

La posizione sistematica degli Xylocopini all'interno degli Apoidea (Hymenoptera):
dati paleontologici e neontologici.

Salvatore Vicidomini. - Italian Xylocopini Research Project: Via Velardi, 10 (Rione Arenula) - 84014 Nocera Inferiore (SA: Campania); e-mail: xylocopa@blu.it

Riassunto

Viene discussa la posizione sistematica degli Xylocopini in seno agli Apoidea, e la relativa classificazione subtribale in base a dati bibliografici provenienti da svariate fonti (morfologia, genetica, etologia, biogeografia) ed analizzati con diverse tecniche (cladistica, fenetica, classica).

Abstract

The systematic position of Xylocopini inside Apoidea (Hymenoptera): paleontological and neontological data. - The systematic position of Xylocopini inside Apoidea and subtribal classification are reviewed on the basis of bibliographical data (from morphology, genetics, ethology, biogeography), analyzed with different approaches (cladistic, phenetic, classic).

Introduzione

Gli Xylocopini (Apoidea: Xylocopinae) hanno una sistematica notevolmente complessa e artificiosa per molteplici motivi, tra i quali, storicamente, ha assunto particolare rilievo la grande variabilità intraspecifica sia nei pattern di colorazioni della pubescenza corporea che dei colori e riflessi metallescenti delle ali. Poiché la variabilità intraspecifica è stata storicamente, e prevalentemente, interpretata come interspecifica, si è giunti alla descrizione di un numero elevatissimo di taxa (oltre 800: Hurd & Moure, 1963; Hurd, 1978). Per tali motivi urge un attento riesame dei dati sistematici attualmente noti ed un ampliamento delle conoscenze sulla zoogeografia e distribuzione di tali specie. I tentativi di rendere più omogenea e naturale la sistematica degli Xylocopini sono recentemente notevolmente aumentati, sia a livello tribale (Daly et al., 1987; Sakagami & Michener, 1987; Roig-Alsina & Michener, 1993; Radchenko, 1996; Radchenko & Pesenko, 1996) che intra-tribale (sovra-specifico: Cunha, 1992; Minckley, 1998; Leijs, et al., 2000, 2002; specifico-subspecifico: Maa, 1970; Eardley, 1983, 1987; Leys, 2000; Vicidomini, 1999a, 2000a, 2002, 2003; Vicidomini et al., 2001). Le difficoltà però effettivamente sono oggettive in quanto a differenza della maggioranza dei generi di Apoidea africani, che sono stati revisionati o comunque ne è imminente la revisione, per *Xylocopa* (unico genere africano di Xylocopini) la revisione s'è fermata alla sola regione sudafricana (Eardley, 2002), mentre per la restante area subsahariana è completamente arenata. Questo contributo ha lo scopo di effettuare una sintesi dei risultati raggiunti sulla sistematica degli Xylocopini sia sovra-tribale che sub-tribale.

Dati Paleontologici

La paleontologia degli Apoidea è relativamente recente; infatti i primi dati quantitativi e la descrizione dei primi taxa si può far risalire certamente all'onnipresente Cockerell (1906, 1909a, 1909b, 1914), che in una serie di almeno 22 contributi tracciò le linee base per la catalogazione dei fossili dai vari continenti. Da allora diverse decine di report e descrizioni si sono succeduti, organizzati per la prima volta in una rassegna completa da Zeuner & Manning (1976). In tale rassegna vennero elencati e descritti tutti i taxa di Apoidea fino ad allora noti allo stato fossile, ovvero 128 reperti tra specie e nidi. Successivamente Engel ha completato il quadro studiando approfonditamente il materiale

conservato in ambra proveniente da diversi giacimenti ed aggiungendo oltre 40 taxa (Engel, 1999, 2000, 2001a, 2001b; Wappler & Engel, 2003).

Nell'ambito degli Xylocopinae non è stato trovato alcun reperto delle tribù Manuelini ed Allodapini, mentre delle altre due tribù viventi oggi sono stati rinvenuti reperti di Ceratinini, 1 specie (*Ceratina disrupta*: Eocene-Oligocene) e Xylocopini, 8 specie (*X. diatoma* Miocene superiore, *X. friesei* Oligocene superiore, *X. gabriellae* Eocene-Oligocene, *X. hydrobiae* Miocene, *X. jurinei* Miocene inferiore, *X. obata* Miocene superiore, *X. senilis* Miocene inferiore, *X. veta* Miocene superiore); rilevante poi è stata la scoperta e descrizione della nuova tribù Boreallodapini, da ambre fossili europee dell'Eocene medio, costituita da tre specie (*Boreallodape baltica*, *B. mollyae*, *B. striebichi*) e proposta come sister-taxon degli Allodapini (Engel, 2001b). Nello specifico degli Xylocopini, solo per due specie si è potuto esaminare materiale fotografico riportato nei lavori consultati (Zeuner & Manning, 1976; Engel, 2001a); nella prima specie, *X. gabriellae*, in base alla taglia (lunghezza totale 19 mm), alla localizzazione (colorado: U.S.A.) ed alla forma dell'area di confine mesosoma-metasoma (gentilmente convessi e non angolati), se ne può concludere che trattasi di taxon della sezione *Xylocopa*, subgenere *Xylocopoides-Shoeherria*; per *X. senilis*, la situazione è più complessa in quanto presenta morfologia toraco-addominale simile ai taxa della sezione *Koptortosoma*, a cui quindi andrebbe ascritta, ma proviene da una regione centro-europea (Baden) in cui attualmente non sono note specie di tale sezione. Merita di essere accennato il nido fossile attribuito a *Proxylocopa* e rinvenuto in Libia (Anketell & Ghellali, 1984).

Dati morfologici

Nido - Prima di passare in rassegna i nidi degli Xylocopini è utile riportare il modello di protoape pubblicato da Radchenko & Pesenko (1997) e da Radchenko (1996), aggiornando la tesi di Michener (1964). Le caratteristiche della protoape alla fine convergono tutte nell'ambito della biologia della nidificazione e pertanto essa si sarebbe originata da antenati sfecoidi nel Cretaceo (Mesozoico) con le seguenti caratteristiche:

-) polline trasportato da aree specializzate del corpo tramite pubescenza modificata (scopae);
-) manipolazione e modificazione dell'interno dei nidi tramite piatti pigidiali e basitibiali;
-) scavo del nido effettuato tramite mandibole appiattite e non più acuminate;
-) sviluppo post-larvale entro bozzoli;
-) assenza di rivestimento secretorio sulle pareti interne delle celle;
-) cibo della larva in forma e consistenza di pasta pollinica;
-) nidi ramificati;
-) vita solitaria;
-) passaggio da nidi ipogei a nidi edificati in substrati vegetali a nidi edificati ex-novo (cera) a partire da cavità naturali.

Una buona comparazione è stata eseguita per quanto concerne i diaframmi edificati dalla femmina fondatrice nei nidi degli Xylocopini (Vicidomini, 1997a). Dalla letteratura si evince che i diaframmi separatori delle celle pedotrofiche (= DS) degli Xylocopini *Lestis* e *Xylocopa* presentano i seguenti caratteri comuni: a) lato interno monoplanare e ruvido; b) lato esterno liscio e concavo; c) edificazione tramite zampe posteriori e punta del metasoma con movimenti a spirale; d) parte centrale del DS spiralata; e) celle sempre separate dai diaframmi. Il numero di giri della spirale nei DS edificati da alcune specie sudafricane viene indicato a seconda dei diversi studi in 5-7. La maggioranza delle specie di Xylocopini edifica DS che presentano le due parti dimensionalmente ben differenziabili: la corona, più spessa, ed il centro, più sottile, con un rapporto tra gli spessori delle due parti (corona/centro) che può essere più che triplo (e.g.: *X. ciliata*). Invece in una serie di specie appartenenti ai subgeneri *Stenoxycopa* (Neotropicale) e *Biluna* (Orientale), specializzate a nidificare negli internodi (morti o vivi) di bambù, edificano DS sottilissimi ed uniformi, nei quali non è riconoscibile la corona dal centro. Le specie del subgenere *Biluna* sono

caratterizzate da un'altra particolarità: prelevano trucioli solo da uno o due siti precisi dalla superficie interna del nido, mentre in tutte le altre specie di Xylocopini studiate, i trucioli vengono prelevati dall'intera superficie interna (o quasi). I nidi ipogei delle specie di *Proxylocopa* sono di tipo lineare (Radchenko, 1996) e le pareti interne sono lisce e vengono rese tali mediante la piattaforma pigidiale che in questi Xylocopini è stretta e spiniforme, mentre in *Xylocopa*, *Lestis* e negli Allodapini la piattaforma pigidiale è assente (Radchenko & Pesenko, 1996). I nidi di *Proxylocopa* sono suddivisi in celle ed inoltre sono rivestiti internamente con secreti idrofobici, fenomeno osservato anche in alcune specie di *Xylocopa*. In nessuno studio è stata riportata la distruzione secondaria dei DS ad opera della femmina fondatrice ed il contatto della fondatrice stessa con le proprie larve e pupe in una qualsiasi specie di Xylocopini.

I Manuelini raschiano la superficie interna del nido per ottenere trucioli coi quali edificare i DS che hanno ambedue le facce concave. *Manuelia gayi* e *M. postica* edificano sempre DS, molto simili a quelli dei Ceratinini mentre in *M. gayatina* sono assenti.

Nei Ceratinini il lato esterno è liscio in 8 specie su 10 ed è concavo in 17 su 18 (vedi Vicidomini, 1997a). Il lato interno è ruvido in 8 specie su 9; in 16 specie esaminate, il lato interno è concavo in 10, monoplanare in 3 e variabile (tra le due forme) in 3 specie. Inoltre i nidi non vengono rivestiti con alcuna secrezione e la costruzione dei DS (lato esterno concavo e liscio; lato interno concavo e ruvido) avviene tramite la rotazione e la pressione esercitata dalla punta del metasoma e dalle zampe posteriori. In alcune specie è comune osservare l'assenza dei DS dovuta alla loro distruzione secondaria, riedificati poi poco prima dell'emersione delle immagini; ciò determina il progressivo approvvigionamento trofico delle larve, l'eliminazione delle feci e l'allevamento in comunità di larve e pupe, caratteristiche che possono essere presenti contemporaneamente o meno a seconda delle specie.

Gli Allodapini mostrano i seguenti caratteri: assenza totale di diaframmi, i quali non vengono affatto edificati; allevamento di larve e pupe in comunità; assenza di rivestimenti interni dei nidi; progressivo approvvigionamento delle larve. Inoltre nella maggior parte delle specie sono state osservate riallocazione della progenie all'interno del nido (cambiamenti di posizione) e progressiva pulizia del nido ed eliminazione delle feci prodotte dalle larve.

Endofallo - In base allo studio comparativo sulla part5e eversibile dell'apparato genitale maschile negli Apoidea, effettuato da Roig-Alsina (1993), si evince che 2 famiglie di api (Colletidae, Oxaeidae) e tutti gli Sphecoidea analizzati, non posseggono un endofallo ben differenziato mentre in tutti gli altri gruppi esiste e può avere morfologia semplice o complessa, corredato da placche, denticoli e lobi. Per tutte e 4 le tribù degli Xylocopinae (5 specie esaminate) è stato riscontrato un ben differenziato endofallo; la struttura è risultata semplice in Xylocopini e Manuelini, dotato di lobi laterali nei Ceratinini mentre non riportato per gli Allodapini. Ovviamente l'esiguo numero di specie necessita un incremento ma comunque si può pienamente affermare che l'endofallo è una caratteristica apomorfica degli Apoidea superiori, tipicamente correlata a complessi comportamenti sessuali.

Analisi cladistica - Prima di affrontare la sistematica degli Xylocopini è opportuno delineare la loro posizione in seno agli Xylocopinae e agli Apoidea. Sakagami & Michener (1987) si sono per primi occupati della rivalutazione degli Xylocopini all'interno degli Apidae in seguito alla revisione della tribù Manuelini (Daly et al., 1987), collocando i Manuelini stessi alla base degli Xylocopinae, come sister-taxon delle altre tre tribù [-Xylocopini (Ceratinini (Allodapini + Boreallodapini))]. In un successivo studio (Roig-Alsina & Michener, 1993: 82 taxa, 131 caratteri per l'adulto e 77 per la larva), si stabilisce quanto segue: a) esclusione dei Megachilidae dalla famiglia Apidae; b) suddivisione degli Apidae nelle subfamiglie Xylocopinae, Nomadinae, Apinae; c) Xylocopinae monofiletici; d) clado basale degli Xylocopinae equi-probabile tra Manuelini e Xylocopini, anche dopo il

riesame dei caratteri eseguito specificatamente per la sola subfamiglia. Rimane da chiarire la posizione del genere *Leiopodus* (5 specie a distribuzione Neartica-Neotropicale) che in due cladogrammi su tre (basato sui caratteri larvali e larva + adulto) rientra perfettamente all'interno della subfamiglia Xylocopinae come sister-taxon delle altre 4 tribù (Roig-Alsina & Michener, 1993: pp. 153, 154, 156).

Passando nello specifico degli Xylocopini, attualmente esiste un solo studio morfologico cladistico su tale tribù (Minckley, 1998). È stato realizzato rilevando un set di 55 caratteri su 50 subgenera secondo Hurd & Moure (1963). La sua analisi individua 7 gruppi naturali o cladi ben supportati e 10 (*Copoxyla*, *Ctenoxylocopa*, *Dinomylocopa*, *Gnathoxylocopa*, *Lestis*, *Lieftinckella*, *Monomylocopa*, *Nyctomelitta*, *Proxylocopa*, *Xylocopa*) la cui posizione non è risolvibile in base alle procedure usate. I 7 cladi si suddividono in 3 sezioni così organizzati (in parentesi i subgenera secondo Hurd & Moure, 1963):

Sezione *Xylocopa* (Etiopico-Paleartico)

- clado *Rhysoxylocopa* (*Acroxylocopa*, *Apoxylocopa*, *Epixylocopa*, *Perixylocopa*, *Rhysoxylocopa*, *Xylomelissa*, *Biluna*, *Maaiana*, *Nodula*);
- clado *Bomboixylocopa* (*Bomboixylocopa*, *Mimomylocopa*);
- clado *Prosopoixylocopa* (*Prosopoixylocopa*, *Zonohirsuta*);

Sezione *Koptortosoma* (Etiopico-Orientale-Australasiano)

- clado *Xenomylocopa* (*Xenomylocopa*);
- clado *Alloxylocopa* (*Alloxylocopa*);
- clado *Koptortosoma* (*Koptortosoma*, *Oxyxylocopa*, *Afroxylocopa*, *Cyphoxylocopa*, *Cyaneoderes*);
- clado *Mesotrichia* (*Mesotrichia*, *Platynopoda*, *Hoplitocopa*, *Hoploxylocopa*);

Sezione *Neoxylocopa* (Neartico-Caraibica-Neotropicale)

- clado *Xylocopoides* (*Calloxylocopa*, *Xylocopoides*);
- clado *Shoeherria* (*Dasyxylocopa*, *Ioxylocopa*, *Nanomylocopa*, *Shoeherria*, *Xylocopsis*, *Xylocospila*);
- clado *Neoxylocopa* (*Neoxylocopa*, *Megaxylocopa*, *Stenomylocopa*, *Xylocopina*)

I risultati principali sono: a) esistenza di un clado subgenerico che riunisce tutte le specie con profilo toraco-addominale non arrotondato ma con deciso angolo (sez. *Koptortosoma*); b) clado monofiletico per tutti i subgenera del nuovo mondo; c) clado rhysoxylocopoideo all'interno del quale si collocano gran parte dei subgenera del vecchio mondo con area toraco-addominale dal profilo gentilmente arrotondato.

Analisi fenetica - Il solo studio del genere è stato eseguito da Cunha (1983, 1992) il quale ha utilizzato l'analisi fenetica separatamente per maschi e femmine di 42 subgenera (secondo Hurd & Moure, 1963) per complessivi 40+31 caratteri. I risultati sono stati assai più regolari ed organizzati per le femmine rispetto ai maschi, ma non sono stati evidenziati risultati difformi. La struttura del fenogramma è così organizzata:

Sezione "A" (ubiquitario)

- fenogruppo "A1" (*Nanomylocopa*, *Shoeherria*, *Cirroxylocopa*, *Xylocopoda*, *Notoxylocopa*, *Xylocospila*, *Dasyxylocopa*, *Xylocopsis*, *Xylocopoides*, *Calloxylocopa*);
- fenogruppo "A2" (*Ctenomylocopa*, *Xylocopa*, *Apoxylocopa*, *Nodula*, *Rhysoxylocopa*, *Acroxylocopa*, *Biluna*, *Xylomelissa*, *Epixylocopa*);
- fenogruppo "A3" (*Neoxylocopa*, *Megaxylocopa*, *Stenomylocopa*, *Xylocopina*);
- fenogruppo "A4" (*Copoxyla*, *Gnathoxylocopa*, *Zonohirsuta*, *Prosopoixylocopa*);
- fenogruppo "A5" (*Nyctomelitta*);
- fenogruppo "A6" (*Bomboixylocopa*);
- fenogruppo "A7" (*Mimomylocopa*);

Sezione "B" (Paleartico-Etiopico-Orientale-Australasiana)

- fenogruppo "B1" (*Alloxylocopa*, *Afroxylocopa*, *Koptortosoma*, *Cyaneoderes*, *Hoploxylocopa*, *Cyphoxylocopa*, *Liefthinckella*, *Oxyxylocopa*);
- fenogruppo "B2" (*Xenoxylocopa*);
- fenogruppo "B3" (*Mesotrichia*, *Platynopoda*, *Hoplitocopa*).

Il primo e più evidente risultato è quello di individuare, sia per i maschi che per le femmine, due sezioni ben separabili, una tipicamente comprendente tutti i subgenera koptortosomoidi e l'altro tutti i subgenera con profilo toraco-addominale gentilmente arrotondato (A). In seno ai koptortosomoidi emerge la posizione isolata di *Xenoxylocopa*. Nella sezione "A" si evidenziano in primis 3 fenogruppi non risolti (A5, A6, A7), che hanno creato difficoltà interpretative anche nei cladogrammi (Minckley, 1998; Leys et al., 2000, 2002); inoltre i subgenera del nuovo mondo appaiono omogeneamente organizzati in due fenogruppi (A1, A3), come i risoxylocopoidi (A2) ed il fenogruppo "A4".

Dati bio-molecolari

Analisi cladistica - Esistono al momento solo due lavori che si sono occupati di cladistica molecolare in seno agli Xylocopini, entrambi effettuati dall'equipe australiana diretta da M.P. Schwarz (Leys et al., 2000, 2002). L'ottenimento dei dati è stato ricavato da 4 geni diversi (Geni mitocondriali: elongation factor 1-alpha; fosfo-enol-piruvato carbossichinasi. Geni nucleari: citocromo B; citocromo-ossidasi I) su 22 subgenera. Vengono riconosciuti 3 cladi naturali più una coppia di taxa basali (*Biluna*, *Perixylocopa*) le cui relazioni non sono state risolte.

Sezione *Xylocopa* (Etiopico-Paleartico-Australasiano-Neartico)

- clado *Xylocopa* (*Xylocopa*, *Ctenoxylocopa*, *Copoxyla*, *Gnathoxylocopa*, *Xylocopoides*, *Lestis*);

Sezione *Koptortosoma* (Etiopico-Orientale-Australasiano)

- clado *Afroxylocopa* (*Afroxylocopa*);
- clado Etiopico (*Mesotrichia*, *Koptortosoma*);
- clado Orientale (*Platynopoda*, *Hoploxylocopa*, *Alloxylocopa*, *Koptortosoma*);

Sezione *Neoxylocopa* (Neartico-Caraibica-Neotropicale-Orientale-Paleartico);

- clado *Proxylocopa* (*Proxylocopa*, *Nyctomelitta*);
- clado *Notoxylocopa* (*Notoxylocopa*);
- clado *Shoenherria* (*Dyaxylocopa*, *Shoenherria*);
- clado *Neoxylocopa* (*Neoxylocopa*, *Megaxylocopa*, *Stenoxycopa*).

Due sono i risultati che emergono da tale analisi: a) sezione *Koptortosoma* convalidata come clado ma parafiletica in seno al subgenere *Koptortosoma* (Orientale-Australasiano vs. Etiopico); b) doppio parafiletismo sia in seno ai subgenera del nuovo mondo (vedi posizione *Xylocopoides*) che in seno a quelli del vecchio mondo (vedi posizione clado *Proxylocopa*).

Dati biogeografici

La rilevante opera di Michener (1979) pone un punto fermo nella biogeografia degli Apoidea, eseguendo una rassegna completa sulle conoscenze relative la distribuzione delle varie sottofamiglie e tribù. I principali risultati raggiunti sono di seguito elencati.

-) Le aree a maggior biodiversità per gli Apoidea sono da individuare nelle regioni temperate-calde del Mediterraneo e della California.
-) Zone tropicali aride e/o erbose (savana) hanno una bassa biodiversità di Apoidea.
-) Zone tropicali umide variano molto nella biodiversità: Sud-America molto ricca; Africa regione Orientale, nettamente più povere.
-) Non è stata rilevata una precisa relazione tra biodiversità di Angiosperme ed Apoidea (vedi tropici).

-) Viene ragionevolmente supposto che il centro di origine degli Apoidea, a partire da antenati sfecoidi, deve essere stato un ambiente secco nella Gondwana occidentale (Africa + Sud-America).

-) Xylocopini e Ceratinini, unitamente ad Anthophorini ed Halictini, sono le tribù a più ampia diffusione.

-) Gli Xylocopinae sono presenti in 14 aree biogeografiche su 15 individuate (tab.3: p.297), con la sola esclusione della Nuova Zelanda. I Manuelini, con solo 3 specie, sono ristretti alla sola area Araucariana della regione centro-meridionale Neotropica. I Ceratinini e gli Xylocopini hanno una diffusione mondiale mentre gli Allodapini sono presenti nella regione Afrotropicale in primo luogo, con specie presenti anche nella regione Orientale-Palearctica e Australasiana.

In base alla bibliografia disponibile (Daly, 1973, 1983a, 1983b, 1985, 1988; Daly et al., 1987; Hirashima, 1969, 1971; Hurd & Moure, 1963; Michener, 1971, 1979) è quindi possibile tracciare la distribuzione dei generi viventi della sottofamiglia Xylocopinae come segue:

<i>Allodape</i>	Etiopica
<i>Allodapula</i>	Etiopica
<i>Braunsapis</i>	Etiopica, Palearctica, Orientale, Australasiana
<i>Campomelissa</i>	Palearctica (Arabia), Etiopica
<i>Ceratina</i>	Ubiquitaria
<i>Ctenoceratina</i>	Etiopica
<i>Effractapis</i>	Etiopica
<i>Eucondylops</i>	Etiopica
<i>Exoneura</i>	Orientale, Australasiana
<i>Exoneuridia</i>	Palearctica, Orientale
<i>Macrogalea</i>	Etiopica
<i>Manuelia</i>	Neotropica (Araucariana)
<i>Megaceratina</i>	Etiopica
<i>Nasutapis</i>	Etiopica
<i>Pithitis</i>	Palearctica, Afrotropicale, Orientale
<i>Xylocopa (Lestis)</i>	Australasiana
<i>Xylocopa (Proxylocopa)</i>	Palearctica
<i>Xylocopa sez. Koptortosoma</i>	Palearctica, Etiopica, Orientale, Australasiana
<i>Xylocopa sez. Xylocopa s.l.</i>	Palearctica, Etiopica, Orientale, Neartica, Caraibica, Neotropica

Considerazioni

La struttura della subfamiglia Xylocopinae sembra essere ben supportata ed omogenea in base alla letteratura specifica consultata. Innanzitutto c'è accordo sulla monofileticità; inoltre si distinguono bene due taxa basali (Xylocopini+Manuelini) e tre terminali [Ceratinini+(Allodapini+Boreallodapini)]; pertanto rimane solo da risolvere la relazione di parentela tra clado terminale e basale, ovvero se i Ceratinini si sono separati dai Manuelini o dagli Xylocopini. La risoluzione di questo problema però necessita in primo luogo di un supporto di dati paleontologici per i Manuelini stessi, attualmente inesistente, ed inoltre una migliore comprensione delle relazioni e del rango tassonomico delle tre specie relitte appartenenti a detta tribù, le quali probabilmente appartengono a generi differenti (vedi interpretazioni in: Daly et al., 1987; Sakagami & Michener, 1987; Roig-Alsina & Michener, 1993).

Un punto invece relativamente nuovo e non atteso è la presenza di *Leiopodus* all'interno degli Xylocopinae; questo taxon, certamente ostico da studiare e confrontare in quanto ha un ciclo vitale da parassita, si è allocato internamente e basalmente agli Xylocopinae e tale relazione merita certamente di essere approfondita in tutti gli aspetti (fenetico-cladistico; morfologico-biochimico) in modo tale da appurare se trattasi di filogenesi deviata dal suo ciclo vitale o filogenesi reale.

Passando ora allo specifico della tribù Xylocopini, a livello generico, si può affermare che, dai lavori attualmente pubblicati, emerge un elemento comune, la monofilia dei taxa koptortosomoidi, supportata da dati molecolari e morfologici e da tecniche cladistiche e fenetiche. Ciò rappresenta quindi un punto probabilmente fermo nella sistematica intra-tribale degli Xylocopini, e date le caratteristiche strutturali peculiari, si potrebbe elevare a rango di genere proprio la sezione *Koptortosoma* (Fenogruppo B), come fu autorevolmente proposto da Gribodo 1894 all'istituzione nominale. Problemi sorgono invece quando si tenta di tracciare la parentela tra i gruppi del nuovo e vecchio mondo dalla struttura toraco-addominale arrotondata. Infatti mentre nelle analisi morfologiche (cladistiche e fenetiche) si riesce a tracciare una netta demarcazione tra i due agglomerati geografici, nella analisi molecolare invece i gruppi diventano totalmente intrecciati, facendo presupporre più di un evento di colonizzazione del nuovo mondo a partire da ondate interne al continente asiatico. Tutti gli studi però concordano nell'identificare 3 taxa problematici: *Mimoxylcopa*, *Bomboixylcopa*, *Nyctomelitta*. Proprio in questi quindi bisognerebbe incrementare gli studi morfologici (vedi: Vicidomini, 2004) e biochimici.

Ovviamente l'assenza di un risultato concorde nella letteratura sovra-specifica è da ricercarsi nelle differenze di tecniche e di dati. Nei lavori morfologici infatti risultano assenti i taxa *Lestis* e *Proxylcopa*, invece fondamentali; inoltre bisognerebbe campionare molte più specie, allargando la scelta dei dati anche e soprattutto agli stadi pre-immaginali. Sul fronte biochimico invece i punti suscettibili di ampio miglioramento sono: incrementare il set di subgenera e specie; includere *Proxylcopa*; tarare meglio gli orologi molecolari per le ricostruzioni storico-biogeografiche; rivedere in parte l'utilizzo dei geni mitocondriali, recentemente criticata in favore di un maggior impiego di quelli nucleari (Lin & Danforth, 2004). Inoltre è necessario incrementare notevolmente gli studi sul ciclo vitale ed il comportamento in modo tale da procedere ad una "eto-mappatura" dell'intera tribù, che potrebbe aiutare non poco le ricostruzioni filogenetiche (ed anche fenetiche) subgeneriche. A tale proposito si indicano come particolarmente utili e suscettibili di una tale trattazione i caratteri etologici relativi la copula (Vicidomini, 1997b), l'edificazione dei diaframmi (Vicidomini, 1997a), la "in-nest ethology" (Vicidomini, 1996a, 1999c), la morfologia dei nidi ed il tipo di substrato (Vicidomini, 1995, 1998, 2000b), predatori-parassiti associati (Vicidomini, 1996b).

Il numero di specie

Un fenomeno certamente molto evidente nella classificazione degli Xylocopini è il numero enorme di specie, sottospecie e razze locali che sono state formalmente descritte. Una serie di esempi possono essere ricavati analizzando i subgenera *Afroxylocopa* e *Mesotrichia* (una decina di taxa/varietà descritte per ognuno), oppure *Notoxylocopa* (un numero imprecisato di sottospecie) o ancora *Koptortosoma* e *Neoxylocopa*. Solitamente (vedi taxa descritti per l'Indonesia e Papua) la descrizione di nuovi taxa di rango specifico avviene a partire da 1 o pochissimi esemplari, molto localizzati, in alcuni casi noti per un sol sesso e con lievi differenze cromatiche con la specie di riferimento, rarissimamente accompagnate da differenze nella struttura genitale. Tutto ciò si presta però ad errori di forte sopravvalutazione della variabilità intraspecifica, interpretandola come interspecifica. Le fonti di errore possono essere molteplici e vengono di seguito elencate e brevemente descritte.

- a) è stata documentata una forte variabilità cromatica intraspecifica della pubescenza colorata in numerose specie di Xylocopini, tale che non sia possibile descrivere un unico modello cromatico per una specie ma un continuum (Eardley, 1983, 1987; Vicidomini, submitted);

- b) anche il tegumento colorato del capo, sovente presente nei maschi, ha dato origine a diverse interpretazioni "specifiche" della normale variabilità intrapopolazionistica, come è accaduto per numerose specie di *Koptortosoma* (vedi *X. caffra*);
- c) le strutture genitali (edago, claspers, endofallo) dovrebbero essere standardizzate prima di essere studiate e descritte; trattandosi sovente di parti sclerificate in diverso grado e quindi suscettibili di deformazioni a causa di solventi, disidratazione, luce e sbalzi di temperatura, bisognerebbe individuare delle precise condizioni di laboratorio entro le quali è valido descrivere la morfologia di tali strutture ed eventualmente conservarle per analisi comparative future; non ultimo anche i metodi di estrazione dovrebbero essere standardizzati, in quanto in alcuni casi potrebbero comprometterne la morfologia all'origine;
- d) la variabilità osservata in taluni aspetti dell'edago, claspers endofallo viene subito spiegata come tassonomicamente rilevante (assioma), negando a priori la possibilità che la variabilità intraspecifica potesse riguardare le strutture genitali; da numerosi ed autorevoli studi sulla selezione sessuale (female cryptic choice: Eberhard, 1985, 1991, 1996) è stato appurato che questo è uno dei caratteri maggiormente "saggiati" dalle femmine a fecondazione ritardata rispetto l'accoppiamento (come negli Xylocopini), per la valutazione di un maschio; ciò vuol dire che esiste una variabilità popolazionistica tale da permettere ad una femmina di operare una scelta oggettiva;
- e) non sono stati compiuti studi sull'influenza della dieta nell'espressione delle aree colorate di pubescenza e sull'architettura dei dati diagnostici morfologici, mentre solo uno studio è noto sulla interazione investimento materno per nido, quantità di cibo, dimensione degli adulti, alterazione di dati diagnostici (Vicidomini, 1999b), ottenendo risultati di quasi totale isolamento riproduttivo in una sola generazione (differenze di taglia di oltre il 100%);
- f) non è stato condotto nessun esperimento che saggi l'effettivo isolamento riproduttivo, parziale o totale tra specie o subspecie molto prossime, sia in natura che in laboratorio, al fine di valutare l'esistenza di barriere comportamentali, copulatorie e/o fisiologiche (prezigotiche), o postzigotiche, come invece è stato eccellentemente effettuato sul genere *Apis* (Koeniger & Koeniger, 2000);
- g) non sono stati indagati i fenomeni di plasticità fenotipica (norma di reazione) nell'ambito della tribù intera.

Pertanto, alla luce di tali critiche, è necessario mettere a punto una sorta di protocollo da seguire ogni volta che si rinvencono reperti (musealizzati e/o freschi) che non rientrino perfettamente nel pattern di colorazione della morfo-specie a cui appartengono. Alcuni punti salienti di detto protocollo potrebbero essere così delineati.

- 1) Individuare univocamente la morfospecie di appartenenza; in caso di impossibilità allora la probabilità di nuovo taxon formale è assai elevata.
- 2) Individuare la regione di provenienza dei reperti confrontandola con quella della morfo-specie di appartenenza (interna, periferica, contigua, isolata).
- 3) Stimare le differenze cromatiche per la pubescenza e il tegumento, confrontandole con la variabilità degli stessi caratteri nella morfospecie di appartenenza.
- 4) Procedere ad un confronto delle strutture genitali (vedi punto c), avendo cura di considerare un cospicuo campione della morfospecie di appartenenza, a provenienza multipla (vedi punto d).
- 5) Esaminare dettagliatamente e statisticamente i caratteri morfologici dei nuovi reperti e procedere ad un confronto, al fine di rilevare se esistano anche differenze "nascoste" rilevabili biometricamente.

Se le differenze permangono solo a livello cromatico, mentre l'analisi degli areali, delle strutture genitali e della morfologia esterna ha dato esito negativo, sarebbe preferibile descrivere i reperti come varietà, forme o aberrazioni cromatiche e non come specie o subspecie, in quanto le prove sono a favore di una variabilità intra-specifica e non interspecifica. Nel caso in cui alle differenze cromatiche si accompagnino almeno uno dei

punti descritti 2-5, si deve procedere ad un approfondito esame comparativo per meglio valutarne lo status.

È plausibile che una procedura del genere, magari migliorata da ulteriori apporti, possa determinare un abbattimento di anche il 50% del numero di specie, sottospecie e razze attualmente ascritte alla tribù Xylocopini.

Bibliografia

Anketell J.M., Ghellali S.M., 1984 - Nests of a tube-dwelling bee in quaternary sediments of the Jeffara Plain, S.P.L.A. - J. Libyan Stu., 15: 137-141.

Cunha R.A., 1983 - A phenetic study of the subgenus *Xylocopa* (Hym. -Apoidea): 543-546 - In: Felsenstein J. Editor, - NATO-ASI Series, Volume G1, Numerical Taxonomy. - Springer-Verlag, Berlin & Heidelberg.

Cunha R.A., 1992 - Comparando estrutura fenetica: uma aplicacao a subgeneros de *Xylocopa* Latreille, 1802 (Hymenoptera, Anthophoridae). - Rev. Bras. Entomol., 36(2): 465-473.

Daly H.V., 1973 - Bees of the genus *Ceratina* in America north of Mexico. - Univ. California Publ. Entomol., 74: 1-114.

Daly H.V., 1983a - Bees of the genus *Pithitis* from northeast Africa and the Arabian peninsula (Hymenoptera: Apoidea). - J. Kansas Entomol. Soc., 56(4): 499-505.

Daly H.V., 1983b - Taxonomy and ecology of Ceratinini of North Africa and the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Apoidea). - Syst. Entomol., 8: 29-62.

Daly H.V., 1985 - Bees of the genus *Megacceratina* in Equatorial Africa (Hymenoptera: Apoidea). - Pan-Pac. Entomol., 61(4): 339-344.

Daly H.V., 1988 - Bees of the new genus *Ctenoceratina* in Africa South of the Sahara (Hymenoptera: Apoidea). - Univ. California Publ. Entomol., 108: 1-69.

Daly H.V., Michener C.D., Moure J.S., Sakagami S.F., 1987 - The relictual bee genus *Manuelia* and its relation to other Xylocopinae (Hymenoptera: Apoidea). - Pan-Pacific Entomol., 63(2): 102-124.

Eardley C.D., 1983 - A taxonomic revision of the genus *Xylocopa* Latreille (Hymenoptera: Anthophoridae) in southern Africa. - Entomol. Mem. Dept. Agric. Wat. Suppl. Rep. South Afr., 58: III+1-67.

Eardley C.D., 1987. Catalogue of Apoidea (Hymenoptera) in Africa south of the Sahara Part I: The genus *Xylocopa* Latreille (Anthophoridae). - Entomol. Mem. Dept. Agric. Wat. Suppl. Rep. South Afr., N.º 70: III+1-20.

Eardley C.D., 2002 - Afrotropical bees now: whats next? - In: Kevan P., Fonseca I.V.L. (eds) - Pollinating bees, the conservation link between agriculture and nature. - Ministry of Environment, Brasilia: 97-104 pp.

Eberhard W.G., 1985 - Sexual selection and animal genitalia. - Harvard University Press, Cambridge, MA. 244 pp

Eberhard W.G., 1991 - Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. - Biol. Rev., 66(1): 1-31.

Eberhard W.G., 1996 - Female control: sexual selection by cryptic female choice. - Monographs in Behaviour & Ecology of Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 501 pp.

Hirashima Y., 1969 - Synopsis of the genus *Pithitis* Klug of the world (Hymenoptera: Anthophoridae). - Pacific Ins., 11(3/4): 649-669.

Hirashima Y., 1971 - Subgeneric classification of the genus *Ceratina* Latreille of Asia and west Pacific, with comments on the remaining subgenera of the world (Hymenoptera, Apoidea). - J. Fac. Agric. Kyushu Univ., 16(4): 349-375.

Hurd P.D. & Moure J.S., 1963 - A classification of the large carpenter bees (Xylocopini) (Hym.: Apoidea). - Univ. California Publ. Entomol., 29: 1-365.

Koeniger N., Koeniger G., 2000 - Reproductive isolation among species of the genus *Apis*. - *Apidologie*, 31: 313-339.

Leys R., 2000 - A revision of the Australian carpenter bees, genus *Xylocopa* Latreille, subgenera *Koptortosoma* Gribodo and *Lestis* Lepeletier & Serville (Hymenoptera: Apidae). - *Invertebrate taxon.*, 14: 115-136.

Leys R., Cooper S.J.B., Schwart M.P., 2000 - Molecular phylogeny of the large carpenter bees, genus *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae), based on mitochondrial DNA sequences. - *Mol. Phylog. Evol.*, 17(3): 407-418.

Leys R., Cooper S.J.B., Schwart M.P., 2000 - Molecular phylogeny and historical biogeography of the large carpenter bees, genus *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae). - *Biol. J. Linn. Soc.*, 77: 249-266.

Lin C.P., Danforth B.N., 2004 - How do insect nuclear and mitochondrial gene substitution patterns differ? Insights from Bayesian analyses of combined datasets. - *Mol. Phylog. Evol.*, 30: 686-702.

Maa T.C., 1970 - A revision of the Subgenus *Ctenoxylocopa* (Hymenoptera: Anthophoridae). - *Pacific Insect*, 12(4): 723-752.

Michener C.D., 1971 - Biologies of African allodapine bees (Hymenoptera, Xylocopinae). - *Amer. Mus. Nat. Hist.*, 145(3): 219-302.

Minckley R.L., 1998 - A cladistic analysis and classification of the subgenera and genera of the large carpenter bees, tribe Xylocopini (Hymenoptera: Apidae). - *Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, 9: 1-47.

Radchenko V.G. & Pesenko Yu.A., 1996 - "Protobee" and its nests: a new hypothesis concerning the early evolution of Apoidea (Hymenoptera). - *Entomol. Rev.*, 75(2): 140-162.

Radchenko V.G., 1996 - Evolution of nest building in bees (Hymenoptera, Apoidea). - *Entomol. Rev.*, 75(6): 20-32.

Roig-Alsina A. & Michener C.D., 1993 - Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apidae). - *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 55: 124-162.

Sakagami S.F. & Michener C.D., 1987 - Tribes of Xylocopinae and origin of the Apoidea (Hymenoptera: Apoidea). - *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 80: 439-450.

Vicidomini S., 1995 - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): nest morphology. - *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Milano*, 136(2): 95-108.

Vicidomini S., 1996a - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): in-nest ethology. - *Ital. J. Zool.*, 63(3): 237-242.

Vicidomini S., 1996b - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): competitori, parassiti e predatori dei nidi. - *Ann. Mus. Civ. Sto. Nat. G. Doria, Genova*, 91: 589-605.

Vicidomini S., 1997a - Analisi comparata dell'architettura e della costruzione dei nidi negli Xylocopinae (Hymenoptera: Apidae) I: i diaframmi delle celle pedotrofiche. - *Entomologica, Bari*, 31: 143-155.

Vicidomini S., 1997b - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): copulatory behaviours. - *Atti Mus. Civ. Ornit. Sci. Nat. L. Scanagatta, Varenna*, 3: 16-33.

Vicidomini S., 1998 - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): a new nest substrate. II. - *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Milano*, 139(1): 97-99.

Vicidomini S., 1999a - Sistematica e distribuzione degli Xylocopini (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae): un nuovo carattere diagnostico maschile per il subgenere *Zonohirsuta* Maa, 1938. - *Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Verona*, 23: 241-245.

Vicidomini S., 1999b - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): sex ratio, allocazione sessuale, peso della pasta pollinica e tipo di

investimento della femmina fondatrice per nido in Sud Italia. - Atti Mus. Civ. Sto. Nat. Morbegno (Natur. Valtellinese), 10: 65-96.

Vicidomini S., 1999c - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (L., 1758) (Hymenoptera: Apidae): tecniche di deidratazione del nettare - Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Verona, 23: 221-226.

Vicidomini S., 2000a - Sistematica e distribuzione degli Xylocopini (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae): nuove e rare segnalazioni americane. - Ann. Mus. Civ. Rovereto, Sez. Arc. St. Sci. Nat., 16: 393-400.

Vicidomini S., 2000b - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): un nuovo substrato-nido - Natura Bresciana, Mus. Civ. Sci. Nat. Brescia, 32: 231-232.

Vicidomini S., 2002 - Sistematica e distribuzione degli Xylocopini (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae): considerazioni sul rango sistematico del genere *Lestis* Lepeletier & Serville 1828. - Atti Museo Civico di Storia Naturale di Trieste, Museo di Trieste, 49: 141-147.

Vicidomini S., 2003 - Sistematica e distribuzione degli Xylocopini (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae): nuove e rare segnalazioni per l'Africa (parte III) e descrizione di due nuovi taxa. - Atti Mus. Civ. Sto. Nat. Trieste, 50: 267-283.

Vicidomini S., 2004 - Xylocopini (Hymenoptera: Apidae) presenti nelle collezioni entomologiche italiane: il Museo Civico di Storia Naturale, Verona parte II e revisione del subgenere *Bomboixylocopa* Maa, 1939. - Atti Mus. Civ. Sto. Nat. Trieste, 51: 135-150.

Vicidomini S., Marini M., Campadelli G., 1999 - Xylocopini (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae) presenti nelle collezioni entomologiche italiane: l'Istituto di Biologia Evoluzionistica e Sperimentale, Bologna. - Boll. Ist. Entomol. G. Grandi Univ. Bologna, 53: 49-53.

Vicidomini S., submitted - Sistematica e distribuzione degli Xylocopini (Hymenoptera: Apidae): rassegna dei taxa segnalati sulle Seychelles e delle forme cromatiche di *Xylocopa caffra*, *X. scioensis* e *X. nigrita*. - Atti Mus. Civ. Sto. Nat. Trieste.

Vicidomini S., Whitmann-Mascherini S., Campadelli G., 2001 - Xylocopini (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae): presenti nelle collezioni entomologiche italiane: il Museo Zoologico "La Specola" dell'Università di Firenze. II. la collezione Camillo Rondani. - Ann. Mus. Civ. Sto. Nat., Ferrara, 4: 131-135.

Wappler T., Engel M.S., 2003 - The middle Eocene bee faunas of Eckfeld and Messel, Germany (Hymenoptera: Apoidea). - J. Paleontol., 77(5): 908-921.