deposit 1st-instar larvae especially capable of surviving in the environment (planidia) while awaiting or searching for the host. Cyclorrhapha mostly exhibit the other three parasitization patterns, of which the prevailing one consists in the deposition of either membranaceous eggs ready for hatching or non-incubated macrotypical eggs on the host body. As the host is mobile, the latter are firmly attached to the tegument either by means of the gluey ventral chorion as is the case in many Tachinids or by mechanical devices (also of a chorional nature) as in Conopids. Deposition within the host body is the behaviour adopted by entire families such as those of Pipunculids and Pyrgotids, while this method is adopted by only some members of other groups. Tegument piercing is achieved either by means of a sclerified factitious ovipositor or by a big sharpened impar spine differentiated in the pregenital urosternum. The method entailing the deposition of microtypical eggs on the trophic substrate of the hosts, which are then ingested, is instead exclusive to Tachinids.

When not introduced directly by the mother or hatched from microtypical eggs, the larvae, which are all endophagous except those of the Bombyliidae and which in the Diptera order are perfectly pre-adapted to a parasitic life style, penetrate into the host, generally piercing its tegument and sometimes via its natural openings. The task of the newborn larvae, then, is often not only that of having to find the host but also of having to parasitize it. Being meta- or amphypneustic, the larvae permanently breathe through respiratory funnels or temporary by attaching themselves with their rear stigma to the large tracheal trunks of the host or even tearing their air sacs. The formation of the funnels occurs in various families, even of Orthorrhapha, as well as in hosts belonging to various classes of Arthropods. These larvae are extremely viable and resistant especially if compared to the delicate larvae of Hymenoptera Terebrantia which in fact require considerable initial care and assistance by the mother.

There are also families exhibiting atypical behaviours such as the Ceratopogonids which, as adults, live as temporary epizoa feeding on the blood of large hexapoda, the Cryptochetids, the endophagous bicaudate larvae of which are quite unusual, and the Braulids which, in their imago stage, live as commensal epizoa on bees.

Tachinids are at the apex of Diptera parasitoidism not only for their systematic position and their enormous number of species, amounting to half the total number of parasitoid species in the order, but also because they are the most highly specialised with regards their hosts, which are almost exclusively insects. Eggs are often macrotypical, a characteristic in common with some Rhinophorids and Pheomiids, while microtypical ones are exclusive. They also exhibit a variety of respiratory funnels due also to the formation of secondary ones, both of the tegumental and tracheal type. Mechanisms of physiological dependency on the hormonal balance of the hosts have been developed in many species with the appearance of a brief diapause so that the host can complete its growth for the benefit of its antagonist.

This specialisation clearly contrasts with the generic zoophagy of the kindred Sarcophagid and Calliphorid families and with their rather rudimentary parasitoidism which is characterised by a markedly predatory behaviour of the larvae from the onset and constrained only if the single victim is large. The extreme behavioural variability encountered within these two families of Tachinoidea (or Oestroidea) is often also encountered amongst single species which may behave at the same time as parasitoids, predators, parasites or zoosaprophagous even at the expense of different classes of animals.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ADAMOVIC Z. R., 1963. - Ecology of some Asilid- species (Asilidae, Diptera) and their relation to honeybee (*Apis mellifica* L.). - *Museum Hist. Natur. Beograd*, 30: 3-102.
- ADAMOVIC Z.R., 1963. - The feeding of some asilid species (Asilidae, Diptera) in Yugoslavia. - *Archiv. Biol. Sciences*, 15: 41-74.
- ADAMOVIC Z.R., 1968. - Feeding-habits of some robber flies preying upon Orthoptera. - *Ekologija*, 3: 119-132.
- ADAMOVIC Z.R., 1972. - Bee-killing robber flies (Diptera, Asilidae) in the area of Ulcinj, Montenegro. - *Acta entom. Jugosl.*, 8: 33-37.
- AGUILAR J., 1946. - Aperçu sur les moeurs des Chloropidae (Dipt.). - *L'Entomologiste*, 2: 3-6.
- AIELLO A., 1980. - *Systropus columbianus* (Diptera, Bombyliidae) reared from larva of Limacodid moth. - *Ent. News*, 91: 89-91.
- AKRE D.R., GARNETT W.B., ZACK R.S., 1990. - Ant hosts of *Microdon* (Diptera: Syrphidae) in the Pacific Northwest. - *J.Kansas Ent.Soc.*, 63:175-178.
- ALDRICH J.M., 1915. - The economic relations of the Sarcophagidae. - *J.Econ.Ent.*, 8: 242-246.
- ALDRICH J.R., BARROS T.M., 1995. - Chemical attraction of male crab spiders (Araneae, Thomisidae) and kleptoparasitic flies (Diptera, Milichiidae and Chloropidae). - *J. Arachnology*, 23: 212-214.
- ALFARO R. I., HULME M.A., HARRIS J.W.E., 1985. - Insects associated with the sitka spruce weevil, *Pissodes strobi* (Col.: Curculionidae) on sitka spruce, *Picea sitchensis* in British Columbia, Canada. - *Entomophaga*, 30: 415-418.
- ALLEN G.R., PAPE T., 1996. - Description of female and biology of *Blaesoxipha ragg* Pape (Diptera: Sarcophagidae), a parasitoid of *Sciarasaga quadrata* Rentz (Orthoptera: Tettigoniidae) in Western Australia. - *Australian J. Entomol.*, 35: 147-151.
- ARNOUX J., REMAUDIERE G., 1946. - Etude preliminaire sur *Acridomyia sacharovi* Stack. (Dipt. Muscidae) parasite en France de *Locusta migratoria* L. - *Bull. Soc. ent. France*, 51: 53-62.
- ARTHUR A.P., COPPEL H.C., 1953. - Studies on dipterous parasites of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae). - *Can. J. Zool.*, 31: 374-391.
- ASAI I., YANO K., 1988. - Pupation site and overwintering of some Japanese Pipunculidae (Diptera) parasitizing *Nephotettix cincticeps* (Hemiptera: Deltocephalidae). - *Trans. Shikoku Entomol. Society*, 19: 11-15.
- ASQUITH A., ADAMSKI D., 1989. - Description of the predaceous larva of *Pseudogaurax signatus* (Loew) (Diptera: Chloropidae). - *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 91: 185-189.
- AUROI C., 1982. - Le cycle d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt., Tabanidae). II. Les larves et leur développement. - *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, 55: 139-150.
- BAILEY P.T., 1989. - The millepede parasitoid *Pelidnoptera nigripennis* (F.) (Diptera: Sciomyzidae) for the biological control of the millepede *Ommatoiulus moreleti* (Lucas) (Diplopoda: Julida: Julidae) in Australia. - *Bull. Ent. Res.*, 79: 381-391.
- BARONIO P., 1974. - Gli insetti nemici dei Molluschi Gasteropodi. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 32: 169-187.
- BARRACLOUGH D.A., 1983. - The biology and immature stages of some *Sepedon* snail-killing flies in Natal (Diptera: Sciomyzidae). - *Ann. Natal Mus.*, 25: 293-317.
- BAYLAC M., 1986. - Observations sur la biologie et l'écologie de *Lestodiplosis* sp. (Dipt. Cecidomyiidae), predateur de la cochenille du hêtre *Cryptococcus fagi* (Hom. Coccoidea). - *Annl. Soc. ent.Fr.*, 22: 375-386.
- BEAVER R.A., 1986. - Biological studies of muscoid flies (Diptera) breeding in mollusc carrion in Southeast Asia. - *Jpn. J. Sanit. Zool.*, 37: 205-211.
- BEAVER R.A., 1987. - Biological studies of non-muscoid flies (Diptera) bred from mollusc carrion in Southeast Asia. - *Jpn. J. Sanit. Zool.*, 38: 187-195.
- BEDDING R.A., 1973. - The immature stages of Rhinophorinae (Diptera: Calliphoridae) that parasitise British woodlice. - *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 125: 27-44.
- BELCARI A., 1997. - Larval morphology and behaviour of *Tomosvaryella frontata* (Becker) (Diptera, Pipunculidae), parasitoid of *Opsius stactogalus* Fieber (Homoptera, Cicadellidae). - *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 21: 115.
- BERG C.O., 1964. - Snail-killing sciomyzid flies: biology of the aquatic species. - *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 15: 926-932.
- BERG C.O., KNUTSON L.V., 1978. - Biology and systematics of the Sciomyzidae. - *Ann. Rev. Entom.*, 23: 239-258.

- BILIOTTI E., DEMOLIN G., MERLE P. du, 1965. - Parasitisme de la processionnaire du pin par *Villa quinquefasciata* Wied. apud Meig. (Dipt., Bombyliidae) importance du comportement de ponte du parasite. - *Ann. Epiphyties*, 16: 279-288.
- BOHART G.E., STEPHEN W.P., EPPLEY R.K., 1960. - The biology of *Heterostylum robustum* (Diptera: Bombyliidae), a parasite of the alkali bee. - *Ann. ent. Soc. America*, 53: 425-435.
- BROWN B.V., FEENER D.H. Jr., 1991. - Behavior and host location cues of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). - *Biotropica*, 23: 182-187.
- CADY A., LEECH R., SORKIN L., STRATTON G., CALDWELL M., 1993. - Acrocerid (Insecta: Diptera) life histories, behaviors, host spiders (Arachnida: Araneida), and distribution records. - *Can. Ent.*, 125: 931-944.
- CAMPBELL R. W., 1963. - Some Ichneumonid-Sarcophagid interactions in the gypsy moth *Porthetria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae). - *Can. Ent.*, 95: 337-345.
- CANTRELL B.K., 1986. - Notes on the taxonomy and biology of species of *Parasarcophaga* Johnston and Tieggs and *Baranovisca* Lopes (Diptera: Sarcophagidae) associated with spiders in eastern Australia. - *Austr. ent. Mag.*, 13: 1-10.
- CARL K.P., 1969. - Observations on *Endopsylla agilis* de Meijere (Diptera: Cecidomyiidae), an endoparasite of *Psylla* spp. (Homoptera: Psyllidae). - *Tech. Bull. Commonw. Inst. Biol. Control*, 12: 147-156.
- CHAPMAN R.F., 1959. - Some observations on *Pachyophthalmus africa* Curran (Diptera: Calliphoridae), a parasite of *Eumenes maxillosus* De Geer (Hymenoptera: Eumenidae). - *Proc. R. Ent. Soc. London*, 34: 1-6.
- CHARLES J.G., 1985. - *Diadiplosis koebelei* Koebele (Diptera: Cecidomyiidae), a predator of *Pseudococcus longispinus* T.-T. (Homoptera: Pseudococcidae), newly recorded from New Zealand. - *New Zealand J. Zoology*, 12: 331-333.
- CHVALA M., 1976. - Swarming, mating and feeding habits in Empididae (Diptera), and their significance in evolution of the family. - *Acta. Ent. Bohemoslov.*, 73: 353-366.
- CIAMPOLINI M., 1960. - La *Phaonia trimaculata* Bouché (Diptera, Anthomyiidae) parassita delle larve di *Temnorhynchus mendicus* Gyll. - *Redia*, 45: 245-253.
- CLARK H.W., BLUM P.E. - Notes on spider (Theridiidae, Salticidae) predation of the harvester ant, *Pogonomyrmex salinus* Olsen (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae), and a possible parasitoid fly (Chloropidae). - *Great Basin Naturalist*, 52: 385-386.
- CLASTRIER J., GRAND D., LEGRAND J., 1994. - Observations exceptionnelles en France de *Forcipomyia (Pterobosca) paludis* (Macfie), parasite des ailes de Libellules (Diptera, Ceratopogonidae et Odonata). - *Bull. Soc. Ent. France*, 99: 127-130.
- CLAUSEN C.P., 1940. - Entomophagous insects. - *McGraw-Hill*, New York, 688 pp.
- COLLES D.H., WHITTLE C.P., 1977. - Two Chloropidae (Diptera) endoparasitic in other insects. - *J. Aust. ent. Soc.*, 16: 159-160.
- COLOMBO M., FÖRDEGH F.M., 1991. - Ritrovamento di *Coenosia attenuata*, attivo predatore di Aleirodidi, in colture protette in Liguria e Lombardia. - *Inform. Agrario*, 10: 187-189.
- COPPEL H.C., HOUSE H.L., MAW M.G., 1959. - Studies on dipterous parasites of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae). VII. *Agria affinis* (Fall.) (Diptera: Sarcophagidae). - *Can. J. Zool.*, 37: 817-830.
- CORBEL J.-C., 1967. - Les parasites des Orthoptères. - *Année Biologique*, 6: 289-390.
- COUPLAND J.B., BAKER G., 1994. - Host distribution, larviposition behaviour and generation time of *Sarcophaga penicillata* (Diptera: Sarcophagidae), a parasitoid of conical snails. - *Bull. Entom. Res.*, 84: 185-189.
- CROCKER R.L., RODRIGUEZ-DEL-BOSQUE L.A., NAILON W.T. Jr., WEI X., 1996. - Flight periods in Texas of three parasites (Diptera: Pyrgotidae) of adult *Phyllophaga* spp. (Coleoptera: Scarabaeidae), and egg production by *Pyrgota undata*. - *Southwest. Entomol.*, 21: 317-324.
- CROUZEL I.S.De, SALAVIN R.G., 1961. - Contribucion a la biologia de las Sarcophagidae (Diptera). - *Rev. Investig. Agric.*, 15: 649-671.
- CUMMING J.M., COOPER B.E., 1993. - Techniques for obtaining adult-associated immature stages of predacious Tachydromiine flies (Diptera: Empidoidea), with implications for rearing and biocontrol. - *Entom. News*, 104: 93-101.
- DAHLEM A.G., 1991. - Rhinophoridae. - In Stehr F.W. - Immature insects. - Vol. 2, Kendall/Hunt Publ.Co Dubuque, USA, pp. 873-874.
- DENNIS D.S., LAVIGNE R.J., 1976. - Ethology of *Leptogaster parvoclava* in Wyoming (Diptera: Asilidae). - *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 78: 208-222.

- DENNIS D.S., LAVIGNE R.J., 1979. - Ethology of *Machimus callidus* with incidental observations on *M. occidentalis* in Wyoming (Diptera: Asilidae). - *Pan-Pacific Entomologist*, 55: 208-221.
- DIAL R., ROUGHGARDEN J., 1996. - Natural history of *Anolisomyia rufianalis* (Diptera: Sarcophagidae) infesting *Anolis* lizards in a rain forest canopy. - *Env. Entom.*, 25: 1325-1328.
- DISNEY R.H.L., 1994. - Scuttle flies: the Phoridae. - *Chapman and Hall, London*, 467 pp.
- DOBOSZ R., 1991. - *Forcipomyia eques* Joh. (Diptera, Ceratopogonidae), an ectoparasite of lace-wings (Planipennia, Chrysopidae) in Poland. - *Ann. Upper Silesian Mus. (Entom.)*, 2: 235-237.
- DOBSON J.R., 1992. - Are adult Lonchaeidae (Diptera) specialized kleptoparasites of spiders' prey? - *Br. J. Ent. Nat. Hist.*, 5: 33-34.
- DOWNES J.A., 1978. - Feeding and mating in the insectivorous Ceratopogoninae (Diptera). - *Mem. Entom. Soc. Canada*, 104: 1-62.
- DRUMMOND F.A., GRODEN E., HAYNES D.L., EDENS T.C., 1989. - Some aspects of the biology of a predaceous Anthomyiid fly, *Coenosia tigrina*. - *The Great Lakes Entomol.*, 22: 11-18.
- DUFFIELD R.M., 1981. - Biology of *Microdon fuscipennis* (Diptera: Syrphidae) with interpretations of the reproductive strategies of *Microdon* species found north of Mexico. - *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 83: 716-724.
- DYSART R.J., 1991. - Biological notes on two chloropid flies (Diptera: Chloropidae), predaceous on grasshopper eggs (Orthoptera: Acrididae). - *J. Kans. Entomol. Soc.*, 64: 225-230.
- DYTE C.E., 1959. - Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). - *Entomologist's Monthly Magazine*, 95: 139-143.
- DYTE C.E., 1967. - Some distinctions between the larvae and pupae of the Empididae and Dolichopodidae (Diptera). - *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, 42: 119-128.
- EBERHARD W.G., 1989. - Use of host aggregations as mating sites by *Chrysagria alicophaga* (Diptera: Sarcophagidae). - *Psyche*, 96: 45-47.
- EISNER T., EISNER M., DEYRUP M., 1991. - Chemical attraction of kleptoparasitic flies to heteropteran insects caught by orb-weaving spiders. - *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 88: 8194-8197.
- EMDEN F.I. Van, 1958. - Evolution of Tachinidae and their parasitism (Diptera). - *Proc. XVth Intern. Congr. Zool.*, pp. 664-666.
- ERZINCIOGLU Y.Z., 1984. - Studies on the morphology and taxonomy of the immature stages of Calliphoridae, with analysis of phylogenetic relationships within the family, and between it and other groups in the Cyclorrhapha (Diptera). - *Thesis, University of Durham*, 311 pp.
- EVANS H.E., 1988. - Observations on swarms of *Rhamphomyia sociabilis* (Williston) (Diptera: Empididae). - *J. New York Entomol. Soc.*, 96: 316-322.
- FEENER D.H. Jr., 1981. - Competition between ant species: outcome controlled by parasitic flies. - *Science*, 214: 815-817.
- FEENER D.H. Jr., 1987. - Size-selective oviposition in *Pseudacteon crawfordi* (Diptera: Phoridae), a parasite of fire ants. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 80: 148-151.
- FEENER D.H. Jr., BROWN B.V., 1992. - Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 85: 80-84.
- FEENER D.H. Jr., BROWN B.V., 1993. - Oviposition behavior of an ant-parasitizing fly, *Neodohniphora curvinervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). - *J. Insect Behavior*, 6: 675-688.
- FEENER D.H. Jr., JACOBS L.F., SCHMIDT J.O., 1996. - Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. - *Animal Behaviour*, 51: 61-66.
- FERRAR P., 1976. - Macrolarviparous reproduction in Ameniinae (Diptera: Calliphoridae). - *Systematic Entomology*, 1: 107-116.
- FERRAR P., 1987. - A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha. - *Entomograph*, 8, Part I, Brill Leiden, 478 pp.
- FOOTE B.A., 1973. - Biology of *Pherbellia prefixa* (Diptera: Sciomyzidae), a parasitoid-predator of the operculate snail *Valvata sincera* (Gastropoda: Valvatidae). - *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 75: 141-149.
- FOWLER H.G., 1997. - Morphological prediction of worker size discrimination and relative abundance of sympatric species of *Pseudacteon* (Dipt., Phoridae) parasitoids of the fire ant, *Solenopsis saevissima* (Hym., Formicidae) in Brazil. - *J. Appl. Ent.*, 121: 37-40.
- GADAU J., DISNEY R.H.L., 1996. - The ant host (Hymenoptera: Formicidae) and hitherto unknown female of *Menoziola obscuripes* (Diptera: Phoridae). - *Sociobiology*, 28: 177-181.
- GAIMARI S.D., TURNER W.J., 1996a. - Larval feeding and development of *Leucopis ninae* Tanasijtshuk and two populations of the *Leucopis gaimarii* Tanasijtshuk (Diptera: Chamaemyiidae) on russian

- wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphididae), in Washington. - *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 98: 667-676.
- GAIMARI S.D., TURNER W.J., 1996 b. - Methods for rearing aphidophagous *Leucopis* spp. (Diptera: Chamaemyiidae). - *J. Kansas Entom. Soc.*, 69: 363-369.
- 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.
- GARNETT W.B., AKRE R.D., SEHLKE G., 1985. - Cocoon mimicry and predation by myrmecophilous Diptera (Diptera: Syrphidae). - *Florida Entomol.*, 68: 615-621.
- GENUNG W.G., 1959. - Biological and ecological observations on *Mydas maculiventris* Westwood (Diptera: Mydidae) as a predator of white grubs. - *Florida Entomol.*, 42: 35-37.
- GODFRAY H.C.J., 1994. - Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology. - *Princeton University Press, New Jersey*, 473 pp.
- GRANDI G., 1951. - Introduzione allo studio dell'entomologia. II. Endopterygota. - *Ed. Agricole*, Bologna, 1332 pp.
- GREATHEAD D.J., 1962. - The biology of *Stomorphina lunata* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae), a predator of the eggs of Acrididae. - *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 139: 139-180.
- GREATHEAD D.J., 1963. - A review of the insect enemies of Acridoidea (Orthoptera). - *Trans. R. Ent. Soc. London*, 114: 437-523.
- GREATHEAD D.J., 1995. - The *Leucopis* spp. (Diptera: Chamaemyiidae) introduced for biological control of *Pineus* sp. (Homoptera: Adelgidae) in Hawaii: implications for biological control of *Pineus? boernerii* in Africa. - *Entomologist*, 114: 83-90.
- GRIFFITHS C., CARTER J.B., OVEREND J., 1984. - *Phaonia signata* (Meigen) (Diptera: Muscidae) larvae predatory upon leatherjackets, *Tipula paludosa* (Meigen) (Diptera: Tipulidae) larvae. - *Entomologist's Gazette*, 35: 53-55.
- HAFEZ M., EL-ZIADY S., HEFNAWY T., 1970. - Biological studies of the immature stages of *Tabanus taeniola* P. de B. in Egypt. - *Bull. Soc. ent. Egypte*, 54: 465-493.
- HARMAN D.M., WALLACE J.B., 1971. - Description of the immature stages of *Lonchaea corticis*, with notes on its role as a predator of the white pine weevil, *Pissodes strobi*. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 64: 1221-1226.
- HERTING B., 1960. - Biologie der wespälarktischen Raupenfliegen. Dipt. Tachinidae. - *Monogr. angew. Ent.*, 16, pp. 1-188.
- HORWOOD M.A., HALES D.F., 1991. - Fat body changes in a locust, *Chortoicetes terminifera* (Walker) (Orthoptera: Acrididae), parasitized by a nemestrinid fly. - *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 17: 53-63.
- HUCKETT H.C., VOCKEROTH J.R., 1987. - Muscidae. - In "*Manual of Nearctic Diptera*", Ottawa, 2: 1115-1131.
- HULME M.A., 1989. - Laboratory assessment of predation by *Lonchaea corticis* (Diptera: Lonchaeidae) on *Pissodes strobi* (Coleoptera: Curculionidae). - *Env. Ent.*, 18: 1011-1014.
- IBRAHIM S.H., 1984. - A study on a dipterous parasite of honeybees. - *Zeit. ang. Ent.*, 97: 124-126.
- IRWIN M.E., 1997. - Two new genera and four new species of the *Pherocera*-group from western north America, with observations on habitats and behavior (Diptera: Therevidae: Phycinae). - *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 79: 422-451.
- IRWIN M.E., LYNEBORG L., 1981. - Therevidae. - In "*Manual of Nearctic Diptera*", Ottawa, Canada, 1: 513-523.
- JAMES M.T., TURNER W.J., 1981. - Rhagionidae. - In "*Manual of Nearctic Diptera*", Ottawa, Canada, 1: 483-488.
- KEILIN D., 1944. - Respiratory systems and respiratory adaptations in larvae and pupae of Diptera. - *Parasitology*, 36: 1-66.
- KISHI Y., 1969. - A study on the ability of *Medetera* (Diptera: Dolichopodidae) to prey upon the bark and wood boring Coleoptera. - *Appl. Ent. Zool.*, 4: 177-184.
- KISHI Y., 1972. - Ability of *Lonchaea scutellaris* Rondani (Diptera: Lonchaeidae) to prey upon bark weevils and bark beetles. - *Kontyu*, 40: 1-6.
- KOBAYASHI T., 1993. - *Eurycnemus* sp. (Diptera: Chironomidae) ectoparasitic on pupae of *Goera japonica* (Trichoptera), newly recorded in Japan. - *Japan. J. Sanitary Zool.*, 44: 401-404.
- KUHLMANN U., 1995. - Biology and predation rate of the sarcophagid fly, *Agria mamillata*, a predator of European small ermine moths. - *Intern. J. Pest Manag.*, 41: 67-73.
- LAMORE D.H., 1960. - Cases of parasitism of the basilica spider, *Allepeira lemniscata* (Walckenaer), by the dipteran endoparasite *Ogcodes dispar* (Macquart). - *Proc. Entom. Soc. Washington*, 62: 65-85.

- LANE R. P., 1984. - Host specificity of ectoparasitic midges on butterflies. - In: Vane-Wright R. I., Ackery P. R. - *The biology of butterflies*. - Academic Press, pp. 106-108.
- LANDAU G. D., GAYLOR M.J., 1987. - Observations on commensal Diptera (Milichiidae and Chloropidae) associated with spiders in Alabama. - *Jour. Arachnology*, 15: 270-272.
- LARDNER R.M., HALES D., 1990. - Histopathology of an aphid, *Schoutedenia lutea* parasitized by a gall midge, *Pseudendaphis* sp. - *Entomophaga*, 35: 557-567.
- LASALLE M.W., BISHOP T.D., 1990. - Food habits of two larval flies (Dolichopodidae: Diptera) in two Gulf Coast oligohaline tidal marshes. - *Estuaries*, 13: 341-348.
- LAVIGNE R.J., HOLLAND F.R., 1969. - Comparative behavior of eleven species of Wyoming robber flies (Diptera: Asilidae). - *Science Monograph Agr. Exp. Stat., Univ. Wyoming Laramie*, n° 18, 61 pp.
- LAWSON S.A., FURUTA K., KATAGIRI K., 1997. - Effect of natural enemy exclusion on mortality of *Ips typographus japonicus* Nijima (Col., Scolytidae) in Hokkaido, Japan. - *J. Appl. Ent.*, 121: 89-98.
- LECLAIR R. Jr., BOURASSA J.-P., 1981. - Observation et analyse de la predation des oeufs d'*Ambystoma maculatum* (Shaw) (Amphibia, Urodela) par des larves de Diptères chironomidés, dans la région de Trois-Rivieres (Quebec). - *Can. J. Zool.*, 59: 1339-1343.
- LEONIDE J.-C., 1962. - Sur la présence de *Symmictus costatus* Loew (Dipt. Nemestrinidae) et de larves de Nemestrinides parasites du Criquet marocain (*Doclostaurus maroccanus* Thunb.) dans la plaine de Crau. - *Bull. Soc. ent. France*, 67: 104-108.
- LEONIDE J.-C., 1963 a. - Note préliminaire sur le cycle biologique d'un Diptère Anthomyidé du genre *Acrostilpna* Ringdahl endoparasite du *Barbitistes fischeri* (Yers.) (Orthoptera Ensifera: Phaneropteridae). - *C.R. Acad. Sc. Paris*, 257: 1353-1356.
- LEONIDE J.-C., 1963 b. - Complément à l'étude de la biologie larvaire de *Symmictus costatus* Loew (Diptera Nemestrinidae) parasites d'acridiens et considerations generales sur la biologie des Nemestrinidés. - *Entomophaga*, 8: 7-33.
- LEONIDE J.-C., 1964. - Contribution à l'étude de la biologie du *Symmictus costatus* Loew Diptère, Némestrinidé acridiophage. IV. La ponte et l'infestation de l'hôte. - *Bull. Soc. Zool. France*, 89: 135-142.
- LEONIDE J., 1967. - Contribution à l'étude biologique des Dipteres Sarcophagides, parasites d'Acridiens. Cycle biologique de *Blaesoxipha rossica* Vill., injection de larves dans le corps de l'hôte par les femelles de Sarcophagides. - *C.R. Acad. Sc. Paris*, 265: 232-234.
- LEONIDE J.-C., 1969. - Recherches sur la biologie de divers Diptères endoparasites d'Orthoptères. - *Mem. Museum Hist. Nat. Paris*, 53, 246 pp.
- LEONIDE J., LEONIDE J.-C., 1972. - Contribution à l'étude des Diptères Sarcophagides acridiophages. VI. Taxonomie, morphologie et biologie de *Blaesoxipha cochlearis* Pandellé. - *Bull. Soc. ent. France*, 77: 60-77.
- LEONIDE J., LEONIDE J.-C., 1986. - Les diptères sarcophagides endoparasites des orthopteres français. Essai biotaxonomique. - *Univ. Provence*, 301 pp.
- LEWIS S. M., MONCHAMP J.D., 1994. - Sexual and temporal differences in phorid parasitism of *Photinus marginellus* fireflies (Coleoptera: Lampyridae). - *Ann. Entom. Soc. Am.*, 87: 572-575.
- LOPES H.De S., ACHOY R.M., 1986. - On *Chrysagria* (Diptera, Sarcophagidae) with descriptions of two new species, one of them living on the larvae of *Altica* sp. (Coleoptera, Chrysomelidae). - *Rev. Brasil. Biol.*, 46: 273-276.
- LOPEZ R., FERRO D.N., DRIESCHE R.G. VAN, 1995. - Two tachinid species discriminate between parasitized and non parasitized hosts. - *Ent. Exp. Appl.*, 74: 37-45.
- MACKAUER M., FOOTITT R., 1979. - A gall midge, *Endaphis* sp. (Diptera: Cecidomyiidae), as a gregarious aphid parasite. - *Can. Ent.*, 111: 615-620.
- MARTIN S., 1988. - Occurrence of *Anthrax distigma* (Diptera, Bombyliidae) in a nest of *Vespa simillima xanthoptera* (Hymenoptera, Vespidae). - *Kontyu*, Tokyo, 56: 461-462.
- McALPINE J. F. et alii, Editors, 1981. - Manual of Nearctic Diptera. - *Research Branch Agriculture Canada, Monograph* n° 27, 1332 pp.
- McLEAN I.F.G., 1992. - Behaviour of larval and adult *Leucopis* (Diptera: Chamaemyiidae). - *Br. J. Ent. Nat. Hist.*, 5: 35-36.
- MEIER M., 1987. - Lebenszyklus und Parasit-Wirt-Beziehung von *Parachironomus varus* (Diptera: Chironomidae) und *Radix ovata* (Pulmonata: Lymnaeidae) in einem Weiher in Süddeutschland. - *Arch. Hydrobiol.*, 109: 367-376.
- MELLINI E., 1957. - Studi sui Ditteri Larvevori. IV. *Ptilopsina nitens* Zett. parassita di *Plagioderia versicolor* Laich. (Coleoptera Chrysomelidae). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 22: 135-176.

- MELLINI E., 1964. - Biologia dei Ditteri parassiti di Coleotteri adulti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 27: 171-192.
- MELLINI E., 1973. - Ditteri parassiti di Ditteri. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 32: 59-81.
- MELLINI E., 1975. - Studi sui Ditteri Larvevoridi. XXV. Sul determinismo ormonale delle influenze esercitate dagli ospiti sui loro parassiti. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 31: 165-203.
- MELLINI E., 1983. - L'ipotesi della dominazione ormonale, esercitata dagli ospiti sui parassitoidi, alla luce delle recenti scoperte nella endocrinologia degli insetti. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 38: 135-166.
- MELLINI E., 1990. - Sinossi di biologia dei Ditteri Larvevoridi. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 45: 1-38.
- MELLINI E., 1992. - Ditteri entomofagi occasionali determinatori di miasi nell'uomo. - *Natura e Montagna*, 39: 41-48.
- MELLINI E., 1993. - Saggio breve sulla entomofagia degli Insetti. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 47: 179-221.
- MELLINI E., GARDENGI G., 1994. - Osservazioni anatomo-istologiche sull'apparato genitale femminile di *Eucelatoria bryani* Sabr. - *Mem. Soc. Ent. Ital.*, 72: 521-532.
- MELLINI E., 1994. - Elementi per un confronto tra il parassitoidismo degli Imenotteri e quello dei Ditteri. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 49: 41-100.
- MENDEL Z., BLUMBERG D., 1991. - Colonization trials with *Cryptochaetum iceryae* and *Rodolia iceryae* for improved biological control of *Icerya purchasi* in Israel. - *Biological Control*, 1: 68-74.
- MERLE P. du, 1964. - Cycle biologique d'un Diptère Bombyliidae du genre *Villa*. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 259: 1657-1659.
- MERLE P. du, 1972. - Quelques données sur la biologie des Diptères Bombyliidae. - *Bull. Soc. ent. France*, 77: 190-201.
- MERLE P. du, 1975. - Les hôtes et les stades pré-imaginaux des Diptères Bombyliidae: revue bibliographique annotée. - *Bulletin SROP*, n° 4, 289 pp.
- MERLE P. du, MAZET R., 1978. - Données complémentaires sur la biologie de deux espèces du genre *Usia* Latreille. - *Bull. Soc. ent. France*, 83: 115-122.
- MERLE P. du, 1979. - Biologie de la larve planidium de *Villa brunnea* Beck., Diptère Bombyliide parasite de la Processionnaire du Pin. I. Recherche et découverte de l'hôte. - *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 11: 289-304.
- MERLE P. du, 1979. - Biologie de la larve planidium de *Villa brunnea* Diptère Bombyliide parasite de la Processionnaire du pin. III. Le début de la vie endoparasitaire du planidium, les réactions de l'hôte et les échecs du parasitisme. - *Annls. Soc. ent. Fr.*, 15: 525-551.
- MERLE P. du, 1981. - Biologie de la larve planidium de *Villa brunnea* (Dipt. Bombyliidae) parasite de la processionnaire du pin. IV. Intensité des réactions siphonogènes de l'hôte. - *Annls. Soc. ent. Fr.*, 17: 191-206.
- MEYER R.P., MCKENZIE T.L., ZALOM F.G., 1984. - Association of *Mydas xanthopterus* (Loew) (Diptera: Mydidae) and *Pepsis formosa* Say (Hymenoptera: Pompilidae) in the Chiricahua Mountains of Southeastern Arizona. - *Pan-Pacific Entomol.*, 60: 357.
- MIDDLEKAUFF W.W., 1959. - Some biological observations on *Sarcophaga falciformis*, a parasite of grasshoppers (Diptera: Sarcophagidae). - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 52: 724-728.
- MORAKOTE R., YANO K., 1987. - Morphology of immature stages of some Japanese Pipunculidae (Diptera) parasitizing *Nephotettix cincticeps* (Hemiptera, Deltocephalidae). - *Kontyu*, 55: 176-186.
- MORAKOTE R., YANO K., 1988. - Biology of some Japanese Pipunculidae (Diptera) parasitizing *Nephotettix cincticeps* (Hemiptera, Deltocephalidae). - *Bull. Fac. Agric. Yamaguchi Univ.*, 35: 9-22.
- MORRIS D.E., CLOUTIER C., 1987. - Biology of the predatory fly *Coenosia tigrina* (Fab.) (Diptera: Anthomyiidae): reproduction, development, and larval feeding on earthworms in the laboratory. - *Can. Ent.*, 119: 381-393.
- MORSE R.A., 1987. - The braulids. - *Amer. Bee J.*, 127: 429-431.
- MUELLER C.B., 1994. - Parasitoid induced digging behaviour in bumble-bee workers. - *Anim. Behav.*, 48: 961-966.
- MUELLER C.B., BLACKBURN T.M., SCHMID-HEMPEL P., 1996. - Field evidence that host selection by conopid parasitoids is related to host body size. - *Ins. Soc.*, 43: 227-233.
- MUNARI L., 1988. - I ditteri Sciomyzidae, un esempio di radiazione adattativa. - *Natura e Montagna*, 35: 35-40.
- NELSON J.W., 1986. - Ecological notes on male *Mydas xanthopterus* (Loew) (Diptera: Mydidae) and

- their interactions with *Hemipepsis ustulata* Dahlbohm (Hymenoptera: Pompilidae). - *Pan-Pacific Entom.*, 62: 316-322.
- NICOLAI V., 1995. - The impact of *Medetera dendrobaena* Kowarz (Dipt., Dolichopodidae) on bark beetles. - *J. Appl. Ent.*, 119: 161-166.
- OLDROYD H., 1964. - The natural history of flies. - Weidenfeld and Nicolson, London, 324 pp.
- OLIVER D.R., 1971. - Life history of the Chironomidae. - *Ann. Rev. Ent.*, 16: 211-230.
- PALMER M.K., 1982. - Biology and behavior of two species of *Anthrax* (Diptera: Bombyliidae), parasitoids of the larvae of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 75: 61-70.
- PAPE T., 1986. - A phylogenetic analysis of the woodlouse-flies (Diptera, Rhinophoridae). - *Tijdschrift Entom.*, 129: 15-34.
- PARKER C.R., VOSHELL J.R. Jr., 1979. - *Cardiocladius* (Diptera: Chironomidae) larvae ectoparasitic on pupae of Hydropsychidae (Trichoptera). - *Environ. Entomol.*, 8: 808-809.
- PARRY D., 1995. - Larval and pupal parasitism of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hübner (Lepidoptera: Lasiocampidae), in Alberta, Canada. - *Canad. Entom.*, 127: 877-893.
- PAXTON R.J., TENGO J., HEDSTRÖM L., 1996. - Dipteran parasites and other associates of a communal bee, *Andrena scotica* (Hymenoptera: Apoidea), on Öland, SE Sweden. - *Ent. Tidskr.*, 117: 165-178.
- PECHUMAN L.L., 1972. - The horse flies and deer flies of New York (Diptera, Tabanidae). - *Search Agriculture*, n° 5, 72 pp.
- PESQUERO M.A., PORTER S.D., FOWLER H.G., CAMPIOLO S., 1995. - Rearing of *Pseudacteon* spp. (Dipt. Phoridae), parasitoids of fire ants (*Solenopsis* spp.) (Hym., Formicidae). - *J. Appl. Ent.*, 119: 677-678.
- PINKHAM J. D., OSETO Y.C., 1987. - Natural enemies and their mortality rates on *Smicronyx fulvus* LeConte (Coleoptera: Curculionidae) larvae. - *Env. Ent.*, 16: 1302-1304.
- PORTER S.D., VANDER MEER K.R., PESQUERO M.A., CAMPIOLO S., FOWLER H.G., 1995. - *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) in southeastern Brazil. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 88: 570-575.
- PORTER S.D., PESQUERO M.A., CAMPIOLO S., FOWLER H.G., 1995. - Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). - *Env. Ent.*, 24: 475-479.
- POWELL J.A., 1964. - Observations on flight behavior and prey of the dance fly, *Rhamphomyia curvipes* Coquillett (Diptera: Empididae). - *Wasmann J. Biol.*, 22: 311-321.
- PRESCOTT H.W., 1961. - Respiratory pore construction in the host by the nemestrinid parasite *Neorhynchocephalus sackenii* (Diptera) with notes on respiratory tube characters. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 54: 557-566.
- QUEZADA J.R., DEBACH P., 1973. - Bioecological and population studies of the cotton-cushion scale, *Icerya purchasi* Mask., and its natural enemies, *Rodolia cardinalis* Mul. and *Cryptochaetum iceryae* Will., in southern California. - *Hilgardia*, 41: 631-688.
- RALLEY W.E., 1988. - Oviposition behavior and the egg of *Acrocera orbicula* (Fab.) (Diptera: Acroceridae). - *Can. Ent.*, 120: 95-96.
- RASPI A., 1983. - Contributi alla conoscenza dei Ditteri Camemiidi. II. Note etologiche e morfologiche su *Leucopis interruptovittata* Aczel, *Chamaemyia flavipalpis* (Haliday) e *Parochthiphila coronata* (Loew) (Diptera, Chamaemyiidae) della Toscana litoranea. - *Frustula entomol.*, 6: 103-139.
- RASPI A., BERTOLINI L., 1993. - Contributions to knowledge of Diptera Chamaemyiidae. VI. Ethological and morphological notes on *Leucopis* (*Leucopomyia*) *silesiaca* Egger and *Leucopis* (*Leucopomyia*) *alticeps* Czerny. - *Frustula entomol.*, 16: 119-132.
- RETTENMEYER C.W., AKRE R.D., 1968. - Ectosymbiosis between phorid flies and army ants. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 61: 1317-1326.
- RIVOSECCHI L., 1992. - Diptera Sciomyzidae. - *Fauna d'Italia*, Ed. Calderini Bologna, 270 pp.
- SASSAMAN C., GARTHWAITE R., 1984. - The interaction between the terrestrial isopod *Porcellio scaber* Latreille and one of its dipteran parasites, *Melanophora roralis* (L.) (Rhinophoridae). - *J. Crustacean Biol.*, 4: 595-603.
- SASSAMAN C., PRATT G., 1992. - *Melanophora roralis* (L.) (Diptera: Rhinophoridae), a parasite of isopod crustaceans, in laboratory culture. - *The Entomologist*, 111: 178-186.
- SCHLINGER E.I., 1972. - A new brazilian panopine species, *Exetasis eickstedtae*, reared from the theraphosid spider, *Lasiadora klugi* (Koch), with a description of its immature larval stages (Diptera, Acroceridae). - *Papeis Avulsos. Zool. S. Paulo*, 26: 73-82.
- SCHLINGER E.I., 1981. - Acroceridae. - In "Manual of Nearctic Diptera", Ottawa, 1: 575-584.

- SCHMID-HEMPEL P., SCHMID-HEMPEL R., 1988. - Parasitic flies (Conopidae, Diptera) may be important stress factors for the ergonomics of their bumblebee hosts. - *Ecol. Entomol.*, 13: 469-472.
- SCHMID-HEMPEL P., SCHMID-HEMPEL R., 1990. - Endoparasitic larvae of Conopid flies alter pollination behavior of bumblebees. - *Naturwissenschaften*, 77: 450-452.
- SCHMID-HEMPEL R., SCHMID-HEMPEL P., 1991. - Endoparasitic flies, pollen-collection by bumblebees and a potential host-parasite conflict. - *Oecologia*, 87: 227-232.
- SCHMID-HEMPEL R., SCHMID-HEMPEL P., 1996. - Host choice and fitness correlates for conopid flies parasitising bumblebees. - *Oecologia*, 107: 71-78.
- SCHMID-HEMPEL R., SCHMID-HEMPEL P., 1996. - Larval development of two parasitic flies (Conopidae) in the common host *Bombus pascuorum*. - *Ecol. Entomol.*, 21: 63-70.
- SFERRA N.J., 1986. - First record of *Pterodontia flavipes* (Diptera: Acroceridae) larvae in the mites *Podothrombium* (Acari: Trombididae) and *Abrolophus* (Acari: Erythraeidae). - *Ent. News*, 97: 121-123.
- SILVEIRA-COSTA A.J., MOUTINHO P.R.S., 1996. - Attracting parasitic flies (Diptera: Phoridae) to injured workers of the giant ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera: Formicidae). - *Ent. News*, 107: 93-98.
- SLUSS T.P., FOOTE B.A., 1971. - Biology and immature stages of *Leucopis verticalis* (Diptera: Chamaemyiidae). - *Can. Ent.*, 103: 1427-1434.
- SLUSS T.P., FOOTE B.A., 1973. - Biology and immature stages of *Leucopis pinicola* and *Chamaemyia polystigma* (Diptera: Chamaemyiidae). - *Can. Ent.*, 105: 1443-1452.
- SMITH K.G.V., 1966. - The larva of *Thecophora occidentalis*, with comments upon the biology of Conopidae (Diptera). - *J. Zool. London*, 149: 263-276.
- SO PING-MAN, DUDGEON D., 1989. - Life history responses of larviparous *Boettcherisca formosensis* (Diptera: Sarcophagidae) to larval competition for food, including comparisons with oviparous *Hemipyrellia ligurriens* (Calliphoridae). - *Ecol. Ent.*, 14: 349-356.
- SOFIELD R. K., HANSENS E.J., 1984. - Rearing of *Tabanus nigrovittatus* (Diptera: Tabanidae). - *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 86: 195-198.
- SOLINAS M., 1968. - Morfologia, anatomia e organizzazione funzionale del capo della larva matura di *Phaenobremia aphidimyza* (Rondani). - *Entomologica*, 4: 7-44.
- SOPER R.S., SHEWELL G.E., TYRRELL D., 1976. - *Colcondamyia auditrix* nov.sp. (Diptera: Sarcophagidae), a parasite which is attracted by the mating song of its host, *Okanagana rimosa* (Homoptera: Cicadidae). - *Can. Ent.*, 108: 61-68.
- SOSTER F.M., MCCALL P.L., 1989. - Predation by *Coelotanypus* (Diptera: Chironomidae) on laboratory populations of tubificid oligochaetes. - *J. Great Lakes Res.*, 15: 408-417.
- STEYSKAL G.C., KNUTSON L.V., 1981. - Empididae. - In "Manual of Nearctic Diptera", Ottawa, 1: 607-624.
- TANASIJTSHUK V.N., 1996. - Two species of *Leucopis* Meigen (Diptera: Chamaemyiidae) predacious on the russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphididae), in North America. - *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 98: 640-646.
- TANG Y.Q., YOKOMI R.K., GAGNÉ R.J., 1994. - Life history and description of *Endaphis maculans* (Diptera: Cecidomyiidae), an endoparasitoid of aphids in Florida and the Caribbean basin. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 87: 523-531.
- TAWFIK M.F.S., EL-HUSSEINI M.M., 1972. - Life-history of *Pollenia dasypoda* Portochisky, a parasite of the earth worm, *Allolobophora caliginosa* (Sav.). - *Bull. Soc. ent. Egypte*, 55: 275-287.
- TESKEY H.J., 1969. - Larvae and pupae of some eastern North American Tabanidae (Diptera). - *Mem. Ent. Soc. Can.*, 63: 1-147.
- TESKEY H.J., 1981. - Nemestrinidae. - In "Manual of Nearctic Diptera", Ottawa, 1: 585-588.
- THOMPSON P.H., LOVE C.L. 1979. - Potential of a miltogrammine sarcophagid in biological control of tabanids. - *Southwestern Entomologist*, 4: 298-303.
- THOMPSON V., MOHD - SALEH N., 1995. - Spittle maggots: studies on *Cladochaeta* fly larvae living in association with *Clastoptera* spittlebug nymphs. - *Amer. Midland Natur.*, 134: 215-225.
- THOMSON A.J., DAVIES D.M., 1973. - The biology of *Pollenia rudis*, the cluster fly (Diptera: Calliphoridae). II. Larval feeding behaviour and host specificity. - *Can. Ent.*, 105: 985-990.
- THOMSON A.J., DAVIES D.M., 1974. - The biology of *Pollenia rudis*, the cluster fly (Diptera: Calliphoridae). III. The effect of soil conditions on the host-parasite relationship. - *Can. Ent.*, 106: 107-110.
- THORARINSSON K., 1990. - Parasitization of the cottony-cushion scale in relation to host size. - *Entomophaga*, 35: 107-118.

- THORPE W.H., 1930. - The biology, post-embryonic development, and economic importance of *Cryptochaetum iceryae* (Diptera, Agromyzidae) parasitic on *Icerya purchasi* (Coccidae, Monophlebini). - *Proc. Zool. Soc. London*, 60: 929-971.
- TIDWELL MAC A., 1973. - The Tabanidae (Diptera) of Louisiana. - *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 18: 1-95.
- TSACAS L., DESMIER DE CHENON R., COUTIN R., 1970. - Observations sur le parasitisme larvaire d'*Hyperechia bomboides* (Dipt. Asilidae). - *Ann. Soc. ent. Fr.*, 6: 493-512.
- VALA J.-C., GASC C., 1990. - Ecological adaptations and morphological variation in the posterior disc of larvae of Sciomyzidae (Diptera). - *Can. J. Zool.*, 68: 517-521.
- VALA J.-C., BAILEY P.T., GASC C., 1990. - Immature stages of the fly *Pelidnoptera nigripennis* (Fabricius) (Diptera: Phaeomyiidae), a parasitoid of millipedes. - *Systematic Ent.*, 15: 391-399.
- VALA J.-C., GHAMIZI M., 1992. - Aspects de la biologie de *Pherbellia schoenherri* parasitoïde de *Succinea elegans* (Mollusca) (Diptera, Sciomyzidae). - *Bull. Soc. ent. Fr.*, 97: 145-154.
- VIGGIANI G., 1977. - Lotta biologica ed integrata. - *Liguori Editore*, Napoli, 709 pp.
- VOCKEROTH J.R., 1981. - Mycetophilidae. - In "*Manual of Nearctic Diptera*", Ottawa, 1: 223-246.
- VOLKART H.-D., 1987. - Arten der Gattung *Leucophora* Rob.-Desv. in der Schweiz (Diptera, Anthomyiidae). - *Jahrb. Naturhist. Mus. Bern*, 9: 143-152.
- WALOFF N., 1975. - The parasitoids of the nymphal and adult stages of leafhoppers (Auchenorrhyncha: Homoptera) of acidic grassland. - *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 126: 637-686.
- WALOFF N., 1980. - Studies on grassland leafhoppers (Auchenorrhyncha, Homoptera). - *Adv. Ecol. Res.*, 11: 81-215.
- WCISLO W.T., 1990. - Parasitic and courtship behavior of *Phalacrotophora halictorum* (Diptera: Phoridae) at a nesting site of *Lasioglossum figueresi* (Hymenoptera: Halictidae). - *Rev. Biol. Trop.*, 38: 205-209.
- WEI XINTIAN, XU XUDAN, DE LOACH C.J., 1995. - Biological control of white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) by larvae of *Promachus yesonicus* (Diptera: Asilidae) in China. - *Biol. Control*, 5: 290-296.
- WILCOX J., 1981. - Mydidae. - In "*Manual of Nearctic Diptera*", Ottawa, 1: 533-540.
- WILLIAMS S.C., ARNAUD P.H. jr., LOWE G., 1990. - Parasitism of *Anuroctonus phaiodactylus* (Wood) and *Vaejovis spinigerus* (Wood) (Scorpiones: Vaejovidae) by *Spilochaetosoma californicum* Smith (Diptera: Tachinidae), and a review of parasitism in scorpions. - *Myia*, 5: 11-27.
- WIRTH W.W., 1971. - A review of the "stick-ticks", neotropical biting midges of the *Forcipomyia* subgenus *Microhelea* parasitic on walking stick insects (Diptera: Ceratopogonidae). - *Ent. News*, 82: 229-245.
- WIRTH W.W., 1972. - The neotropical *Forcipomyia* (*Microhelea*) species related to the caterpillar parasite *F. fuliginosa* (Diptera: Ceratopogonidae). - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 65: 564-577.
- WITTER J.A., KULMAN H.M., 1972. - A review of the parasites and predators of tent caterpillars (*Malacosoma* spp.) in North America. - *Techn. Bull. Agric. Exp. Stat. Univ. Minn.*, 289: 3-46.
- WOJCIK D.P., JOUVENAZ D.P., LOFGREN C.S., 1987. - First report of a parasitic fly (Diptera: Phoridae) from a red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) alate female (Hymenoptera: Formicidae). - *Florida Entom.*, 70: 181-182.
- WOOD G.C., 1981. - Asilidae. - In "*Manual of Nearctic Diptera*", Ottawa, 1: 549-573.
- WYATT N.P., STERLING P.H., 1988. - Parasites of the brown-tail moth, *Euproctis chrysorrhoea* (L.) (Lep., Lymantriidae), including two Diptera (Tachinidae, Sarcophagidae) new to Britain. - *Entomologist's Monthly Magazine*, 124: 207-213.
- YAHNKE W., GEORGE J.A., 1972. - Rearing and immature stages of the cluster fly (*Pollenia rudis*) (Diptera: Calliphoridae) in Ontario. - *Can. Ent.*, 104: 567-576.
- YANO K., MORAKOTE R., SATOH M., ASAI I., 1985. - An evidence for behavioral change in *Nephotettix cincticeps* Uhler (Hemiptera: Deltocephalidae) parasitized by pipunculid flies (Diptera: Pipunculidae). - *Appl. Ent. Zool.*, 20: 94-96.
- YORK G. T., PRESCOTT H.W., 1952. - Nemestrinid parasites of grasshoppers. - *J. Econ. Ent.*, 45: 5-10.
- YOUNG M.R., 1975. - Seasonal variation in the occurrence of the parasitic larvae of *Cryptochironomus* sp. near *pararostratus* Kieffer (Dipt.) in various freshwater molluscs. - *Entomologist's Monthly Magazine*, 110: 143-146.