



Biologia di *Xylocopa violacea* (L.) (Hym.: Apidae): biologia della nidificazione.

Salvatore Vicidomini - Italian Xylocopini Research Project: Via Vincenzo Velardi, 10 - 84014 Nocera Inferiore (SA: Italy); e-mail: xylocopini@gmail.com.

Abstract

Biology of *Xylocopa violacea* (L.) (Hym.: Apidae): nesting biology. - In this study are reviewed the observation on *Xylocopa violacea* nest biology in Southern Italy (Campania), from nest foundation to offspring nest abandoning.

Riassunto

Oggetto di questo contributo è la biologia della nidificazione di *Xylocopa violacea* (L.) (Apidae) in Campania (Sud Italia) dalla fondazione del nido fino al suo abbandono. Si esegue poi una comparazione della biologia sociale di 43 specie di Xylocopini. La nidificazione in *X. violacea* può essere suddivisa come segue. A) Ricerca di un substrato vegetale (aprile-maggio) per l'allocazione del nido. B) Scavo del nido (aprile-giugno). C) Costruzione delle celle pedotrofiche (aprile-giugno). D) Evoluzione nido post-completamento, diviso come segue: D1) pre-emersione progenie, dal completamento del nido fino alla rottura del primo diaframma da parte della progenie (circa giugno); D2) post-emersione progenie, dalla rottura del primo diaframma fino alla scomparsa dal nido della madre (circa luglio); D3) assenza della madre, fino alla dissoluzione della comunità di progenie dal nido natale (agosto-dicembre/febbraio, a seconda dei diversi nidi).

Una femmina esplora tutti gli oggetti che incrocia sulla sua traiettoria di volo, soffermandosi particolarmente su quelli cavi. Si riconoscono due fasi durante l'esplorazione: esplorazione in volo (sempre presente); esplorazione deambulatoria (non sempre presente). Sono stati identificati 4 substrati per l'allocazione del nido, oltre 26 riportati in letteratura: *Prunus cerasus* (1 nido); *P. persica* (3); *Castanea sativa* (9); *Arundo donax* (59). Nei substrati pieni la madre scava con le mandibole prima un ingresso circolare, ortogonale alla superficie (diametro medio 11.4 mm) e poi un tunnel, prima ascendente e poi discendente, ottenendo una camera-nido lunga 272 mm. I substrati cavi non necessitano di scavo (diametro medio ingresso 12.3 mm; lunghezza media camera-nido 239 mm).

La madre compie 23.3 viaggi/cella per raccogliere una riserva completa di polline; nel 74.7% dei viaggi è stata raccolta una visibile quantità di polline [tibiae+femori posteriori; raramente ventre metasoma e mesosoma], ottenuto da 50 specie vegetali in questa fase, e solo da 4 dopo il completamento del nido. Dopo ogni viaggio la madre entra nel nido ed in fondo scarica il polline, compattandolo con le zampe posteriori, in 1-3 volte. Miscelando nettare deidratato con polline viene ottenuta la pasta pollinica. Il nettare viene deidratato sospendendo nella cavità boccale una goccia e con movimenti continui di galee e processi linguali, viene favorita l'evaporazione (riportata anche in 26 specie di Xylocopini). Le funzioni della deidratazione sono: incremento del potere energetico della pasta pollinica e della sua conservabilità; alleggerimento del peso dell'ape; riduzione dell'acqua corporea; termoregolazione del capo. Le caratteristiche della pasta pollinica sono le seguenti: cilindriche; lievemente concava superiormente (zona ospitante l'uovo); alta circa 1/2 cella; bordi antero-posteriori ben definiti; massa 1368 mg; contenuto energetico 21 Kj/(g massa secca); acqua 28%; carboidrati 46.39%, proteine 14.83%; amino acidi liberi 1.36%; lipidi 1.45%; ceneri 1.45%; acidità totale 28 mEq/Kg. L'uovo di *X. violacea* (11.3x2.4 mm) viene deposto subito prima della edificazione del diaframma; l'uovo che originerà una femmina è più voluminoso di quello che originerà un maschio ed impiega più tempo per



schiodere la larva. Il diaframma viene costruito impastando trucioli, ottenuti raschiando l'interno del nido con le mandibole, con saliva (+nettare?) e modellando l'impasto con zampe posteriori e metasoma tramite movimenti a spirale. Il diaframma è concavo-liscio esternamente e ruvido-monoplanare internamente (spessore: corona 4.7 mm; centro spiralato 2.0 mm), uguale a quello di tutti gli Xylocopini nidificanti in substrati vegetali, ad eccezione delle specie dei subgeneri *Stenoxycopa* e *Biluna*. I caratteri dei diaframmi degli Xylocopini sono ancestrali rispetto ai diaframmi delle altre tribù di Xylocopinae. Occorrono in media 2.09 giorni/cella (n medio celle/nido 7.43).

La difesa del nido è costituita da una serie complessa di moduli comportamentali successivi ed è sempre accompagnata dall'emissione di ronzii intimidatori (comportamento innato), evidenziando il ruolo fondamentale della comunicazione vibro-acustica. I comportamenti di difesa durante l'edificazione delle celle e dopo il completamento del nido non variano e sono esibiti anche dalla progenie. Le antenne svolgono un ruolo fondamentale durante la nidificazione in quanto sono impiegate nella scelta del substrato, nella elaborazione della pasta pollinica, nella edificazione dei diaframmi e durante le interazioni sociali. Durante la fase post-completamento nido il 23% dei nidi di *X. violacea* viene depredato, mentre dopo l'emersione della progenie, nessun nido ha subito attacchi. Dopo il completamento del nido la madre nell'80.5% dei controlli era presente nel nido di fronte all'ingresso (guardia). I viaggi di bottinamento sono concentrati nella prima metà del giorno, sia prima dell'emersione della progenie (durata media 28.6 min) che dopo (66.3 min), fenomeno riscontrato anche per la progenie. Gli adulti di *X. violacea* non hanno predatori quando sono nel nido; la guardia/difesa del nido eseguita dalla progenie è molto efficiente contro parassiti-predatori (15 specie complessivamente identificate) e causa un incremento nel numero e durata dei voli della madre. La pasta pollinica elaborata nella fase pre-emersione ed il polline fungono da riserve trofiche sia per la madre che per la progenie; comportamento di elaborazione e forma della pasta pollinica differiscono da quelli osservati durante la nidificazione. Il grooming del nido consiste nell'espulsione dallo stesso di vari detriti (diaframmi abbattuti, feci delle larve, esuvie di larve e pupe, cadaveri). Dopo l'emersione della progenie, guardia e grooming del nido vengono effettuati quasi esclusivamente dalla progenie stessa (divisione dei compiti). In 33/43 (76.7%) specie di Xylocopini ed in 39/43 (90.7%) non è stata osservata cooperazione da parte della progenie rispettivamente nella guardia/difesa e nel grooming del nido. La progenie esegue il primo volo dopo circa 6 giorni dall'emersione.

La trofallassi avviene madre-progenie (durata media 9.5 min) [non riportata in 15/43 (34.9%) specie di Xylocopini], e tra progenie (9.2 min) [non riportata in 31/43 (72.1%) specie di Xylocopini]; gli scambi tra progenie (fratelli solo riceventi) vengono osservati sia prima che dopo la scomparsa della madre e solo durante l'estate. Prima dello scambio viene spesso osservato un complesso comportamento di approccio-riconoscimento caratterizzato da rapidi movimenti di capo e zampe anteriori [riportato in 6/43 (13.9%) specie di Xylocopini]. Il ricevente è posizionato col ventre verso il soffitto del nido, il donatore rimane col ventre verso il pavimento e le bocche sono poste in contatto. Durante il contatto il ricevente distende e batte le galee, i flagelli hanno gli apici verso le mandibole del donatore, il capo viene mosso freneticamente e le mandibole sono semi-aperte. Il capo del donatore è fermo e galee+mandibole sono distese ed aperte; vengono emesse vibrazioni non continue dalla madre durante lo scambio [riportata in 19/43 (44.2%) specie studiate di Xylocopini]. Nel 77.8% dei casi lo scambio è stato subito successivo al rientro della madre. È stato osservato un rapido riconoscimento degli intrusi non co-nidiacei (odore?) da parte dei residenti, scatenando sempre comportamenti di difesa attiva [riportato in 3/43 specie



(7.0%) di Xylocopini]. In 14/18 nidi (77.8%) la madre è rimasta nel nido fino all'emersione della progenie e la sua scomparsa avviene in media a 66.14 giorni dal completamento del nido. La madre convive con la progenie per 23 giorni in media. Dopo 15-20 giorni dalla scomparsa della madre il 64.6% della progenie abbandona il nido evidenziando una forte instabilità nelle comunità di co-nidiacei; dopo 210-215 giorni; (fine febbraio) l'abbandono è totale [coabitazione figli post-emersione riportata in 38/43 (88.4%) specie di Xylocopini; coabitazione madre-progenie riportata in 37/43 (86.0%) specie]. Evidentemente l'approssimarsi del periodo riproduttivo (gennaio-febbraio) incrementa notevolmente l'instabilità delle comunità di co-nidiacei. La brevità del periodo di sovrapposizione madre-progenie determina quindi scarsi fenomeni di socialità in *X. violacea* anche se sono presenti tutti i tratti comportamentali descritti per le specie "sociali" di Xylocopini.

X. violacea viene confermata come specie monovoltiva in Europa ma è probabile che si tratti di un adattamento. Infatti sia il clima che la disponibilità di risorse trofiche sono marcatamente stagionali e non consentono alle madri, od alle figlie, di portare a termine una seconda generazione (univoltinismo vincolato dall'ambiente). Il tipo di substrato presente nelle aree rurali non consente lo scavo di nidi ramificati rendendo impossibile l'allargamento cooperativo del nido e quindi il bivoltinismo (univoltinismo vincolato dal tipo di substrato). È possibile che in rare occasioni e solo in nidi allocati in tronchi, madri di *X. violacea* possano effettivamente, aiutate dalle figlie, portare a termine una seconda generazione annuale.

I comportamenti sociali sono ampiamente distribuiti all'interno degli Xylocopini e non mostrano correlazione subgenerica, biogeografica, climatica e con il ciclo vitale della specie, per cui è probabile che siano caratteristici di tutte le specie nidificanti in substrati vegetali. La propensione alla vita sociale è quindi influenzata da una serie di fattori ecologici: clima; disponibilità e tipo di substrati-nido; disponibilità e stagionalità delle risorse trofiche; distribuzione territoriale e dispersal degli individui. Si riportano inoltre importanti dati sulla sex ratio ed i fenomeni relativi di allocazione sessuale.

Introduzione

Gli Xylocopini sono una delle numerose tribù in cui è suddivisa la famiglia Apidae (Hymenoptera) (*sensu* Roig-Alsina & Michener, 1993) ed includono tre generi: *Xylocopa* Latreille 1802 (cosmopolita); *Lestis* Lepeletier & Serville 1828 (australiano); *Proxylocopa* Hedicke 1938 (paleartico) (Vicidomini, 1997k) (per una differente suddivisione subtribale vedi: Minckley, 1998). Un discreto numero di specie di Xylocopini sono state intensivamente studiate per quanto riguarda i comportamenti sociali esibiti durante il periodo della nidificazione (vedi: Vicidomini, 1996g, 1997c) in virtù della loro stretta e diretta relazione filogenetica con gli Apini (Roig-Alsina & Michener, 1993). In Italia gli Xylocopini hanno ricevuto scarsa attenzione fino alla metà degli anni '90 e la gran parte delle pubblicazioni avevano carattere aneddótico, non sistematico e riguardavano solo una delle tre specie italiane: *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Vicidomini, 1997b). Nel periodo 1985-1999 la biologia di tale specie è stata monitorata in modo continuo e sistematico in Campania (Sud Italia), soprattutto per quanto riguarda la biologia della nidificazione. I dati ottenuti hanno colmato una serie sia di gap informativi che di approssimazioni sulla biologia di questa specie. Scopo di tale contributo quindi è quello di riunire tutti i dati raccolti sulla biologia della nidificazione di *X. violacea* ottenendo così una visione integrata di questo aspetto; viene eseguita inoltre una comparazione con le specie cotribali studiate a tal proposito. Questo contributo originariamente faceva parte di un corso che poi non è stato più svolto e se ne è deciso di pubblicarne la dispensa.



Metodiche

Il presente contributo si compone di due parti. La prima rappresenta essenzialmente una rassegna dei risultati relativi la biologia della nidificazione, in particolare la fase che va dalla scelta del substrato per allocare il nido fino al completamento del nido stesso durante il periodo 1985-1999. Per i dati ed i metodi relativi alla prima parte si rimanda pertanto alla consultazione dei singoli contributi (Vicidomini, 1994, 1995d, 1996a, 1996f, 1996g, 1996h, 1996i, 1996j, 1996k, 1997a, 1998d, 1998e, 1999a, 1999b, 1999c, 1999d). La seconda parte invece riguarda lo studio dell'evoluzione del nido dopo il suo completamento ed è stato eseguito durante giugno-agosto degli anni 1997-1998 in diverse aree rurali e ruderali dei comuni di Nocera Inferiore e Nocera Superiore (Agro Nocerino-Sarnese: SA: Campania: Sud Italia). Sono stati monitorati complessivamente 18 nidi tutti edificati in canne derivate da fusti tagliati ed essiccati di *Arundo donax*, collocate orizzontalmente al suolo. Otto nidi sono stati monitorati in modo continuo dalle 5:00 alle 22:00 ogni tre giorni. Per gli altri 10 nidi le osservazioni sono state eseguite ogni 3-5 giorni dalle 5:00 alle 20:00, ad intervalli di 60-90 min, con fasi di osservazione di 15 min per intervallo. Da settembre fino alla totale dispersione dei co-nidiacei, per tutti i nidi, le osservazioni sono state condotte ogni 5 giorni, dalle 5:00 alle 20:00, ad intervalli di 60-90 min, con fasi di osservazione di 15 min per intervallo. Le osservazioni all'interno dei nidi sono state effettuate con uno specchio metallico arrecando il minimo stress agli individui. L'identificazione individuale delle femmine in nidificazione o femmine fondatrici (= FF) è stata possibile tramite l'uso di vernice colorata atossica (durata sul corpo = 40-90 g) collocata su dorso di mesosoma e/o metasoma. L'identificazione delle specie da cui *X. violacea* raccoglie polline e nettare, è stata possibile utilizzando sia dati indiretti (e.g.: quantità e colore del polline) che dati diretti, seguendo le FF dal nido ai fiori e viceversa, durante i viaggi di bottinamento. Il numero di celle di un nido edificato in una canna può essere ragionevolmente stimato in base al rapporto lunghezza complessiva nido/lunghezza media cella (dati ricavati da Vicidomini, 1996f e da osservazioni non pubblicate); tale stima viene poi confrontata sia con le osservazioni dirette nel nido (conta degli esemplari) che con i dati derivanti dall'analisi dei detriti espulsi dal nido dopo l'emersione della progenie (conta degli eventuali cadaveri, delle esuvie pupali e dei macro-detriti di diaframmi). I parametri per l'allocatione sessuale sono i seguenti (Vicidomini, 1999c):

a) Cost ratio (CR) = rapporto tra costi per produrre progenie maschile e progenie femminile (M/F); il costo è stato quantificato in due modi differenti; nel primo viene utilizzata la massa della PP (CR(PP)), nel secondo la massa delle immagini (CR(I)); inoltre è stata considerata anche la dimensione lineare maggiore della cella pedotrofica (CR(C)), poichè nei nidi in canne di *X. violacea* varia solo la lunghezza delle celle, rimanendo forzatamente costanti le altre due dimensioni, e viene calcolato come rapporto di lunghezze totali e non di volumi.

b) Sex ratio attesa (ESR) = valore teorico che dovrebbe assumere la sex ratio se le femmine fondatrici eseguissero una parità di investimenti per maschi e femmine relativamente al cost ratio ($ESR = CR^{-1}$).

c) Sex ratio primaria (PSR) = valore della sex ratio non a livello di I ma di E in base all'attribuzione del sesso agli esemplari morti prima che ne fosse possibile l'identificazione.

d) Peso della pasta pollinica (PP), peso della progenie agli stadi larva prepupa (LPP), pupa (P), immagine (I); tempi esatti di sviluppo totale (ST) e dei singoli stadi (E+L = uovo+larva; P = pupa) della progenie (Vicidomini, 1999c, 1999d).

Risultati



Generalità. - Le FF sono univoltine e nidificano nel periodo compreso tra l'ultima decade di aprile e giugno e non vengono aidate da conspecifiche. La storia naturale dell'evoluzione di un nido di *X. violacea* può essere analiticamente suddivisa in una serie di fasi successive. A) Ricerca di un substrato vegetale per l'allocazione del nido (Vicidomini, 1996i). B) Scavo del nido (Vicidomini, 1995d). C) Edificazione delle celle pedotrofiche tramite la seguente serie di stadi consecutivi: C1) accumulo di pollini e nettari per l'elaborazione della riserva di cibo per la larva o pasta pollinica (= PP) (Vicidomini, 1999b); C2) elaborazione delle riserve accumulate per la formazione della PP (Vicidomini, 1996f, 1996j); C3) deposizione dell'uovo (Vicidomini, 1996f, 1996j, 1996k); C4) chiusura della cella pedotrofica tramite un diaframma separatore (= DS) (Vicidomini, 1997a); gli stadi C1-C4 vengono poi reiterati n volte per l'edificazione di n celle pedotrofiche. D) Evoluzione del nido dopo il suo completamento, che può essere suddiviso in 3 fasi successive: D1) Pre-emersione progenie, dal completamento del nido fino alla rottura del I DS da parte della progenie (circa giugno); D2) Post-emersione progenie, dalla rottura del I DS fino alla scomparsa dal nido della FF del nido stesso (circa luglio); D3) Assenza della FF, fino alla dissoluzione della comunità di progenie dal nido natale (circa agosto-dicembre/febbraio, a seconda dei diversi nidi).

Ricerca ed esplorazione di un sito nido. - L'esplorazione viene definita come l'insieme dei comportamenti esibiti dalla FF per valutare l'idoneità di un substrato al fine di ospitare il nido; tali comportamenti vengono esibiti durante i mesi di aprile-maggio, scemando considerevolmente durante la prima metà di giugno; nella seconda metà di giugno praticamente non vengono più osservati (tutte FF già in nidificazione). La fondazione dei nidi parte dalla III decade di aprile e termina durante la II decade di giugno. La distribuzione temporale della fondazione di 45 nidi è stata la seguente: aprile, 3 nidi (tutti nella III decade); maggio, 27 (7 in I decade; 16 in II; 4 in III); giugno, 15 (8 in I decade; 7 in II). Una FF esplora una gran quantità di oggetti durante la ricerca di un substrato (alberi, pali e travi legnosi, arbusti, canne, reti e aste/tubi metallici e/o di plastica, pareti murali e relative crepe/fori, uomini), esplorando quasi tutti i substrati, artificiali e naturali, che incontra sulla traiettoria di volo, anche se per la maggioranza di questi, l'esplorazione dura effettivamente pochi s. Due fasi possono essere riconosciute durante l'esplorazione di un substrato, in relazione sia al tipo (e.g.: substrati pieni e cavi) che all'idoneità del substrato stesso: esplorazione in volo; esplorazione deambulatoria. Nel caso dei substrati pieni (spesso orientati verticalmente rispetto al suolo) essa vola lentamente su tutta la superficie del substrato intercettato, soffermandosi su tutti i fori, crepe, noduli, speroni ecc., mantenendosi in volo stazionario di fronte tali punti per alcuni s. Durante l'esplorazione in volo la FF vola eseguendo spesso delle spirali sia ascendenti che discendenti intorno al substrato stesso, ispezionando praticamente la quasi totalità della sua superficie. Durante sia l'esplorazione in volo che il volo stazionario, la FF mantiene sempre le antenne con l'apice del flagello ad una distanza di 2-5 mm dalla superficie del substrato, l'intero flagello risultando ortogonale alla superficie da esplorare e lo scapo formante un angolo ottuso (circa 120°) col flagello stesso. Le FF si insinuano anche in spazi molto angusti durante l'esplorazione in volo, come frequentemente accade quando vengono esplorati i singoli paletti accumulati in cataste, volando tra gli spazi dei vari paletti. Per i substrati cavi (spesso orientati orizzontalmente al suolo) la FF mantiene sempre la stessa posizione/distanza delle antenne dal substrato, percorrendo l'intera superficie del substrato in volo laterale; anche in questo caso le irregolarità/rotture della superficie determinano lo stazionamento in volo della FF per almeno qualche s. L'esplorazione deambulatoria viene esibita solo verso particolari tipi di substrati (pali, travi, rami, substrati cavi) ed è sempre successiva all'esplorazione in volo. Se



il substrato è pieno la FF, dopo essere atterrata, deambula sulla superficie del substrato seguendo un percorso spiralato. Durante la deambulazione le antenne sono mantenute con l'apice del flagello quasi in contatto con la superficie, posizionate subito innanzi alle mandibole, e sono introdotte in tutte le crepe, fori, gallerie di insetti xilofagi intercettate, convergendo verso il centro della rottura indipendentemente dalla dimensione della rottura stessa. In alcuni casi (n substrati 28) è stata osservata la FF raschiare con le mandibole la superficie del substrato producendo lievi scalfiture ma poi abbandonando il punto. In altri casi tale comportamento è proseguito risultando nell'inizio dello scavo dell'ingresso (= foro circolare) di un nido che poi è stato successivamente abbandonato. Sono stati individuati 68 nidi abbandonati in 11 anni (6.18 nidi abbandonati/anno), 57 dei quali (83.8%) costituiti da un semplice foro circolare profondo meno di 10 mm e con diametro medio di 12.9 mm (dev. st. 13.84). La distanza media del foro dalla base del paletto è stata di 1197.5 mm (dev. st. 665.66); il diametro del paletto è stato di 45.4 mm (dev. st. 18.28). Sono stati osservati nidi abbandonati anche a stadi più avanzati in cui un tunnel era già stato scavato (11 tunnel osservati; lunghezza media 40.8 mm). Tutti i pali in cui sono stati scavati nidi non completati sono ottenuti da *Castanea sativa*. Nel caso di substrati cavi la FF una volta raggiunto uno degli apici entra nella cavità nonostante in alcuni casi sia impossibile installarvi un nido (e.g.: tubi metallici/plastici); la FF esplora l'interno mantenendo le antenne nello stesso modo del caso precedente, potendo permanere in tali substrati anche per diverse ore. Nell'area di studio sono presenti 1200 paletti, 890 dei quali sono stati esplorati in volo (74.2%) e di questi, 206 sono stati esplorati deambulatorialmente (17.2% paletti totali; 23.1% paletti esplorati in volo); sono presenti invece 61 canne che sono state esplorate complessivamente 301 volte in volo (493.4%) quasi sempre anche deambulatorialmente.

Scavo del nido: Substrati pieni. - Sono stati utilizzati i seguenti substrati per ospitare il nido: *Prunus cerasus* (1 ramo secco sull'albero); *P. persica* (1 ramo secco reciso + 2 nidi ramificati giganti in tronco); *Castanea sativa* (9 paletti). Le FF iniziano lo scavo del nido in uno dei punti meno compatti della superficie del substrato, producendo un foro d'ingresso circolare ortogonale alla superficie stessa; l'ingresso, a seconda della compattezza interna del substrato, può essere diretto verso il centro oppure essere eccentrico, come più spesso accade. Il foro d'ingresso ha una profondità media di 26.11 mm (dev. st. 9.14; min-max 17-42) ed in un caso è risultato di 100 mm (includendo tale caso: media 33.5 mm; dev. st. 24.90). Il diametro medio dell'ingresso è di 11.38 mm (n ingressi 61; diametro 10-12 mm in 85.2% ingressi; dev. st. 1.78; var. 3.17; moda 11.0 in 47.5% ingressi). In 52/61 ingressi [85.2%: n = 48 nidi abbandonati + (nidi completati: 11 non ramificati + 2 ramificati)] questo era situato ad una distanza dal suolo eccedente il 41% della lunghezza totale del substrato (min-max 630-2530 mm); in particolare 36/61 (59.0%) erano situati ad una distanza dal suolo eccedente il 70% della lunghezza totale del substrato; solo 4 ingressi (6.5%) furono scavati ad una distanza dal suolo inferiore ai 500 mm, tutti nidi abbandonati. Le FF iniziano lo scavo sempre in senso ascendente, ma prima ricavano un piccolo tunnel discendente di 10-30 mm al fine di raccogliere i trucioli derivanti dallo scavo. Il tunnel ascendente (assente in 2 nidi su 13) ha una lunghezza media di 139.67 mm (min-max 42-210 mm; dev. st. 61.06; var. 3728.75). Dopo il completamento del tunnel ascendente viene allungato il discendente (sempre presente) per una lunghezza media di 132.3 mm (min-max 55-245 mm; dev. st. 54.90; var. 3014.23). Quando lo scavo del nido è completato (~ 8 h) la base del substrato è coperta da una gran quantità di trucioli. La lunghezza media dell'intero nido è 272.54 mm (n nidi 11; min-max 179-344; dev. st. 55.21; var. 3048.67). Il minimo diametro di un substrato ospitante un nido è stato di 30 mm, mentre la minima circonferenza di 97 mm. La distanza



dal suolo dell'ingresso era inferiore a 900 mm solo in 4 nidi su 13 (30.8%). Per quanto concerne i due nidi ramificati questi vengono trattati estesamente in Vicidomini (1996g); sono costituiti rispettivamente da 4 tunnel ascendenti (lunghezza media 111 mm) + 3 discendenti (108 mm) nel primo nido (lunghezza complessiva nido 795 mm) mentre da 7 ascendenti (98 mm) + 2 discendenti (66 mm) nel secondo (856 mm).

Scavo del nido: substrati cavi. - Il nido in tali substrati è stato sempre allocato in canne derivate da fusti tagliati ed essiccati di *Arundo donax* (n 59); essendo cavi, in tali substrati non si osserva alcuna operazione di scavo ma al più vengono raschiate le pareti interne e/o sfondato 1-2 nodi, unendo i rispettivi internodi. Lo spessore minimo della parete delle canne ospitanti un nido è risultato 2 mm; il diametro medio dell'ingresso è 12.30 mm [dev. st. 1.50; var. 2.25; moda 12 mm; 11-13 mm in 67.7% nidi; in 3 nidi, ingresso maggiore di 14 mm (6.0%); min-max 0.9-1.6 mm]. La minima distanza osservata della canna dal suolo è stata di 860 mm; il 67.7% delle canne era situata ad una distanza dal suolo di 91-150 mm. In 47/59 nidi (79.7%) è stato utilizzato solo il primo internodo della canna per ospitare il nido; in 11 (18.6%) il primo nodo è stato sfondato occupando anche il secondo internodo; in 1 nido (1.7%) anche il secondo nodo è stato sfondato occupando anche il terzo internodo. La lunghezza media totale della camera ospitante il nido è risultata di 239 mm. Dal 1989 al 1998, il numero di nidi allocati in substrati pieni è notevolmente diminuito. I vecchi nidi vengono regolarmente riutilizzati anche per 4 anni consecutivi indipendentemente dal substrato scelto per l'allocazione. Per 86 ingressi è stata rilevata la direzione (13 nidi abbandonati + 13 nidi in substrati pieni + 60 nidi in canne): 44 (51.2%) con orientamento coincidente con l'asse N-S; 33 (38.4%) coincidente con l'asse E-W; nei restanti 9 nidi l'asse è intermedio ai 2 principali. I substrati con le seguenti caratteristiche vengono sistematicamente evitati per la nidificazione: substrati poggiati direttamente sul suolo; substrati eccessivamente fessurati, tarlati, marci, danneggiati; vecchi nidi occupati da funghi od occupati da altri animali (vedi sotto per eccezioni); substrati vivi; canne con spessore parete legnosa inferiore a 2 mm e con diametro internodo (= ingresso) inferiore a 0.9 mm; paletti/rami con diametro inferiore ai 30 mm.

Edificazione celle pedotrofiche: accumulo di pollini e nettari per l'elaborazione della PP. - I comportamenti relativi all'edificazione delle celle pedotrofiche appaiono essere gli stessi indipendentemente dal tipo di substrato (canne/pali: nidi non ramificati). Le FF solitamente non si dirigono direttamente alle aree di foraggiamento quando escono dal loro nido, ma si soffermano ad esplorare per qualche s svariati oggetti immediatamente circostanti il nido, continuando poi il viaggio per la raccolta. In 59 casi queste FF hanno esplorato anche nidi di altre femmine lasciati momentaneamente incustoditi ed in altri casi esse sono addirittura entrate. La FF impiega 4.5-7.5 h (media 5.77 h/giorno; 5.0-6.0 h nel 75.8% dei casi) per raccogliere una quantità completa di polline per dotare una cella di una giusta quantità di PP; a seconda delle condizioni atmosferiche tale tempo può essere distribuito in uno o due giorni. Polline e nettare furono raccolti fundamentalmente dalle seguenti specie di fiori: *Althaea rosea*, *Hibiscus syriacus* e *Lagunaria patersoni* (Malvaceae), *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae), *Capparis spinosa* (Capparidaceae), *Convolvulus arvensis* e *Calystegia sepium* (Covolvulaceae), *Galactites tomentosa* (Asteraceae), *Hibbertia volubilis* (Dilleniaceae), *Jasmineae officinalis* (Oleaceae), *Nopalea dejecta* e *Opuntia* sp. (Cactaceae), *Papaver rhoseas* e *P. hybridum* (Papaveraceae), *Philadelphus coronarius* (Saxifragaceae), *Spartium junceum* (Papilionaceae); in *Actinidia sinensis* (Actinidiaceae) solo polline viene raccolto in quanto i fiori di tale specie non producono nettare; invece dalle seguenti specie viene raccolto solo nettare a causa delle esigue quantità di polline prodotto: *Aptenia cordifolia*, *Delosperma cooperi* (Aizoaceae),



Phaseolus vulgaris, *Poinciana gillesii* e *Wisteria sinensis* (fioritura di giugno) (Papilionaceae), *Viola tricolor* (Violaceae) (Vicidomini, 1995a, 1997i, 1997j, 1998b). Tutte le piante precedentemente citate come fonti polliniche, fioriscono in aprile-giugno e producono grandi quantità di polline giallo, mentre in *Papaver* spp. è verde scuro. Il comportamento di raccolta del polline varia a seconda della morfologia del fiore e della disposizione di nettarii ed antere. In particolare su *A. sinensis*, *C. spinosa*, *H. volubilis*, *Opuntia* spp., *P. coronarius*, *P. rhoseas*, la raccolta del polline da parte delle FF avviene mantenendosi in volo ad 1 cm circa dalla corolla, poggiandosi sull'area dotata di stami e strofinando le antere con la regione ventrale, particolarmente con le zampe; tale comportamento (buzzing-pollination) viene effettuato in contemporanea all'emissione di vibrazioni alari e viene ripetuto su 3-5 fiori prima di ritornare al nido e necessita solo di alcuni s per fiore; i movimenti eseguiti dalla FF durante il buzzing-pollination somigliano moltissimo all'inverso dei movimenti di auto-pulizia (per il comportamento di raccolta su altre specie di fiori vedi: Vicidomini, 1995a, 1997i, 1997j). Sono stati osservati 3114 viaggi (nFF 20) di raccolta risorse per la PP ed in 2325 (74.7%) è stato rilevato polline sul corpo della FF in quantità ben visibili mentre in 789 viaggi (25.3%) al più solo trascurabili tracce di polline sono state rilevate sul loro corpo al ritorno. La raccolta di polline e nettare si verifica nel corso di 1-2 giorni ed occorrono 23.3 viaggi/cella (min-max 17-27) in media, corrispondenti a 3.70 viaggi/h (21.3 viaggi/giorno). Dopo ogni viaggio per la raccolta del polline la FF ritorna al nido, si dirige infondo allo stesso e qui scarica il polline raccolto con una serie di movimenti praticamente identici a quelli di auto-pulizia, descritti da Vicidomini (1997d). Nel 77.6% dei casi le FF osservate hanno compiuto 20-22 viaggi/giorno. Se le condizioni meteorologiche sono buone, il primo viaggio può aver luogo anche alle 6.30-7.00 e terminare 1 h dopo il tramonto del sole (20.00). Quando la FF torna al nido, prima di atterrare sull'ingresso, compie una serie di oscillazioni laterali in volo per 1-4 s, la cui ampiezza decresce all'avvicinarsi all'entrata del nido stesso; tali oscillazioni sono probabilmente coinvolte nell'identificazione del nido tramite la scia chimica emessa dall'interno attraverso l'ingresso. Per tre FF sono stati registrati i tempi di permanenza all'esterno di raccolta del polline/nettare (OUT) ed all'interno del nido (IN) per la manipolazione del polline raccolto e correlate attività di pulizia (vedi anche: Velthuis, 1987; Vicidomini, 1996c). La media (IN) è stata 8.45 min [n 105; min-max 1.0-29.3; dev. st. 7.010; err. st. 0.684; c.v. 0.830; 85/105 dei tempi IN (81.0%) compresi 1-12 min., mentre i restanti 20 IN distribuiti tra 13-30 min.]; la media (OUT) è stata 3.55 min (n 118; min-max 0.35-10.10; dev. st. 2.414; err. st. 0.222; c.v. 0.680). Come si desume da Tab. 1 le zampe posteriori sono sempre coinvolte nel trasporto del polline, in particolare tibie e femori sono i segmenti più usati. Il metasoma viene usato molto meno frequentemente che le zampe posteriori ed in particolare solo la regione ventrale. Il mesosoma invece viene caricato di polline solo al livello delle pleure e del lato ventrale; il noto viene usato solo nel trasporto del polline dei fiori di *A. majus*. I tarsi trasportano solo trascurabili masserelle di polline di 1 mm di diametro sul primo tarsomero. È probabile che il polline venga trasportato al nido anche all'interno delle ingluvie come è stato riscontrato anche in altre specie di Xylocopini e come alcuni indizi comportamentali fanno supporre (vedi: Vicidomini, 1999b).

Tabella 1: Parti corporee usate durante il trasporto del polline dalle femmine.

Parti Corporee	n.	%	Parti Corporee	n.	%
Solo zampe posteriori:	1930	72.9	Metasoma+zampe posteriori	521	19.7
tibia+ metà prossimale femore	730	27.6	Metasoma+mesosoma+zampe posteriori	150	5.7
tibia+femore completo	730	27.6	Tutto il corpo	44	1.7



tibia	424	16.0	Solo capo	0	0.0
tibia+tarso	46	1.7	Totale viaggi osservati	2645	100.0

Edificazione celle pedotrofiche: scarico e manipolazione del polline. - Dopo ogni viaggio la FF entra nel nido e si dirige verso il fondo, ove esegue una capriola ponendosi di fronte all'ingresso. A questo punto la FF inizia a scaricare il polline dal corpo con movimenti di grooming: il lato interno di ogni zampa posteriore viene pulito dal tarso controlaterale, scrollando il polline il quale viene ammassato al fondo del nido; le zampe mediane vengono mosse dall'alto verso il basso in modo da scaricare il polline dal lato esterno delle zampe posteriori; pleure e noto mesosomali vengono scaricate dal polline dalle zampe mediane con movimenti avanti ed indietro mantenendo un angolo di 90° basitarsotibia. A questo punto le zampe posteriori compattano una prima volta il polline ottenuto. Poi la FF esegue una nuova capriola orientandosi di fronte alla massa pollinica scaricata e con capo e mandibole (e basitarsi+tibie anteriori?) la compatta al fondo del nido. Non è raro osservare una terza capriola per scaricare i residui pollinici rimasti sul corpo, i quali verranno pressati sulla masserella preformata. Alla fine delle operazioni di scarico la FF dopo una fase di pulizia del corpo (in alcuni casi non eseguita) si porta a metà nido per il nuovo viaggio. Il polline viene adagiato quindi sulla parete del fondo del nido in misura decrescente dalla base all'apice. Quando almeno metà del polline necessario è stato raccolto questo viene trasformato in PP, non matura e senza ricollocazione dal fondo del nido, miscelandolo con nettare concentrato. La PP può presentare 4 colori differenti (n 380 PP): marrone 166 (43.7%), rosso mattone 144 (37.9%), verde scuro 67 (17.6%), beige 3 (0.8%). I successivi carichi di polline, fino al raggiungimento della quantità necessaria, vengono collocati sulla PP non matura a partire dalla base.

Edificazione celle pedotrofiche: deidratazione del nettare. - Durante il comportamento di deidratazione una goccia di nettare viene tenuta sospesa sulla parte esterna della cavità boccale e con movimenti continui di galee (battito) e processi linguiali, viene favorita l'evaporazione. La deidratazione del nettare è stata osservata solo all'interno del nido e solo durante il giorno (mattina e pomeriggio), mai all'esterno e mai dopo il tramonto. Sono state osservate tre tecniche comportamentali di deidratazione, esibite sia da maschi che da femmine, di seguito illustrate. I) Le galee sono distese e vengono aperte e chiuse di continuo; durante la fase in cui sono aperte le paraglosse vengono allungate compiendo un movimento simile ad un pistone biforcuto, mentre la ligula da angolo retto, tra la parte prossimale alla base e la parte distale, assume un'angolazione ottusa ottenuta con uno scatto in avanti contemporaneo all'apertura delle galee; quando le galee vengono chiuse la ligula riassume l'angolazione di 90° e viene diretta posteriormente, sotto il capo. In questa tecnica la velocità (n aperture galee/min) è variabile sia durante un medesimo comportamento che tra gli individui. II) Le galee vengono aperte quando portate in avanti e chiuse quando ritratte indietro, individuando così due movimenti principali: battito di galee (più lento che in tecnica I); avanzamento-indietreggiamento galee, che avviene un pò più rapidamente. III) Le galee e i processi ligulari vengono mossi come un pistone, su e giù, e le galee vengono leggermente aperte durante la fase discendente mentre chiuse durante la fase ascendente; l'esecuzione di tale tecnica avviene sempre molto velocemente. Per tutte e tre le tecniche sono state osservate velocità comprese tra i 60 ed i 200 battiti galee/min. La durata di un singolo atto di deidratazione è altamente variabile anche per uno stesso individuo (1-90 min.).

Edificazione celle pedotrofiche: elaborazione della pasta pollinica. - Quando una completa riserva di polline è stata trasformata in PP non matura, la FF stacca pezzi di PP dal



fondo del nido con le mandibole, le quali sono tenute aperte ed usate come uno scalpello; i pezzi vengono ricavati con movimenti dall'alto verso il basso ed accumulati a 30-40 mm di distanza, eseguendo una prima ricollocazione. La FF si volta, riesegue la stessa sequenza di comportamenti, staccando dinuovo pezzi di PP dall'alto al basso ed eseguendo una seconda ricollocazione della PP, ora matura, ammassando e compattando i pezzi sotto il mesosoma. La PP matura è lucente, arricchita con nettare concentrato, cilindriche, con l'asse maggiore parallelo all'asse maggiore della cella, lievemente concava superiormente, con un'altezza 1/2 circa di quella della cella ed i bordi antero-posteriore ben definiti. Durante l'elaborazione della PP e lo scarico/manipolazione del polline le antenne vengono mosse freneticamente su e giù.

Edificazione celle pedotrofiche: composizione biochimica della pasta pollinica. - Una PP completa ha una massa di 1368 mg con un contenuto energetico di 21 Kj/(g massa secca); l'acqua rappresenta il 28%. Il contenuto totale di amino acidi liberi (FAA) è 1357.55 mg/100g di PP (1.36%). Più del 50% della massa di FAA è formato dalla sola Prolina; gli altri FAA sono: beta-Alanina, gamma-Amino-Butirrico-Acido, Alanina, Arginina, Asparagina, Aspartato, Fenilalanina, Fosfo-Serina, Glicina, Glutamato, Glutamina, Isoleucina, Istidina, Leucina, Lisina, Metionina, Serina, Tirosina, Treonina, Valina; sono state rilevate anche tracce di Caffaina. Le proteine rappresentano il 14.83% della PP fresca mentre i lipidi costituiscono una frazione trascurabile (1.45%). I carboidrati identificati (46.39% peso fresco) sono: fruttosio, glucosio, saccarosio, stachiosio (= lupeosio). I metalli e minerali identificati sono i seguenti: Al, Ca, Cr, Cu, Fe, K, Mg, Na, Pb, Zn; tra questi K costituisce quasi il 64% delle parti dei metalli-minerali presenti (0.2% PP fresca), rappresentando il 13.79% dell'intera massa delle ceneri che sono pari all'1.45% della massa fresca di PP. L'acidità totale è risultata 28 mEq/Kg (vedi: Vicidomini, 1996d, 1996j, 1997h, 1998a; Vicidomini et al., 1996, 2004).

Edificazione celle pedotrofiche: deposizione dell'uovo. - Durante l'ovodeposizione la FF è orientata col capo verso l'ingresso; l'uovo viene deposto subito prima della edificazione del DS e viene adagiato sulla lieve concavità del lato superiore della PP. L'uovo è traslucido, opaco, con il terzo posteriore rigonfio; è ricurvo e l'entità della curvatura è variabile tra gli individui. Durante lo sviluppo è possibile vedere l'organogenesi attraverso la superficie. Circa due giorni prima della trasformazione, le due estremità diventano trasparenti, e quella anteriore diviene colma di liquido chiaro, differenziando al suo interno il capo della larva. Ha una lunghezza media di 11.29 mm (n uova 71; dev. st. 0.749; var. 5.613) ed un diametro di 2.41 mm (dev. st. 0.258; var. 0.665); l'uovo che svilupperà una femmina è più lungo (11.59 vs 11.04 mm) e meno largo (2.36 vs 2.46 mm) rispetto a quello che svilupperà un maschio; il tempo ovodeposizione-schiusa della larva è di 4.51 giorni in media (dev. st. 1.741; var. 30.317) e nelle femmine è lievemente superiore (4.71 vs 4.58 giorni). Il rapporto tra la lunghezza dell'uovo (E.L.) e la lunghezza immagine (E.L./I.L.) = 0.475, mentre il rapporto tra E.L. e la distanza tra le tegulae dell'immagine (E.L./T.D.) = 1.309.

Edificazione celle pedotrofiche: i diaframmi separatori. - La costruzione del DS viene eseguita con trucioli impastati con saliva e forse nettare. La FF ottiene i trucioli raschiando la superficie interna del nido con le mandibole: una viene puntellata e l'altra viene addotta verso quella ferma, raschiando la superficie alternando la mandibola raschiatrice e quella puntellata. I segni di raschiamento arrivano fino anche a 15 mm dall'ingresso ed interessano tutta la parete interna della canna. Le antenne vengono sempre tenute di fronte alle mandibole con le punte che tastano la superficie; i trucioli filiformi così ottenuti vengono accumulati sotto il capo e poi portati in prossimità della PP con l'aiuto delle zampe. L'attività di raschiamento non è continua, alternando fasi di intenso raschiamento (con



rumori udibili dall'uomo anche a 20 m) a fasi di bassa o quasi nulla intensità con movimenti di raschiamento lievissimi, tamburellamento e strisciamento di mandibole, che producono trucioli piccolissimi e rumore lieve ma comunque udibile [n casi 51; durata media 4.231 min; dev. st. 2.544; var. 6.474; err. st. 0.356; c.v. 0.601; mediana 3.0; min-max 2-11 min; 38/51 casi (74.5%) con durata entro i 4.5 min]. Nelle fasi di stasi totali le antenne vengono mosse alternativamente su e giù [n casi 49; durata media 3.095 min; dev. st. 2.283; var. 5.211; err. st. 0.326; c.v. 0.738; mediana 2.25; min-max 1-11 min; 40/49 casi (81.6%) con durata \leq 4.5 min]. Viene costruita per prima la corona e poi, accumulando altri trucioli, viene costruito il centro. In base ai movimenti della FF osservati durante l'edificazione dei DS ed alle caratteristiche degli stessi ne risulta che il metasoma e le zampe posteriori sono le principali parti coinvolte. Infatti durante le pause la FF spesso si dirige in fondo al nido e, col metasoma posto dinnanzi al DS da edificare, inizia a ruotare sul proprio asse maggiore (oro-aborale) compiendo una serie di movimenti a spirale, muovendo anche le zampe posteriori ed iniziando così a costruire prima la corona del DS e poi la zona centrale; molto importante potrebbe essere anche l'azione eseguita dalle mandibole e/o dalla zona esterna dei basitarsi anteriori, rendendo la superficie esterna maggiormente concava e liscia. Trascorrono in media 5.0 ore tra la deposizione dell'uovo ed il completamento del DS (nDS 66). Al termine dell'edificazione del DS viene osservato un particolare comportamento della FF: la punta del metasoma tasta freneticamente la superficie interna del nido anteriormente al DS edificato, in corrispondenza del punto che dovrà ospitare la PP della nuova cella pedotrofica. In base alle caratteristiche dimensionali, morfologiche e funzionali i diaframmi possono essere suddivisi in due tipi: DS (1 per cella); DF (1 per nido). I DS occludono totalmente la cella pedotrofica e sono costituiti da una corona spessa e da una parte centrale molto più sottile ed a forma di spirale. In tutti i DS esaminati il lato interno è risultato sempre ruvido e monoplanare, mentre quello rivolto verso l'ingresso sempre liscio e concavo verso l'entrata, in quanto direttamente manipolato dalla FF. In alcuni casi è stata usata per la loro costruzione anche PP residua (colorazione marrone-rossastra). Il colore varia tra il giallo chiaro-beige (molto frequente) ed il marrone, in accordo col colore della parete interna del nido. Il peso di un DS completo è di 0.1-0.3 g; la corona ha uno spessore medio di 4.733 mm (nDS 248; dev. st. 0.417; var. 1.736; min-max 4.0-6.1); il 67.7% (168/248) dei DS presenta una corona spessa 4.4-5.0 mm; la regione centrale spiralata ha uno spessore medio di 1.985 mm (nDS 248; dev. st. 0.120; var. 0.145; min-max 1.7-2.2). Il verso della spirale è visibile solo sul lato interno e ruvido del DS, non manipolato dalla FF; per cui tale verso risulta opposto all'orientamento delle rotazioni eseguite dalla FF durante l'edificazione del DS. In base a tale premessa il verso della spirale era orario in 111 casi su 248 DS analizzati (44.7%), mentre antiorario in 83 casi (33.5%); in 54 casi (21.8%) la spirale era esternamente irriconoscibile. Il numero di giri per DS è 2-4. Non è stato osservato alcun nido i cui DS avessero un unico verso della spirale; inoltre non è stata individuata alcuna correlazione tra verso della spirale e sesso della pupa o posizione della cella. Il primo diaframma costruito sul fondo del nido (DF) dalla FF ha dimensioni visibilmente maggiori rispetto ai DS, avendo uno spessore medio di 9.450 mm (nDF 30; dev. st. 2.411; var. 58.115; min-max 5.0-15.0); inoltre, proprio a causa dello spessore, il verso della spirale è irriconoscibile, non è ben distinguibile la regione centrale dalla corona e la variabilità dimensionale è molto più accentuata. I DF inoltre possono essere o delle semplici versioni ingrandite dei DS (forma identica), oppure assumere la forma di un cono con la base concava rivolta verso l'ingresso.

In teoria, in buone condizioni atmosferiche, una FF procederebbe alla velocità di circa 1 cella/giorno; comunque le osservazioni rivelano che il tempo effettivamente



impiegato da una FF per l'edificazione di un nido completo in una canna è di 14.75 giorni in media (n nidi 28; min-max 8.0-35.5), ad una velocità di 2.09 giorni/cella (min-max 1.1-5.1). Il numero medio di celle è 7.43 (dev. st. 2.754; var. 7.587; min-max 3-14); la lunghezza totale di un nido è 176.2 mm (dev. st. 2.607; var. 5.620; moda 18.0; min-max 60-307 mm). Esiste una notevole differenza nella lunghezza media della cella (n celle 208; lunghezza media 17.62 mm; dev. st. 2.61) in posizione I (prossimale ingresso = ultima edificata) e quella di fondo nido (distale ingresso = prima edificata), la prima essendo più corta di 3.82-4.82 mm in media, a seconda del numero di celle di un nido. Alta variabilità è stata osservata anche nella lunghezza media delle celle dei 28 nidi, la quale varia tra 14.0 e 22.3 mm.

Specie animali associate ai nidi. - Viene fornito un quadro sinottico delle specie trovate associate ai nidi di *X. violacea* come parassiti o predatori durante il periodo 1985-1999, ed anche delle specie i cui nidi vengono devastati da *X. violacea* stessa, i cui dati sono stati in parte pubblicati in Vicidomini (1995b, 1996a, 1996b, 1996e, 1997g, 1998d, 1998e) (Tab. 2).

Tabella 2: Specie associate ai nidi di *X. violacea* come parassita o predatore.

* Solo di adulti.

Specie Parassite-Predatrici	n. nidi	n. celle	Anni
<i>Anthrax anthrax</i> (Diptera: Bombyliidae)	2	3	1997, 1998
<i>Cre mastogaster scutellaris</i> (Hymenoptera: Formicidae)	2	20	1988
<i>Eurytoma</i> sp. (Hymenoptera: Eurytomidae)	1	1	1998
<i>Lasius alienus</i> (Hymenoptera: Formicidae)	1	6	1998
<i>Meria tripunctata</i> (Hymenoptera: Tiphidae)	1	2	1985
<i>Pheidole pallidula</i> (Hymenoptera: Formicidae)	1	4	1996
<i>Podarcis sicula</i> (Squamata: Lacertidae)	4	26	1986, 1987, 1990
<i>Sennertia cerambycina</i> (Acari: Chaetodactylidae)	4	18	1991, 1994, 1995
Tiphidae sp. indet. (Hymenoptera)	1	2?	1985
<i>Xylocopa violacea</i> (Hymenoptera: Apidae)	7	40	1987, 1990, 1992, 1995, 1996, 1998
Specie Predate (nidi)	n. nidi	n. celle	Anni
<i>Anthidium manicatum</i> (Hymenoptera: Megachilidae)	2	4	1997
<i>Forficula auricularia</i> (Dermaptera: Forficulidae)	9	-	1986-1996
<i>Megachile</i> sp. (Hymenoptera: Megachilidae)	2	8	1995-1996
<i>Osmia</i> sp. (Hymenoptera: Megachilidae)	7	43-45	1986-1999
Specie Associate citate in Bibliografia	Riferimento		
<i>Forficula auricularia</i> (Dermaptera: Forficulidae)	Vicidomini (1996e)		
<i>Forficula pubescens</i> (Dermaptera: Forficulidae)	Vicidomini (1996e)		
<i>Glycyphagus domesticus</i> * (Acari: Glycyphagidae)	Vicidomini (in prep.)		
<i>Homo sapiens</i> (Vertebrata: Primates)	Vicidomini & Attanasio (1997)		
<i>Hoplochypus xylocopae</i> (Hymenoptera: Icneumonidae)	Vicidomini (1996e)		
<i>Merops apiaster</i> * (Vertebrata: Coraciformes)	Vicidomini (1996e)		
	Vicidomini & Campadelli (1997e)		
<i>Parasitellus fucorum</i> * (Acari: Parasitidae)	Vicidomini (in prep.)		
<i>Polochrum repandrum</i> (Hymenoptera: Sapygidae)	Vicidomini (1996e)		
<i>Satyramoeba etrusca</i> (Diptera: Bombyliidae)	Vicidomini (1996e)		

Difesa del nido. - Il comportamento di difesa esibito dalle FF durante la nidificazione è stato ampiamente descritto in Vicidomini (1994, 1996h) e vengono qui riassunte le caratteristiche salienti. Il comportamento di difesa del nido è costituito da una serie di moduli successivi che vengono man mano esibiti a seconda dell'entità e della durata della minaccia. Se viene percepito un potenziale intruso all'ingresso del nido (maschio in cerca di femmine; femmina in cerca di substrati per il nido o di nidi da depredate) la FF emette ronzii



intermittenti di ammonimento ad intervalli di meno di 1 s l'uno dall'altro (ronzii intimidatori); tale minaccia può durare anche più di 1 min. Nel caso che l'intruso atterri sull'ingresso la FF esegue uno scatto in avanti, all'interno del nido, diretta verso l'intruso, caricandolo e quindi determinandone l'allontanamento. In alcuni casi l'intruso non si allontana ma atterra sull'ingresso del nido; in tal caso la FF esce a gran velocità dal nido, raggiunge l'intruso in volo ed i due eseguono una doppia spirale ascendente posti l'uno di fronte all'altro a 1-2 m di distanza; ad un certo punto la FF carica in volo l'intruso determinandone la fuga. In tre occasioni l'intruso (maschio), dopo che è stato allontanato dall'ingresso tramite caricamento senza uscita della FF dal nido, rimase in volo vicino al nido; la FF emise una gran quantità di ronzii intimidatori ed il maschio entrò nell'apertura opposta della stessa canna rispetto all'ingresso del nido. La FF dopo aver continuato ad emettere ronzii intimidatori esce dal nido ed atterra sul lato esterno dell'ingresso dell'internodo occupato dal maschio, emettendo ronzii continui con le ali e picchiando sulla superficie dell'ingresso con le mandibole, tenute chiuse, ripetutamente e ad alta velocità, analogamente ad un picchio durante lo scavo di un nido. Dopo pochi s il maschio volò via. Il comportamento di emissione di ronzii intimidatori viene evocato anche da oggetti inanimati ma mossi attivamente all'interno del nido; anche imenotteri morti immessi nel nido evocano tale risposta ma con meno frequenza, evidentemente essendo fondamentale la mobilità dell'intruso. La visibilità o meno dello sperimentatore non influenza tale risposta comportamentale. Le FF non mostrano assuefazione alla presenza di un intruso mobile. Durante le giornate nuvolose e durante la notte il ronzio intimidatorio viene esibito meno frequentemente, e con minore intensità. Le neoimmagini se stimolate con uno stecco simulante un intruso esibiscono ronzio intimidatorio anche poche ore dopo l'emersione dall'esuvia pupale (comportamento innato). Se durante l'assenza della FF viene introdotto un insetto morto all'interno del nido la FF lo afferra con le mandibole e lo espelle dal nido. In un solo caso su 21 il nido è stato abbandonato e l'insetto morto utilizzato era *X. violacea*. Dopo l'espulsione dell'insetto dal nido viene sempre eseguita un'accurata pulizia del corpo da parte della FF. Immettendo esemplari vivi di *F. auricularia* all'interno di un nido in presenza della FF sono stati osservati i seguenti moduli comportamentali in successione: a) la FF si erge sulle zampe, toccando col noto mesosomale il soffitto del nido ed abbassando il metasoma ostruendo il fondo; b) se *F. auricularia* avanza la FF proietta la punta del metasoma in avanti e compie dei piccoli scatti verso l'intruso; c) emette ronzii intimidatori; d) se *F. auricularia* non si è allontanata dal nido la FF esegue una capriola e fa scudo col dorso del metasoma oppure permane nella stessa posizione precedente. In un caso *F. auricularia* si diresse verso la FF la quale immediatamente la attaccò afferrandola con le zampe anteriori e mediane e con le mandibole ma senza causare danni all'intruso, il quale si gettò fuori dal nido. Un comportamento di difesa è stato recentemente osservato per la prima volta (n 4 casi) e viene indicato *jabbing-defence*. In tali casi la FF, con il 40-50% del corpo proiettato fuori dall'ingresso, agita rapidamente le zampe anteriori verso l'intruso allontanandolo.

Sex ratio e sex allocation. - Dai 37 nidi utilizzati sono emersi 93 maschi e 136 femmine (OSR = 0.684 = 1 maschio ogni 1.47 femmine = 59.39% di femmine, dati in Tab. 7), valore fortemente deviato quindi, verso il sesso femminile. Si osserva un significativo incremento della percentuale delle femmine per posizione (I: 13.64%; XI-XIV: 100.0%) all'interno del nido ed inoltre un significativo incremento della lunghezza delle celle (I: 16.18 mm; XI-XIV: 20-21 mm). La percentuale di femmine per posizione è molto bassa e poco variabile nelle celle I-II; nella cella III si riscontra una quasi equità col sesso maschile mentre dalla IV fino alla X si osserva una percentuale media di femmine altissima (76.35%);



nelle celle XI-XIV sono presenti solo femmine. Lo stesso tipo di modello si osserva nella variazione per posizione nella lunghezza totale delle celle con i seguenti gradini di variazione: I-II; III; IV-V; VI-VIII; IX-XIV.

Il peso medio di una PP è risultato 13.68 dg (Dev. St. 2.26; range 9-18 dg; moda 13 e 15 dg; dati in Tab. 8). Ripartendo il campione totale in base al sesso si osserva che per i maschi la PP è di 3.13 dg inferiore a quella delle femmine; gli individui morti prima che se ne potesse identificare il sesso sono dotati di una PP di peso intermedio. Mentre le femmine presentano una distribuzione unimodale centrata su 15 dg di PP i maschi presentano una distribuzione bimodale centrata su 11 e 13 dg; negli individui morti il modello di distribuzione è molto simile a quello dei maschi. Nelle femmine l'80% delle PP ha un peso di 14-18 dg; nei maschi l'84.91% delle PP ha un peso di 11-13 dg; nei morti il 78.79% delle PP ha un peso di 10-14 dg.

Analizzando il modello di variazione del peso della PP nelle varie posizioni delle celle pedotrofiche (dati in Tab. 7) per tutto il campione, si osserva che dalla cella I alla VII aumenta costantemente, mentre dalla cella VIII fino all'ultima si mantiene stabilmente al di sopra di 14.88 dg, con l'eccezione della cella XIV, mostrando un peso medio cumulativo per le posizioni considerate (VIII-XIV) di 15.45 dg, più alto del peso medio in cella VII. Un opposto modello di variazione si osserva nel numero dei morti i quali diminuiscono progressivamente dalle celle esterne a quelle interne. Analizzando ora la variazione del peso della PP nei tre subcampioni si ottiene che le femmine mostrano lo stesso modello di variazione rivelato dal campione totale (progressivo aumento dalla I all'ultima cella). Nei maschi non sono apprezzabili forti differenze tra le varie posizioni; se però si raggruppano le posizioni in base alla abbondanza relativa degli stessi maschi si osserva che nelle celle I-II il peso medio è 11.44 dg, nella cella III è 12.10 dg, mentre in IV-X è 12.33 dg, con un incremento tra gli estremi di 0.89 dg pari al 7.50% del peso medio di una PP dei maschi. Il peso della PP negli individui morti mostra un modello di variazione "ibrido": nelle celle I-III i valori medi sono di tipo maschile (11.33-11.67 dg) mentre in IV-XIII (esclusa la VI) i valori medi sono di tipo femminile (13.60-17.00 dg).

In tutti e tre gli stadi ontogenetici considerati, le femmine sono più pesanti dei maschi di circa 2 dg (dati in Tab. 9), però l'efficienza con la quale vengono trasformate PP \Rightarrow LPP, LPP \Rightarrow P, P \Rightarrow I è praticamente identica; il 59% della massa iniziale di PP viene trasformata in tessuti di LPP ed il 46% in tessuti di I. Ogni passaggio (LPP \Rightarrow P \Rightarrow I) avviene con una perdita del 10-13%.

Comparando CR(PP) (0.791) con CR(I) (0.747) si rileva solo una differenza trascurabile; il loro confronto per ogni singola posizione rivela invece una variazione molto più accentuata; inoltre non viene osservato nessun modello di variazione particolare (dati in Tab. 7). Poichè il costo medio di un maschio è minore di quello di una femmina ($CR < 1$) ne consegue che ESR è nettamente spostato in favore dei maschi ($ESR(PP) = 1.264$; $ESR(I) = 1.339$); quindi per tale popolazione $ESR \simeq 2OSR$, ovvero $OSR = 54.11-51.08\%$ ESR.

Nelle posizioni I-II $OSR \gg ESR$; in III invece $OSR \simeq ESR$; in IV-V la differenza diviene maggiore rispetto alla differenza tra le medie globali; dalla VI posizione in poi $OSR \lll ESR$. Quindi quanto più ci si allontana dalla III cella maggiormente aumenta la differenza $OSR-ESR$; tale differenza però è positiva in I-II e negativa in IV-XIV. Per quanto riguarda il CR(C) il valore ottenuto è $168.6 \text{ dmm} / 191.2 \text{ dmm} = 0.882$, leggermente superiore ai due precedenti CR; di contro $ESR(C)$ (1.134) è leggermente più spostato verso le femmine.



Da Vicidomini (1997o) sono stati usati i dati relativi alla durata del substadio larvale *larva che si nutre* in modo tale da poter ricavare il consumo medio giornaliero della PP (dati in Tab. 9). È risultato che le femmine consumano la PP ad una velocità media giornaliera di 0.457 dg in più rispetto ai maschi.

Inoltre, da risultati preliminari si è ottenuta una maggiore velocità di consumo della PP (differenza: 0.320 dg PP/d) tra le femmine delle posizioni interne rispetto a quelle delle posizioni esterne; per i maschi invece non è stata rilevata nessuna differenza significativa tra le posizioni interne ed esterne (differenza: -0.018 dg PP/d) (Vicidomini, 1997o).

La durata degli stadi E+L ripartita per posizione della cella pedotrofica aumenta progressivamente man mano che si procede dalla I fino all'ultima posizione con una differenza tra I e XIV posizione di 19.125 d (dati in Tab. 7). P invece rimane pressoché costante se si escludono le posizioni XI-XIV. ST invece mostra un modello di variazione per cella molto simile a quello seguito da E+L, anche più regolare. Infatti c'è un aumento medio di circa 1d/cella pedotrofica, con l'esclusione della posizione XIV, e la differenza tra ST nelle celle estreme è ancora più accentuata di quella mostrata da E+L (21.292 d). Quindi si può preliminarmente concludere che gli individui delle posizioni interne (femmine) mostrano una durata degli stadi E+L molto maggiore degli individui delle celle esterne; lo stadio P invece non sembra risentire della posizione all'interno del nido.

Per quanto riguarda il tipo di investimento totale per nido effettuato dalla femmina si osserva che ordinando i dati in base al peso totale della PP per nido, si ottiene che all'aumentare del peso totale aumenta il numero di celle o viceversa (dati in Tab. 10). Il peso medio della PP per nido sembra essere minore nei nidi con un basso numero di celle (\leq numero di uova deposte) e maggiore per i nidi con alti numeri di celle. Infatti dividendo il campione dei nidi nei due subcampioni, *nidi con numero di celle < 9* e *nidi ≥ 9* , si ottiene che nel primo subcampione solo 4 nidi su 16 (25.0%) presentano un valore medio uguale o superiore ai 14 dg di PP, mentre nel secondo subcampione si ottiene che 5/8 (62.50%) nidi lo superano. Eseguendo la media del peso di PP e pupe per tutti i nidi si è ottenuto 13.490 dg per la PP e 7.238 dg per le pupe nei nidi < 9 celle, mentre per i nidi ≥ 9 celle 13.895 dg e 7.603 dg. Sempre da Tab. 10 si vede che $CR < 1$ (\Rightarrow $ESR > 1$) in 47/48 CR totali calcolati per i 24 nidi, e nell'unico caso in cui tale regola non è stata confermata $CR(PP) = 1$ (nido 12); la variabilità individuale è comunque molto elevata, sia per i CR che per ESR (0.600-1.000; 1.000-1.667; nidi 2, 12).

Evoluzione del nido dopo il suo completamento.

In 14/18 nidi (77.8%) complessivamente studiati nel biennio 1997-1998, la FF è rimasta nel nido fino all'emersione della progenie, confermando il dato riportato da Vicidomini (1997c) per un campione di nidi prelevati negli anni 1986-1996 (32/42 = 76.2%); 3 sono stati abbandonati durante la nidificazione a causa di un predatore non identificato (16.7%), e 1 (5.5%) è stato abbandonato a causa del parassitismo intraspecifico. Dopo l'emersione della progenie, nessun nido ha subito attacchi da parte di parassiti-predatori.

Pre-emersione progenie. - Dopo il completamento del nido questo è risultato momentaneamente incustodito (assenza FF = viaggi FF) solo nel 6% dei controlli (n 2465), per una durata media di 28.58 min/viaggio (n viaggi 80; dev. st. 12.73; var. 162.0; min-max 10-80; 87.5% viaggi con durata 11-40 min). I viaggi di bottinamento iniziano alle 5:30-6:00 del mattino e sono concentrati nella prima metà del giorno (h 6-14, 76.5% uscite), mentre nella seconda viene effettuato solo 1/4 delle uscite; inoltre non sono stati osservati viaggi di



bottinamento strettamente consecutivi. La maggior parte del tempo viene trascorso quindi all'interno del nido a guardia dello stesso, ponendosi di fronte all'ingresso (80.5% controlli). Durante le ore diurne la FF nel nido assume raramente l'orientamento opposto al precedente, mentre nel corso della sera è quasi sempre rivolta col metasoma verso l'ingresso, particolarmente dopo le 20:00. Durante la notte (h 22-5) la FF orienta virtualmente sempre il metasoma fronte all'ingresso. Spesso in questa posizione la FF occlude totalmente l'interno del nido col dorso del metasoma. In base a 39 uscite monitorate sono state identificate 3 specie dalle quali viene raccolto polline e nettare; in altre 15 uscite non è stato possibile identificare la specie. Il nettare di *Aptenia cordyfolia* (n 20) è risultato particolarmente appetibile per *X. violacea*, mentre il polline di *Capparis spinosa* (n 11) e *Hibiscus syriacus* (n 8) sono risultati appetibili quasi in egual misura. Le uscite in cui è stato raccolto polline di *C. spinosa* sono state effettuate nella fascia oraria 14:01-22:00, mentre per *H. syriacus*, 6:00-14:00. La raccolta di nettare e polline ha fundamentalmente la funzione di nutrire la FF durante le lunghe fasi di guardia. La quantità di polline raccolta è però sicuramente eccedente le immediate necessità della FF; infatti è sempre visibile sul fondo del nido polline e/o PP accumulata. La PP elaborata nella fase pre-emersione funge da riserva trofica sia per la FF che per la progenie. La sua elaborazione è identica a quella descritta durante la nidificazione; essa è dapprima costituita da una massa amorfa adagiata sul fondo del nido e poi, per successive addizioni di polline, assume la forma di una sella appiattita ed espansa, adagiata sul pavimento, senza un netto bordo anteriore e posteriore ed alta circa 1/3 rispetto al diametro dell'internodo occupato dal nido. La PP non viene ricollocata dalla FF all'interno del nido e durante la sua manipolazione-elaborazione, le antenne vengono mosse freneticamente. La FF anche quando è presente nel nido col metasoma fronte all'ingresso, impegnata in attività diverse (scarico/manipolazione polline; elaborazione PP), rappresenta un deterrente potenzialmente molto nocivo per qualsiasi intruso, in quanto in questa fase è altamente aggressiva e vigile ed inoltre è dotata di pungiglione velenifero (guardia indiretta del nido). Durante il comportamento di guardia al nido propriamente detto la FF è posizionata fronte all'ingresso, collocata a qualsiasi distanza dallo stesso. La guardia può avere una durata molto variabile (min-max 10-300 min continuati) e durante le guardie particolarmente prolungate la FF esegue sempre accurati auto-grooming. Durante i lunghi periodi di immobilità nel corso di una guardia, la FF sovente deidrata il nettare raccolto, per una durata anche di alcune ore; pertanto la deidratazione sembra essere associata alle fasi di guardia (seconda metà del giorno). La FF all'interno del nido è molto sensibile sia ai movimenti che ai cambiamenti di scenario esterni al nido. Ciò è evidente dalla notevole facilità con la quale la FF esibisce i comportamenti di difesa del nido. Durante la difesa la FF si erge sulle zampe toccando il soffitto della canna col noto mesosomale ed il metasoma viene abbassato verso il pavimento occludendo totalmente il fondo della canna. Vengono poi compiuti vari scatti in avanti caricando il potenziale aggressore esterno ed avvicinandosi sempre più all'ingresso; in rarissime occasioni la FF è uscita dal nido, per poi rientrarvi dopo meno di un min di volo intorno alla canna. Dieci FF sono state stimolate con una cannucchia da drink ottenendo la seguente sequenza di comportamenti: sollevamento sulle zampe; occlusione del fondo del nido; emissione di forti ronzii intimidatori; caricamento ed attacco, violento e ripetuto, con le mandibole sulla cannucchia. Le 10 FF, dopo l'allontanamento della cannucchia e la cessazione della guardia, hanno sempre proceduto ad un'accurata fase di auto-grooming.

Post-emersione progenie. - In questa fase il nido naturalmente non è risultato mai incustodito; la FF anche in questa fase esegue le uscite nella prima metà della giornata (n uscite 135; 88.9%, h 6-14), con una durata media di 66.31 min, 2.3 volte la durata delle



uscite pre-emersione (n uscite 127; dev. st. 47.86; var. 2290.6; min-max 8-23; 65.4% viaggi con durata 11-70 min). Prima di ogni uscita dal nido la FF esegue sempre questa sequenza di comportamenti: capolino dall'ingresso del nido (in alcuni casi sporgendo fino ai 2/3 del mesosoma); antenne parallele, dirette anteriormente; ripetute torsioni laterali del capo. Tale sequenza comportamentale, esibita anche dalla progenie, può essere reiterata 1-4 volte prima dell'uscita dal nido ed in alcuni casi l'uscita stessa non si verifica. In questa fase sono stati monitorati 125 viaggi per l'individuazione delle fonti pollinico/nettariniche (12 fonti non individuate) ed è emerso quanto segue: *Antirrhinum majus* si aggiunge alle altre tre specie identificate come fonti pollinico/nettariniche (n 9); *A. cordyfolia* (solo nettare: n 50); *C. spinosa* (nettare/polline: n 15); *H. syriacus* (nettare/polline n 39). Anche in questo caso nettare e polline trasportati al nido servono solo in minima parte al sostentamento trofico della FF; le notevoli eccedenze polliniche vengono trasformate in PP mentre una parte del nettare viene scambiato con la progenie (vedi sotto). Guardia e difesa del nido vengono effettuati nello stesso modo della fase precedente ma dopo pochi giorni dall'emersione della progenie vengono quasi totalmente soppressi nella FF in quanto svolti dalla progenie, come accade anche per il grooming del nido (vedi sotto).

Comportamenti della progenie post-emersione. - Il grooming del nido consiste nell'espulsione dallo stesso dei seguenti detriti: frammenti dei diaframmi separatori delle celle pedotrofiche abbattuti dalla progenie durante l'emersione dalle celle; feci delle larve; esuvie di larve e pupe; eventuali cadaveri. La sequenza di comportamenti di grooming del nido viene esibita sia dalla FF che dalla progenie nello stesso identico modo. L'individuo si pone dinanzi ai detriti delle celle pedotrofiche e li accumula sotto il mesosoma con capo e zampe anteriori. Procedendo a ritroso li trasporta fino all'ingresso del nido scaricando poi il tutto fuori e formando un tappeto di detriti alla base del nido stesso. L'espulsione dal nido avviene prima tramite le zampe posteriori, le quali dopo aver ricevuto i detriti dalle zampe mediane, spingono fuori la massa accumulata, tenendo i basitarsi dritti, i tarsomeri angolati rispetto ai basitarsi di 90-120° e sporgendo parzialmente col metasoma fuori dal nido; poi il pavimento dell'ingresso viene spazzato alcune volte con la pubescenza dell'apice metasomale. Dopo pochi giorni dall'emersione della progenie il grooming del nido viene eseguito esclusivamente dalla progenie stessa. In un caso un maschio prelevò i detriti dal fondo del nido, li trasportò a metà internodo ove una sorella li prelevò e li espulse. In tre casi tre diverse FF, al rientro da un'uscita, si sono fermate sull'ingresso ed hanno scaricato il polline espellendolo subito (2 FF) o scaricando direttamente fuori dal nido (1 FF). Il grooming del nido è stato osservato in totale 6 volte dalla FF e 17 volte dalla progenie (10 dai figli; 7 dalle figlie). Subito dopo l'emersione dell'immagine e la conseguente distensione, pigmentazione ed irrobustimento delle ali, l'individuo si porta sull'ingresso, si volta con una capriola, sporge col metasoma per intero o quasi fuori dal nido ed emette le feci, semisolide e di colore beige, accumulate nell'intestino durante la vita pupale. L'evacuazione dell'intestino viene effettuata in due modi differenti; a) l'evacuazione avviene in un unico gettito; b) l'evacuazione avviene in 3-5 gettiti strettamente consecutivi. Dopo i primi giorni dall'emersione la defecazione avviene sempre in volo, fenomeno osservato anche nelle specie *X. flavorufa* (Degeer, 1778), *X. imitator* Smith, 1854, *X. nigrita* (Fabricius, 1775), *X. torrida* (Westwood, 1838). In alcuni casi, pochi giorni dopo l'emersione della progenie di ambedue i sessi, è stata osservata una peculiare serie di comportamenti. L'individuo, di fronte all'ingresso, striscia le mandibole semiaperte sul pavimento del nido eseguendo discontinuamente adduzione delle stesse, producendo così lievi rumori di raschiamento; le galee sono poste a contatto col pavimento longitudinalmente ed i basitarsi spazzano il pavimento accumulando residui pollinici sotto il capo. In alcuni casi è stata osservata



estroflessione della lingua e prelievo del polline. Le antenne, durante la fase di strisciamento-adduzione delle mandibole, vengono poste dinnanzi alle stesse con le punte dei flagellomeri che tastano freneticamente il pavimento; quando il capo viene sollevato anche le antenne vengono sollevate. Non sempre il polline così accumulato è stato ingerito. La guardia, pochi giorni dopo l'emersione, viene effettuata quasi esclusivamente dalla progenie, con una sequenza di comportamenti identica a quella esibita dalla FF, comprese le attività collaterali (auto-grooming; deidratazione). In un numero non trascurabile di casi la guardia è stata effettuata da 2 fratelli/sorelle i quali erano posizionati ventre-ventre oppure ventre-dorso. Le coppie omosessuali sono molto più frequenti e tra queste quelle maschili lo sono in misura maggiore. La progenie frequentemente si alterna di fronte all'ingresso (scambio di posizione). I figli esibiscono la guardia più frequentemente delle figlie, sia nella durata di una singola fase di guardia che per numero di casi osservati (maschi: casi 172; durata media 48.40 min; dev. st. 34.32; var. 1177.9; min-max 2-150 min; 1-50 min 62.8% casi; 51-100 29.1%; 101-150 8.1%. Femmine: casi 113; durata media 33.67; dev. st. 27.92; var. 779.62; min-max 2-120; 1-50 82.3% casi; 51-100 12.4%; 101-150 5.3%).

La difesa attiva del nido viene esibita da ambedue i sessi dopo la minaccia di un eventuale intrusione, mostrando la seguente serie di comportamenti: arretramento di qualche cm; sollevamento del corpo sulle zampe fino al soffitto del nido; abbassamento del metasoma con occlusione totale del fondo; apertura delle mandibole. In alcuni casi viene esibito anche stroking e caricamento. Nei maschi le mandibole non sempre vengono aperte ed il caricamento non è stato mai osservato. In alcuni casi la FF si volta con una capriola e fa scudo col dorso del metasoma. Sia maschi che femmine se minacciati con una cannuccia da drink emettono ronzii intimidatori attaccandola violentemente con le mandibole.

La progenie esegue il primo volo dopo circa 6 giorni dall'emersione, senza significative differenze sessuali (maschi: media 6.2 giorni; dev. st. 0.77; var. 0.59; min-max 5-7. Femmine: media 6.1 giorni; dev. st. 0.85; var. 0.73; min-max 5-7). La durata delle uscite non è stata rilevata in quanto non si è proceduto all'identificazione individuale della progenie. Anche nel caso della progenie comunque la distribuzione giornaliera delle uscite è concentrata nella prima metà della giornata, con trascurabili differenze sessuali (uscite h 6-14: maschi: n 40; 80%. Femmine: n 39; 92.3%). Maschi e femmine, quando escono del nido eseguono una serie di voli circolari concentrici, di diametro crescente e centrati intorno all'ingresso del nido per poi dirigersi verso le aree di foraggiamento (maschi: n uscite rilevate 30; n medio voli concentrici 4.2; dev. st. 1.97; var. 3.89; min-max 2-7. Femmine: n uscite 30; media 4.4; dev. st. 1.04; var. 1.07; min-max 3-6).

Interazioni all'interno del nido: trofallassi FF-progenie. - Sono stati osservati 40 casi di scambio trofallattico FF-progenie la cui serie di comportamenti viene di seguito descritta. In alcuni casi, prima di porsi in posizione complementare, la coppia esibisce una serie di comportamenti di approccio: jabbing (= rapidi movimenti delle zampe anteriori da parte di entrambi gli individui), rapidi movimenti concomitanti di capo+antenne e successive testate da parte del figlio verso la FF. Dopo questa prima eventuale fase il figlio si pone sempre col lato ventrale verso il soffitto del nido mentre la FF rimane col ventre verso il pavimento, assumendo così la coppia una configurazione complementare; il figlio distende ed apre le galee le quali vengono continuamente, lentamente ed irregolarmente chiuse ed aperte; i flagelli, paralleli, hanno gli apici orientati verso la base delle mandibole della FF; il capo viene mosso freneticamente con brevi movimenti dall'alto al basso e viceversa come in un tremolio; le mandibole sono semi-aperte. Il capo della FF è fermo e galee+mandibole sono distese ed aperte. La bocca del figlio viene quasi in contatto con l'area labbro superiore-mandibole della FF. In alcuni casi lo scambio trofallattico viene interrotto da una breve fase



di auto-grooming della FF e poi ripreso nella stessa identica sequenza di comportamenti per una od anche due volte successive. In alcuni casi, poggiando un dito sulla superficie esterna della canna, sono state avvertite vibrazioni non udibili, emesse in modo non continuo durante lo scambio; non è stato possibile accertare se anche la progenie in questa occasione emette tali vibrazioni. Non sono stati osservati figli donatori di liquido trofallattico ma solo riceventi. Dopo aver ricevuto il liquido trofallattico i figli spesso eseguono lunghe pause di deidratazione. In 27 casi è stato rilevato il momento in cui è iniziato lo scambio trofallattico ed è emerso che in 21 casi (77.8%) lo scambio è stato subito successivo al rientro della FF mentre in 6 casi l'inizio si è verificato dopo almeno 5 min dal rientro della FF; da ciò si desume che il 22.2% degli scambi trofallattici avviene in 2-3 fasi intervallate da auto-grooming della FF (vedi sopra); non sono state osservate differenze significative tra figli (11 scambi iniziati subito dopo il rientro della FF e 2 dopo almeno 5 min dal rientro) e figlie (10 e 4). La durata media di una sequenza comportamentale completa di scambio trofallattico è 9.53 min (n scambi 26) senza significative differenze tra scambi FF-figli (n scambi 13; media 9.61 min; min-max 2.5-15.0) e FF-figlie (n scambi 13; media 9.46 min; min-max 3-18).

Interazioni all'interno del nido: trofallassi progenie-progenie. - Sono stati osservati 16 casi di scambi trofallattici tra la progenie, sia prima che dopo la scomparsa della FF, ma solo le figlie sono donatrici. Lo scambio, dopo la fase di approccio sempre presente (posizionamento frontale; jabbing + rapidi movimenti di capo ed antenne) può concludersi in due modi: a) scambio trofallattico (vedi FF-progenie); b) rapide rotazioni sull'asse maggiore oro-aborale e separazione della coppia. Gli scambi sono avvenuti in 3/16 casi (18.7%) subito dopo il rientro della figlia da un viaggio di approvvigionamento, mentre in 13 casi (81.3%) lo scambio è iniziato quando i due individui erano nel nido da oltre 5 min. La durata media degli scambi tra sorelle è 8.3 min mentre sorella-fratello 11.5 min (media totale 9.2 min; min-max 1.5-20.0).

Interazioni e riconoscimento tra i coabitanti di un nido. - Sono state osservate due tipi di interazioni non trofallattiche tra FF-progenie (e viceversa), tra sorelle, e sorella-fratello (e viceversa), mentre mai tra fratelli. A) In molti casi la FF (o la figlia) subisce delle testate da parte della progenie, sia sul capo che sul dorso del metasoma, spingendola progressivamente verso l'ingresso e determinandone l'uscita; in alcuni casi la FF (figlia) addirittura è uscita dal nido prima col metasoma. In alcuni casi le testate vengono osservate anche dopo il rientro della FF (figlia) con concomitante emissione di ronzio. B) Subito dopo il rientro della FF (figlia) od anche durante le fasi di permanenza nel nido, è stato osservato in alcuni casi la sequenza jabbing+rapidi movimenti di capo ed antenne; in alcuni casi la sequenza di comportamenti si è conclusa con lo scambio trofallattico (vedi sopra). In nove occasioni un figlio ha tentato di entrare in un nido diverso dal proprio ed è sempre stato caricato immediatamente dopo l'atterraggio sull'ingresso; in 3 di questi casi è stato esibito jabbing-defence dall'ingresso da parte del figlio a guardia del nido che stava subendo l'intrusione. Immediatamente dopo essere stato scacciato, l'intruso è rientrato nel proprio nido natale e non è stato ostacolato dai suoi co-nidiacei. Tale fenomeno è stato osservato anche nel caso di due FF.

Assenza della FF. - La scomparsa della FF dal nido avviene in media entro due mesi dal completamento del nido stesso (n casi 14; media 66.14 giorni; dev. st. 7.94; var. 63.05; min-max 56-76); ne consegue che la FF convive con la progenie nel nido per circa 3 settimane (n casi 14; media 23.00 giorni; dev. st. 2.83; var. 8.00; min-max 18-28). Non è nota comunque l'evoluzione della vita della FF dopo la sua scomparsa dal nido. Dopo circa 15-20 giorni dalla scomparsa della FF il numero di progenie coabitante nel nido di nascita si



riduce considerevolmente, verificandosi un abbandono medio del 64.6% della progenie; dopo 40-45 giorni e dopo 120-125 giorni non sono stati rilevati cambiamenti nel numero di progenie coabitante i 14 nidi (Tab. 3). Durante il mese di dicembre (150-155 giorni) in 4 nidi si è verificato il totale abbandono della progenie (in dicembre 1998 3 nidi sono stati distrutti a causa di vento molto forte; la sorte dei coabitanti non è nota) e la percentuale media di abbandono degli 11 nidi rimasti è stata del 77.4% (Tab. 3). Dopo altri 30 giorni si sono verificati altri 3 abbandoni totali (96.2%) ed entro la terza settimana di febbraio anche l'ultimo nido è stato completamente abbandonato (210-215 giorni). Dalla Tab. 3 si evince che i nidi con un più alto numero di progenie sono stati abbandonati più tardivamente. Non è stata osservata una particolare propensione dei due sessi a permanere in uno stesso nido o viceversa, essendo state rilevate in quasi egual frequenza nidi con progenie promiscua ed omosessuale, sia maschile che femminile.

L'attività della progenie a partire dalla scomparsa della FF (fine luglio-inizio agosto) fino alla I decade di settembre è notevolmente ridotta; infatti nel nido gli individui sono estremamente inattivi, orientandosi sovente col capo verso il fondo del nido (orientamento notturno-invernale: Vicidomini, 1995c); inoltre rimangono immobili, o quasi, per numerose ore consecutivamente, mostrando una sensibilità molto ridotta agli eventi esterni. Le uscite sono rarissime, infatti non sono state mai osservate direttamente ma solo tramite indizi (e.g.: polline nel nido e sugli esemplari). In questo periodo viene osservato ancora scambio trofallattico tra figli. Nel periodo II decade settembre-inizio novembre invece sia le uscite che l'attività all'interno del nido aumentano considerevolmente. Da questo periodo in poi lo scambio trofallattico praticamente cessa come del resto anche il comportamento di approccio. Nei mesi novembre-gennaio l'attività è ridotta al minimo e relegata alla rare giornate in cui la temperatura è innalzata dal sole.

Tabella 3: Quantificazione della persistenza delle comunità di progenie nel nido di nascita dopo la morte della FF nei 14 nidi in cui la FF ha completato il nido. (Nido = codice del nido; FFnp numero di progenie stimata al momento della scomparsa della FF; le date rappresentano le delimitazioni temporali dei periodi considerati per valutare eventuali variazioni nel numero della progenie coabitante in un determinato nido; % = decremento percentuale della progenie in un dato nido durante il periodo considerato; A assenza totale di progenie).

Nido	FFnp circa 1/VIII	15 VIII - 10 IX 11 IX - 30 XI	%	31 XII	%	31 I	%	15 II	%
A	6 (100.0)	2	66.7	W	FFnp ?	-	-	-	-
B	6 (100.0)	2	66.7	W	FFnp ?	-	-	-	-
C	7 (100.0)	2	71.4	2	71.4	A	100.0	-	100.0
D	8 (100.0)	2	75.0	2	75.0	A	100.0	-	100.0
E	12 (100.0)	5	58.5	5	58.5	5	58.5	A	100.0
F	6 (100.0)	2	66.7	W	FFnp ?	-	-	-	-
G	6 (100.0)	2	66.7	A	100.0	-	100.0	-	100.0
H	7 (100.0)	3	57.1	A	100.0	-	100.0	-	100.0
I	8 (100.0)	3	62.5	3	62.5	A	100.0	-	100.0
J	7 (100.0)	2	71.4	A	100.0	-	100.0	-	100.0
K	7 (100.0)	3	57.1	A	100.0	-	100.0	-	100.0
L	11 (100.0)	5	54.5	5	54.5	A	100.0	-	100.0
M	8 (100.0)	2	75.0	2	75.0	A	100.0	-	100.0
N	11 (100.0)	5	54.5	5	54.5	A	100.0	-	100.0



Discussione

Il comportamento di esplorazione per la ricerca e scelta di un substrato per ospitare il nido è stato descritto per la prima volta per gli Xylocopini proprio per *X. violacea* per cui non possono essere eseguite comparazioni con altre specie. L'esplorazione è altamente aselettiva nella prima fase, interessando una gran varietà di substrati; nella seconda fase invece la scelta è altamente selettiva e, come si evince dai dati, i substrati cavi sono risultati nettamente più esplorati sia in volo che deambulatorialmente. Evidentemente le cavità interne ai substrati vengono percepite anche se non è noto in che modo. È ipotizzabile comunque l'intervento delle antenne sia nella percezione (vibratoria) delle cavità che dello stato di marcescenza (chimica) per i substrati pieni; questi ultimi poi verranno ulteriormente testati dalla FF tramite deambulazione e prove di raschiamento. Albaret (1997) riporta che *X. violacea* in Francia sembra essere attratta dai piloni che sostengono i cavi elettrici, descrivendo un comportamento molto simile a quello dell'esplorazione in volo e concludendo che *X. violacea* è attratta dai campi elettromagnetici. Il comportamento osservato è perfettamente riconducibile all'esplorazione di substrati pieni, in tal caso tralicci metallici. I nidi abbandonati devono essere considerati come tentativi di fondazione di un nido falliti a causa soprattutto della eccessiva compattezza del legno interno del substrato pieno; cause minori e sporadiche sono rappresentate da disturbo antropico durante l'inizio dello scavo, incrocio con gallerie interne di insetti xilofagi, eccessiva eccentricità dell'ingresso e quindi compattezza dell'interno.

L'estrema ipo-variabilità del diametro dell'ingresso nei nidi (abbandonati e completati) scavati in substrati pieni è indice del fatto che l'ingresso ha le dimensioni minime per l'entrata della FF rendendolo così meno individuabile agli eventuali predatori-parassiti (Bombylidae, *H. xylocopae*, *P. sicula*, *P. repandrum*, *X. violacea*). Inoltre, per la stessa ragione, l'ingresso viene collocato sempre al di sopra dei primi 500 mm a partire dalla base (*Forficula* sp., Formicidae). Le dimensioni minime dei substrati ospitanti nidi devono essere interpretate come dimensioni minime che assicurino stabilità della struttura sotto stress rappresentato da vento e pioggia. In un ambiente altamente artificiale, come quello in cui è stato effettuato lo studio, la scelta del substrato cade principalmente sulle canne in quanto cave e quindi non onerose energeticamente per lo scavo; poi ovviamente i paletti i quali date le loro dimensioni ed abbondanza sono maggiormente individuabili e soggetti a marcire più rapidamente; infine ci sono rami e tronchi. In un tale contesto quindi lo scavo di un nido ramificato è un evento rarissimo e correlato al tipo di substrato (e.g.: tronchi morti), a differenza di quanto accade invece in natura per le altre specie e per *X. violacea* stessa (Vicidomini, 1996g). Nei nidi allocati in canne, l'ingresso essendo già presente, ha dimensioni molto più variabili rispetto agli ingressi in substrati pieni ma comunque presenta delle dimensioni massime al di là delle quali la canna non viene utilizzata come substrato nido. Anche in questo caso è stata osservata una minima distanza dal suolo (860 mm), lievemente superiore a quella dell'ingresso dei nidi in substrati pieni. Sono state identificate finora 30 specie vegetali in cui *X. violacea* installa i nidi (Tab. 4) ma è plausibile ritenere che il numero sia notevolmente più elevato.

Tabella 4: Lista dei substrati utilizzati da *Xylocopa violacea* nell'installazione del nido (Vicidomini & Campadelli, 1997e; Vicidomini, 1998f).

<i>Abies</i> sp.	<i>Fraxinus ornus</i>	<i>Prunus amygdalus</i>	<i>Quercus robur</i>
<i>Agave americana</i>	<i>Juglans regia</i>	<i>Prunus armeniaca</i>	<i>Quercus suber</i>
<i>Arundo donax</i>	<i>Malus communis</i>	<i>Prunus avium</i>	<i>Salix babylonica</i>
<i>Betula alba</i>	<i>Morus alba</i>	<i>Prunus cerasus</i>	<i>Salix cinerea</i>
<i>Castanea sativa</i>	<i>Morus nigra</i>	<i>Prunus domestica</i>	<i>Sambucus nigra</i>



<i>Celtis australis</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Ferula communis</i>	<i>Populus alba</i> <i>Populus nigra</i> <i>Populus tremula</i>	<i>Prunus persica</i> <i>Punica granatum</i> <i>Pyrus communis</i>	<i>Taxodioxylon gypsaceum</i> (fossile)
---	---	--	---

Sono state complessivamente identificate 22 specie vegetali dalle quali vengono raccolti nettare e/o polline per l'elaborazione della PP, oltre a 28 specie di *Opuntia* (Vicidomini, 1995a, 1997i, 1997j); è plausibile ritenere che il numero di specie sia notevolmente più alto e differisca di regione in regione. Il buzzing-pollination viene osservato solo in concomitanza del periodo di nidificazione e sembra essere un tratto comportamentale condiviso dall'intera tribù. Le zampe posteriori, come nelle altre specie di Xylocopini, sono sempre coinvolte nel trasporto del polline (tibiae+femori) mentre le altre aree del corpo solo occasionalmente. I tempi OUT sono poco informativi in quanto direttamente correlati alla distribuzione quantitativa, spaziale e temporale delle risorse pollinico/nettariniche nei dintorni del nido; inoltre sono fortemente correlati, interspecificamente, anche alla dimensione della FF e di riflesso quindi alla dimensione della PP. Per tali ragioni i tempi OUT devono essere sempre corredati da dati sulle caratteristiche distribuzionali e di abbondanza dei fiori usati come risorsa ed una loro comparazione tra taxa e/o popolazioni intraspecifiche non sintopiche può essere fuorviante. Infatti i tempi OUT riportati sono così bassi a causa della elevata diversità botanica artificialmente mantenuta dall'uomo nelle aree agricolo-ortive e dalla loro innaturale distribuzione spazio-temporale. I tempi IN invece risentono molto meno dei fattori esterni, per cui si presentano come dati più agevolmente utilizzabili per comparazioni (valutazione tempo speso nel nido: manipolazione polline, elaborazione e maturazione PP, auto-grooming, grooming nido, deidratazione nettare, ecc.).

Per la deidratazione del nettare non esistono dati quantitativi simili riportati per altre specie co-tribali, ma tale comportamento è stato segnalato per le seguenti specie: *X. apicalis* Smith 1854, *X. augusti* Lepeletier 1841, *X. caffra* (Linnè, 1767), *X. caffrae* Enderlein 1903, *X. capitata* Smith 1854, *X. erythryna* Gribodo 1894, *X. flavicollis* (Degeer 1778), *X. flavobinincta* Gribodo 1894, *X. flavorufa*, *X. frontalis* (Olivier 1789), *X. grisescens* Lepeletier 1841, *X. hottentotta* Smith 1854, *X. inconstans* Smith 1874, *X. lugubris* Gerstaecker 1857, *X. nigrita*, *X. nigrocineta* Smith 1854, *X. pubescens* Spinola 1838, *X. rufitarsis* Lepeletier 1841, *X. senior* Vachal 1899, *X. sicheli* Vachal 1898, *X. sonorina* Smith 1874, *X. sulcatipes* Maa 1970, *X. suspecta* Moure & Camargo 1988, *X. tabaniformis* Smith 1854, *X. tarsata* Smith 1854, *X. varians* Smith 1874; per cui anche questo sembra essere un comportamento condiviso dall'intera tribù (Vicidomini, 1999a). Le funzioni della deidratazione del nettare sono legate alla fase del ciclo vitale in cui viene eseguito e dal sesso dell'individuo che la esegue. Le FF durante l'elaborazione della PP deidratano attivamente il nettare prima di miscelarlo ai pollini raccolti ed accumulati nel nido in quanto consente di aumentare il potere energetico per unità di peso fresco della PP ed inoltre di incrementare la percentuale di zuccheri per unità di peso fresco aumentando la conservabilità a medio-lungo termine della PP stessa. La deidratazione eseguita prima di un volo, sia in maschi che in femmine, ha evidentemente la funzione di alleggerire il peso dell'ape rendendo più efficiente il volo, come è stato provato per i maschi di *X. nigrocineta* prima di cimentarsi nei voli di ricerca delle femmine in Brasile (Vicidomini, 1999a); in *X. violacea* ciò va a vantaggio sia delle FF durante i voli per approvvigionare le celle sia per i maschi durante i voli di foraggiamento dopo aver ricevuto nettare tramite trofallassi dalla madre. È probabile che la deidratazione eseguita prima di un volo abbia anche una seconda, non trascurabile e non mutualmente esclusiva, funzione ovvero quella di ridurre al minimo



la quantità di acqua presente nel corpo; infatti durante il volo la sua produzione muscolare è molto elevata mentre la concentrazione di sali del nettare è molto bassa, per cui durante il volo le specie del genere *Xylocopa* sperimenterebbero problemi di sovrapproduzione idrica, come dimostrato da Nicolson (1990) per *X. capitata* in Sudafrica. Quindi la deidratazione pre-volo renderebbe più efficiente il volo stesso sia energeticamente, conseguendo un minor peso, che fisiologicamente, causando un allontanamento del momento in cui si verifica la sovrapproduzione di acqua. È possibile però avanzare l'ipotesi per cui almeno in alcuni casi (deidratazione del nettare non seguita da volo o non implicata nella elaborazione di PP) potrebbe avere una funzione termoregolatoria per il capo. Le tre tecniche di deidratazione osservate in *X. violacea* hanno i seguenti movimenti elementari in comune: a) le galee vengono aperte e chiuse (battito) di continuo; b) la lingua ed i suoi processi vengono attivamente mosse come un pistone. Tali tecniche quindi si possono ritenere perfettamente omologhe l'una all'altra e le differenze osservate forse sono causate dalla funzione che deve assolvere la deidratazione e dalle condizioni microclimatiche intra-nido.

Durante l'elaborazione della PP le antenne svolgono la fondamentale funzione di saggiare continuamente lo stato di maturazione della PP stessa, evidentemente valutandone il contenuto di zuccheri aggiunto durante la manipolazione. Un tratto molto interessante, da approfondire nelle altre specie a fini comparativi, è che durante l'elaborazione della PP immatura non viene effettuata ricollocazione della PP dal fondo del nido mentre durante l'elaborazione della PP matura viene eseguita una doppia ricollocazione. Per quanto riguarda invece la composizione della PP non sono presenti in letteratura studi completi sugli Xylocopini eccetto per *X. capitata* (FAA non determinati) (vedi: Vicidomini, 1996j). Nel caso specifico degli FAA, nel miele di *Apis* le forme di FAA sono più numerose che nella PP ma anche in questo caso Pro è l'FAA più concentrato; la concentrazione di FAA complessiva nella PP però è maggiore rispetto a quella presente nei mieli di 7.3-251 volte. Le principali differenze emerse sono invece le seguenti: a) Cis, Met-Solf., Orn, Trp sono assenti nella PP ma presenti nel miele; b) Asn (quantitativamente il secondo FAA della PP) è presente nella PP ed assente nel miele (Vicidomini et al., 1996; Vicidomini, 1998g). La notevole presenza di Pro sembra essere una caratteristica uniformemente presente nei cibi larvali delle specie della tribù Apini e Xylocopini, costituendo così l'FAA, quantitativamente più importate nei cibi larvali delle specie di *Apis* ed in *X. violacea*; sarebbe molto interessante studiarne l'eventuale ruolo fisiologico durante lo sviluppo. Sulla presenza della caffeina nulla è noto per quanto concerne la sua eventuale origine nella PP ma è consuetudine la presenza di tracce di questa sostanza nel miele. Degli elementi metallici e minerali considerati il pattern qualitativo ottenuto differisce sensibilmente da quello noto per il miele, chiaro e scuro, di *Apis*. AL è assente nei due tipi di mieli considerati mentre è presente nella PP; SN invece è presente in ambedue i tipi di mieli ma non nella PP. Per K invece bisogna fare delle distinzioni; infatti il miele chiaro mostra una concentrazione sensibilmente inferiore (circa 9.7 volte) mentre il miele scuro ha una [K] molto simile alla PP (Vicidomini, 1998g). Le ceneri riportate per i mieli (0.17-0.19%) sono circa 8.5 volte meno concentrate che nella PP (Vicidomini, 1996j). La PP di *X. capitata* ha una concentrazione di proteine (12.58% peso fresco) molto simile a quella di *X. violacea* mentre il contenuto proteico del miele (0.17%) è 90 volte inferiore (Vicidomini, 1996j); per quanto riguarda invece lipidi e ceneri *X. capitata* mostra valori sensibilmente maggiori (3.64% e 3.64% peso fresco). I carboidrati invece risultano inferiori sia a quelli di *X. capitata* (54.97%) (Vicidomini, 1996j) che a quelli di *X. violacea* stessi (58.9%) (Florentin, 1904 in: Vicidomini, 1996j). Quindi proteine, FAA e ceneri sono molto più concentrate nella PP che nel miele. Il rapporto tra massa media delle specie studiate di Xylocopini e massa media



della PP evidenzia elevata efficienza di conversione della PP in tessuti dell'immagine (in parentesi si riporta la percentuale di acqua della PP e il contenuto energetico in Kj/g massa secca PP): *X. capitata* $1390/3000 = 0.463$ (20.09%; 18.3); *X. pubescens* $0.589/1.090 = 0.540$ (20.16%; 19.97); *X. sulcatipes* $0.399/1.160 = 0.344$ (22.04%; 21.56); *X. violacea* $0.654/1.368 = 0.460$ (28.00%; 21.00).

Le dimensioni dell'uovo deposto da *X. violacea* sono molto simili a quelle riportate per le altre specie di Xylocopini per cui è anch'esso definibile gigante; infatti è proprio tra questa tribù che esistono gli insetti che depongono le uova più grandi, sia come taglia assoluta [*X. aenipennis* (Degeer 1773), *X. latipes* (Drury, 1773)], che come taglia relativa alle dimensioni corporee [*X. tranquebarorum* (Swederus 1787)] (Tab. 5) come è stato definitivamente appurato in Vicidomini (2005). La durata totale dello sviluppo dello stadio uovo in *X. violacea* (ovodeposizione-schiusa larva) è anch'essa in accordo coi dati per gli Xylocopini (Tab. 5). Sensibile però appare la differenza (2.5 giorni) tra la durata ottenuta per la popolazione italiana e quella ottenuta per la popolazione spagnola; in *X. caffra* si nota che la durata è 4.9-2.8 volte maggiore delle altre specie. Bisogna tener presente, comunque, che confronti relativi alla durata dello stadio uovo (e di qualsiasi stadio ontogenetico in ectotermi) devono essere sempre eseguiti, esprimendo la durata in giorni/°C, come raccomandato da BEGON et. al. (1986), essendo la temperatura la principale causa di variazione di tali parametri ontogenetici temporali. A fini comparativi sono stati calcolati anche rapporti metrici ma come sottolineato in Vicidomini (1996k) l'uso dei rapporti deve comportare sempre molta cautela. Il rapporto E.L./T.D. in *X. violacea* è il più basso tra gli Xylocopini, ma comunque dello stesso ordine di grandezza (Tab. 5). Rapporti E.L./T.D. > 1 sono comunemente riscontrabili solo negli Halictinae, Ceratinini, Allodapini, oltre che negli Xylocopini (Vicidomini, 1996k). Invece per il rapporto E.L./I.L. il valore ottenuto è sensibilmente più basso di quello tipico del genere *Xylocopa*, essendo addirittura equidistante tra il max dei Ceratinini ed il min degli Xylocopini (Michener, 1973). Tutti questi rapporti indicano fundamentalmente che le uova giganti sono una caratteristica simplesiomorfica dell'intero gruppo degli Xylocopinae; bisogna però tenere presente anche l'eventuale convergenza che potrebbe aver avuto luogo a causa del ciclo vitale molto simile; pertanto è necessario un notevole incremento degli studi biometrici sulle uova degli Apidae, in modo tale da poter valutare a pieno se l'uovo gigante degli Xylocopinae sia una caratteristica meramente simplesiomorfica del taxon, oppure strettamente dipendente dalla dinamica delle popolazioni, che in queste specie è densità-dipendente (Vicidomini, 1996k).

Le caratteristiche dei DS di *X. violacea* sono praticamente sovrapponibili a quelle di tutti gli Xylocopini (Tab. 5) se si fa eccezione per le specie dei subgeneri *Stenoxycopa* e *Biluna*. Un aspetto non considerato in letteratura è l'indagine quantitativa sul verso della spirale dei DS, dalla quale si può affermare che il comportamento di edificazione del centro di un DS non presenta un verso di rotazione specifico in *X. violacea*; ciò però è in disaccordo con quanto affermato da Watmough (1974) per le specie sudafricane di *Xylocopa* indagate (spirale sempre oraria). Ad un esame più approfondito, facendo uso del microscopio e sezionando il diaframma stesso, in una buona parte dei diaframmi in cui non è stato possibile rintracciare il verso della spiralizzazione (circa 80% dei 54 DS), è stata osservata una tenue spirale il cui verso non era definibile a causa della grossolanità dei trucioli impiegati. Nei rimanenti pochi DS, invece, l'analisi aggiuntiva non ha comunque permesso l'individuazione di alcuna spirale o disegno sulla superficie interna nonchè all'interno stesso del DS, cosa che fa supporre l'esistenza di un secondo metodo (raro) alternativo a quello delle rotazioni metasomali, impiegato nella costruzione dei DS. Un secondo punto in disaccordo con quanto riportato per le specie congeneri sudafricane



riguarda il numero di giri della spirale che in *X. violacea* è inferiore di ben 3 giri rispetto a quanto affermato da Watmough (1974) (6-7) e Anzenberger (1977) (5-6). I DS hanno molteplici funzioni: tener separate le celle evitando competizioni tra le larve per la PP; attenuazione dell'evaporazione; limitazione all'ingresso di predatori, parassiti, patogeni e saprofiti. I DF invece hanno evidentemente la sola funzione di rinforzare il setto divisorio, sottile, dell'internodo che costituisce il fondo del nido in una canna; infatti è stato osservato che quando il setto dell'internodo era particolarmente sottile o lievemente lesionato/forato, il DF era molto spesso. La distinzione morfo-funzionale tra DS e DF non è stata riportata in nessun precedente studio nell'ambito degli Xylocopinae principalmente per due cause: a) particolare sottovalutato e non riportato dagli autori; b) effettiva assenza dei DF. Poichè i DF sono stati recentemente osservati anche in una serie di nidi di *X. iris* (Tab. 5) l'ipotesi "a" appare la più plausibile. Per quanto riguarda il rivestimento interno del nido in *X. violacea*, le osservazioni eseguite sono fortemente a favore di tale ipotesi in quanto i nidi ultimati presentano un rivestimento interno ceroso, assente nelle canne non utilizzate come sito-nido; inoltre i movimenti del metasoma dopo il completamento del diaframma sono simili a quelli eseguiti dalle specie con nidi ipogei di Apidae durante il rivestimento dei nidi stessi (Vicidomini, 1997a). I 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 (vedi: Vicidomini, 1997a). 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* Burmeister, 1876, in Tab. 5). Invece le specie appartenenti ai subgeneri *Stenoxycopa* (Neotropicale) e *Biluna* (Orientale), specializzate a nidificare negli internodi (morti o vivi) di bambù, edificano DS sottilissimi ed uniformi (e.g.: *X. artifex* Smith, 1874 e *X. tranquebarorum* in Tab. 5) nei quali non è riconoscibile la corona dal centro (Vicidomini, 1997a). Questi caratteri sono certamente derivati (apomorfie) e sono dovuti al tipo particolare di substrato scelto per l'installazione del nido (bambù); infatti il passaggio da substrati legnosi pieni a substrati cavi ha comportato una serie di neoacquisizioni quali le caratteristiche dei DS e la morfologia delle mandibole, avvalorando l'ipotesi che il cambiamento evolutivo di substrato per la nidificazione ha avuto un ruolo non trascurabile nella speciazione in questa tribù (Vicidomini, 1997a). Sarebbe interessante poter disporre di dati sui DS delle specie appartenenti ad un terzo subgenere, *Xylocospila* (Neotropicale) le cui specie nidificano negli internodi di bambù, in modo tale da individuare le eventuali analogie derivanti da pressioni selettive simili. 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). Discorso a parte meritano le specie di *Proxylocopa* le quali hanno secondariamente abbandonato i substrati vegetali per la nidificazione, riassumendo quello ipogeo; nel fare ciò è stata conservata la capacità di rivestire internamente il nido con sostanze idrorepellenti (osservato anche in alcune specie di *Xylocopa*) e di rendere lisce le pareti interne tramite il piatto pigidiale (assente in *Xylocopa* e *Lestis*), caratteristiche presenti largamente negli Anthophorinae; inoltre in comune con gli altri Xylocopini è la suddivisione in celle del nido tramite DS; purtroppo però le conoscenze sui diaframmi sono praticamente ancora nulle (Vicidomini, 1997a). In nessuno studio comunque è stata riportata la distruzione secondaria dei DS ad opera della FF ed il contatto della FF stessa con le proprie larve e pupe in una qualsiasi specie di



Xylocopini. Dalla comparazione tra le 4 tribù di Xylocopinae (Vicidomini, 1997a), è possibile ipotizzare il percorso evolutivo dello stato dei caratteri dei diaframmi tramite il cladogramma pubblicato da Roig-Alsina & Michener (1993): {Xylocopini+[Manuelini+(Ceratinini+Allodapini)]}. Quindi lo stato dei caratteri dei diaframmi degli Xylocopini (faccia interna monoplanare; faccia esterna concava) deve essere considerato ancestrale, ovvero i diaframmi monoconcavi degli Xylocopini sono divenuti biconcavi (facce interna ed esterna concave) quando i Manuelini si sono originati dal gruppo ancestrale degli Xylocopini; inoltre nei Manuelini si devono essere originati evolutivamente i caratteri che poi si presenteranno in numerose specie di Ceratinini (inducibili anche artificialmente in alcune specie solitarie) e si fisseranno negli Allodapini, l'adelfo-taxon dei Ceratinini: a) distruzione secondaria dei DS ed allevamento in comunità di larve e pupe [e.g.: *Manuelia gayatina* (Spinola, 1851)]; b) assenza di rivestimento interno del nido. I Ceratinini quindi oltre alle due caratteristiche precedenti, hanno conservato la struttura biconcava dei diaframmi dai Manuelini. A partire evidentemente da tale gruppo, si sono originati gli Allodapini nei quali si è fissata l'assoluta mancanza di diaframmi e gli spiccati costumi sociali. Non è da escludere che l'assenza di rivestimento interno dei nidi si sia originata proprio nel genere *Xylocopa* in quanto tale carattere non è stato riscontrato in tutte le specie (Vicidomini, 1997a).

Tabella 5: Caratteristiche metriche delle uova deposte dagli Xylocopini (colonne 2-6) (Vicidomini, 1996k) e dei DS edificati (colonne 7-8) (Vicidomini, 1997a).

Specie	Lungh. uovo	Diam. uovo	e.l./ /t.d.	e.l./ /i.l.	Durata uovo	DS: spess. corona	DS: spess. centro
<i>Lestis bombylans</i> (Fabricius 1775)	9.0	-	-	-	< 7	~4.0-5.0	-
<i>X. appendiculata</i> Smith 1852	12.5	-	1.38	-	-	-	-
<i>X. artifex</i> Smith 1874	-	-	-	-	-	1.0-1.5	0.8-1.0
<i>X. augusti</i> Lepeletier 1841	-	-	-	-	-	4.0-5.0	2.0
<i>X. auripennis</i> Lepeletier 1841	16.5	-	1.72	0.673	-	-	-
<i>X. caffra</i> (Linnè 1767)	-	-	-	-	19.5	-	-
<i>X. ciliata</i> Burmeister 1876	-	-	-	-	-	3.0-5.0	1.5-3.5
<i>X. flavorufa</i> (Degeer 1778)	13.0	2.5	-	0.510	5.0	-	-
<i>X. frontalis</i> (Olivier 1789)	-	-	-	-	-	4.5-6.0	2.0-3.0
<i>X. hirsutissima</i> Maidl 1912	-	-	-	-	-	3.0-3.5	1.5-2.0
<i>X. imitator</i> Smith 1854	10.0	2.3	-	0.513	-	-	-
<i>X. iris</i> (Christ 1791)	8.0	-	-	0.500	7.0	2.808	1.436
<i>X. latipes</i> Drury 1773	16.5	-	1.38	-	-	-	-
<i>X. nigrita</i> (Fabricius 1775)	15.0	2.7	-	0.577	-	-	-
<i>X. pubescens</i> Spinola 1838	-	-	-	-	4.5	-	-
<i>X. sulcatipes</i> Maa 1970	11.0	2.2	-	0.564	4.5	-	-
<i>X. tabaniformis</i> Smith 1854	-	-	-	-	7.0	-	-
<i>X. tranquebarorum</i> (Swederus 1787)	15.7	-	2.00	0.592	-	0.60	0.33
<i>X. valga</i> Gerstaecker 1872	-	-	-	-	5.0	-	-
<i>X. varipuncta</i> Patton 1879	-	-	-	-	7.0	-	-
<i>X. violacea</i> (Linnè 1758) (Italia)	11.29	2.41	1.309	0.475	4.51	-	-
<i>X. violacea</i> (Linnè 1758) (Spagna)	12.0	-	-	-	7.0	-	-
<i>X. virginica</i> (Linnè, 1771)	-	-	-	-	-	4.0	1.0

Come si evince da Tab. 2 il numero di specie associate ai nidi identificate in Sud Italia, unitamente a quello riportato in bibliografia per altre aree, è molto elevato e tranne che per il parassitismo intraspecifico si tratta in tutti i casi di specie occasionali. È molto probabile quindi che il numero di specie sia suscettibile di notevoli incrementi,



particolarmente tra i Formicidae. Interessante è il diverso ruolo assunto da *Forficula* in Campania (specie depredata) ed in Sardegna (specie predatrici). Come è stato evidenziato in Vicidomini (1998d) *X. violacea* in opportune condizioni ambientali (competizione per i siti-nido; substrati artificiali; notevole economicità nell'utilizzo delle canne come siti-nido; ambiente artificiale rurale) può diventare predatrice dei nidi di Megachilidae.

La difesa del nido è costituita da una serie complessa di moduli comportamentali successivi che vengono esibiti man mano che la minaccia causata dall'intruso diviene più importante. In tutti i tipi di difesa del nido assume grande importanza l'emissione di ronzii intimidatori, evidenziando in questo contesto il ruolo fondamentale della comunicazione vibro-acustica. Inoltre tale comportamento è innato e non influenzato dai co-nidiacei. I comportamenti di difesa non variano tra le due fasi di sviluppo del nido, ovvero durante l'edificazione delle celle e dopo il completamento del nido stesso. La non assuefazione alla presenza di intrusi mobili è probabilmente adattativa per la FF, in quanto essa difende strenuamente l'unico suo investimento per la generazione successiva. I comportamenti di difesa sono comunque molto efficaci durante la nidificazione come deterrente contro parassiti-predatori a giudicare dal basso numero di nidi depredati (Vicidomini, 1996a; Tab. 2). Durante la fase post-completamento nido la predazione dei nidi di *X. violacea* si verifica solo quando la FF è assente o morta prematuramente ed avviene con una frequenza di circa il 20%; quindi, guardia e difesa attiva del nido da parte della FF sono particolarmente efficienti nel proteggere la progenie fino all'emersione e sono praticamente riconducibili a quelli esibiti durante l'edificazione delle celle pedotrofiche (Vicidomini, 1994, 1996h). La FF, non ricevendo alcuna collaborazione durante la fase pre-emersione della progenie, limita al massimo le uscite dal nido così da minimizzare la probabilità di attacco al nido stesso, che in questa fase è particolarmente vulnerabile al parassitismo intraspecifico (Vicidomini, 1996a); infatti solo nel 6% dei controlli il nido è risultato incustodito e la durata media dei viaggi (28.6 min) è stata di 2.3 volte inferiore rispetto ai viaggi nella fase post-emersione. Dopo l'emersione della progenie nessun nido è stato attaccato da predatori. Risulta evidente pertanto che: 1) gli adulti di *X. violacea* non hanno predatori quando sono nel nido, a differenza degli stadi immaturi; 2) la guardia/difesa del nido eseguita dalla progenie è molto efficiente nel tenere lontani eventuali predatori, conspecifici e non; 3) la guardia/difesa del nido eseguita dalla progenie determina un notevole incremento sia nel numero che nella durata dei voli della FF, per cui la FF non è più vincolata a permanere nel nido, conclusione raggiunta anche per *X. pubescens* (Hogendoorn & Velthuis, 1993, 1995). Non è noto comunque il motivo per il quale le uscite in ambedue le fasi sono concentrate durante la prima metà della giornata; certamente parte della spiegazione va ricercata nel pattern giornaliero di produzione di nettare e polline da parte delle specie vegetali utilizzate come fonti trofiche, come si evince sia dalle differenze nel modello di visite giornaliero alle specie *H. syriacus* e *C. spinosa* da parte della FF, che dall'identico modello giornaliero delle uscite della progenie. Durante le ore serali e notturne la FF è quasi sempre orientata col metasoma verso l'ingresso; lo scudo metasomale, documentato anche in molte altre specie di Xylocopini (Vicidomini, 1994, 1996h) e durante lo svernamento (Vicidomini, 1995c), svolge la funzione sia di difesa passiva (scudo) che attiva (pungiglione).

Nella fase pre-emersione progenie sono state identificate tre specie vegetali dalle quali la FF ottiene le risorse per l'elaborazione della PP mentre a queste se ne aggiunge una quarta nella fase post-emersione, ma il numero è certamente sottostimato. Tutte e quattro le specie vengono utilizzate come fonti pollinico/nettariniche anche durante l'edificazione delle celle, essendo quindi fondamentali durante il periodo riproduttivo di *X. violacea*. Il trasporto del polline avviene con le stesse modalità ed utilizzando le stesse aree corporee descritte ed



individuate nella fase di edificazione celle. La quantità di polline trasportato al nido aumenta sensibilmente dopo l'emersione della progenie e ciò lascia evincere che la funzione fondamentale della PP elaborata dopo il completamento del nido è essenzialmente di riserva trofica; nella fase pre-emersione serve al sostentamento della FF durante le lunghe permanenze nel nido ed inoltre come riserva di cibo pronta per la progenie; nella fase post-emersione serve invece soprattutto alla prole e ciò spiega anche l'incremento nella raccolta di polline/viaggio dopo l'emersione della progenie. A partire comunque dalla fine della prima settimana di vita immaginale della progenie, questa diviene teoricamente autosufficiente in quanto in grado di uscire dal nido. Durante l'elaborazione della PP nella fase post-completamento nido, le antenne vengono freneticamente mosse allo stesso modo rispetto alla fase di edificazione celle, confermando il loro ruolo fondamentale nel saggiare lo stato di maturazione della PP stessa. La forma della PP è differente nella fase di edificazione celle (cilindriche; asse maggiore parallelo asse minore; superficie superiore leggermente concava; altezza circa 1/2 altezza cella; definiti bordi antero-posteriore) rispetto alla forma assunta dopo il completamento del nido (piatta; slargata a sella; senza definiti bordi antero-posteriore). Queste differenze sono dovute a due fattori: la PP non deve accogliere l'uovo nella fase post-emersione e deve consentire il libero transito su di essa dei coabitanti del nido. Un'ulteriore differenza relativa la PP è stata individuata nel comportamento di elaborazione ovvero viene eseguita una doppia ricollocazione spaziale della PP durante l'edificazione e nessuna durante la fase post-completamento nido. L'elaborazione della PP dopo il completamento del nido spiega quindi l'esistenza delle celle provviste di PP ma sprovviste di uovo e diaframma che fino ad ora rappresentavano un quesito irrisolto (Vicidomini, 1998c). Dalle osservazioni sul comportamento della progenie di raschiamento-spazzamento del pavimento si può concludere che il polline viene direttamente ingerito e quindi usato come cibo. Il comportamento pre-uscita di "capolino dall'ingresso" esibito da FF e progenie ed i voli concentrici di ricognizione durante le prime uscite della progenie, sono interpretabili come comportamenti coinvolti nella memorizzazione dello scenario esterno delle immediate circostanze del nido, in accordo con Real (1994).

Dopo l'emersione della progenie si osserva una suddivisione dei compiti all'interno del nido: la FF trasporta al nido nettare e polline e nutre i figli tramite trofallassi; i figli puliscono il nido e fanno guardia e difesa attiva. Ambedue le attività svolte dalla progenie vengono esibite con maggior frequenza dal sesso maschile; il comportamento di difesa attivo esibito dai maschi conferma la conclusione raggiunta da Vicidomini (1997f) che il maschio imita la femmina pur sprovvisto di pungiglione ed essendo dotato di muscoli adduttori delle mandibole molto più deboli di quelli della femmina (mimetismo batesiano comportamentale). Scholz & Wittmann (1989a, 1989b) riportano che in *X. nigrocincta* (unico caso documentato tra gli Xylocopini) i maschi guardano e difendono attivamente il nido. Anzenberger (1977) riporta che il primo volo della progenie viene effettuato 8 giorni circa dall'emersione nelle specie *X. flavorufa*, *X. imitator*, *X. nigrita*, *X. torrida* (Rubondo Island, Lago Vittoria, Tanzania), in accordo con i dati su *X. violacea*; Gerling & Hermann (1978) invece riportano 3-21 giorni per *X. virginica* (Athens, Georgia, U.S.A.).

La trofallassi può ora essere considerata un tratto comportamentale caratterizzante le interazioni FF-progenie in *X. violacea*. La FF non riceve mai liquido trofallattico dai figli, fungendo solo da donatrice, ed inoltre dona liquido in egual misura verso i due sessi della propria prole; i maschi sono solo riceventi, sfruttando quindi le sorelle per ottenere cibo durante il periodo estivo. Il comportamento di approccio durante alcuni casi di trofallassi FF-figli e durante tutti i casi di trofallassi tra figli, potrebbe svolgere due funzioni, non auto-



escludentesi: a) riconoscimento individuale di un conidiaceo; b) richiesta di liquido trofallattico da parte dell'eventuale ricevente. Sono necessari comunque ulteriori studi per svelare la funzione di tale serie comportamentale, ma tre indizi favoriscono l'ipotesi "b": in molte interazioni tra figli, l'approccio non è stato seguito da trofallassi ma da una serie di rapide rotazioni oro-aborali, osservate anche in *X. pubescens* in medesimi contesti (Velthuis & Gerling, 1983) (rifiuto di scambio del cibo?); i comportamenti di approccio non sempre vengono esibiti durante gli scambi FF-progenie; dopo settembre (trofallassi tra progenie soppressa) i comportamenti di approccio vengono rapidamente soppressi; Gerling et al. (1981) riportano per *X. pubescens* un simile comportamento di approccio che viene interpretato come richiesta di cibo. La sequenza di comportamenti esibiti durante la trofallassi può essere schematizzata come segue per il ricevente: posizione complementare all'individuo donatore (osservata anche in *X. pubescens* e *X. sulcatipes* da Gerling et al., 1983); apertura di galee e mandibole; contatto delle aree orali; tremolio del capo. Anche in questo caso il ruolo sensoriale delle antenne è rilevante in quanto vengono orientate in stretta prossimità della zona di contatto. Non è possibile sapere se le vibrazioni emesse dalla FF durante lo scambio trofallattico siano un tratto caratteristico di tali scambi o solo di particolari circostanze; ciò nonostante si può comunque affermare e confermare che la comunicazione vibro-acustica svolge un ruolo di primaria importanza nelle interazioni tra gli individui in *X. violacea* e degli Xylocopini in generale (Vicidomini, 1996h, 1997f, 1997l, 1997m; Tab. 6). A differenza del caso FF-progenie, la trofallassi tra progenie non avviene quasi mai subito dopo il rientro del donatore da un viaggio; ciò probabilmente è dovuto al fatto che il donatore in questo caso è una figlia che ha ricevuto liquido trofallattico dalla FF e poi a sua volta l'ha donato in parte ad un fratello/sorella. Velthuis & Gerling (1983) riportano che in *X. pubescens* la trofallassi FF-progenie avviene in 59/72 casi osservati (81.9%) subito dopo il rientro al nido, in accordo con le osservazioni su *X. violacea* per la medesima interazione. La durata dello scambio di liquido trofallattico è certamente inferiore ai 9.5 min dell'intera sequenza comportamentale. Il comportamento di "colpire a testate" esibito dai figli verso la FF appare essere un'esplicita richiesta di raccolta di nuovo nettare/polline inoltrata alla FF, costringendola in alcuni casi ad una uscita forzata; tale comportamento è stato osservato anche in *X. pubescens* e *X. sulcatipes* (Velthuis, 1987). Di notevole importanza e meritevoli di ulteriori approfondimenti sono le osservazioni relative ai tentativi di intrusione da parte di 9 figli e 2 FF in nidi diversi dal proprio, in cui è stato evidenziato un rapido riconoscimento degli intrusi come non co-nidiacei da parte dei residenti, scatenando sempre evidenti comportamenti di difesa attiva. La base su cui si fonda il riconoscimento dei co-nidiacei non è nota ma certamente grande importanza assume l'odore.

Oltre i 3/4 delle FF permangono nel nido fino all'emersione della progenie e continuano per 23 giorni ad interagire con i propri figli, esibendo tratti comportamentali assolutamente non documentati finora ed addirittura negati per *X. violacea* (Malyshev, 1931; Bonelli, 1976; Janvier, 1977; Gerling et al., 1989), molto simili a quelli descritti per le specie "sociali" di Xylocopini (trofallassi FF-progenie; trofallassi tra progenie; riconoscimento co-nidiacei; suddivisione compiti FF-progenie) (vedi Tab. 6). La brevità del periodo di sovrapposizione tra FF e progenie determina però scarsi fenomeni di socialità in *X. violacea*. Gli scambi trofallattici tra figli sono stati osservati sia prima che dopo la scomparsa della FF ma solo durante l'estate, dopo di che la comunità di co-nidiacei non presenta più i connotati di una cooperazione ma solo di coabitazione. In ogni caso la progenie mostra un elevato grado di tolleranza sia della presenza che del contatto fisico verso i co-nidiacei (vedi guardia). La coabitazione all'interno del nido comunque subisce un



notevole decremento per abbandono già dopo 20 giorni dalla scomparsa della FF mettendo in rilievo l'instabilità delle comunità di fratelli; infatti la coabitazione dei co-nidiacei diviene pressochè nulla entro il mese di dicembre, disperdendosi entro la fase pre-svernamento o durante lo svernamento stesso, confermando la conclusione che *X. violacea* sverna preferibilmente in siti diversi dal nido (= canne) di nascita (Vicidomini, 1995c). Evidentemente l'approssimarsi del periodo riproduttivo (gennaio-febbraio) incrementa notevolmente l'instabilità delle comunità residue di co-nidiacei. La notevole riduzione di attività mostrata dalla progenie durante il periodo estivo sembra essere imputabile a due fattori: scarsità delle fonti di cibo (*C. spinosa* ha terminato la fioritura mentre *H. syriacus* è in fase decrescente); temperature eccessivamente elevate.

Il particolare modello di attività stagionale di *X. violacea* nell'area di studio comporta un elevata attività/visibilità degli individui nel periodo febbraio-aprile per i maschi (Vicidomini, 1997n) e febbraio-luglio per le femmine (Vicidomini, 1996f, 1997n); a questo fa seguito un periodo di scarsissima attività/visibilità per ambedue i sessi, corrispondente al periodo fine luglio-inizio settembre, seguito da un periodo di ripresa fino alla fase di svernamento. Tale modello si adatta perfettamente ai risultati ottenuti da Duhayon & Rasmont (1993) i quali però hanno dedotto che *X. violacea* in Francia è bivoltina. In base ai risultati elencati in questa rassegna (vedi anche: Vicidomini, 1996f, 1997l, 1997m, 1997n) è plausibile ritenere che la conclusione raggiunta da Duhayon & Rasmont (1993) potrebbe essere un artefatto dal particolare modello annuale di attività di *X. violacea*, la quale verrebbe confermata come specie monovoltiva in tutta Europa; tale conclusione viene avallata sia dalla sua biologia sociale (vedi comparazione tra gli Xylocopini e Tab. 6) che da Hastings (1996). È necessario comunque un approfondimento a riguardo, soprattutto comparando la lunghezza media complessiva dei nidi uniramificati (canne; paletti; rami) con quella dei due nidi ramificati ed in particolare con quella dei nidi giganti riportati in bibliografia per gli altri Xylocopini (Tab. 6); infatti i due nidi giganti di *X. violacea* sono tra i maggiori in assoluto tra gli Xylocopini sia per numero di tunnel che per lunghezza totale. Mentre però per le altre specie è noto che proprio la cooperazione nello scavo tra FF e figlie, e quindi al multivoltinismo, rende possibile l'ottenimento di nidi di notevoli dimensioni (e.g.: *X. frontalis* in Tab. 6) altrimenti economicamente impossibili da realizzare da parte di una sola femmina, per *X. violacea* non è stata mai osservata nidificazione cooperativa FF-figlie né bivoltinismo. A questo punto è plausibile avanzare l'ipotesi che in sporadiche occasioni e solo in nidi allocati in tronchi, FF di *X. violacea* possano effettivamente essere aiutate dalle figlie nel portare a termine una seconda generazione annuale (fenomeno riportato da Friese, 1923 in Vicidomini, 1996g), scavando altri tunnel e quindi allargando notevolmente il nido. Quindi il bivoltinismo e la cooperazione FF-figlie in *X. violacea* potrebbero rappresentare tratti soppressi anche dal tipo di substrato disponibile nell'ambiente per l'allocazione dei nidi (Vicidomini, 1996g).

Da Tab. 6 si deduce che in 5/43 (11.6%) specie di Xylocopini (*X. auripennis*, *X. caerulea*, *X. fimbriata*, *X. nasalis*, *X. torrida*) non è stata riportata coabitazione dei figli dopo l'emersione degli stessi, tutte specie in cui è stata osservata però coabitazione FF-progenie; quest'ultimo carattere non è stato riportato in 6/43 (13.9%) specie. È molto probabile pertanto che i caratteri A, B occorranza in tutte o quasi le specie di Xylocopini ed i pochi dati mancanti sono dovuti ad incomplete osservazioni. In 15 specie (34.9%) non è stato riportato scambio trofallattico FF-progenie mentre in 31 (72.1%) non è stata riportata trofallassi tra progenie. In 33 specie (76.7%) ed in 39 (90.7%) non è stata osservata cooperazione da parte della progenie rispettivamente nella guardia/difesa e nel grooming del nido. In poco meno della metà delle specie è stata riportata comunicazione vibro-acustica



durante la trofallassi. Analogo risultato si osserva per quanto riguarda la diretta ingestione di polline; pertanto si può concludere che gli adulti degli Xylocopini si nutrono anche di polline non trasformato in PP, ma non è noto se anche il polline può essere oggetto di scambio trofallattico. Il riconoscimento dei co-nidiacei è stato riportato solo in 3 specie (7.0%) e quasi certamente si basa su odori tipici del nido di nascita dovuti sia alla PP che ai secreti ghiandolari dei co-nidiacei (Hefetz, 1992). Se tale conclusione verrebbe confermata per *X. violacea* si potrebbe verificare che un individuo venga accettato all'interno di un nido estraneo se gli venisse offerta la possibilità di permanere all'interno dello stesso senza essere scacciato prima, in modo tale da assumere l'odore del nido; inoltre un eventuale individuo che abbia perduto l'odore del nido verrebbe rifiutato allo stesso modo di un estraneo dai propri co-nidiacei. Da sottolineare è il fatto che tale carattere è stato riportato per tre specie dal ciclo biologico fondamentalmente diverso (*X. violacea* univoltina-Paleartica; *X. pubescens* bivoltina-Paleartica/Etiopica; *X. flavorufa* multivoltina-Etiopica) per cui potrebbe essere molto più diffusa di quanto i dati in Tab. 6 non indicano. Anche il comportamento di approccio è stato documentato per pochissime specie (*X. flavorufa*, *X. imitator*, *X. nigrita*, *X. pubescens*, *X. torrida*, *X. violacea*) (13.9%) ma ciò è da imputare alla scarsità di studi riguardanti la biologia comportamentale nel nido.

Si può concludere che la conoscenza dei comportamenti sociali nelle specie di Xylocopini è estremamente frammentaria e solo per 9 specie sono disponibili dati quasi sufficienti (*X. combusta*, *X. flavorufa*, *X. frontalis*, *X. grisescens*, *X. pubescens*, *X. sulcatipes*, *X. suspecta*, *X. violacea*, *X. virginica*: Tab. 6). I comportamenti sociali sono ampiamente distribuiti all'interno della tribù e non mostrano alcuna correlazione subgenerica, biogeografica, climatica e con il ciclo vitale della specie. Ciò rende altamente probabile che i comportamenti sociali siano caratteristici di tutta la tribù o almeno di tutte le specie nidificanti in substrati vegetali. La maggiore o minore propensione alla vita sociale sembra imputabile in larga parte ad una serie di fattori ecologici, quali: clima; disponibilità e tipo di substrati-nido; disponibilità spazio-temporale delle risorse trofiche; distribuzione sul territorio della popolazione e relativo dispersal dal nido di nascita (Velthuis, 1987; Hogendoorn & Velthuis, 1993, 1995; Vicidomini, 1996a). Da ciò si evince che i comportamenti sociali descritti in *X. violacea* sono comuni a tutte le specie approfonditamente studiate di tale tribù, ma la brevità delle interazioni sociali è da considerarsi una risposta adattativa all'ambiente in cui tale specie è stata studiata; infatti sia il clima che la disponibilità di risorse trofiche sono marcatamente stagionali e non consentono alle FF, od alla progenie femminile, di *X. violacea* di portare a termine una seconda generazione (univoltinismo vincolato dall'ambiente), per cui le comunità si dissolvono molto rapidamente non consentendo un allungamento delle interazioni sociali inter- intra- generazionali, tipicamente osservate nelle specie multivoltine approfonditamente studiate. Da non sottovalutare è poi il tipo di substrato presente nelle aree rurali (canne, paletti) il quale non consente lo scavo di nidi ramificati rendendo impossibile l'allargamento cooperativo del nido e quindi il bivoltinismo (univoltinismo vincolato dal tipo di substrato). Sarebbe molto interessante studiare la sociobiologia di una popolazione di *X. violacea* in un ambiente non rurale con clima temperato-caldo stagionale, con sufficienti disponibilità di risorse trofiche durante tutto l'anno ma con una scarsità di substrati-nido; in un simile contesto ecologico si possono valutare a pieno l'influenza dei diversi vincoli sullo sviluppo/ripristino dei comportamenti sociali in *X. violacea* e negli Xylocopini in generale.

Tabella 6: Quadro sinottico di alcuni caratteri sociali per le specie di Xylocopini studiate.



A, coabitazione figli. B, coabitazione FF-figli. C, trofallassi FF-figli. D, trofallassi tra figli. E, guardia e difesa del nido eseguita dai figli. F, grooming del nido eseguito dai figli. G, comunicazione vibro-acustica. H, polline come cibo. I, riconoscimento co-nidiacei. J, sequenza di comportamenti di approccio. K, numero massimo di tunnel di un nido. L, lunghezza totale massima di un nido. M, numero di entrate del nido gigante. P, presenza del tratto comportamentale nella specie considerata. ?, tratto comportamentale su cui non esistono dati per la specie considerata.

Specie	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	Bibliografia
<i>Lestis aeratus</i> Smith 1851	P	P	?	?	?	?	?	P	?	?	6/9	720/733	1/1	Houston, 1992
<i>L. bombylans</i> (Fabricius 1775)	P	P	?	?	?	?	?	P	?	?	10	795	1	Houston, 1992
<i>Xylocopa apicalis</i> Smith 1854	P	P	P	?	?	?	?	P	?	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. artifex</i> Smith 1874	P	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Bonelli, 1976
<i>X. augusti</i> Lepeletier 1841	P	P	?	?	?	?	?	?	?	?	7	440	1	Bonelli, 1976; Vicidomini, 1996g
<i>X. auripennis</i> Lepeletier 1841	?	P	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Anzenberger, 1977
<i>X. brasilianorum</i> (Linnè 1767)	P	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	349	1	Bonelli, 1976; Vicidomini, 1996g
<i>X. caerulea</i> (Fabricius 1804)	?	P	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Bonelli, 1976
<i>X. caffra</i> (Linnè, 1767)	P	P	P	?	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. capitata</i> Smith 1854	P	P	P	?	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. combusta</i> Smith 1854	P	P	P	P	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Bonelli, 1976
<i>X. erythrina</i> Gribodo 1894	P	P	P	?	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. fenestrata</i> (Fabricius 1798)	P	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Bonelli, 1976
<i>X. fimbriata</i> Fabricius 1804	?	P	?	?	?	?	?	?	?	?	9	?	1	Anzenberger, 1977; Vicidomini, 1996g
<i>X. flavicollis</i> (Degeer 1778)	P	P	P	?	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. flavorufa</i> (Degeer 1778)	P	P	P	P	P	?	?	P	P	P	-	-	-	Bonelli, 1974, 1976; Watmough, 1974; Anzenberger, 1977
<i>X. frontalis</i> (Olivier 1789)	P	P	P	?	?	P	?	?	?	?	8/10	958/?	1/1	Bonelli, 1976; Camillo & Garofalo, 1989; Vicidomini, 1997a
<i>X. griseescens</i> Lepeletier 1841	P	P	P	?	?	P	?	?	?	?	3/8	454/366	1/1	Camillo & Garofalo, 1989; Vicidomini, 1996g
<i>X. hirsutissima</i> Maidl 1912	P	P	?	?	?	?	?	?	?	?	11	680	1	Bonelli, 1976; Vicidomini, 1996g
<i>X. hottentotta</i> Smith 1854	P	P	P	P	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974; Bonelli, 1976
<i>X. imitator</i> Smith 1854	P	P	P	P	P	?	?	P	?	?	6	400	1	Bonelli, 1976; Anzenberger, 1977
<i>X. inconstans</i> Smith 1874	P	P	P	P	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974; Bonelli, 1976
<i>X. lugubris</i> Gerstaecker 1857	P	P	P	?	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. macrops</i> Lepeletier 1841	P	P	P	P	P	?	?	?	?	?	-	-	-	Scholz & Wittmann, 1989
<i>X. nasalis</i> Westwood 1842	?	P	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Anzenberger, 1977
<i>X. nigrita</i> (Fabricius 1775)	P	P	P	?	P	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974; Anzenberger, 1977
<i>X. nigrocincta</i> Smith 1854	P	P	P	P	P	?	?	?	?	?	4	462	1	Scholz & Wittmann, 1989a, 1989b; Vicidomini, 1996g
<i>X. nogueirai</i> Hurd & Moure 1960	P	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Bonelli, 1976
<i>X. pubescens</i> Spinola 1838	P	P	P	P	P	?	?	P	P	P	8	?	1	Gerling et al., 1981, 1983; Velthuis & Gerling, 1983; Hefetz, 1992; Hogendoorn & Velthuis, 1995
<i>X. ruficeps</i> Friese 1910	P	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Bonelli, 1976
<i>X. rufitarsis</i> Lepeletier 1841	P	P	P	?	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. scioensis</i> Gribodo 1884	P	P	P	?	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. senior</i> Vachal 1899	P	P	P	?	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. sicheli</i> Vachal 1898	P	P	P	?	?	?	?	P	P	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. somalica</i> Magretti 1895	P	P	P	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Bonelli, 1976
<i>X. sonorina</i> Smith 1874	P	P	P	?	P	?	?	?	?	?	5	622	1	Gerling, 1982
<i>X. subvirescens</i> Cresson 1879	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	11	?	1	Vicidomini, 1996g
<i>X. sulcatipes</i> Maa 1970	P	P	P	P	P	?	?	?	?	?	-	-	-	Gerling et al., 1983



<i>X. suspecta</i> Moure & Camargo 1988	P	P	P	?	?	P	?	?	?	?	8	?	1	Camillo & Garofalo, 1989
<i>X. tarsata</i> Smith 1854	P	P	P	?	?	?	P	P	?	?	-	-	-	Watmough, 1974
<i>X. torrida</i> (Westwood 1838)	?	P	?	?	P	?	P	?	?	P	-	-	-	Anzenberger, 1977
<i>X. tranquebarorum</i> (Swederus 1787)	P	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	Bonelli, 1976
<i>X. valga</i> Gerstaecker 1872	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	5/10	456/?	1/1	Malyshev, 1931
<i>X. violacea</i> (Linnè 1758)	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	7/9	795/856	1/1	Questo studio
											5/16	??	2/?	Vicidomini, 1996g
<i>X. virginica</i> (Linnè 1771)	P	P	P	P	?	?	?	P	?	?	5	274	1	Bonelli, 1976; Gerling & Hermann, 1978; Vicidomini, 1996g

In base ai dati esposti sulla sex ratio e sulla allocazione sessuale, si possono delineare le seguenti conclusioni (Vicidomini, 1999c, 1999d).

- 1) OSR è fortemente e significativamente deviata, statisticamente, in favore delle femmine risultando circa la metà della ESR; i tre CR concordano nell'indicare i maschi quale sesso più economico da produrre.
- 2) La femmina fondatrice (madre della nidata) manipola direttamente la sex ratio della progenie allocando le femmine nelle posizioni interne del nido (successive alla III) ed i maschi nelle posizioni esterne.
- 3) La femmina fondatrice edifica celle pedotrofiche di lunghezza maggiore per le femmine rispetto ai maschi.
- 4) La femmina fondatrice approvvigiona le celle pedotrofiche destinate ai maschi con una quantità di PP inferiore a quella per le femmine; evidentemente ciò spiega almeno in parte la maggiore taglia riscontrata per le femmine rispetto ai maschi e quindi anche delle relative celle ospitanti.
- 5) La femmina fondatrice approvvigiona le celle esterne con una quantità minore di PP rispetto alle interne per ambedue i sessi; anche in questo caso è stata dimostrata una maggiore taglia degli individui (sia maschi che femmine) nelle celle interne rispetto alle esterne.
- 6) *X. violacea* presenta un valore molto elevato di conversione energetica, senza differenze sessuali, ma perfettamente compatibile con quello delle altre specie cotribali note: *X. (Acroxylocopa) capitata* 46%; *X. (Koptortosoma) pubescens* 54%, *X. (Ctenoxylocopa) sulcatipes* 34%; elevate efficienze sono inoltre mostrate anche durante i passaggi tra gli stadi (perdite \approx 10%).
- 7) P mostra una durata molto canalizzata ontogeneticamente, infatti non sono apprezzabili variazioni sensibili in relazione alla posizione occupata nel nido, per cui la durata di P non mostra differenze sessuali ed è relativamente insensibile a differenti quantità di PP. E+L quindi influenza totalmente ST, mostrando di risentire notevolmente della posizione all'interno del nido, ovvero le femmine presentano una durata E+L (e quindi ST) molto maggiore dei maschi.
- 8) La differenza tra nidi < 9 celle e nidi ≥ 9 è molto lieve ma se considerassimo valido il "principio" relativo alla terza problematica (vedi introduzione) per tale popolazione, allora si sarebbe dovuto ottenere una differenza di segno inverso (es.: numero di celle $< 9 \Rightarrow$ peso medio PP maggiore). Da ciò quindi si ne conclude che *X. violacea* produce prole dalle dimensioni tanto maggiori quanto maggiore è il numero di celle del nido ovvero quanto maggiore è l'estensione del nido stesso all'interno della canna. La spiegazione di tale contro-tendenza in *X. violacea* (nidi lineari) potrebbe essere dovuta alla sex ratio ed ai fenomeni correlati di allocazione posizionale dei sessi. La prole femminile viene allocata nelle celle interne, consegue una taglia maggiore di quella dei maschi ed è anche dotata di una maggiore quantità di PP. Inoltre la OSR totale nei nidi < 9 celle è risultata 31M:54F ovvero



0.574 (63.53%) mentre nei nidi ≥ 9 celle 22M:46F (0.478; 67.65%) (VICIDOMINI, 1998c). Evidentemente quindi la maggiore percentuale di femmine nei nidi ≥ 9 celle determina che questi stessi nidi vengano approvvigionati con un quantitativo medio di PP superiore e quindi a loro volta determinano l'emersione di progenie di maggiori dimensioni, rispetto ai nidi < 9 celle. Pertanto si può concludere che se una femmina fondatrice allocherà il proprio nido in una canna di limitate dimensioni, produrrà, in proporzione, un maggior numero di progenie maschile (e quindi dimensioni della progenie e della PP minori) rispetto ad una eventuale installazione del nido in una canna di dimensioni sensibilmente maggiori. Tale fenomeno è stato dimostrato anche in due specie di Megachilidae: *Megachile rotundata*, *Osmia lignaria propinqua* (Vicidomini, 1999c, 1999d).

9) Una larva femmina consuma in media la PP ad una velocità superiore rispetto ad una larva maschio; questo potrebbe esser dovuto a due fattori differenti: maggior numero medio di prelievi di PP al minuto; maggiore quantità media di PP prelevata per ogni prelievo. Considerando che le femmine hanno una taglia maggiore dei maschi anche a livello dello stadio larvale e supponendo quindi che anche la distanza tra la massima estensione delle mandibole sia maggiore per le femmine risulta che la seconda ipotesi è più plausibile. Come conseguenza si ha che l'eventuale incremento che dovrebbe subire il tempo impiegato a consumare una PP dalle celle esterne alle interne viene azzerato dalla differente velocità nel consumo della stessa come viene avallato sia dalla differente distribuzione quantitativa media delle PP per posizione e per sesso che dalle relazioni $LN(F) < LN(M)$, $LN(F-INT) < LN(F-EXT)$. Nei maschi invece le differenze dimensionali relative alla posizione della cella sono molto meno accentuate e ciò si ripercuote anche sulla differente velocità di assunzione della PP la quale è risultata trascurabile. Ciò viene avvalorato anche dalla lieve differenza nella massa della PP tra celle esterne ed interne.

10) Poichè $CR(PP) \simeq CR(I)$ se ne deduce che la differenza di costo originaria riscontrata per la massa della PP si conserva quasi perfettamente a livello della massa dell'immagine. Si potrebbe quindi concludere che la maggiore taglia conseguita dalle femmine in *X. violacea* sia dovuta esclusivamente alla maggiore quantità di PP di cui sono dotate dalla madre.

11) I modelli di variazione per cella osservati per OSR, ESR, PP, LC ed in parte E+L, ST, sono riconducibili ad un unico modello globale, ove il centro di simmetria risulta essere la cella III, coi seguenti gruppi di posizioni: I-II; III; IV-V; VI-VIII; IX-XIV.

12) $CR < 1 \Rightarrow ESR > 1$.

È molto probabile che i punti 1 e 6 siano comuni a tutte o quasi le specie di Xylocopini e forse a larga parte delle specie di Xylocopinae a giudicare sia dalla notevole uniformità delle sex ratio delle specie studiate di Xylocopinae (per una rassegna vedi: Vicidomini, 1998h), che dalla elevata omogeneità dei comportamenti e delle modalità di nidificazione degli Xylocopini e Xylocopinae in generale; infatti anche in *Ceratina calcarata* (Xylocopinae: Ceratinini) sono emersi elevati valori di conversione I/PP (50.52%) e senza differenze tra i sessi (Vicidomini, 1999c, 1999d).

I punti 2, 3, 4, 5, 7, 8, 10, 12, invece è probabile si possano estendere a tutte le specie di Xylocopini edificanti nidi lineari ed in cui le femmine siano il sesso dimensionalmente dominante; in particolare per il punto 10 lo studio condotto su *C. calcarata* arriva alla medesima conclusione numerica: $CR(PP) = CR(I)$ (Vicidomini, 1999c, 1999d).

Per il punto 9 potrebbe valere la medesima considerazione ma non essendoci dati comparabili in letteratura nulla può essere avanzato.

Allocazione Sessuale, Sex Ratio e Mortalità Differenziale. - In base ai dati sul peso della PP e posizione dei sessi nel nido, nonchè in base ai dati sulle differenze sessuali nella



lunghezza della cella e sull'attiva e diretta manipolazione da parte della fondatrice di sesso, posizione e dimensione della progenie, si può desumere il sesso degli individui morti prima dello stadio pupa. Si ottiene così un numero stimato di esemplari morti pari a 16 per le femmine e 17 per i maschi. Da ciò ne deriva che la PSR corretta per i tre anni con campionamento completo (1994-1996, 53M:100F = 0.53M:1F = 65.36% di femmine: Vicidomini, 1998h) deve essere 70M:116F (0.603 = 62.37%).

Inoltre ne consegue che il sesso maschile soffre di una più elevata mortalità rispetto a quello femminile. Si può ipotizzare che una forte componente di tale mortalità differenziale sia dovuta proprio alla aploidia dell'assetto cromosomico maschile il quale consente a tutti i caratteri (letali e non) di esprimersi senza ostacoli regolativi.

Infatti non arriva allo stadio immaginale il 24.29% della popolazione maschile contro il 13.79% di quella femminile. Per i tre anni considerati (vedi: Vicidomini, 1998h) si desume quindi che la OSR approssima in modo ottimale la PSR. Diversamente è impossibile stabilire se la mortalità maggiore dei maschi sia imputabile soprattutto alla loro aploidia o sia dovuta alla posizione esterna delle celle occupate (I-III) (Tab. 7).

Allocazione Sessuale: un Modello. - I risultati esposti dimostrano che il sesso più costoso (maggiore massa) è anche quello numericamente dominante, risultato non conforme alla teoria fisheriana sulla relazione OSR-CR. Prima di tentare una spiegazione di tale fenomeno bisogna sottolineare tre risultati.

a) Tenendo presente i punti 4, 5, 9 su esposti si consideri che la differenza quantitativa posizionale nelle PP non determina quasi alcun ritardo, intra- ed inter- sessuale, nello sviluppo, in quanto maggiori quantità di PP vengono consumate più rapidamente a causa delle dimensioni maggiori del consumatore.

b) Le uova che origineranno femmine hanno bisogno di un periodo pre-schiusa maggiore rispetto ai maschi; tale ritardo è dovuto sia alle maggiori dimensioni delle uova che svilupperanno femmine, dotate evidentemente di più tuorlo (fattore endogeno materno), che ai processi di duplicazione dei cromosomi, essendo le femmine diploidi (fattore endogeno non materno = vincolo filogenetico).

c) Dall'analisi comparata dei dati relativi allo sviluppo di larva e pupa (Vicidomini, 1999c, 1999d) si evince che la differenza di ST tra maschi e femmine è interamente dovuta allo stadio uovo.

Considerando tutti i dati ottenuti, si possono allora formulare dei quesiti che possono aiutare la ricerca di un modello di allocazione sessuale alternativo a quello fisheriano e che meglio si adatti alle osservazioni:

A) Perché si osserva un pattern quantitativo crescente di PP dalle posizioni esterne verso le interne?

B) Perché le femmine vengono allocate nelle posizioni interne?

C) Perché la femmina è il sesso più costoso?

D) Perché viene prodotto maggiormente il sesso più costoso?

Le risposte ai quesiti A, B sono da ricercare nella differente allocazione posizionale-energetica dei sessi nel nido. Poiché le femmine sono situate soprattutto nelle celle interne, hanno dimensioni maggiori e consumano la PP ad una velocità maggiore, ne deriva che la PP sarà tanto maggiore quanto maggiore sarà la probabilità (= frequenza) che una data cella ospiti una femmina, cioè dalla I all'ultima (vedi Tab. 7). La strategia di allocare le femmine nelle celle interne sembra essere stata una scelta adattativa nel risolvere il problema delle emersioni da nidi di questo tipo; infatti, in questi nidi, gl'individui situati più internamente sono i primi deposti mentre quelli situati nelle celle esterne sono gli ultimi deposti; ne deriva che se l'allocazione della progenie fosse casuale la prole di fondo nido emergerebbe con



notevole anticipo (anche > 15 d) rispetto alle posizioni prossimali all'ingresso, considerando che vengono edificate in media 7.43 celle per nido alla velocità media di 2.09 d/cella. Ciò causerebbe la distruzione dei diaframmi separatori delle celle anteriori ed esporrebbe gli individui delle posizioni esterne ad una maggiore probabilità di morte pre-immaginale (disidratazione, parassitosi, predazione, espulsione accidentale dal nido), trovandosi questi, evidentemente, ancora allo stadio di LPP se non di LN.

Questo modello di allocazione sessuale posizionale evita tale inconveniente mediante una quasi sincronizzazione nell'emersione della progenie dal nido; infatti la fondatrice alloca le femmine in fondo al nido in quanto le uova che le origineranno hanno bisogno di più giorni di sviluppo rispetto ai maschi ottenendo così una diminuzione del ritardo esistente tra la prole delle celle esterne rispetto a quella delle celle interne. Bisogna poi considerare che le neoimmagini trascorrono 18-36 ore in una fase semi-quiescente, senza invadere le celle anteriori, in attesa di distendere, irrobustire e pigmentare le ali, il che causa un ulteriore recupero del ritardo sulle prime posizioni. Quindi l'esigenza della diminuzione del ritardo nell'emersione della progenie dai nidi lineari ha notevolmente influenzato l'allocazione posizionale ed energetica dei sessi nel nido; da ciò deriva, inoltre, che le femmine fondatrici controllerebbero esattamente sesso, durata dello sviluppo e dimensioni della progenie per ogni cella in base alla semplice valutazione della distanza tra il fondo del nido e la cella stessa da edificare. Se il modello di allocazione fosse invertito (maschi in celle interne) il ritardo verrebbe addirittura incrementato dalla maggiore rapidità di sviluppo dei maschi, il che comprometterebbe la vita della prole nelle prime posizioni.

Oltre alla diminuzione del ritardo tra celle interne ed esterne, un secondo, non trascurabile, vantaggio favorisce l'allocazione delle femmine nelle posizioni più interne. Poiché la femmina fondatrice rimane nel nido dopo il completamento dello stesso e vede emergere la propria prole, è estremamente vantaggioso avere delle collaboratrici che rimangono a guardia del nido stesso, durante l'assenza della fondatrice, fin quando tutta la prole non abbia completato la parte finale dello sviluppo.

Ciò è possibile solo nel caso in cui siano le femmine ad emergere dal nido per prime ovvero siano le prime ad essere deposte vale a dire essere allocate nelle celle più interne. Infatti come è stato recentemente dimostrato per *X. violacea* questa situazione è la norma e la prole viene nutrita tramite trofallassi dalla fondatrice nelle prime settimane di vita immaginale, eseguendo ogni giorno numerosi e lunghi viaggi di bottinamento di polline e nettare.

La risposta al quesito C è molto ardua e dai dati a disposizione possono essere tratti solo degli indizi. La causa prossima della maggiore taglia delle femmine è la PP; infatti dalla comparazione dei due CR energetici calcolati si potrebbe concludere che la maggiore taglia della femmina sia la sola espressione della maggiore quantità di PP ad essa devoluta (effetto materno), altrimenti il risultato sarebbe stato $CR(I) > CR(PP)$. Dal momento però che le uova delle femmine sono più grandi (tuorlo+diplodia), evidentemente esiste una forte componente di base, rappresentata da vincoli sul ciclo vitale, nell'aver determinato la maggiore taglia delle femmine, dato confermato dai CR di vari Apoidea (Vicidomini, 1999c, 1999d). In particolare è probabile che la taglia della femmina in *X. violacea* sia direttamente correlata alla fecondità e alla vitalità della prole prodotta, fenomeni ampiamente dimostrati e documentati non solo per gli Apoidea, il che renderebbe molto conveniente produrre femmine di taglia maggiore (Vicidomini, 1999c, 1999d). Inoltre nelle femmine potrebbe essere vantaggioso avere una taglia maggiore al fine di difendere al meglio il nido contro l'ingresso dei predatori e soprattutto delle femmine conspecifiche, essendo il parassitismo intraspecifico la principale causa di mortalità preimmaginale esogena in quest'area (risultato



estendibile all'intera tribù). Infatti in non pochi casi sono state osservate interazioni particolarmente aggressive nella difesa di un nido.

Per tali ragioni femmine di taglia maggiore conseguirebbero un incremento nell'abilità competitiva intrasessuale. Dall'altro lato i maschi di *X. violacea* in quest'area sono essenzialmente dei pattugliatori volanti non territoriali, non ingaggiano scontri diretti per l'accesso alle femmine e, come evidenziato per *X. sulcatipes*, hanno una bassa probabilità di competere coi propri fratelli per l'accesso alle femmine, dato l'elevato dispersal dal nido parentale osservato. Tutti motivi per cui conseguire una taglia maggiore evidentemente non comporta un significativo incremento nell'abilità competitiva ed oltre certi limiti potrebbe anche ostacolare un efficiente e rapido volo di ricerca.

Il modello teorico sulla relazione tra rapporto delle taglie in femmine e maschi e allocazione sessuale proposto da Frank (1995: vedi Vicidomini, 1999c, 1999d) per api e vespe giunge alle medesime conclusioni. Nelle 3 specie di Xylocopini e Ceratinini oggetto di studi approfonditi sull'allocazione sessuale ed in cui la femmina ha taglia maggiore del maschio è emerso che le femmine vengono allocate preferenzialmente nelle celle interne (Tab. 11) per cui è ipotizzabile che nei Ceratinini e Xylocopini in cui la taglia del maschio è inferiore a quella della femmina, il modello di allocazione sessuale presentato per *X. violacea* sia compatibile e valido.

L'ultimo quesito è naturalmente il più complesso e remoto ed un gran numero di studi teorici sono stati effettuati per tentare di risolvere il problema delle *sex ratio female-biased*. Quasi certamente però la risposta deve essere cercata nell'interazione tra *sex ratio* e socioecologia. In *X. violacea* i principali costumi comportamentali della fondatrice dopo il completamento del nido possono essere così riassunti:

collaborazione dei figli (maschi e femmine) nella pulizia del nido;

nutrimento dei figli (maschi e femmine) tramite trofallassi;

difesa del nido da parte dei figli (maschi e femmine) contro gli intrusi, conspecifici e non. Per tali motivi ambedue i sessi si sono rivelati ugualmente utili nelle mansioni citate, in contrasto con quasi tutti gli studi precedenti eseguiti sulle altre specie di Xylocopini sociali-communalisti con generazioni sovrapposte, nelle quali solo le figlie svolgono le mansioni di cui sopra. Quindi la spiegazione adattativa fornita per *X. sulcatipes* relativa al mantenimento della *sex ratio female-biased* (aiuto proveniente esclusivamente dalle figlie = *Local Resource Enhancement*) non può essere applicata per *X. violacea*. L'unico vantaggio per una fondatrice di *X. violacea* nel produrre più femmine potrebbe risiedere nell'aiuto dato dalle sole figlie nell'edificare un secondo nido (bivoltinismo cooperativo), fenomeno estremamente frequente nelle specie tropicali e subtropicali. L'ipotizzato bivoltinismo cooperativo è virtualmente impossibile in gran parte dell'attuale areale di *X. violacea* (Eurasia occidentale e Africa a nord del Sahara) in quanto le condizioni climatiche non permettono una seconda nidificazione (polline e nettare disponibili solo in determinati periodi e non durante tutto l'anno). Considerato quindi che le condizioni ambientali dell'areale di *X. violacea* non permettono alla fondatrice di poter usufruire del maggior numero di femmine prodotto ne consegue che la *sex ratio female-biased* costituisce un tratto non suscettibile di cambiamento (= vincolo).

Tabella 7: Dati ripartiti per posizione della cella pedotrofica nel nido (Vicidomini, 1999c, 1999d).

Nelle prime 7 righe vengono riportati i valori di *sex ratio* e lunghezza delle celle. Nelle prime 4 righe centrali vengono riportati i valori relativi alla ripartizione dei sessi e del peso medio della PP. Nelle seconde 4 righe centrali vengono riportati i valori CR ed ESR. Nelle



ultime tre righe vengono riportate le durate degli stadi E+L, P, ST (Media; Dev. St.). A livello della cella IX esiste un individuo in più per lo stadio E+L in quanto questo è morto durante lo stadio pupa, non completando quindi P ed ST. M = Maschio; F = Femmina; D = Morto; LC = Lunghezza cella. (Tra parentesi vengono riportati i valori totali relativi all'intero campione oppure i totali relativi ai campioni per singole posizioni).

POSIZIONE	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	
F (136)	3	5	15	22	20	20	19	10	9	6	4	2	0	1	
% F (59.39)	13.64	18.52	46.87	70.97	64.52	80.00	79.17	76.92	90.00	85.71	100.0	100.0	0.0	100.0	
M (93)	19	22	17	9	11	5	5	3	1	1	0	0	0	0	
TOTALE M+F (229)	22	27	32	31	31	25	24	13	10	7	4	2	0	1	
OSR = M : F (0.684)	6.33	4.40	1.13	0.41	0.55	0.25	0.26	0.30	0.11	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	
LC-MEDIA* (17.62)	16.18	16.62	17.41	17.93	18.10	18.76	18.87	18.23	19.20	18.86	20.00	21.00	-	20.00	
LC-DEV. ST.* (2.61)	2.11	2.32	2.20	2.50	2.29	2.40	2.49	1.96	1.62	2.34	0.82	-	-	-	
PESO MEDIO PP M+F+D (186)	11.54 (24)	11.88 (24)	12.71 (24)	13.75 (24)	14.27 (22)	14.80 (20)	15.18 (17)	14.89 (9)	15.75 (8)	15.60 (5)	17.00 (4)	16.00 (3)	12.00 (1)	12.00 (1)	
PESO MEDIO PP D (33)	11.55 (11)	11.67 (6)	11.33 (3)	13.60 (5)	15.00 (2)	12.50 (2)	14.00 (1)	-	-	-	14.00 (1)	17.00 (1)	16.00 (1)	-	
PESO MEDIO PP F (100)	12.00 (1)	13.40 (5)	13.64 (11)	14.50 (14)	15.14 (14)	15.44 (16)	15.54 (13)	15.25 (8)	15.75 (8)	16.25 (4)	16.00 (3)	17.00 (2)	-	12.00 (1)	
PESO MEDIO PP M (53)	11.50 (12)	11.38 (13)	12.10 (10)	11.80 (5)	12.00 (6)	12.00 (2)	14.00 (3)	12.00 (1)	-	13.00 (1)	-	-	-	-	
CR(PP) = M/F	0.958	0.849	0.887	0.814	0.793	0.777	0.901	0.787	0.000	0.800	0.000	0.000	0.000	0.000	
CR(I) = M/F	0.805	0.805	0.949	0.714	0.793	0.752	0.857	0.690	-	0.727	-	-	-	-	
ESR = CR(PP) ⁽⁻¹⁾	1.044	1.178	1.127	1.228	1.261	1.287	1.110	1.271	-	1.250	-	-	-	-	
ESR = CR(I) ⁽⁻¹⁾	1.242	1.242	1.054	1.400	1.261	1.330	1.167	1.449	-	1.375	-	-	-	-	
E+L	17.875 2.057 (12)	17.265 3.078 (17)	18.974 3.584 (19)	19.194 2.420 (18)	20.447 2.532 (19)	21.028 2.626 (18)	21.844 2.965 (16)	21.833 2.872 (9)	23.063 2.872 (8)	22.800 3.252 (5)	26.167 2.363 (3)	26.250 5.303 (2)	-	-	37.000 (1)
P	17.875 1.448 (12)	16.912 1.779 (17)	16.868 1.942 (19)	17.333 1.680 (18)	17.289 1.813 (19)	17.778 1.865 (18)	17.781 1.591 (16)	17.944 1.648 (9)	17.929 1.484 (7)	19.000 1.225 (5)	19.333 5.773 (3)	18.750 1.768 (2)	-	-	20.000 (1)
ST	35.708 2.536 (12)	34.088 2.835 (17)	35.739 3.212 (19)	36.389 2.118 (18)	37.684 1.987 (19)	38.722 2.052 (18)	39.531 2.334 (16)	39.667 2.646 (9)	40.643 2.765 (7)	41.240 2.943 (5)	43.300 2.805 (3)	44.750 7.425 (2)	-	-	57.000 (1)

Tabella 8: Frequenza dei pesi delle paste polliniche (dg) separati per i tre campioni utilizzati (Vidomini, 1999c, 1999d).

PESO PP	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	N.;	Media;	Dev. St.
TOTALE	0	1	12	28	21	32	16	34	15	21	6	0		186;	13.68; 2.26
MORTI	0	1	6	6	2	8	4	2	2	2	0	0		33;	12.58; 2.18
FEMMINE	0	0	0	4	7	9	12	31	13	18	6	0		100;	15.00; 1.78
MASCHI	0	0	6	18	12	15	0	1	0	1	0	0		53;	11.87; 1.32

Tabella 9: Pesi (Media; Dev. St.) degli stadi considerati (LPP; P; I) e relativi rapporti (per ogni stadio sono stati eliminati gli individui, e le rispettive PP, morti prima di raggiungere lo stesso). Viene poi riportata la durata, in giorni, del substadio larvale LN (= larva che si nutre) e velocità di consumo giornaliero della PP espressa in decimi di grammo per giorno dgPP/g (Vidomini, 1999c, 1999d).

CAMPIONE	LPP	P	I	LPP/PP	P/LPP	I/P	I/PP	LN	dgPP/g
FEMMINE	8.96; 1.33	8.04; 1.25	7.16; 1.14	0.60	0.90	0.88	0.47	7.87	1.906
MASCHI	6.85; 1.20	6.17; 0.92	5.35; 0.99	0.58	0.88	0.87	0.44	8.19	1.449
TOTALE	8.23; 1.63	7.40; 1.45	6.54; 1.39	0.59	0.89	0.88	0.46	8.05	1.699

Tabella 10: Peso PP, peso pupa, CR, ESR, OSR, per ogni singolo nido. (Vidomini, 1999c, 1999d)



CODICE NIDO	N. CELLE	PESO PP TOTALE	PESO PP MEDIO	PESO P MEDIO	CR _(PP) ; CR _(I)	ESR _(PP) ; ESR _(I)	OSR (%F)
14	4	46	11.500	6.250	0.943; 0.882	1.060; 1.134	0.333 (75.0)
12	4	49	12.250	8.000	1.000; 0.923	1.000; 1.083	0.500; 66.7)
7	5	62	12.400	6.750	0.733; 0.643	1.364; 1.555	1.000 (50.0)
24	5	70	14.000	7.200	0.912; 0.960	1.096; 1.042	0.200; 83.3
17	6	75	12.500	6.500	0.829; 0.800	1.206; 1.250	1.000 (50.0)
8	6	77	12.833	6.667	0.815; 0.833	1.227; 1.200	0.500 (66.7)
11	6	81	13.500	8.000	0.000; 0.000	-	0.000 (100.0)
21	7	87	12.429	6.500	0.732; 0.667	1.366; 1.499	0.333 (75.0)
16	7	88	12.571	6.429	0.885; 0.682	1.130; 1.466	0.400 (71.4)
15	7	93	13.286	6.571	0.763; 0.720	1.311; 1.389	2.500 (28.6)
13	7	94	13.429	7.200	0.970; 0.000	1.031; -	0.200 (83.33)
20	7	95	13.571	7.167	0.646; 0.652	1.548; 1.534	1.000 (50.0)
6	7	105	15.000	8.000	0.727; 0.710	1.376; 1.408	0.500 (66.7)
19	8	107	13.375	7.000	0.743; 0.729	1.346; 1.372	0.600 (62.5)
4	7	110	15.714	9.000	0.816; 0.833	1.225; 1.200	0.500 (66.7)
22	7	110	15.714	8.429	0.823; 0.792	1.125; 1.263	0.750 (57.1)
9	9	112	12.444	6.667	0.817; 0.714	1.224; 1.401	2.000 (33.3)
1	9	121	13.444	7.125	0.708; 0.732	1.412; 1.366	0.333 (75.0)
18	9	136	15.111	8.333	0.774; 0.750	1.292; 1.333	0.800 (55.5)
23	11	140	12.727	6.909	0.784; 0.714	1.275; 1.401	1.75 (36.4)
2	10	143	14.300	7.400	0.689; 0.600	1.451; 1.667	0.250 (80.0)
3	12	168	14.000	7.400	0.800; 0.800	1.250; 1.250	0.250 (80.0)
5	12	175	14.583	9.143	0.713; 0.857	1.402; 1.167	0.167 (85.6)
10	14	200	14.286	8.143	0.000; 0.000	-	0.000 (100.0)

Tabella 11: Quadro sinottico sull'allocazione sessuale nelle specie studiate in modo completo di Ceratinini e Xylocopini (Vicidomini, 1999c, 1999d).

SPECIE	TAGLIA	OSR	ESR	CR	POS. SEX
<i>Ceratina calcarata</i>	F>M	1.20M:1F	1.314M:1F	0.761	F int; M ext
<i>Ceratina flavipes</i>	F>M	0.60M:1F	1.274M:1F	0.785	F int; M ext
<i>Xylocopa sulcatipes</i>	F>M	0.69M:1F	1.172M:1F	0.853	F int; M ext
<i>Xylocopa violacea</i>	F>M	0.684M:1F	1.264M:1F	0.791	F int; M ext

Bibliografia

Albaret J.C., 1997 - Phenomene d'attraction de quelques insectes par certains pylônes electriques. - Bull. Soc. Entomol. France, 102(1): 88.

Anzenberger G., 1977 - Ethological study of african carpenter bees of the genus *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae). - Z. Tierpsychol., 44: 337-374.

Begon M., Harper J.L., Townsend C.R., 1986 - Ecology. Individuals, populations and communities. - Blackwell Scientific Publications. XIII+853 pp.

Bonelli B., 1974 - Osservazioni eto-ecologiche sugli Imenotteri Aculeati dell'Etiopia (VI). - Boll. Ist. Entomol. Univ. Stu. Bologna, 32: 105-132.

Bonelli B., 1976 - Osservazioni eto-ecologiche sugli Imenotteri Aculeati dell'Etiopia (VII). - Boll. Ist. Entomol. Univ. Stu. Bologna, 33: 1-31.

Camillo E., Garofalo C.A., 1989 - Social organization in reactivated nests of three species of *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) in Southeastern Brasil. - Ins. Soc., 36(2): 92-105.

Duhayon G., Rasmont P., 1993 - Phenologie des grands apoïdes (Hymenoptera, Apoidea: *Bombus*, *Xylocopa*, *Habropoda*) dans le Massif des Maures (France, Var). In:



Lhonore J., Maurin H., Guilbot R., Keith P., Editors - Inventaire et cartographie des invertébrés comme contribution à la gestion des milieux naturels français. Actes du séminaire tenu au Mans les 6-7 November 1992 (Mus. Nat. Hist. Nat. Paris). - Collection Patrimoines Naturels Serie Patrimoine Ecologique, 13: 165-168.

Gerling D., 1982 - Nesting biology and flower relationships of *Xylocopa sonorina* Smith in Hawaii (Hymenoptera: Anthophoridae). - Pan-Pacific Entomol., 58(4): 336-351.

Gerling D., Hermann H.R., 1978 - Biology and mating behavior of *Xylocopa virginica* L. (Hymenoptera: Anthophoridae). - Behav. Ecol. Sociobiol., 3: 99-111.

Gerling D., Hurd P.D., Hefetz A., 1981 - In-nest behavior of the carpenter bee, *Xylocopa pubescens* Spinola (Hymenoptera: Anthophoridae). - J. Kansas Entomol. Soc., 54(2): 209-218.

Gerling D., Hurd P.D., Hefetz A., 1983 - Comparative behavioral biology of two middle east species of carpenter bees (*Xylocopa* Latreille) (Hymenoptera: Apoidea). - Smith. Contr. Zool., 369: 1-28.

Gerling D., Velthuis H.H.W., Hefetz A., 1989 - Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*. - Ann. Rev. Entomol., 34: 163-190.

Hastings C., 1996 - Que sait-on des abeilles charpentières, notamment du Xylocope violet? - Phytoma, 487: 17.

Hefetz A., 1992 - Individual scent marking of the nest entrance as a mechanism for nest recognition in *Xylocopa pubescens* (Hymenoptera: Anthophoridae). - J. Ins. Behav., New York, 5(6): 763-772.

Hogendoorn K., Velthuis H.H.W., 1993 - The sociality of *Xylocopa pubescens* does a helper really help? - Behav. Ecol. Sociobiol., 32: 247-257.

Hogendoorn K., Velthuis H.H.W., 1995 - The role of young guards in *Xylocopa pubescens*. - Ins. Soc., 42(4): 427-448.

Houston T.F., 1992 - Biological observations of the Australian green carpenter bees, genus *Lestis* (Hymenoptera: Anthophoridae: Xylocopini). - Rec. W. Australian Mus., 15(4): 785-798.

Janvier H., 1977 - Comportamiento de *Xylocopa violacea* Linneo, 1758. (Hymenoptera). - Graellsia, 32: 193-213.

Malyshev S.J., 1931 - Lebensgeschichte der Holzbienen, *Xylocopa* Latr. (Apoidea). - Z. Morphol. Oekol. Tiere, 23: 754-809.

Michener C.D., 1973 - Size and form of eggs of allodapine bees. - J. Entomol. Soc. South Africa, 36(2): 281-285.

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.

Nicolson, S.W. (1990): Osmoregulation in a nectar-feeding insect, the carpenter bee *Xylocopa capitata*: water excess and ion conservation. - Physiol. Entomol., 15: 433-440.

Real L.A., 1994 - Behavioural mechanisms in evolutionary ecology. - University of Chicago Press, Chicago. 469 pp.

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.

Scholtz E., Wittmann B., 1989a - Nectar dehydration by male carpenter bees as preparation for mating flights. - Behav. Ecol. Sociobiol., 25: 387-391.

Scholtz E., Wittmann D., 1989b - Social behavior in male carpenter bees (*Xylocopa* sp.). - Apidologie, 20(6): 499-500.



Velthuis H.H.W., 1987 - The evolution of sociality: ultimate and proximate factors leading to primitive social behavior in carpenter bees. - *Experientia Suppl.*, 54: 405-430.

Velthuis H.H.W., Gerling D., 1983 - At the brink of sociality: interactions between adult of the carpenter bee *Xylocopa pubescens* Spinola. - *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 209-214.

Vicidomini S., 1994 - Observations on the nest defence behaviour in the female carpenter bee, *Xylocopa violacea* L., 1758 (Hymenoptera: Anthophoridae). - *Boll. Zool. Suppl.*, 61: 80.

Vicidomini S., 1995a - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): specie di fiori visitate dalla femmina. - *Entomologica Bari*, 29: 211-226.

Vicidomini S., 1995b - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): nidificazione in un nido di *Osmia* sp. (Megachilidae). - *Boll. Mus. Ist. Biol. Genova*, 60/61: 179-189.

Vicidomini S., 1995c - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): svernamento. - *Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Venezia*, 46: 165-178.

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

Vicidomini S., 1996a - 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., 1996b - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): interazione con *Sennertia (Sennertia) carambycina* (Acari: Chaetodactylidae). - *Boll. Zool. Agr. Bachicult. Ser. II, Milano*, 28(1): 71-76.

Vicidomini S., 1996c - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): etologia del grooming delle antenne. - *Lav. Soc. Ven. Sci. Nat.*, 22: 35-41.

Vicidomini S., 1996d - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): contenuto in fruttosio e glucosio nella pasta pollinica. - *Ann. Mus. Civ. Rovereto, Sez. Arc. St. Sci. Nat.*, 12: 101-103.

Vicidomini S., 1996e - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): un nuovo predatore dei nidi. - *Giorn. Ital. Entomol., Cremona*, 8(42): 77-78.

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

Vicidomini S., 1996g - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): giant nest! - *Entomologica, Bari*, 30: 19-32.

Vicidomini S., 1996h - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): female nest defence. - *Ann. Mus. Civ. Rovereto, Sez. Arc. St. Sci. Nat.*, 12: 85-100.

Vicidomini S., 1996i - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): searching for nest substrates. - *Boll. Mus. Civ. Sto. Nat., Venezia*, 47: 231-242.

Vicidomini S., 1996j - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): pollen paste preparation ethology and biochemical composition. - *Boll. Mus. Civ. Sto. Nat., Venezia*, 47: 211-220.

Vicidomini S., 1996k - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): l'uovo. - *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Milano*, 137(1): 37-46.



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 - Bibliografia italiana sulla biologia della tribù Xylocopini (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae: *Xylocopa* Latreille, 1802). - Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Verona, 21: 351-369.

Vicidomini S., 1997c - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): trofallassi! - Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Verona, 21: 341-349.

Vicidomini S., 1997d - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): etologia qualitativa del grooming e descrizione di un nuovo comportamento di pulizia. - Atti Mus. Sto. Nat. Maremma, Grosseto, 16: 17-23.

Vicidomini S., Campadelli G., 1997e - Biologia e distribuzione degli Xylocopini italiani (Hymenoptera: Apidae): nuovi dati sulla biologia di *Xylocopa violacea* (L.) e la distribuzione di *X. valga* (Gerstaecker, 1872) in Sud Italia. - Mus. Civ. Sto. Nat. Rovereto, in stampa.

Vicidomini S., 1997f - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): mimetismo batesiano nei comportamenti di difesa del maschio. - Atti Mus. Civ. Sto. Nat. Trieste, (2000), 48: 159-163.

Vicidomini S., 1997g - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): ulteriori osservazioni sulle nidificazioni nei nidi di *Osmia* sp. (Megachilidae)! - Giorn. Ital. Entomol., Cremona, in stampa.

Vicidomini S., 1997h - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): acidità e contenuto in lipidi nella pasta pollinica. - Pag. Mus. Ornitol. Sci. Nat., Ravenna, (2000), 25: 95-98.

Vicidomini S., 1997i - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): ulteriori specie di fiori visitate. - Pag. Mus. Ornitol. Sci. Nat., Ravenna, (2000), 25: 86-92.

Vicidomini S., 1997j - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): specie di fiori visitate nel Reale Orto Botanico di Napoli. I. - Atti Mus. Civ. Ornitol. Sci. Nat. L. Scanagatta, Varenna, 3: 4-15.

Vicidomini S., 1997k - World bibliography on Xylocopini tribe (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Apidae: Xylocopinae): *Xylocopa* Latreille, 1802; *Lestis* Lepeletier & Serville, 1828; *Proxylocopa* Hedicke, 1938. - La Nuova Legatoria, Cava De' Tirreni (SA). 141 pp.

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

Vicidomini S., 1997m - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): male sexual behaviours. I. - Giorn. Ital. Entomol., Cremona, 8(46): 309-313.

Vicidomini S., 1997n - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Insecta: Hymenoptera: Apidae): male sexual behaviours. II. - Atti Mus. Civ. Sto. Nat. Morbegno (Natur. Valtellinese), 8: 95-113.

Vicidomini S., 1997o - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Apidae): la larva. Lav. Soc. Ven. Sci. Nat., 23: 3-12.

Vicidomini S., 1998a - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): concentrazione del potassio e sodio nella pasta pollinica. - Natura Bresciana, Mus. Civ. Sci. Nat. Brescia, (2000), 32: 101-103.



Vicidomini S., 1998b - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): foraggiamento su *Wisteria sinensis* (Papilionaceae). - Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Verona, 22: 199-209.

Vicidomini S., 1998c - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): mortalità preimmaginale. - Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Verona, 22: 211-219.

Vicidomini S., 1998d - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): un'ape predatrice? - Atti Mus. Sto. Nat. Maremma, Grosseto, 17: 207-211.

Vicidomini S., 1998e - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Apidae: Xylocopini): covi di *Forficula auricularia* L. distrutti nel periodo 1986-1996 nell'Agro-Nocerino-Sarnese. - Hy-Men (Notiz. Imenotterol. Ital.), 9(VI): 6.

Vicidomini S., 1998f - 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., 1998g - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): analisi qualitativa degli amminoacidi liberi, dei minerali e dei metalli presenti nella pasta pollinica e confronto col miele di *Apis*. - Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Venezia, 49: 49-53.

Vicidomini S., 1998h - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): sex ratio - Boll. Ist. Entomol. Zool. Agr. F. Silvestri Portici, 54: 31-38.

Vicidomini S., 1999a - 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., 1999b - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (L., 1758) (Hymenoptera: Apidae): comportamenti della femmina fuori dal nido. - Boll. Mus. Civ. Sto. Nat. Verona, 23: 227-240.

Vicidomini S., 1999c - 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. Parte I - Atti Mus. Civ. Sto. Nat. Morbegno (Natur. Valtellinese), 10: 65-83.

Vicidomini S., 1999d - 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. Parte II - Atti Mus. Civ. Sto. Nat. Morbegno (Natur. Valtellinese), 10: 84-96.

Vicidomini S., 2005 - Largest eggs. Chapter n. 40 in: University of Florida Book of Insects Records, 2001. - <http://ufbir.ifas.ufl.edu/>.

Vicidomini S., Attanasio T., 1997 - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): occasionale predazione dell'uomo sulla pasta pollinica dei nidi. - Giorn. Ital. Entomol., Cremona, in stampa.

Vicidomini S., Castaldo D., Impembo M., 1996 - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (Linnè, 1758) (Hymenoptera: Apidae): analisi quantitativa degli aminoacidi liberi presenti nella pasta pollinica. - Boll. Ist. Entomol. Zool. Agr. F. Silvestri Portici, 52(2): 57-61.

Vicidomini S., Castaldo D., Impembo M., Fasanaro G., 2004 - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (L., 1758) (Hymenoptera: Apidae): analisi quantitativa di alcuni metalli



e minerali contenuti nella pasta pollinica. - Boll. A.N.I.S.N. Sez. Campania (n.s.), 15(27): 23-30.

Vicidomini S. (in preparazione) - Biologia di *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (L., 1758) (Hymenoptera: Apidae): nuovi dati sull'artropodofauna associata.

Watmough R.H., 1974 - Biology and behavior of carpenter bees in southern Africa. - J. Entomol. Soc. South Afr., 37: 261-281.