

Ricerche sui Polistini

V. — La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.)

I. — Introduzione.

WHEELER osservava nel 1926 che la biologia del genere *Polistes* è conosciuta molto bene perchè parecchie fra le specie che vi appartengono vivono in Europa e negli Stati Uniti. In realtà, se sono noti i tratti fondamentali del ciclo biologico delle specie più comuni delle suddette regioni, anche per queste medesime specie manca tuttora una precisa soluzione di vari problemi. Di ciò sia prova il numero relativamente cospicuo di lavori nei quali, negli ultimi anni, si è preso in considerazione l'uno o l'altro di tali problemi biologici.

Uno fra questi e, senza dubbio, uno dei più interessanti, è quello della poliginia iniziale o di fondazione. Contrariamente all'idea preconcepita che i Polistini delle regioni temperate e fredde siano, come i Vespini delle medesime regioni, strettamente monoginici, si era osservato da tempo, tanto in Europa quanto nell'America del Nord, la possibilità di una fondazione primaverile della società da parte di due od anche più femmine associate fra di loro, in modo che il nido, ancor prima della comparsa delle prime operaie, risultava abitato da più femmine, presumibilmente fecondate (nido poliginico).

C. THEODOR v. SIEBOLD (1871) fu il primo a segnalare, come una eccezione, questa possibilità per i *Polistes* di Baviera, ma non dette al fenomeno nome alcuno. A lui seguirono in Europa, osservando il fenomeno per *Polistes gallicus* (L.), MARCHAL (1896), JANET (1903), FERTON (1901), SCHMITT (1919), HELDMANN (1936) ed infine io stesso (1940 e '41) che sottolineavo come, per i *Polistes gallicus* della Toscana, il fenomeno fosse normale e costante, costituendo la monoginia iniziale una eventualità molto più rara.

Nell'America del Nord lo stesso fenomeno trovava segnalazione per opera di G. ed E. PECKHAM (1898: *Polistes pallipes* Lepel.), di ENTENMAN (1902 e '04: *P. pallipes* Lepel., forma *variatus* Cresson), di P. ed N. RAU (1918: *P. annularis* L.), di W. T. DAVIS (1919: *P. pallipes*

Lepel.) ed infine di J. BEQUAERT, che, nel 1923, riferiva le osservazioni compiute da J. T. NICHOLS su *P. pallipes* e dedicava alla poliginia un breve lavoro riassuntivo. In seguito P. RAU si è ancora occupato del fenomeno, dedicandovi più di uno studio. Nei dintorni di S. Louis, secondo RAU (1931 b, p. 134), la poliginia si verifica comunemente in *P. annularis*, talvolta in *P. rubiginosis* e raramente in *P. pallipes* (contrariamente a quanto si osserva nello Stato di Nuova York).

Prima di iniziare l'esposizione delle mie osservazioni credo opportuno, anzi necessario, mettere, per così dire, « a punto » una questione di nomenclatura. Il termine poliginia, nella sua prima accezione, cioè quando fu introdotto nell'uso da REUTER (1913) e da ROUBAUD (1916), che si riferiva a Vespidi tropicali, significava semplicemente « presenza di più femmine fecondate ed ovificanti in una stessa società » (senza riguardo al modo con il quale questa società aveva preso origine) e corrispondeva esattamente al termine pleometrosi, già dal 1910 usato dal WASMANN per le Formiche ed a quello, certamente inadatto, di poligamia usato da R. e H. v. IHERING.

Rispettivamente monoginia, monometrosi e monogamia servivano ad indicare il fatto della presenza, in una data società, di una sola femmina fecondata e ovificante.

Ma la nomenclatura, finora semplice, diventa più complessa quando si prende in considerazione il modo di formazione della colonia. La fondazione da parte di una sola femmina fecondata viene indicata, oltre che come fondazione monoginica (che mi sembra il termine più adatto), anche semplicemente come monoginia, monometrosi, aplometrosi WASMANN), monogamia (R. e H. v. IHERING). Ma il concetto di poliginia si scinde poichè, considerando il fenomeno della presenza di più femmine feconde nella stessa società, vi si distinguono due tipi fondamentali (WASMANN, BISCHOFF):

1°) Due o più femmine fecondate si uniscono per fondare una nuova società: la poliginia si ha così all'inizio, alla fondazione, ma potrà naturalmente cessare in seguito, prima o dopo la schiusa delle prime operaie, con la eliminazione di un certo numero di femmine, salvo una.

2°) La poliginia si realizza in seguito, cioè non alla fondazione. Per scegliere un esempio che si verifichi tra i Vespidi: a partire, anche da uno stato monoginico, comincia prima o poi la produzione di femmine che non hanno carattere di operaie, anzi, al contrario, hanno organi riproduttori bene sviluppati, vengono fecondate nel nido o nelle vicinanze, vi rimangono insieme alla loro madre, la regina fondatrice, vi costruiscono e vi depongono per proprio conto uova che si sviluppano normalmente.

Orbene, per l'appunto, la nomenclatura usata da WASMANN e da BISCHOFF per indicare questi due tipi di poliginia è diametralmente opposta e quindi tale da generare confusione. WASMANN, prendendo in considerazione il tempo in cui la poliginia si verifica, rispetto a tutto il periodo di attività sociale, chiama pleometrosi primaria la fondazione poliginica. BISCHOFF, partendo dal presupposto che il secondo tipo di poliginia rappresenta una condizione filogeneticamente primitiva, che doveva costituire la regola nelle prime società di Imenotteri, denomina primaria questo secondo tipo di poliginia, mentre riserva il nome di secondaria alla poliginia di fondazione, che viene dallo stesso A. considerata come un fenomeno secondario.

Lasciando per ora da parte la questione della primitività o meno di una delle due forme, io ritengo che, per togliere di mezzo ogni ragione di confusione, sia conveniente abolire le denominazioni di primaria e secondaria. Il Prof. GUIDO GRANDI, col quale ebbi il piacere di discutere la questione, mi propose una nomenclatura, che mi sembra di ogni altra la più adatta. Chiameremo perciò poliginia iniziale o, se si vuole, di fondazione, il fenomeno per il quale più femmine fecondate e ovificanti, provenienti o no dallo stesso nido, accompagnate o no da operaie, si associano fra loro a primavera, contribuendo all'andamento della medesima colonia. Chiameremo invece poliginia persistente il fenomeno per il quale, in una società determinata, come figlie della o delle fondatrici, appaiono prima o poi femmine con gonadi sviluppate, che vengono fecondate nel nido o nei pressi e che, prima o dopo, oltre a costruire ed a procacciare nutrimento, depongono, nel nido materno, uova che si sviluppano normalmente. È il caso di molti Vespidi tropicali: esempio tipico il gen. *Belonogaster*. Esso si oppone a quanto si verifica nei Vespidi di regioni temperate e fredde in cui, tipicamente, per tutta la durata dello stato, una sola è la femmina fecondata e ovificante (monoginia persistente).

Dalla definizione di poliginia persistente vengono ad essere esclusi, perciò, due fenomeni riguardanti i Vespidi di regioni temperate o fredde e cioè:

a) La presenza sul nido di operaie ovificanti, che danno origine a maschi. Si vuole che questo si verifichi normalmente anche in nidi non privi della regina. In ogni modo si tratta di femmine non fecondate e quindi non si può parlare di poliginia.

b) La normale comparsa, ad' estate avanzata, nei nidi dei Vespidi di regioni temperate o fredde, delle femmine fecondabili ad ovari sviluppati, che saranno, dopo l'ibernamento, le

fondatrici dell'anno susseguente. Queste femmine possono essere fecondate, è vero, ma, a quanto ancora si sa, non depongono mai nel nido materno: anche in questo caso quindi non si può parlare di poliginia.

I due modi di fondazione (monoginica e poliginica) possono coesistere in una medesima specie tanto con la poliginia quanto con la monoginia persistente. In *Belonogaster*, ad esempio, si verifica tanto una fondazione monoginica quanto una poliginica. Naturalmente anche nel caso che la fondazione sia monoginica, le figlie della fondatrice passano prima o poi ad una ovificazione e quindi si realizza lo stato poliginico persistente. Per contro è stato più volte provato per le Formiche che la poliginia iniziale non dura e che, alla schiusa delle prime operaie, si ristabilisce, in un modo o nell'altro, la monoginia.

Varie volte è stato rilevato, specialmente da RAU per i Polistini nordamericani, che la fondazione poliginica primaverile si avvicina assai al fenomeno della sciamatura: « the differences — osserva RAU (1941, p. 581) — between colony founding in the two zones [tropicali e regioni temperate] is that in the tropics the wasps go forth and found new nests at once, while in the north, winter and hibernation intervene between leaving the old home and founding the new one. But winter in the north has only postponed swarming, it has not abolished it; it has, moreover, broken it up into two behavior patterns, one of which occurs on going into hibernation and the other on coming out of it ». Lo stesso A. adotta perfino il termine di « pseudoswarming » per indicare l'associazione iniziale. Ma prima di RAU lo stesso BISCHOFF (1927, p. 443) rilevava come, anche in un caso di stretta monoginia iniziale, « die Auflösung des Volkes, wie wir sie bei *Vespa* im Herbst beobachten, ein Schwarmakt unter ungünstigen Verhältnissen [ist], wobei die Arbeiterinnen sich nicht zur Ueberwinterung ausschicken, während die Weibchen überwintern und dann im Frühjahr isoliert sind ». Ora io ritengo che la denominazione di sciamatura debba essere sempre riservata al fenomeno per il quale una o più femmine, fecondate o no, ma in ogni modo con gonadi sviluppate, escono, accompagnate da operaie, dal nido materno, per fondare una nuova colonia. Lo stesso BISCHOFF, in un altro punto della sua opera (p. 440), sembra essere di questo parere quando, a proposito della fondazione poliginica di *Belonogaster*, osserva che, dal momento che si tratta di una fondazione in comune da parte di femmine equivalenti, non si può parlare di una sciamatura vera e propria.

In questo senso la fondazione per sciamatura, quale si verifica regolarmente in certi Vespidi tropicali (alcuni Epiponini, Ropalidini e Polistini), può essere un caso speciale tanto della fondazione poliginica

quanto di quella monoginica, a seconda che le vere femmine dello sciame sono più od una sola.

Questa breve digressione era necessaria, giacchè al momento nel quale mi sono accinto allo studio della poliginia iniziale dei *Polistes gallicus* delle nostre regioni, si trattava proprio di sapere: se le femmine associate fossero tutte equivalenti, cioè tutte fecondate e capaci di deporre uova, oppure se l'associazione primaverile fosse costituita da una sola vera regina e da operaie che avessero svernato, giacchè la possibilità di una ibernazione di individui sterili era già stata segnalata da più parti.

HELDMANN (1936 a) propendeva, per quanto con incertezza, per il secondo punto di vista: sulla base dell'esame statistico del comportamento globale delle femmine associate, egli concludeva che in ogni colonia una femmina si comportava da «Nestmutter», le altre più o meno da operaie («Hilfsweibchen»). Sempre secondo HELDMANN queste sarebbero in parte «überhaupt nicht befruchtet, nur Uebergangswelibchen, mit mehr oder weniger Arbeitercharakter oder sonstwie unvollkommene Weibchen» (p. 399), ma potrebbero essere anche «echte befruchtete Weibchen». In un lavoro posteriore (1936 b) aggiungeva che l'associazione è secondaria, in quanto la conduttrice fonda il nido e, solo successivamente, le altre le si associano. Per tutte queste ragioni l'A. concludeva che la poliginia di *Polistes gallicus* è una «poliginia apparente»⁽¹⁾.

Nel 1940, avendo esaminato lo stato delle gonadi delle femmine associate, subito dopo la fondazione, trovai che tutte le associate erano fecondate e con gonadi non ridotte e ne conclusi quindi, in contrasto con quanto osservava HELDMANN in Germania, che la poliginia dei nostri *Polistes* è una «poliginia vera». D'altra parte, avendo anch'io compiuto un esame statistico preliminare del comportamento delle femmine associate (1941), ed avendo verificato l'esattezza dell'asserto di HELDMANN circa le differenze esistenti fra le femmine medesime dal punto di vista del comportamento, pensai che bisognava in qualche modo conciliare i dati anatomici contrastanti con quelli etologici e cercare di comprendere in che modo femmine inizialmente equivalenti finiscono per mostrare così rilevanti differenze di comportamento. Era inoltre necessario studiare quello che avveniva dell'associazione alla schiusa delle operaie⁽²⁾, cioè le modalità attraverso le quali termina lo stato poliginico.

⁽¹⁾ Se le femmine che accompagnano la «Nestmutter» sono vere operaie che hanno svernato, la poliginia apparente di HELDMANN coincide con una sciamatura vera e propria interrotta dall'inverno.

⁽²⁾ BISCHOFF, a pag. 444: «Leider liegen keine Beobachtungen darüber vor, ob die Polygynie von Dauer ist».

Proprio a questi due problemi è dedicata la parte principale di questo studio.

Mi è grato dovere ringraziare qui pubblicamente quanti, con il loro appoggio, hanno non poco contribuito alla esecuzione di queste ricerche: innanzitutto il Direttore del nostro Istituto, Prof. GENNARO TEODORO, che dopo aver creato nel Laboratorio condizioni ideali di lavoro, volle, con costante interessamento, seguire ed incoraggiare la mia ricerca; il Prof. GUIDO GRANDI, che dopo avermi accolto più volte nel suo Istituto, dove, fra l'altro, fui in grado di compiere tutta la preparazione bibliografica, mise a mia disposizione la sua grande competenza in materia, dandomi, in ripetuti colloqui, preziosi consigli e suggerimenti, ed accettò con grande generosità la pubblicazione del mio lavoro nel Bollettino del suo Istituto; il Prof. K. v. FRISCH, che mi ricevette nell'Istituto di Zoologia dell'Università di Monaco; il Prof. ALBERTO CHIARUGI, che, vivamente interessandosi alle mie ricerche, mise a mia disposizione alcune piante in fiore dell'Orto Botanico pisano, allo scopo di creare un ambiente artificiale quanto più possibile vicino al vero; il Sig. FRANCESCO GERINI, appassionato cultore di Entomologia, che mi ha comunicato alcuni dati sulla nidificazione di *Polistes* e *Polistula*, raccogliendo per me materiale interessante dei dintorni di Livorno; il Sig. FRANC. A. SUMA, a cui devo le migliori fotografie ed infine i tecnici del nostro Istituto, Sig.ⁱ RENATO FORESTI e PIETRO CECCATO, che mi hanno coadiuvato efficacemente nella realizzazione pratica delle due gabbie di allevamento e delle loro installazioni.

II. — Condotta delle osservazioni e metodi.

Le osservazioni sono state eseguite sia in natura, a Pisa e nei dintorni, sia in cattività, in due grandi gabbie costruite appositamente sulla terrazza dell'Istituto di Zoologia ed Anatomia comparata. Di queste due gabbie, la più piccola, che aveva già servito alle osservazioni del 1941, fu aperta in agosto e, quest'anno, a primavera, le ♀♀ provenienti dai nidi del 1941, vi hanno nidificato spontaneamente.

Le specie su cui sono state compiute le osservazioni sono *Polistes gallicus* (L.) e, per confronto con una specie monoginica, *Polistula Bischoffi* Weyrauch, ambedue comunissime in questa regione.

In natura, mi sono limitato a raccogliere il maggior numero possibile di dati circa la nidificazione, a studiare, mediante contrassegni individuali, la possibilità di migrazioni di femmine da nido a nido o, in genere, di variazioni del numero delle ♀♀ che abitano il nido prima della schiusa delle operaie, ed a seguire infine lo sviluppo dei nidi durante la stagione di lavoro.

Le osservazioni in cattività mi hanno permesso invece un controllo più accurato del comportamento dei singoli individui associati nella mede-

sima colonia. Per quanto si possa obiettare che la cattività non è condizione ideale di osservazione, faccio notare che, nel mio caso, l'influenza di questo stato anormale non infirma minimamente le conclusioni a cui sono venuto, le quali, d'altra parte, sono state sempre confermate dalle osservazioni in natura. Tuttavia credo opportuno mettere in evidenza i fatti seguenti:

1°) Lo sviluppo dei nidi in cattività è stato perfettamente analogo a quello dei nidi in natura ed appena ritardato rispetto a questi per la schiusa delle uova e lo sfarfallamento delle operaie.

2°) La breve distanza e le condizioni di facile ritrovamento, nelle quali si trovavano materiale costruttivo e nutritivo (ambidue per di più sempre abbondantemente presenti) facevano probabilmente sì che il ritmo

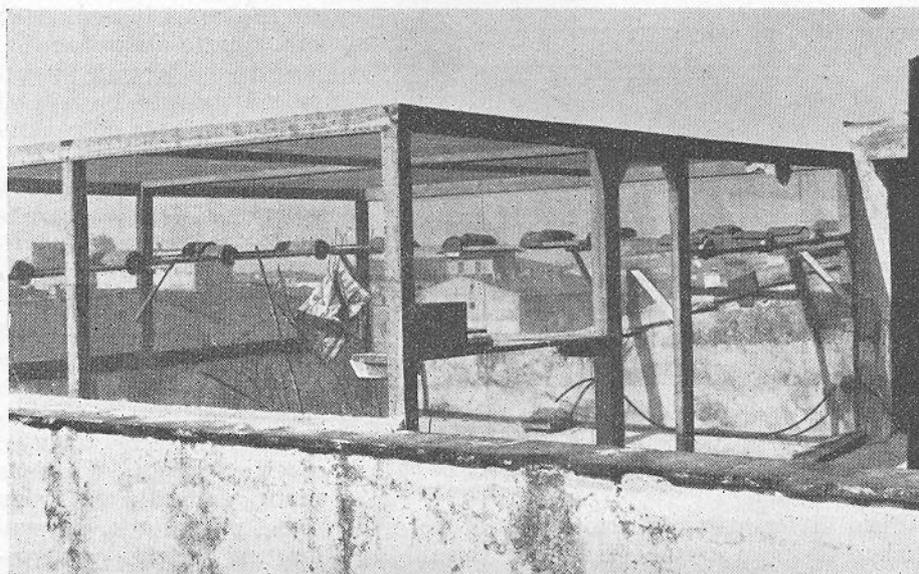


FIG. I.

La grande gabbia di allevamento.

di lavoro delle mie *Polistes* fosse accelerato rispetto a quello delle ♀♀ in libertà, ma, naturalmente, agendo queste condizioni, forse anormali, in identica misura su tutti i membri della associazione, il giudizio, che, in base ai dati statistici, io dò delle attitudini e della evoluzione del comportamento di questi individui, non può risultarne alterato.

3°) Le dimensioni della seconda gabbia, in cui sono state compiute le osservazioni più interessanti, sono tali da ridurre al minimo ogni azione perturbante della cattività (fig. I).

In conclusione io credo che l'unico problema per il quale si deve necessariamente tener conto dello stato di cattività, sia quello degli scambi e delle migrazioni da nido a nido.

D'altra parte le osservazioni in cattività mi davano vantaggi notevoli:

1°) La possibilità di sorvegliare continuamente, in condizioni ideali di osservazione, i miei soggetti, non appena, per il sopravvenire anche improvviso di condizioni meteorologiche favorevoli, io lo ritenessi opportuno ⁽¹⁾.

2°) La possibilità di una più accurata osservazione ed interpretazione ai fini statistici di certe azioni compiute durante l'assenza dal nido. STEINER osserva, ad esempio, che è assai difficile poter dire se una ♀ determinata porta acqua o nutrimento liquido, oppure niente affatto. Con l'osservazione in cattività questa difficoltà viene eliminata, giacchè si può, con molta maggiore facilità, seguire l'individuo anche quando è lontano dal nido. Per le stesse ragioni si è potuto distinguere fra una assenza con risultato sociale (ricerca o raccolta di materiale costruttivo o nutritivo) ed una assenza causata da particolari condizioni fisiologiche, senza nesso

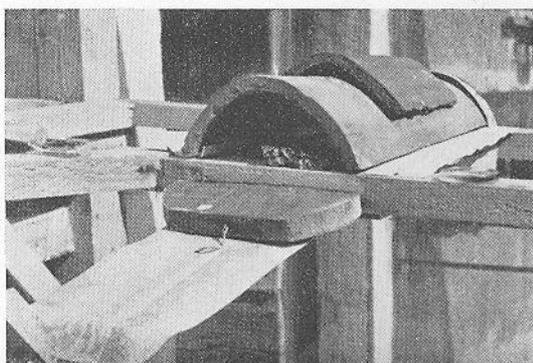


FIG. II.

Uno dei tegoli per la nidificazione.

apparente con i bisogni della società. Questa distinzione ha, come vedremo, grande importanza nel periodo iniziale ed in quello terminale della associazione poliginica.

indizio di fenomeni di invecchiamento e di non farvi più ritorno. In condizioni naturali è evidentemente impossibile, salvo casi fortuiti, poter ritrovare ed esaminare questi individui.

3°) La possibilità di compiere la dissezione, a morte naturale avvenuta, di individui, dei quali avevo già imparato a conoscere il particolare comportamento. STEINER (1932) osserva — le mie osservazioni lo confermano — che una caratteristica dei *Po-listes* (e fors'anche di altri Imenotteri sociali) è quella di uscire dal nido al primo

4°) Infine la possibilità di una migliore difesa dei nidi da certi nemici (formiche, uccelli, ecc.), per i quali io stesso ho dovuto lamentare la perdita di parecchi nidi in natura.

Dimensioni della prima gabbia: m. 1,49 largh., m. 2 lung., m. 2,10 alt.

Dimensioni della seconda gabbia: m. 4,40 largh., m. 4,35 lung., m. 2,00 alt.

Mi limito ad illustrare le condizioni artificiali create nella seconda gabbia. Come mostrano la fig. I e la fig. II, tutto intorno nel lato nord,

⁽¹⁾ Rimango non poco stupito nel leggere come a STEINER (1932) sia riuscito trapiantare nidi abitati dalla sola fondatrice nelle «scatolette» di osservazione senza che la fondatrice abbia abbandonato il nido. Per quanto io trasportassi con ogni precauzione ed anche da distanze notevoli, come suggerisce V. SIEBOLD, i miei nidi attaccati al loro tegolo, non mi è mai riuscito di ottenere che la fondatrice o le fondatrici vi rimanessero.

ovest e sud della gabbia, è stata disposta una mensola di legno, sulla quale, a distanze pressochè eguali, sono stati assicurati dei tegoli. La cavità dei tegoli è stata opportunamente chiusa, inferiormente, da un diaframma mobile; nella parte rivolta verso l'osservatore, da uno sportellino ribaltabile, che lascia, anche quando è chiuso, una sottile fessura per l'ingresso delle vespe; dalla parte della rete, infine, da un diaframma di legno fisso (fig. II). I tegoli sono sollevabili ed asportabili in modo da poter procedere facilmente ai controlli del contenuto delle celle. Inoltre, sopra ogni tegolo, è stato messo un mezzo tegolo, che ne copre per circa metà la superficie esterna, in modo da creare così, fra la superficie concava di questo e quella convessa del tegolo sottostante, una intercapedine molto adatta per il pernottamento, nei giorni prima della fondazione. Nella gabbia erano stati disposti, in luoghi fissi, fin dall'inizio dell'allevamento:

- a) materiale nutritivo liquido, cioè miele d'api;
- b) materiale nutritivo solido, cioè larve di Lepidotteri e altri Insetti, talvolta opportunamente spezzati;
- c) materiale costruttivo e cioè: vari pezzi di legname esposto da lungo tempo alle intemperie, arbusti secchi di varia specie, carta di giornale, ecc.

La gabbia era inoltre dotata di impianto di acqua corrente, luce elettrica per l'osservazione notturna ed il controllo serale o mattutino dei nidi, termometro, igrometro, ecc.

Quello che innanzitutto mi proponevo di studiare era l'evoluzione del comportamento delle ♀♀ fondatrici dai tempi prima della fondazione fino alla fine dello stato poliginico.

A questo scopo, la mattina del 30 marzo, raccolti a Barbaricina (dintorni di Pisa) 2 gruppi di ♀♀ ibernanti costituiti rispettivamente da 27 e 12 individui. I componenti del primo gruppo erano ammassati nell'intercapedine fra la concavità di un tegolo e la faccia posteriore di un vecchio nido, quelli del secondo gruppo erano nella medesima posizione a breve distanza dai primi; nei pressi del vecchio nido occupato dal secondo gruppo si osservava un piccolo nido nuovo di 7 cellette. I 39 individui riceverono il giorno stesso un contrassegno individuale secondo il metodo di K. v. FRISCH: gli individui del primo gruppo ebbero i numeri da 1 a 27; quelli del secondo da 28 a 39.

I due gruppi furono liberati nella gabbia rispettivamente alle 10,40 ed alle 13,25 del 31 marzo, con tempo sereno. Alle 13,25, quando liberai il secondo gruppo, le ♀♀ del primo si erano già in gran parte radunate nell'intercapedine fra il tegolo 3 ed il mezzo tegolo soprastante, situato nell'angolo nord-occidentale della gabbia (fig. II). Solo poche altre ♀♀ costituivano un esiguo gruppetto nell'angolo diametralmente opposto, sotto una lamiera sporgente. Pochissime infine erano in giro e battevano contro le pareti della gabbia.

Alle ore 18 del 31 marzo i 12 individui del secondo gruppo si sono riuniti, salvo uno solo, a quelli del primo gruppo, in corrispondenza della intercapedine già nominata.

Il giorno 12 aprile sorprende le prime fondazioni.

Le osservazioni compiute sono 49 ed hanno una durata complessiva di 141 h e 56', il che corrisponde ad una durata media di 2 h e 53' circa:

si sono svolte dal 13 aprile, data delle prime fondazioni, fino al 2 luglio, giorno in cui la monoginia è ripristinata in tutti i nidi osservati. La durata e le caratteristiche delle varie osservazioni sono riportate nella tabella I.

TABELLA I. - *Caratteristiche delle osservazioni.*

N.	Data	Inizio	Fine	Durata	Temper. media	STATO DEL CIELO
1	13-IV	10,15	12,15	2 h	23°5	Sereno.
2	14-IV	13,15	14,15	1 h	24°5	Sereno.
3	20-IV	14,43	15,43	1 h	23°0	Sereno (vento).
4	21-IV	14,20	15,24	1 h 4'	24°5	Sereno, poi annuvolato.
5	22-IV	13,12	14,32	1 h 20'	20°0	Sereno (vento).
6	23-IV	9,20	11,00	1 h 40'	21°0	Sereno.
7	24-IV	12,52	15,32	2 h 40'	19°5	Annuvolato a tratti.
8	27-IV	10,18	13,58	3 h 40'	18°0	Sereno.
9	4-V	10,57	14,29	3 h 32'	21°5	1/4 coperto.
10	5-V	10,26	14,30	4 h 4'	21°7	Sereno (vento).
11	6-V	10,00	15,02	5 h 2'	21°3	Sereno, poi nuvole (vento)
12	7-V	9,50	14,04	4 h 14'	21°4	Nebbia, poi sereno.
13	8-V	{ 9,50 12,49 }	{ 11,07 14,46 }	3 h 14'	21°1	Sereno (vento forte).
14	9-V	10,09	13,01	2 h 52'	21°7	Sereno, poi annuvolato.
15	10-V	9,51	11,15	1 h 24'	23°4	3/4 coperto.
16	16-V	13,27	15,27	2 h	23°4	Sereno (vento debole).
17	17-V	10,40	12,40	2 h	22°3	Sereno.
18	18-V	9,16	14,10	4 h 54'	26°4	Nebbia, poi sereno.
19	19-V	10,00	13,08	3 h 8'	26°0	Nebbia, poi sereno.
20	20-V	8,50	12,36	3 h 46'	25°3	Sereno (vento).
21	21-V	9,47	12,39	2 h 52'	26°6	Sereno, poi coperto.
22	23-V	10,55	10,15	3 h 20'	25°2	1/4 coperto.
23	24-V	7,00	9,16	2 h 16'	21°5	Nebbia, poi coperto.
24	25-V	7,54	11,14	3 h 20'	23°0	Coperto (vento forte).
25	27-V	{ 8,55 12,52 }	{ 11,15 15,45 }	4 h 54'	27°1	Sereno (vento).
26	29-V	10,00	14,24	4 h 24'	25°5	Sereno.
27	30-V	8,00	11,00	3 h	23°6	Quasi sereno (vento).
28	31-V	9,20	10,02	2 h 42'	22°0	Sereno (vento debole).
29	1-VI	12,30	15,30	3 h	24°7	Sereno.
30	2-VI	9,08	13,08	5 h	27°5	Sereno.
31	4-VI	7,00	10,20	3 h 20'	27°0	Sereno.
32	5-VI	10,00	15,00	5 h	30°4	Sereno (vento debole).
33	6-VI	13,10	14,10	1 h	27°8	Sereno.
34	7-VI	8,30	10,20	1 h 50'	28°0	Sereno.
35	8-VI	{ 6,35 12,45 }	{ 9,35 14,45 }	5 h	25°7	Sereno.
36	9-VI	6,45	10,15	3 h 20'	25°1	Sereno.

SEGUITO TABELLA I.

N.	Data	Inizio	Fine	Durata	Temper. media	STATO DEL CIELO
37	10-VI	{ 10,40 14,00	{ 13,06 16,23	4 h 46'	31°,5	Sereno (vento).
38	12-VI	7,10	10,30	3 h 20'	25°,1	Quasi sereno (vento).
39	16-VI	10,45	13,05	2 h 20'	21°,5	Sereno (vento).
40	17-VI	9,47	11,03	1 h 16'	22°,1	Sereno (vento).
41	22-VI	8,00	12,00	4 h	24°,5	Sereno.
42	23-VI	{ 7,37 12,35	{ 9,37 13,35	2 h	27°,5	Nebbia, poi quasi sereno.
43	24-VI	9,00	12,00	3 h	28°,0	Sereno.
44	25-VI	7,20	10,20	3 h	26°,2	Sereno.
45	27-VI	7,40	10,00	2 h 20'	25°,1	Sereno.
46	28-VI	9,00	10,00	1 h	27°,1	Sereno.
47	29-VI	9,00	10,00	1 h	—	Sereno.
48	30-VI	9,30	10,02	1 h 32'	—	Sereno.
49	1-VII	9,00	10,00	1 h	—	Sereno.

Il comportamento delle ♀♀ associate è stato analizzato secondo il metodo adottato da STEINER per studiare la divisione di lavoro delle operaie di *Polistes dubius* Kohl (1932).

Ogni due minuti io registravo con sigle convenzionali « quello che faceva » ciascuna delle ♀♀ prese in considerazione, notando altresì, nei primi tempi, « dove » tale azione veniva compiuta, cioè su che tegolo o sopra quale nido. Con l'andar del tempo, e con lo stabilizzarsi delle associazioni, tale notazione di luogo divenne superflua per molte azioni che erano compiute sempre sul medesimo nido, mentre rimase necessaria per le azioni compiute al di fuori del nido. Con tale metodo sono arrivato a seguire, con assoluta sicurezza, fino a 17 ♀♀ abitanti 5 nidi diversi, di cui i più lontani distavano tra loro all'incirca 3 m. e mezzo. Peraltro, durante la maggior parte delle osservazioni, fino alla schiusa delle operaie, il numero medio delle ♀♀ seguito era di 11. Un piccolo lasso di tempo residuo tra ciascuna osservazione serviva per la notazione della temperatura e per registrare eventuali variazioni del contenuto delle celle (ovideposizioni, distruzioni di uova, schiusa di larve, ecc.) avvenute durante l'osservazione stessa.

Poichè le osservazioni sono durate complessivamente 141 h e 56', ho raccolto, per ogni vespa osservata per tutta la durata delle osservazioni, 4258 dati ⁽¹⁾ (30 per ogni ora), il che equivale, tenendo conto che ho esaminato in media 11 ♀♀, a 46838 dati complessivamente.

Il materiale così raccolto è stato elaborato da più punti di vista allo scopo di precisare:

⁽¹⁾ Alcune ♀♀ aggiuntesi in seguito alla associazione sono state osservate per un tempo minore.

1°) Il decorso globale delle principali attività delle vespe in tutto il periodo della loro coesistenza sul medesimo nido, senza riguardo ai singoli individui;

2°) Il contributo dei vari individui associati ad ogni attività per tutta la durata delle osservazioni;

3°) La ripartizione percentuale della attività totale di ogni individuo per tutta la durata delle osservazioni;

4°) La variazione nel tempo del contributo dato da ogni individuo ad una attività determinata;

5°) La variazione nel tempo della ripartizione della attività di ogni individuo.

Per venire a tale precisazione i dati ottenuti durante le osservazioni sono stati elaborati per mezzo del computo individuale e del computo sociale («individuelle» e «soziale Berechnung» di STEINER).

Il computo individuale consiste nel calcolare il tempo percentuale che una ♀ determinata ha dedicato ad ogni singola attività: cioè per quanto tempo ha riposato, ispezionato le celle, costruito e così via. Questo si ottiene facendo eguale a 100 il numero delle volte che la ♀ in parola è stata osservata e calcolando così la percentuale delle singole attività. Il computo individuale può essere totale, cioè eseguito sulla totalità delle osservazioni compiute, ed allora ci darà la ripartizione percentuale della attività totale di un dato individuo per tutta la durata delle osservazioni. Se il computo viene eseguito per ogni singola osservazione, potremo, valendoci di opportuni diagrammi, studiare la variazione nel tempo di questa ripartizione percentuale.

Il computo sociale consiste nel calcolare quale è il contributo che ciascuna delle ♀♀ associate ha dato ad una attività determinata. Ciò si ottiene facendo eguale a 100 il numero delle volte che una data attività è stata osservata in un nido determinato e calcolando poi il contributo percentuale di ogni individuo a quella data attività. Anche il computo sociale può essere totale, cioè prendere in considerazione tutte le osservazioni, oppure limitato ad ogni singola osservazione; in quest'ultimo caso, costruendo i diagrammi, potremo studiare la variazione nel tempo del contributo dato da ogni ♀ a ciascuna delle attività considerate.

STEINER (1932) ha insistito abbastanza (p. 110) sul diverso significato di questi due modi di elaborazione del materiale raccolto: essi ci permettono di dare per ogni individuo un doppio giudizio, cioè di comprendere, da una parte, quale è, nella vita individuale, l'attività preponderante e quelle minori; dall'altra, quale ne sia il significato sociale. Una attività determinata — osserva giustamente STEINER — può avere, nel quadro della attività totale di un individuo, un valore molto modesto, perchè solo una piccola parte del tempo vi viene dedicata, ma quella medesima attività può avere grande valore sociale, se le altre ♀♀ vi dedicano una parte ancora minore o nulla della propria attività totale.

Credo opportuno insistere qui sul significato dei numeri di osservazione per ogni attività, sui quali sono state calcolate le percentuali: quando io noto «assenza: 59», «costruzione: 3», ciò non vuol dire che l'individuo è uscito dal nido 59 volte e che ha costruito 3 volte, ma soltanto che, nel corso della osservazione, è stato osservato per 59 volte mancante dal nido e per 3 volte mentre costruiva. Quindi la notazione da me adope-

rata riguarda in definitiva il tempo che viene impiegato in una determinata attività, non le volte che l'attività stessa viene esplicata (1). È evidente che il tempo dedicato ad una certa attività è, quasi sempre, direttamente proporzionale al numero delle volte che quella data attività viene esplicata. Tuttavia, in qualche osservazione, può sembrare in contrasto il fatto che, ad es., i valori della costruzione siano anche notevolmente più alti di quelli dell'assenza dal nido; ciò significa semplicemente che, in quei giorni, la costruzione è durata di più dell'assenza.

Infine debbo avvertire che solo raramente ho eseguito il computo per le singole attività: per uno studio del comportamento è più che sufficiente, nella maggioranza dei casi, prendere in considerazione i gruppi di attività quali saranno più avanti definiti.

Contemporaneamente al lavoro di osservazione, sono state registrate, sia durante le stesse osservazioni, sia con controlli giornalieri (generalmente uno meridiano ed uno serale), le variazioni del contenuto delle cellette e l'accrescimento del nido, servendosi di un'apposita pianta del nido. Questo controllo permette, da una parte, una più sicura interpretazione di certe attività sul nido (ispezione, nutrizione di larve, distruzione di uova, ecc.) mentre, d'altra parte, fornisce molti dati interessanti circa l'ovideposizione, l'oofagia, l'accumulo di riserve zuccherine, la durata di sviluppo dei vari stadi, l'accrescimento del nido, ecc.

Per il controllo della oofagia contrassegnavo le uova deposte con una minutissima macchia di colore alla gommalacca. Più che il valore effettivo totale della oofagia (che può essere in parte alterato proprio dal contrassegno apposto sulle uova), mi proponevo con questo di osservare se veramente tutte le uova deposte dalle ausiliarie vengano distrutte dalla conduttrice (2), come osserva HELDMANN (1936 a), e se la conduttrice distrugga anche le proprie uova oltre quelle delle compagne. Ho potuto osservare che le macchiette alla gommalacca, oltre a non disturbare in modo alcuno lo sviluppo dell'uovo, data la loro rapidità di essiccamento, non possono venir cancellate dal caratteristico « tastare » che la ♀ compie dopo l'ovideposizione.

III. — Ibernamento di *Polistes gallicus* (L.) e di *Polistula Bischoffi* Weyrauch.

Il primo atto che prepara l'ibernamento è l'uscita dal nido materno. RAU (1930 e '31 a) ha dimostrato, per i *Polistes* del Nord-America, che l'uscita dal nido materno avviene gradualmente da parte di individui

(1) Per la ovideposizione (ed altresì per la costruzione) ho tenuto conto anche di questo secondo dato. Specialmente per la deposizione ha maggiore importanza « quante volte » un individuo abbia deposto, che non il tempo complessivo impiegato in questa attività, giacché la durata di ogni singola deposizione è sottoposta, come vedremo, a variazioni individuali notevoli.

(2) Vedi in seguito le definizioni di questi termini.

isolati o di piccoli gruppi e molto più presto di quello che si creda, cioè quando le condizioni climatiche sono ancora assai favorevoli (per il Missouri, a cui si riferiscono le ricerche di RAU, verso la fine di agosto). Questi piccoli gruppi di vespe « senza nido » mostrano, secondo RAU, un istinto gregario, giacchè si radunano, anche con individui provenienti da altri nidi, o in quartieri provvisori d'ibernamento (fessure e ripari di varia natura), oppure su nidi diversi dal proprio. Solo

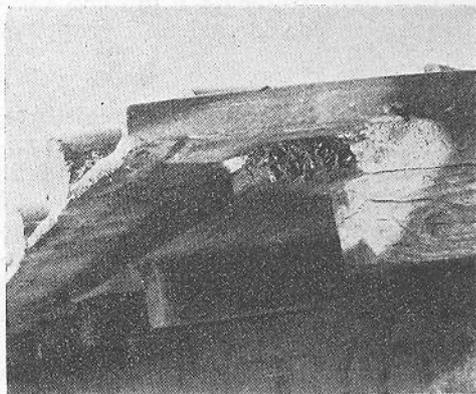


FIG. III.

Un assembramento di *Polistes gallicus* (L.) a Barbaricina (Pisa) il 21 agosto 1941.

a poco a poco, con il diminuire della temperatura ed il peggiorare delle condizioni meteorologiche, le vespe si portano ai quartieri definitivi di svernamento, non senza ritornare talvolta, in giornate favorevoli, nei pressi del nido materno. Questo comportamento viene indicato da RAU con il nome di preibernamento.

Qualche cosa di simile io ho osservato nei nostri *Polistes gallicus*. Il 21 agosto, a Barbaricina, nei pressi di Pisa, in un giorno ventoso, trovo, in corrispondenza di una piccola

fessura situata all'estremità di una trave di sostegno della costruzione su cui avevo in primavera studiato i miei nidi, un gruppo molto cospicuo di *Polistes gallicus*, che riesco a fotografare (fig. III). Inoltre sulla faccia interna della stessa trave, a poca distanza dal primo gruppo, nell'interno della costruzione, scopro l'esistenza di un altro gruppo di *Polistes gallicus*, costituito da un numero ancor maggiore di individui, in parte incuneati in una fessura, in parte ammassati sulla superficie libera del trave (fig. IV). Per quanto posso osservare i due gruppi sono in grande maggioranza costituiti da ♀♀, ma anche qualche ♂ è presente. Tutti gli individui hanno una scarsa aggressività, sì che posso avvicinarmi e fotografarli senza inconvenienti. Ad una mossa brusca parecchi fuggono senza pungermi. Osservo che nuovi individui arrivano con frequenza, mentre altri si staccano continuamente dal gruppo. Ho fatto seguire questi gruppi per tutto il mese di settembre e di ottobre: ambedue sono gradatamente diminuiti per numero di individui, pur mostrando talvolta improvvisi aumenti. Il 24 ottobre il primo gruppo era costituito da circa 10 ♀♀ ed il secondo da circa una ventina di ♀♀. Ai primi di novembre i due

gruppi sono ancora diminuiti ed i pochi individui rimasti sono tutti profondamente incuneati nelle fessure esistenti tra il trave ed i tegoli soprastanti.

Di un altro gruppo consimile, nei pressi di Pisa, ebbi notizia a metà di settembre, ma non potetti recarmi a vederlo in persona. Questi fenomeni hanno certo bisogno di ulteriori osservazioni, ma io ritengo che tali raggruppamenti non siano interpretabili se non come un pre-

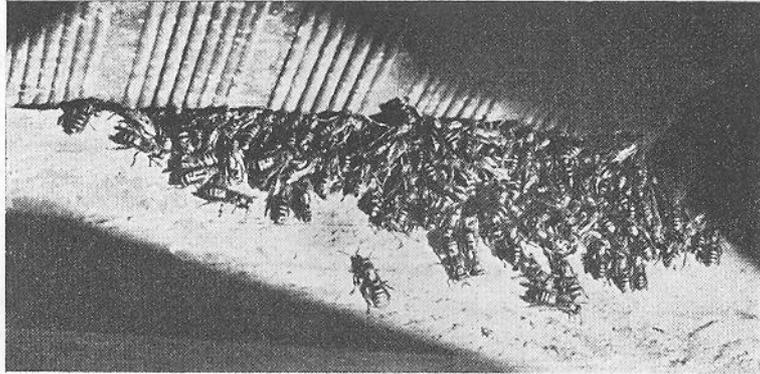


FIG. IV.

Un altro assembramento di *Polistes gallicus* (L.) a Barbaricina (Pisa) il 21 agosto 1941.

ibernamento nel senso di RAU. Evidentemente un certo numero di ♀♀, con gonadi sviluppate, fecondate o no (nella seconda metà di agosto i ♂♂ sono comparsi già da tempo) deve presentare precocemente una diminuzione dell'attaccamento al nido, tale da spingerle ad uscirne, per andarsi a riunire, in attesa dell'inverno che si approssima, ad altre consimili in quartieri provvisori di pernottamento ⁽¹⁾. Non stupisce affatto che a questi gruppi si associno anche dei ♂♂, i quali, è noto, presentano una scarsa fedeltà al nido da cui provengono; anzi è probabile che alcuni accoppiamenti avvengano, per così dire, a partire da questi gruppi preinvernali. Un fatto è certo e cioè che gli individui di questi assembramenti provengono da nidi diversi, giacchè è difficile pensare che un numero così cospicuo di individui appartenga al medesimo nido. È del pari evidente, a mio parere, che questi gruppi non rappresentano delle « folle » nel senso di RABAUD, cioè un insieme di individui, riuniti in un punto in virtù di un medesimo stimolo ambientale che agisce indipendentemente sui singoli, ma assembramenti

⁽¹⁾ Anche STEINER (1932) osserva: « Das besondere Verhalten der echten Weibchen (in confronto delle operaie) würde demnach in einem frühzeitigen Verlassen des Nestes bestehen ».

retti da una vera e propria interattrazione o istinto gregario che supera, in questi individui ormai staccati dal nido materno, la stessa normale ostilità che esiste fra i componenti di società diverse.

La labilità e la provvisorietà di questi gruppi è dimostrata dalla loro lenta diminuzione (alternata da periodi di aumento) fino all'inizio dell'inverno, in cui solo pochi individui sembrano aver eletto il posto come quartiere definitivo d'ibernamento. Ho constatato dipoi che anche questi individui sono spariti nel corso di alcune belle giornate invernali.

I quartieri d'ibernamento più frequenti di *Polistes gallicus* sono nei luoghi stessi in cui avviene la nidificazione. A parte le brevi migrazioni ai quartieri provvisori di pernottamento, di cui abbiamo or ora parlato, non mi risulta che, per i nostri *Polistes*, avvenga una migrazione imponente come quella constatata da RAU per *Polistes annularis*, che, nei dintorni di S. Louis, nidifica in abbondanza sulla bassa riva orientale del Mississippi, mentre va a svernare in gruppi di migliaia di individui nelle fessure e nelle cavità della riva rocciosa occidentale. Qui, del resto, nello stesso ambiente della nidificazione, le vespe trovano numerosi ripari per l'ibernamento.

Luogo caratteristico d'ibernamento (e di gran lunga più frequente di tutti gli altri) è la sottile intercapedine ricurva che rimane fra tegolo e tegolo, cioè dove due tegoli adiacenti sono sovrapposti. Questa posizione offre certamente le migliori condizioni di riparo dal vento e dalle intemperie e conserva altresì più a lungo il calore dovuto alla insolazione. Un altro luogo d'ibernamento, già segnalato da molti AA., è la fessura esistente fra la faccia posteriore del favo ed il substrato d'impianto: questa maniera, che è meno frequente per *Polistes gallicus*, costituisce invece quasi la regola per *Polistula Bischoffi*.

L'ibernamento solitario è naturalmente più frequente di quello in associazione. Le femmine ibernanti in gruppo possono essere due, tre od anche parecchie. Nell'interno di un vecchio cavalletto di legno quasi marcio, situato sulla terrazza di una casa di campagna nei pressi di Pisa, ho trovato, alla fine dell'inverno 1941, circa 180 individui di *Polistes gallicus* e 80 di *Polistula Bischoffi*, ibernanti in un unico grande assembramento. Ad Avane (Pisa), dietro un nido di *Polistula*, insieme a numerosi *Raphigaster griseus*; parecchi Coccinellidi di specie diverse ⁽¹⁾

(1) Questi Coccinellidi (appartenenti alle specie *Adalia bipunctata* (L.) var. *sexpustulata* (L.), *Adalia bipunctata* (L.), var. *4-maculata* (Scop.), *Adalia bipunctata* (L.) tipo, *Synharmonia conglobata* (L.) var. *gemella* (Hbst.): in tutto circa 40 individui) svernavano in parte profondamente insinuati nelle cellette, in parte, insieme con i *Polistes* e le *Polistula*, sulla faccia posteriore del favo.

e ragni della specie *Clubiona coerulea* L. K., ⁽¹⁾ ho trovato una quindicina di individui di *Polistula Bischoffi* e altrettante ♀♀ di *Polistes gallicus* nidificanti nel tetto vicino. A Pietrapadule, sempre nell'inverno 1941, ho trovato, dietro un nido di *Polistula*, venti individui circa di *Polistes gallicus* e solamente questi.

Questi reperti ci portano ad ammettere che anche le vespe di una stessa specie e di un medesimo gruppo di svernamento non sempre provengano dallo stesso nido e che, non sempre, le vespe che noi troviamo in ibernazione dietro un favo, sono necessariamente nate su quel favo. Contrariamente all'opinione corrente ⁽²⁾, io penso che, verso la metà dell'inverno, difficilmente le ♀♀ di uno stesso gruppo di svernamento siano sorelle o, almeno, provenienti dallo stesso nido. Questo modo di vedere, oltre che dai fatti sovraesposti, è giustificato altresì dalla osservazione che le ♀♀ di *Polistes* accidentalmente disturbate dal loro riposo vanno a rifugiarsi (senza volare od anche a volo) sotto tegoli vicini, dove riprendono l'immobilità e dove possono aggiungersi ad altri gruppi d'ibernamento. D'altra parte, durante le belle giornate invernali, si trova una quantità di ♀♀ di *Polistes* attive, e poichè i gruppi accidentalmente disturbati in quelle giornate si disfanno e non si riformano più al medesimo posto, è lecito presumere che anche gli individui che si sono spontaneamente staccati da gruppi d'ibernamento determinati, possano non ritornarvi. Infine è chiaro che la normale ostilità esistente fra gli appartenenti a nidi diversi cessa, o si fa molto debole, durante il periodo d'ibernamento.

IV. — Ritorno primaverile al nido materno: associazione e fondazione.

Abbiamo visto che durante l'ibernamento, specialmente in occasione delle belle giornate invernali, avviene una frequente dissoluzione e neoformazione dei gruppi ibernanti, che, verso la metà della cattiva stagione, molto difficilmente devono essere costituiti per intero da ♀♀ provenienti dallo stesso nido. Con il graduale ritorno delle condizioni meteorologiche della buona stagione avviene proprio il fenomeno inverso e cioè la ricostituzione, nei pressi o addirittura sopra il nido materno, di gruppi di vespe, che sono in gran parte nate in quel nido.

⁽¹⁾ Determinazione del Prof. L. DI CAPORIACCO (Firenze).

⁽²⁾ BISCHOFF osserva a pag. 59: « Ein gemeinsames Ueberwintern von Weibchen, vermutlich Schwestern, kommt bei *Polistes* besonders in der Nähe des alten Nestes vor ». Io stesso mi esprimevo in questo senso (1940, p. 7).

Il fenomeno del ritorno primaverile al nido, anche da notevoli distanze (come nel caso della migrazione fra riva destra e sinistra del Mississippi) è stato dimostrato con varie prove indirette e illustrato sufficientemente da RAU (1930 e 1931 *a*), il quale osserva giustamente che la dispersione della specie, cioè la conquista di nuovi posti di nidificazione da parte delle ♀♀ fecondate, avviene, in primavera, non a

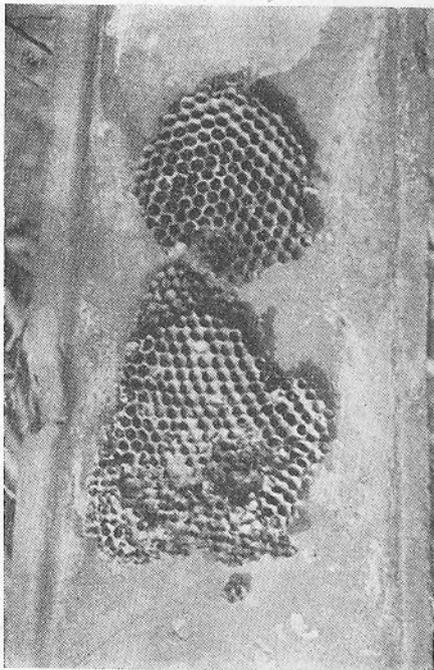


FIG. V.

Nidificazione di *Polistes gallicus* (L.) sotto lo stesso tegolo, in anni successivi (circa $\frac{1}{4}$ (grand. nat.).

partire dai quartieri di svernamento, ma dopo un soggiorno più o meno prolungato nei pressi del nido materno. Una prova diretta di questo ritorno al nido è stata data da HELDMANN (1936 *b*), contrassegnando le ♀♀ dei nidi in autunno, e successivamente ripetuta da me. A fine agosto 1941 io contrassegnai tutte le ♀♀ nate nella piccola gabbia di allevamento e la apersi. Durante l'inverno nessuna delle contrassegnate vi svernò, ma nella seconda metà di marzo vidi comparire (presumibilmente dai tetti vicini) ben 10 ♀♀ contrassegnate, di cui 4 fondarono nuovi nidi nella gabbia.

Che un ritorno primaverile al vecchio nido abbia costantemente luogo è dimostrato altresì indirettamente dalla straordinaria frequenza con la quale, sia per *Polistes* che per *Polistula*, si osservano nuove fondazioni in stretta vicinanza dei vecchi nidi (fig. V). JANET pensa

che questo fatto sia in relazione alle condizioni *optimum* che si verificano in quei posti di nidificazione, condizioni che non mancherebbero di attirare ogni anno nuove regine. Ma questo non può spiegarci perchè le ♀♀ di *Polistes*, fra centinaia di tegoli eguali, scelgano proprio quello sotto il quale si trova o si trovava il nido da cui provengono, o perchè *Polistula* costruisca, in anni diversi, nidi ravvicinatissimi sotto le fascie di marcapiano, che evidentemente, per tutta la loro estensione, offrono alle fondatrici condizioni ambientali identiche.

Il periodo che va dal ritorno al vecchio nido fino alla fondazione è uno dei più interessanti, ma offre d'altra parte non piccole difficoltà

di osservazione. Per poter avere un quadro preciso dei fenomeni sarebbe necessario contrassegnare un grande numero di vespe e seguirne, ciò che è ancora più difficile, tutti i movimenti. Tuttavia le mie osservazioni in cattività, completate da altre frammentarie eseguite in natura, possono servire a stabilire alcuni fatti interessanti. Nella seguente esposizione mi riferisco esclusivamente a *Polistes gallicus*.

In questo periodo, come osservano HELDMANN (1936) e RAU (1941), le ♀♀ pernottano in comune dietro il nido materno o nelle sue vicinanze e, durante il giorno, svolazzano attorno al tegolo, scaldandosi al sole tepido di primavera. Ma già in questo momento è frequente osservare, come dice RAU, che le ♀♀ «meet and greet sister queens and even go so far as to indulge in mouth-to-mouth feeding of one another» (1941, p. 580). Dunque, già in questo periodo, si può osservare una alimentazione reciproca e, d'altra parte, una certa ostilità.

Ma gli incontri fra queste ♀♀ attorno al nido materno non sono tutti uguali. Per mezzo di contrassegni, che mi hanno permesso di distinguere gli individui, ho potuto accertare che ve ne sono di due sorta. Ecco: due individui si incontrano, si aggrediscono, si tempestano di colpi con le antenne e le zampe anteriori, ritti sulle posteriori e le medie, si allacciano e si mordono, infine rotolano sul pendio del tetto fino a terra, da dove si risolvono per inseguirsi con accanimento e riprendere eventualmente la lotta, oppure andarsene ciascuno per proprio conto: non c'è né vinto né vincitore. D'altra parte io osservo un altro tipo di ostilità che ha tutt'altra fine: due ♀♀ si incontrano, si tempestano di qualche colpo, ma ben presto una delle due (e sempre la stessa se l'incontro è ripetuto, come spesso avviene) reclina il capo, accosta al corpo le zampe e ripiega le antenne, si appiattisce al suolo e sopporta pazientemente (mi si passi il linguaggio antropomorfo) che l'altra continui, sebbene, sembra, con minore intensità, a tempestarla di colpi e soprattutto a morderle le guance, gli occhi, le antenne e le zampe. Ben presto anche la ♀ «attiva» cessa la sua azione e si scalda al sole accanto alla prima. È fra queste ♀♀ che, talvolta (come risultato?), può avvenire uno scambio di sostanze liquide ed è probabilmente a questo tipo di relazioni che si riferisce l'espressione «greet» (sal tarsi o complimentare) usata da RAU.

Dunque, da una parte grande ostilità, dall'altra ostilità di breve durata e, in ogni modo, unilaterale, seguita dagli atti che ho descritto. Poiché i vecchi nidi sono assai vicini (talvolta 20-30 cm. l'uno dall'altro, cioè in due file di tegoli adiacenti) e quindi molto frequenti, nei voli intorno al nido, saranno le occasioni di incontro fra individui appartenenti a diverse società, è verisimile pensare che proprio tali siano gli individui fra cui avvengono le lotte del primo tipo. Potremo

quindi ammettere che l'ostilità fra ♀♀ appartenenti a nidi diversi, che doveva essere sopita durante l'inverno, si riaccenda in primavera quando si fa imperioso il bisogno delle nuove fondazioni. Questa è naturalmente soltanto una ipotesi; per ora ci resta da sottolineare come fra le ♀♀ che si incontrano a primavera nei pressi dello stesso nido, siano o no sorelle o comunque appartenenti a quel nido, ve ne sono alcune che hanno sempre un atteggiamento attivo, altre sempre uno passivo. Dovendo più volte ricordare questo fatto nel corso della esposizione ho denominato «dominazione» il caratteristico comportamento della femmina «attiva»: è superfluo aggiungere che questo termine ha puro valore dimostrativo e non racchiude implicitamente una interpretazione finalistica ed antropomorfica.

Con lo studio delle ♀♀ in cattività ho potuto accertare altri fatti. Riporto qui un riassunto del diario dei primi giorni di osservazione.

Fin dal primo giorno, come già si è visto, le vespe immesse nella gabbia si sono orientate assai bene nel nuovo ambiente e si sono in gran parte radunate nell'intercapedine del tegolo 3. Nei giorni seguenti, con un bel sole, le vedo uscire spesso in esplorazione. I fatti principali del periodo dal 31 marzo al 9 aprile sono i seguenti:

— Due gruppi di vespe raccolti in natura su due diversi nidi (e quindi, probabilmente, contenenti ♀♀ provenienti da nidi diversi) si sono riuniti in un solo gruppo di pernottamento e vi dimorano per la maggior parte del tempo.

— La 11 e la 4 presentano una certa «fedeltà» di luogo al tegolo 3, di cui ambedue esplorano ripetutamente l'interno. A quanto posso vedere, non v'è nessuna ostilità fra queste due ♀♀.

— La 28 sembra legata ai tegoli 12 o 13.

— Un certo numero di ♀♀ si sono trasferite nelle pieghe della carta di giornale, che forma un ottimo rifugio per il pernottamento.

12 aprile. Dopo due giorni di tempo brutto sorprendo le prime fondazioni:

— Nel tegolo 2 la 36 fonda il nido I, verso le 10 antimeridiane. Alle 14,45 il nido ha già tre cellette ed io osservo la 36 che amplia le celle e vi depone due uova. Ma già dalla mattina un'altra ♀, la 14, sta vicina al nido I, senza costruirvi, ispeziona più volte le cellette, vi distrugge un uovo della 36, va sul tegolo 3, dove lotta con la 11, che la scaccia, ritorna al nido I ed a sua volta scaccia la 31 che si avvicina. Negli incontri fra la 35 e la 14, è quest'ultima che «domina» nel senso che ho detto or ora.

— Alle ore 10, nel tegolo 4, trovo già fondato il nido II, monolocale. La 9 e la 38 vi stanno vicine.

— Alle ore 14,45, nel tegolo 8, accanto al nido III, già triloculare, trovo quattro femmine, di cui due fuggono subito, mentre due altre, la 20 e la 7 rimangono vicine al nido.

— Nel tegolo 1, alla 29, che vi stazionava da diversi giorni, si è aggiunta la 35, che già mostra una certa fedeltà al luogo. Nelle lotte ripetute fra le 35 e la 29, la 35 « domina ».

13 aprile. Incomincio l'analisi del comportamento secondo STEINER. Ecco i dati percentuali di questo giorno, dal punto di vista sociale:

— Nido I:

	Attività sul nido	Riposo	Attiv. fuori; assenza	Costruz.	Deposiz.
N. 14	46,7 %	75,0 %	58,5 %	26,3 %	—
N. 36	53,3 %	25,0 %	41,5 %	73,7 %	100,0 %

Già da questo momento si osserva quindi che la 14 riposa più a lungo e costruisce meno, mentre il contrario è per la 36, che in questo periodo riposa poco, costruisce attivamente e, quello che più conta, depone. Non risulta dalla tabella che la 14 annienta le uova della 36 e, negli incontri, « domina ».

— Nido II: La 38 è sparita. Una nuova ♀, la 5, si è aggregata all'associazione. Il significato sociale della 5 è nullo o quasi, giacchè la sua presenza sul nido è estremamente saltuaria e rarissima la sua costruzione. Il computo individuale della attività della 9 in questo giorno dà:

	Attività sul nido	Riposo	Attiv. fuori; assenza	Costruz.	Deposiz.
N. 9	16,7 %	48,3 %	23,3 %	11,7 %	0

Quindi la 9, in questo giorno, costruisce assai attivamente.

— Nido III:

	Attività sul nido	Riposo	Attiv. fuori; assenza	Costruz.	Deposiz.
N. 20	90,0 %	73,8 %	33,9 %	—	100,0 %
N. 7	10,0 %	26,2 %	66,1 %	100,0 %	—

Anche in questo nido, a parte la ovideposizione, si ha una situazione corrispondente a quella del nido I: cioè è possibile distinguere subito una ♀ (la 20) che ha un riposo più alto dell'altra ed una costruzione minore.

Dal giorno 13 al 20 aprile non faccio osservazioni per il tempo brutto: il 20 la 14 incomincia a collaborare alla costruzione sull'I. La 9 è sola sul II e non costruisce affatto. La 20 si riposa sul III e non incomincia a costruirvi fino al 5 maggio.

L'ulteriore aggregazione della 11 all'I (28 aprile) e della 29 e 39 al II (24 aprile e 9 maggio) non modificano il comportamento della 14

e della 9: le neoaggregate hanno, rispetto a quest'ultima, un atteggiamento passivo.

A circa un mese di distanza da queste prime tre fondazioni, di cui la prima e la terza almeno mostrano una corrispondenza sufficiente, osservo la quarta fondazione della gabbia grande, che è ancora più significativa delle altre.

8 maggio. Fra le ore 12 e le 13, la 4 che è rimasta sinora sempre fedele al tegolo 3, vi fonda il nido IV, che per tutto il giorno rimane allo stato di peduncolo con appena un abbozzo di prima cella.

9 maggio. La 4 completa la prima cella e vi depone un uovo (fig. XV).

10 maggio. Due celle: due deposizioni osservate della 4, che è ancora sola.

12 maggio. Un uovo distrutto e sostituito.

13 maggio. Tre celle: tre uova. Ore 13: una nuova femmina, la 28, staziona dentro il tegolo 3; la 3 è assente. Alle ore 14,30 la 28 sale sul nido IV e vi si ferma in posizione di riposo.

14 maggio. Tempo brutto. La 4 è sempre assente. La 28 è in riposo sul nido IV.

15 maggio. Ore 8,30: la 28 è vicina al nido; la 4 ritorna ed ispeziona le celle. Ore 14,15: medesima situazione. La 28 vicina al nido vi sale di tanto in tanto, ispeziona e poi di nuovo riposa accanto.

16 maggio. Ore 13,40: la 28 riposa per 56' accanto al nido dentro il tegolo 3, mentre la 4 va e viene numerose volte e costruisce; indi la 28 ispeziona il nido, esce, ritorna dopo brevissima assenza, ispeziona il nido e, alle 14,47, distrugge un uovo nella cella 1; subito dopo ve ne depone uno proprio. A quattro minuti dalla deposizione, dopo una breve ispezione della cella utilizzata, esce, torna con materiale e costruisce una nuova cella. Ecco i dati del computo sociale in questo giorno:

— Nido IV:

	Attività sul nido	Riposo	Attiv. fuori; assenza	Costruz.	Deposiz.
N. 28	36,4 %	74,6 %	22,5 %	14,3 %	100,0 %
N. 4	63,6 %	25,4 %	77,5 %	85,7 %	—

Due giorni dopo sorprendo i primi incontri fra la 28 e la 4 e posso osservare che la 28 « domina ».

In conclusione le mie osservazioni dimostrano che, fino da uno stadio precocissimo della associazione, è possibile distinguere, sulla base del comportamento, una ♀ che si comporta in modo simile ad una regina che sia in presenza delle proprie operaie: essa infatti, nei primi

giorni, costruisce scarsamente o affatto, riposa molto sul nido o vicino al nido, depone. Per di più essa distrugge le uova delle compagne e, negli incontri con queste, « domina » nel senso che ho detto. L'altra o le altre femmine della associazione hanno in questo periodo, più o meno a seconda degli individui, l'atteggiamento delle fondatrici dei nidi monoginici: vale a dire, costruiscono attivamente, depongono anche con frequenza: riposano meno della prima ♀. L'ulteriore studio delle associazioni così stabilite dimostrerà che la prima femmina mantiene ed anzi rafforza il suo carattere di « regina », mentre le compagne assumono sempre di più un atteggiamento da operaie. Dovendo fin da ora denominare brevemente questi due tipi di ♀♀, e volendo deliberatamente evitare i termini di « regina » e di « operaia », che designano individui ben differenziati nel corso ulteriore della attività sociale, ho ripreso la nomenclatura già usata da HELDMANN, chiamando conduttrice la prima femmina, ausiliarie le altre. Osservo fino da ora però — ed avrò occasione di ritornare in seguito sulla questione — che queste denominazioni, improntate alla tradizione di una interpretazione antropomorfa del comportamento degli animali, non sono perfettamente congruenti, come ognuno, del resto, vorrà riconoscere che non lo è il termine di « regina ».

Per il nido I e IV ho accertato con sicurezza che le future ausiliarie (n. 36 e n. 4) sono le fondatrici del nido, mentre la 14 e la 28 (future conduttrici) si aggregano posteriormente alla fondazione. Per il nido III è molto probabile che la 20 non sia la fondatrice, poichè solo dopo quasi un mese la vedo iniziare lavori di costruzione. Per il nido II non posso affermare niente di sicuro.

Per quanto riguarda il comportamento della 35 e della 29, già ricordato, è chiaro che, in questo caso, una certa associazione preesiste alla fondazione, come già ebbi a segnalare in un precedente lavoro.

Caratteristico e molto significativo, in tema di comportamento iniziale, è il caso della ♀ 35, che già mostrava, da qualche tempo, come ho detto, un certo attaccamento al tegolo 1. Il giorno 22 aprile impianto nel tegolo 1, sopra un supporto mobile, un piccolo nido di 14 celle, vuoto (nido V), che era stato da me raccolto nella primavera del 1941 e la cui fondatrice era stata sacrificata: si trattava quindi di un nido dell'anno precedente. Per tutto il 22 e buona parte del 23 la 35 riposa, con la 29 e la 37, nella intercapedine del tegolo 1, ma alle ore 18 del 23 la trovo sopra il nido vecchio. Il 24 alle 14 un uovo è deposto in una cella centrale. Il 26 le uova sono due, sempre nelle celle centrali, e crescono, nei giorni successivi, fino al numero massimo di 6, senza contarne alcune distrutte dalla stessa 35 e sostituite. Il 19 maggio la 35 sparisce e, solo dopo quattro giorni, mi accorgo della sua morte. In

tutto questo tempo la 35 non ha costruito una sola volta, limitandosi, nei suoi periodi di dimora sul nido, alla ispezione delle celle ed alla deposizione. Nei confronti di altre ♀♀, cioè della stessa 29 (che il 24 aprile, dopo essersi già aggregata al nido II, fa una visita al nido V), la 35 si comporta come « attiva »: uguale è il suo atteggiamento verso le femmine stilopizzate, che stazionano spesso sul nido V. D'altra parte si deve notare che il suo attaccamento al nido non è molto forte, giacchè per più di una volta la sorprendo che riposa per lungo tempo nel tegolo 3, dove è già iniziata la costruzione del nido IV, senza peraltro parteciparvi; inoltre la sorprendo spesso mentre tenta di arrivare sul nido I, ingaggiando lotte furibonde con la 14.

Per quanto io sappia, una adozione di nidi vecchi è stata segnalata soltanto dal PECKHAM (1898) per *Polistes fuscus*, ma, stando alla descrizione degli AA., si trattava di nidi più grandi, di cui più femmine in associazione utilizzano, ciascuna per conto proprio, tre o quattro celle « wherein to start her colony » (1). Nel mio caso, dato lo stadio di sviluppo iniziale del nido, è chiaro che per la 35, femmina che ha nei riguardi di altre un atteggiamento attivo, l'adozione del V ha il medesimo significato della aggregazione della 14 e della 28 ai nidi I e II, cioè il significato di una usurpazione di un nido altrui sotto lo stimolo della ovideposizione.

V. — Le attività fondamentali nella associazione poliginica.

Le difficoltà dell'analisi del comportamento delle ♀♀ di una associazione poliginica sono, in un certo senso, maggiori di quelle che si possono incontrare nell'analisi del comportamento di un numero limitato di operaie. Difatti, mentre in questo caso ci si trova innanzi ad una associazione bene stabilita, in cui, per il forte attaccamento al nido dei singoli componenti, le attività sono chiaramente delimitabili le une dalle altre, nel nostro caso (soprattutto nel periodo iniziale della associazione) il comportamento delle femmine è estremamente variabile ed è intercalato da lunghi periodi di assenza dal nido, durante i quali, anche in cattività, è sempre più difficile classificare con precisione le attività compiute. Per questa ragione io non ho potuto adottare in

(1) Posso sbagliare, ma ho l'impressione che l'A. abbia preso per una utilizzazione di un nido vecchio, il fatto che le femmine a primavera, prima di fondare per proprio conto, stazionano qualche tempo sul nido materno, spesso ispezionando le celle. Tanto improbabile mi sembra questa utilizzazione in comune di un nido grande!

tutto e per tutto la classificazione delle attività proposta da STEINER nello studio della divisione di lavoro delle operaie (1932).

Le singole attività sono state riunite nei gruppi seguenti:

1°) Riposo sul nido (che comprende il riposo vero e proprio sulla faccia anteriore e posteriore del nido ed i movimenti di pulizia). In questo gruppo è altresì compreso il riposo nella immediata vicinanza del nido, che ha il medesimo significato, nei giorni in cui il nido è ancora molto piccolo.

2°) Attività sul nido (comprendente l'ispezione delle celle, l'elaborazione del materiale nutritivo, la nutrizione di larve, la cosiddetta « verniciatura », lo sventolamento ed altre minori attività).

3°) Attività fuori del nido e assenza (in cui è stato incluso anche l'apporto di nutrimento).

4°) Costruzione (che comprende il rafforzamento del peduncolo, l'impianto di nuove celle, l'ampliamento di celle preesistenti e altri lavori accessori).

5°) Deposizione di uova.

6°) Altre attività (fra cui, più importante di tutte in questo periodo, la cosiddetta « dominazione »).

Prima di passare alla esposizione del decorso di queste varie attività durante l'associazione poliginica, credo opportuno dare una precisa descrizione di ciascuna di esse.

1. - Riposo sul nido.

(figg. VI e VII).

La posizione di riposo nel gen. *Polistes* e i movimenti di pulizia, che sono compresi dal punto di vista statistico in questo gruppo, sono stati descritti accuratamente da WEYRAUCH (1928) per *Polistes dubius* Kohl e *Polistes opinabilis* Kohl: in *Polistes gallicus* sono perfettamente analoghi. Aggiungerò soltanto che la posizione in cui viene compiuto il riposo, specialmente quando il nido è sufficientemente grande, è diversa per la conduttrice e per le ausiliarie: infatti, la prima riposa prevalentemente sulla faccia anteriore del nido, le altre sulla faccia posteriore. Tutti gli individui trascorrono in riposo o in movimenti di pulizia la maggior parte del tempo di osservazione (dal 27,3 % al 73,5 % secondo i vari individui). La du-

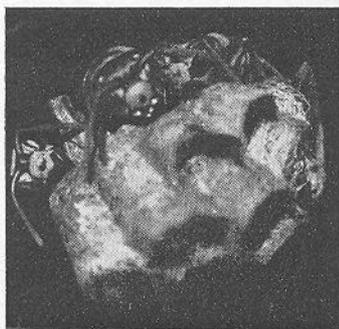


FIG. VI.

Nido triginico di *Polistes gallicus*
(L.): le ♀♀ in riposo (× 3 ca.)

rata delle singole fasi di riposo può essere lunghissima anche in periodi di piena attività, specialmente per la conduttrice: talvolta, per tutta

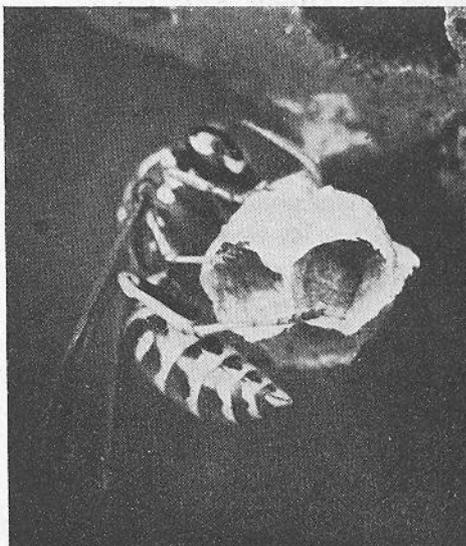


FIG. VII.

Nido inizialmente monoginico di *Polistes gallicus* (L.); la fondatrice in riposo ($\times 3$ ca.).

la durata della osservazione, la conduttrice non fa altro che riposare o pulirsi con brevissimi intervalli d'ispezione alle celle, mentre la compagna o le compagne escono più volte.

2. - Attività sul nido.

Comprende, oltre le attività che abbiamo già visto e che sono state separatamente computate, anche la costituzione delle riserve zuccherine e la loro utilizzazione. Dal punto di vista statistico però, queste due attività sono state comprese nell'ispezione, giacchè, durante le osservazioni, con così scarso tempo residuo tra l'una e l'altra, è molto difficile poter distinguere se all'ispezione della

cella segue anche un immagazzinamento od una utilizzazione di miele. Del resto questa aggiunta porta una alterazione minima dei valori della ispezione.

A) ISPEZIONE DELLE CELLE. - L'ispezione delle celle («Zellbesuchen» di STEINER) costituisce, nella associazione poliginica, la maggior parte della attività sul nido ed anche una buona aliquota della attività totale (circa dal 10 % al 25 % nei vari individui). Consiste in una rapida e spesso ripetuta immersione nelle celle del capo e della porzione anteriore del torace, seguita da un rapidissimo battere delle antenne contro le pareti della cella (ciò è visibile in corrispondenza delle celle più esterne, che sono spesso incomplete). Il suo vario significato è generalmente rivelato dalla azione che le succede prima o poi. Ecco i principali momenti in cui si può avere una ispezione delle celle:

1°) Sotto l'influenza di uno stimolo alla costruzione o in conseguenza della costruzione: *a*) prima di uscire per la raccolta di materiale costruttivo; *b*) al ritorno sul nido con il materiale costruttivo, cioè al momento della scelta del punto in cui deve essere adoperato (v. STEINER, pag. 106, 142); *c*) durante la costruzione, quasi per con-

trollare, come si esprimono alcuni, le dimensioni della cella in costruzione; *d*) dopo la costruzione.

2°) Sotto l'influenza di uno stimolo alla deposizione, precede ed è intercalata ai movimenti caratteristici che, in certo modo, preparano l'ovideposizione.

3°) Sotto l'influenza di uno stimolo alla oofagia, specialmente da parte della conduttrice, che talvolta sembra ricercare le uova delle compagne.

4°) Sotto l'influenza di uno stimolo alla nutrizione delle larve o comunque a scambi nutritivi con le larve: *a*) probabilmente prima dell'uscita alla ricerca di materiale nutritivo; *b*) al ritorno sul nido, dopo l'elaborazione di questo materiale, prima di dedicarsi alla nutrizione; *c*) durante la nutrizione, intercalata fra l'imbeccata di due larve diverse; *d*) sotto l'influenza di uno stimolo a scambi trofallattici; *e*) in rapporto alla formazione ed alla utilizzazione delle riserve zuccherine. Spesso l'ispezione compiuta sotto l'influenza di stimoli alla nutrizione, specialmente se con materiale solido, è accompagnata da un rapidissimo « scodincolamento » dell'addome, che ricorda molto lo « schwänzeln » descritto da VON FRISCH nelle Api raccoglitrice di polline.

Dal punto di vista statistico non si è naturalmente potuto tener conto di questi diversi significati. L'ispezione delle celle costituisce l'attività base delle azioni sul nido, quella che, insieme col riposo, colma i vuoti fra l'una e l'altra di queste singole azioni.

STEINER (1932) non la computa a parte ma, io credo, insieme con la nutrizione. Ora ciò può essere giustificato per una società in cui siano già nate le larve ed in cui, pertanto, la maggior parte delle visite alle celle, ha un significato in rapporto alla nutrizione, ma è certamente inesatto per il periodo da me studiato, durante buona parte del quale le larve non sono ancora nate.

B) ELABORAZIONE DEL MATERIALE NUTRITIVO (figg. VIII). — Può avvenire in piccola parte fuori del nido ed allora viene computata dal punto di vista statistico nel gruppo seguente; in massima parte avviene sul nido stesso. La posizione ed i movimenti sono press'a poco i medesimi. L'individuo, con le antenne reclinate, è posato sulle zampe posteriori e medie, mentre le anteriori sorreggono dal di sotto il cibo, che è afferrato dalle mandibole, e gli imprimono un movimento dal dietro in avanti e dal basso in alto. Il bolo di materiale nutritivo viene quindi a subire una continua rotazione e masticazione, in grazia della quale la sua forma si avvicina sempre di più alla sferoidale ed il suo aspetto si fa sempre più omogeneo. Più volte, seguendo una intera elaborazione, che è sempre accompagnata da abbondante insalivazione, si constata una evidente diminuzione della

massa del nutrimento, il che corrisponde evidentemente ad una sua parziale ingestione. Talvolta, alla fine della elaborazione, il materiale è completamente ingerito. In questo caso, dopo una breve fase di

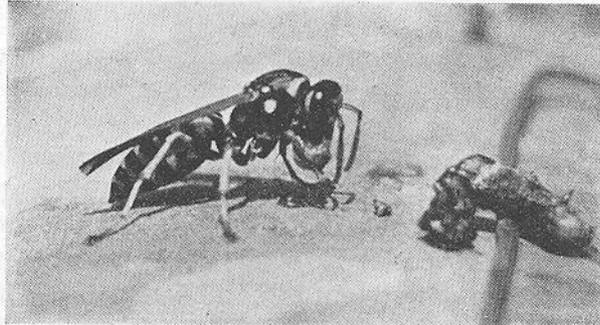


FIG. VIII.

Polistes gallicus (L.): elaborazione del nutrimento solido ($\times 2$ ca.).

intensa pulizia (soprattutto passaggio dei tarsi anteriori tra le mandibole e pulizia delle antenne), l'individuo procede, come quelli che portano ancora materiale ben visibile tra le mandibole, ad una prolun-

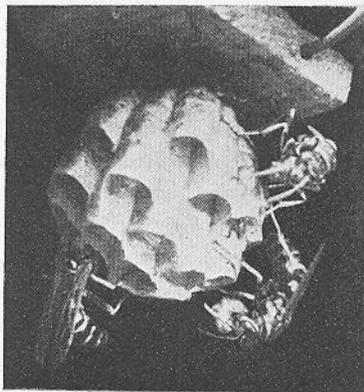


FIG. IX.

Polistes gallicus (L.): nutrizione ed elaborazione del nutrimento (appena ingrand.).

gata immersione del capo nelle celle abitate da larve. Questa immersione non può esser interpretata altro che come un atto di nutrizione. La durata della elaborazione del nutrimento è varia: talvolta breve, non dura più di due minuti; talaltra si protrae per tre, quattro, cinque osservazioni successive (10 minuti).

C) NUTRIZIONE DELLE LARVE (fig. IX).

— Per il computo statistico la distinzione fra l'ispezione delle celle e la nutrizione delle larve è basata, da una parte, sulla durata della immersione del capo nella cella (brevissima o breve per l'ispezione, molto più lunga per la nutrizione), dall'altra sulla precisa conoscenza del contenuto delle celle e della data di schiusa delle larve, acquisita mediante i controlli

giornalieri. È evidente che, dal punto di vista statistico, il tempo impiegato negli scambi trofallassici viene ad essere computato insieme a quello della nutrizione, essendo impossibile una distinzione dall'esterno. Dopo l'ispezione, la nutrizione delle larve costituisce la maggior parte

della attività sul nido: salvo l'anormale comportamento della ♀ 7, essa rappresenta dal 4,2 % al 9,3 % della attività totale.

Visto dall'esterno, l'atto della nutrizione delle larve consiste in una immersione nelle celle del capo e della porzione anteriore del torace, più o meno profonda, a seconda dello stato di sviluppo della larva od anche della profondità delle celle (fig. IX). Spesso l'atto nutritivo è accompagnato da « scodincolamento ».

Non è facile poter dire quali siano con precisione il comportamento della ♀ nutrice e della larva durante l'imbeccata, giacchè queste azioni si svolgono quasi completamente al riparo dagli occhi curiosi dell'osservatore ⁽¹⁾.

GRANDI ha scoperto (1934) la particolare costituzione morfologica della sporgenza ventrale del secondo urite che si osserva nelle larve dei Vespidi, ed ha illustrato il suo significato dimostrando che essa funziona da piatto per il cibo (che egli ha chiamato trofopade). Se si stuzzica « l'apparato boccale delle larve che attendono l'imbeccata si vede che esse, dopo avere aperte e chiuse ripetutamente le mandibole, piegano la testa ventralmente e cercano con insistenza sulla prominenza ventrale del secondo urite » (GRANDI, 1935, pp. 30-31). Nei Polistini (larva di *Polistes foederatus* Kohl) invece è la regione del primo urite che sporge all'infuori ventralmente a mo' di gobba bipartita, costituendo un accenno appena visibile di trofotilace ⁽²⁾ (GRANDI, 1935, p. 10). Ora è possibile che questa sporgenza abbia una funzione analoga al trofopade dei Vespini? Secondo una comunicazione orale del Prof. GRANDI, tale possibilità è resa del tutto improbabile, più che dalla modesta entità di questo trofotilace rudimentale, dalla costituzione stessa del capo del Polistini. A differenza dei Vespini, nelle larve di *Polistes* il labbro inferiore si presenta molto sviluppato nella sua parte posteriore (postlabio) in modo da sporgere notevolmente sulla regione ventrale del torace (GRANDI, 1935, p. 14). Ora questo ampio sviluppo ventrale del labbro inferiore sembra dover necessariamente costituire un impedimento al ripiegamento ventrale del capo e quindi alla utilizzazione del trofotilace come piatto per il cibo. Dietro suggerimento del Prof. GRANDI ho compiuto qualche semplice esperimento per dirimere questo problema.

Ho provato ad alimentare larve di *Polistes gallicus* di uno dei miei

⁽¹⁾ L'accorgimento usato da WEYRAUCH (1928) di dividere il nido in modo da applicare al vetro tutta una fila di celle, non può essere usato nel nostro caso, in cui non sono comparse le operaie, giacchè le ♀♀ associate abbandonano con grande facilità i nidi manomessi.

⁽²⁾ Secondo l'espressione usata da WHEELER per le larve di alcune Formiche.

nidi, con piccoli pezzi di larve di Lepidotteri maciullate, e con blocchetti di miele solidificato dello spessore di uno o due mm. Porgendo questo materiale alla larva con delle fini pinzette si osserva che la larva lo afferra con le mandibole ed incomincia la masticazione e la deglutizione, con la bocca sempre rivolta verso l'apertura della cella senza mai cercare di volgere ventralmente il capo. Se poi si abbandona il materiale o, meglio, si spinge a contatto della sporgenza del primo urite si può constatare che la larva, nonostante i suoi sforzi, è nella impossibilità assoluta di afferrarlo. Vari pezzetti di miele solido di grandezza determinata sono stati ritrovati dopo qualche giorno intatti e press'a poco nella stessa posizione nella quale li avevo deposti. Se questo naturalmente non ci rende ancora conto della speciale costituzione del capo delle larve dei Polistini in confronto di quello dei Vespini, ci può tuttavia confermare nella suddetta opinione che l'accento di trofotilace delle prime non può in alcun modo servire da piatto per il cibo.

Dal punto di vista delle modalità della somministrazione e delle qualità del cibo somministrato, ho distinto diversi tipi di nutrizione:

1°) Nutrizione con materiale solido non ingurgitato, sempre di origine animale (generalmente pezzi di larve di Lepidotteri o altri Insetti opportunamente masticati e insalivati).

2°) Nutrizione con materiale liquido rigurgitato e cioè:

a) con liquidi zuccherini raccolti immediatamente prima o, più spesso, provenienti dalla utilizzazione delle riserve immagazzinate in alcune celle;

b) con succhi di insetti masticati, nel caso che il materiale nutritivo sia stato, durante la elaborazione, completamente ingerito;

c) con succhi di uova dello stesso nido, distrutte e ingerite (v. oofagia).

Vedremo in seguito come sia possibile stabilire una correlazione fra la frequenza di questi diversi tipi di nutrizione e l'età delle larve.

D) VERNICIATURA. — V. SIEBOLD è stato il primo ad osservare « dass die *Polistes*-Wespen bedacht sind, die äussere Fläche ihrer Wabe mit einer Art Firniss zu überziehen, welcher geeignet ist, der ersten Einwirkung von Regen und Feuchtigkeit Widerstand zu liesten ». A questa attività, che possiamo chiamare verniciatura, riprendendo il termine di V. SIEBOLD, i nidi delle vespe abitati devono la loro lucentezza nelle parti esterne. Viene cosparsa di questa vernice non solo la superficie esterna del nido (faccia posteriore, esterno delle celle periferiche), ma anche, come ho visto più volte, quella porzione della superficie interna delle medesime celle periferiche che è posta in vicinanza della apertura della cella e che guarda verso la periferia. Anche il pedun-

colo viene accuratamente verniciato. L'azione è preceduta da una sorta di ispezione per mezzo delle antenne, che si vedono battere rapidamente un punto del favo, quindi da una estroffessione della ligula e dei lobi delle mascelle, che vengono applicati contro la superficie da verniciare, mentre le mandibole sono largamente aperte. Indi s'inizia un movimento ritmico in senso latero-laterale; senza sollevare il capo l'individuo passa ben presto a verniciare un punto immediatamente adiacente. Ho visto protrarsi questa azione, anche per 4-5 osservazioni consecutive (8-10 minuti); tuttavia essa è assai rara e perciò riveste, dal punto di vista statistico, un significato molto modesto. Da quali ghiandole provenga il secreto che forma tale vernice non è ancora possibile dire: HESELHAUS (1922), che ha studiato l'apparato ghiandola cefalico di *Polistes*, ritiene che le ghiandole mandibolari siano « ghiandole della costruzione »; può darsi quindi ch'esse intervengano anche in questa attività.

E) ALTRE ATTIVITÀ MINORI sono la difesa del nido, specialmente esplicata dalla fondatrice, la costituzione di riserve zuccherine, lo sventolamento. A proposito della prima osserverò come la conduttrice, che è la femmina che rimane più a lungo sul nido, si scagli spesso contro individui estranei che si vengano a trovare (per caso o no) nelle vicinanze del nido. In generale l'aggressività verso l'osservatore è piccola tanto da parte della conduttrice quanto delle ausiliarie. Non ricordo di essere stato aggredito una sola volta dalle ♀♀ della associazione poliginica in più di tre mesi di osservazioni: le ♀♀ si limitavano ad assumere, specialmente all'inizio di ogni osservazione, la tipica posizione di minaccia. Le operaie invece, passato il periodo giovanile, si mostrano molto più aggressive.

Il decorso nel tempo e l'intensità dell'accumulo di riserve zuccherine saranno trattati a suo tempo. Qui mi limito a dire che l'immagazzinamento di miele (nel mio allevamento si trattava proprio di miele d'api) avviene previa ingurgitazione e rigurgitazione nelle cellette. È probabile altresì che, durante l'ingestione, il miele subisca qualche trasformazione chimica. La posizione delle gocce nelle celle (come la possibilità che le larve se ne nutrano direttamente) è stata osservata da molti; in certi casi ho osservato fino a cinque gocce separate nella medesima cella, che talvolta si fondono tra loro nei giorni seguenti, lasciando solo un piccolo spazio intorno all'uovo od alla giovane larva.

Circa lo sventolamento non posso dire altro che, data la stagione non eccessivamente calda, si è verificato ben poche volte: quindi non ho potuto osservare se esista, da questo punto di vista, una divisione di lavoro fra la conduttrice e le ausiliarie.

3. - Attività fuori del nido e assenza.

Dal punto di vista statistico il significato di questo gruppo di attività, da me adottato, è assai diverso da quello denominato « Felddienst » da STEINER (1932). Per precisare, il « Felddienst » è solo una parte del gruppo adottato da me e corrisponde esattamente a quello che io ho chiamato « apporto di nutrimento ». Ho voluto tener conto separatamente non solo della assenza dal nido, ma anche, nei limiti che mi erano permessi dal tempo che avevo a disposizione tra l'una e l'altra osservazione sui nidi, delle attività esplicate durante questa assenza. Dal punto di vista del computo statistico, quindi, la ripartizione di questo gruppo di attività è la seguente:

Gruppo: Attività fuori del nido e assenza	Riposo fuori del nido	{ a) riposo fuori del nido. b) assenza <i>sensu stricto</i> (frase paradigma: « non so dove sia »).
	Attività fuori dal nido	{ c) assenza per la costruzione e la raccolta di acqua. d) assenza per la raccolta di liquidi zuccherini. e) assenza per la raccolta di cibo animale.
	Apporto di nutrimento	{ f) liquido. g) solido.

L'interesse di un computo separato delle attività esplicate fuori del nido non ha tanto interesse in sé e per sé (in quanto che l'intensità di queste azioni, sia pure indirettamente, è rivelata, per *c*), dalla costruzione e dall'apporto di acqua, per *d*) ed *e*), dall'apporto di nutrimento), quanto per il fatto ch'esso ci permette di ricavare approssimativamente i valori della assenza *sensu stricto*. Questo tipo di assenza che noi possiamo, con molta approssimazione al vero, riunire alla prima suddivisione come riposo fuori del nido, non corrisponde, come le assenze di cui a *c*), *d*), *e*), ad un'attività in relazione alla vita sociale, ma piuttosto a stati fisiologici individuali, che non sono, almeno apparentemente, in relazione con quella (come, ad esempio, lo scarso attaccamento iniziale al nido, i fenomeni d'invecchiamento, ecc.) ed anche, in parte, a condizioni meteorologiche sfavorevoli. È noto, ad esempio, a proposito di queste ultime condizioni, come le stesse fondatrici e regine dei nidi monoginici, sorprese da condizioni meteorologiche sfavorevoli al di fuori del nido, possano cercare riparo senza tornarvi e rimanere quindi assenti anche per più giorni. È questa anzi una delle cause della distruzione dei nidi in tale periodo, giacchè i favi senza abitanti adulti vengono più facilmente attaccati dalle formiche.

Vedremo quale sia il decorso approssimativo di questi due tipi fondamentali di assenza (con e senza risultato sociale) durante l'associazione poliginica. Per ora aggiungerò che il riposo fuori del nido, può avvenire nelle immediate vicinanze del nido ed allora, come si è detto, viene computato come riposo sul nido, ovvero a distanza più o meno grande dal nido stesso, sulle piante o sui sostegni della gabbia: è generalmente accompagnato da una accurata pulizia. Della raccolta per la costruzione preferisco dire nel paragrafo relativo alla costruzione.

La raccolta di liquidi zuccherini si compiva, nel mio allevamento, in condizioni anormali, giacchè io offrivo ai miei soggetti miele di api in bacinelle. Essi peraltro ne approfittavano abbondantemente, come dimostra il decorso dell'accumulo di riserve.

La raccolta di cibo animale veniva compiuta in apposite grandi bacinelle che io avevo disposto in due posti diversi. Le vespe visitavano indifferentemente l'una e l'altra. Il cibo offerto consisteva prevalentemente in larve di Lepidotteri, soprattutto di *Pieris brassicae* L., *Batrachra brassicae* (L.) ed altri Lepidotteri del cavolo. Per qualche tempo ho somministrato anche Bachi da seta di un allevamento affetto da malattie, senza inconvenienti di sorta. Le larve di Tentredinidi delle Rose vengono sempre rifiutate, mentre sono accettati pezzi di Insetti vari, come Grillotalpe, Ditteri, ecc. Ho tentato invano di fare accettare *Helix* spezzettate ed altre carni animali (in questo i *Polistes* si allontanano quindi dal gen. *Vespa* che sembra più largamente onnivoro). Le larve vengono generalmente addentate sul dorso, con immediata fuoriuscita dei visceri. Le larve grosse sono sempre elaborate sul posto, quelle piccole invece vengono talvolta trasportate intere su oggetti vicini (specialmente i rami degli arbusti). Una prima elaborazione fuori del nido consiste nella scelta del materiale fuoriuscito dalla ferita e che è costituito soprattutto da corpo grasso. Anche per le larve piccole, conformemente alle osservazioni di SCHMITT, ho osservato che l'intestino con il suo contenuto viene sempre scartato. L'ulteriore elaborazione del materiale raccolto può continuare tanto fuori del nido quanto, più spesso, nel nido, da parte dello stesso individuo raccoglitore o di altri.

Globalmente considerato, il gruppo di attività fuori del nido e assenza, se si eccettua il comportamento anormale della ♀ 7, in cui rappresenta il 69,7 %, costituisce dal 2,0 % al 27,8 % della attività totale individuale, secondo i vari individui.

4. — Costruzione.

Il vero e proprio lavoro di costruzione consiste in tre diverse attività, di cui l'ultima è di gran lunga più frequente delle altre e cioè: la costruzione ed il rafforzamento del peduncolo, l'impianto di nuove celle, l'ampliamento di celle preesistenti. Queste tre attività sono state bensì tenute distinte nelle osservazioni, ma, nella ulteriore trattazione, verranno computate insieme, in attesa di una migliore utilizzazione di questi dati, per ora prematura. A tutte e tre queste attività precede la scelta e la raccolta di materiale, statisticamente computata nel gruppo precedente e qui trattata dal punto di vista descrittivo. Sempre da quest'ultimo punto di vista conviene aggiungere qui la descrizione dei primi atti costruttivi e cioè della fondazione del nido e dei suoi stadi iniziali.

La costruzione rappresenta, a seconda degli individui, dal 2,0 % al 6,7 % della attività totale individuale.

A) SCELTA E RACCOLTA DEL MATERIALE (fig. X). — Di tutti i materiali che io ho messo a disposizione dei miei soggetti (vari pezzi di legname esposto da lungo tempo alle intemperie, legno fresco non verniciato, legno marcio, arbusti secchi di varia specie, arbusti vivi, come *Cistus* ed *Erica*, ecc., carta di giornale, vecchi nidi di *Polistes* e *Polistula*, trucioli di legno fresco, segatura, cortecce varie di alberi, liscie o scabrose), sono stati utilizzati in ordine di preferenza:

- gli arbusti secchi a corteccia liscia;
- il legno vecchio e grigio, esposto da lungo tempo alle intemperie;
- la carta di giornale (assai raramente).

In nessun caso ho osservato una utilizzazione dei nidi vecchi, che pure erano distribuiti in numero rilevante, sia sotto i tegoli, sia allo scoperto. Ciò è in contrasto con il comportamento di *Vespa*, che, secondo WEYRAUCH (1937) ed altri, utilizza anche il materiale dei vecchi nidi. Anche il legno fresco⁽¹⁾, gli arbusti verdi e quelli legnosi dalla corteccia scabra, non vengono mai utilizzati. I miei soggetti mostravano invece una spiccata preferenza per i rami secchi di una infiorescenza di *Agave*.

A conferma di quanto osserva RAU (1931 c, p. 690), ho potuto accertare che, nella maggioranza dei casi, la preparazione alla raccolta di materiale costruttivo consiste in una raccolta di acqua, con cui viene inumidita la polpa del legno da raccogliere.

⁽¹⁾ Soltanto verso la fine delle mie osservazioni, in giugno, ho visto le operaie raccogliere sui sostegni della gabbia, che erano di legno fresco e bianco per quanto esposto alle intemperie da tre mesi circa.

L'individuo raccoglitore, arrivato sul substrato adatto, si aggrappa fortemente con le zampe divaricate; indi, indietreggiando e contemporaneamente inumidendo il substrato (in modo che vi lascia una traccia visibile), esso morde e strappa con le mandibole fibre e particelle di legno, che vengono ad essere trattenute fra la faccia posteriore delle mandibole e le mascelle. L'operazione viene compiuta con movimenti latero-laterali del capo, e si ripete diverse volte, talvolta (ma non sempre) con l'asportazione di nuovo materiale dalla traccia umida già percorsa, finchè una certa quantità non è stata raggiunta. Allora s'inizia l'elaborazione: il materiale, conglobato in una pallottola (di colore diverso a seconda della provenienza) viene sostenuto, come il bolo alimentare, dalle zampe anteriori e lungamente masticato (per 1 o 2 minuti). L'elaborazione può aver luogo sia sul posto della raccolta, sia a poca distanza dal nido, sia, infine, più raramente, sul nido stesso. Qualche volta il materiale, troppo a lungo masticato, viene lasciato cadere e non più ripreso: ho osservato che ciò accadeva specialmente quando le vespe avevano raccolto materiale da un pezzo di legno molto vecchio e scuro, esposto alle intemperie da non meno di 40 anni. Riguardo alla quantità del materiale raccolto si osserva che le ausiliarie ne raccolgono in quantità maggiore della conduttrice.

È anche possibile osservare una certa diversità di comportamento fra *Polistes gallicus* e *Polistula Bischoffi*: difatti tutte le ♀♀ di *Polistula* hanno sempre raccolto sugli arbusti secchi, mai sul legno o sulla carta.

I singoli individui mostrano pure una certa preferenza per un materiale determinato e, soprattutto, per un certo luogo di raccolta: anche dopo lunghi intervalli di tempo sfavorevole li vedo ritornare generalmente al medesimo posto di raccolta.

B) FONDAZIONE DEL NIDO E STADI INIZIALI (figg. XI-XIII). — La fondazione è preceduta da una accurata e ripetuta esplorazione. Si può constatare che la ♀ indugia qualche giorno nel luogo prescelto, prima di decidersi: entra dentro il riparo, esplora, riesce, si scalda al sole e si pulisce, per rientrare di lì a poco e procedere ad una nuova ispezione. Queste manovre vengono ripetute parecchie volte nelle ore di attività ed intercalate con voli di orientamento nei dintorni del riparo scelto. Finalmente la ♀ ritorna da uno dei voli con il materiale di costruzione e



FIG. X.

Polistes gallicus (L.): raccolta di materiale sul legno (si noti la traccia umida) (grand. nat.).

lo elabora accuratamente; non è detto però che proceda subito alla fondazione: assai spesso ho visto che il materiale, dopo esser stato accuratamente masticato, viene abbandonato; a ciò fa seguito generalmente una accurata pulizia. Altre volte la ♀ costruisce un peduncolo; poi, ritornando con nuovo materiale, non lo continua, ma ne costruisce un altro accanto. La ♀ 2 della gabbia piccola ha così costruito successivamente tre peduncoli uno accanto all'altro, prima di decidersi a continuarne uno definitivamente; la ♀ 8 della stessa gabbia ne ha costruiti due. Infine può avvenire che dopo aver costruito uno o più peduncoli, la ♀ si aggrega ad un altro nido più avanzato nello svi-

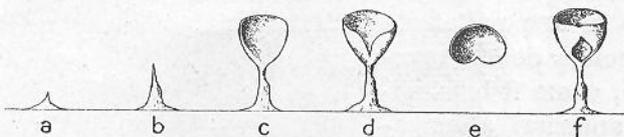


FIG. XI.

Polistes gallicus (L.): schema degli stadi iniziali del nido ($\times 2$ ca.).

luppo, che sia posto in vicinanza: così è avvenuto per la ♀ 7 della gabbia piccola e per altre ♀♀ durante le osservazioni del 1941.

Secondo quanto mi consta nessuno ha descritto sinora gli stadi iniziali del nido dei Polistini: tutti gli AA. anzi affermano di aver trovato il nido già allo stadio di 2 o più celle. La mia descrizione si riferisce tanto a *Polistes gallicus* quanto a *Polistula Bischoffi*, in cui il processo si svolge in modo identico.

WEYRAUCH (1939) distingue nel peduncolo una parte stiliforme, una espansione prossimale, aderente alla superficie posteriore del favo, ed una distale, aderente al substrato. La preparazione di quest'ultima, con cui s'inizia la fondazione, consiste in una compressione e distensione del materiale costruttivo nel punto scelto, in modo da formare una sorta di piccola piattaforma dal contorno irregolare, che alla fine del primo atto costruttivo ha i margini sfrangiati ed è già provvista al centro di una piccola punta rilevata (abbozzo dello stilo (fig. XI a). Lo spessore di questa espansione diminuisce gradatamente dal centro rilevato alla periferia, dove è minimo.

Con il secondo atto costruttivo la ♀ fondatrice si preoccupa soprattutto di innalzare lo stilo, che viene così a costituire un abbozzo di vero e proprio peduncolo (fig. XI b), pur ritornando, durante questo atto, a rinforzare ed allargare la piattaforma distale.

Col terzo atto costruttivo appare già l'abbozzo della prima cella. Questa si presenta dapprima come una espansione terminale del peduncolo in forma di ventaglio o, meglio, di cucchiaio, troncato trasversalmente a metà della sua espansione e coi margini arrotondati e lateralmente appena rialzati (fig. XI c).

Con il quarto atto costruttivo viene aggiunto materiale ai margini laterali della espansione a cucchiaio in modo che essi vengono ad incontrarsi lungo una linea mediana, dalla parte opposta della primitiva espansione, e situata nello stesso piano del peduncolo. Ne consegue che, ad un certo punto, non essendo ancora completa la saldatura dei margini laterali, si scorge lungo questa linea una incisione più o meno profonda di quello che sarà il futuro orlo della prima cella (fig. XI *d*).

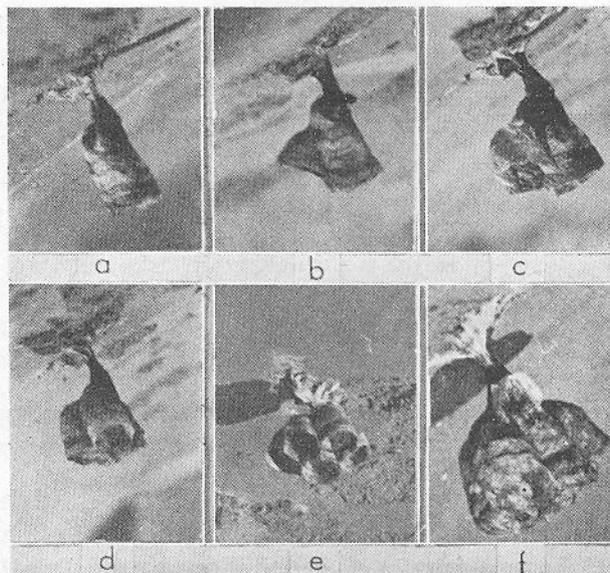


FIG. XII.

Polistes gallicus (L.): stadi iniziali del nido II da 1 a 6 celle ($\times 2$ ca.).

A questo punto, in pianta, il contorno della cella ha un aspetto cordiforme (fig. XI *e*). Talvolta avviene che l'aggiunta di materiale ai margini laterali della espansione è più rapida in prossimità dell'orlo distale che non inferiormente (in vicinanza dell'attacco al peduncolo): allora i margini laterali vengono ad incontrarsi in alto lasciando sul fondo della cella un foro (fig. XI *f*) che poi viene otturato dal di fuori, negli ulteriori rafforzamenti del peduncolo. Non è difficile trovare in natura nidi a poche celle già provvisti di uova, con un foro nel fondo di quella centrale. Ciò dimostra che questa evenienza è assai frequente.

Con gli ulteriori atti costruttivi l'incisione del margine viene colmata e la cella ampliata fino a raggiungere una altezza di 3-4 mm. dalla base od anche più (fino a 9 mm. nel nido II della gabbia grande) (fig. XII *a*). Il contorno della cella è sempre rotondeggiante; la forma

esagonale, come osservò per primo MARCHAL, le deriva dalla mutua compressione con le celle adiacenti. Come mostra bene la fig. XII *a* la prima cella è sempre eccentrica rispetto al peduncolo; ed il modo di costruzione ci rende perfettamente conto di questa eccentricità. Un solo piano di simmetria si può quindi tracciare attraverso la prima cella ed è quello in cui giace l'asse del peduncolo e, dalla parte opposta, la linea lungo la quale è avvenuta la fusione dei margini della primitiva espansione a cucchiaio.

Come ho già osservato, l'evenienza più frequente, anche per i nidi di *Polistes* (PARDI, 1942), è che lo stilo sia impiantato su una superficie non perfettamente orizzontale, ma più o meno obliqua. Ora, se il substrato è orizzontale, le posizioni della prima cella sono equivalenti,

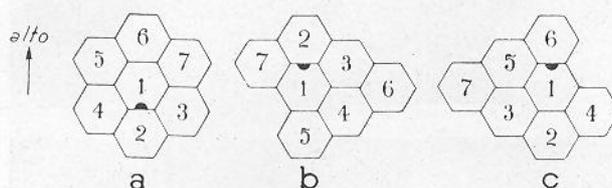


FIG. XIII.

Polistes gallicus (L.) e *Polistula Bischoffi* Weyrauch: stadi iniziali del nido (il semicerchio nero indica la posizione del peduncolo: spiegazione nel testo).

ma non lo sono certamente nel caso che il substrato sia obliquo o verticale. Si tratta pertanto di stabilire quali sono le preferenze costruttive rispetto al fattore gravità e di stabilire altresì, data l'eccentricità della prima cella, quale è la posizione preferita della seconda, anche se il substrato è orizzontale. Disgraziatamente non è facile poter sorprendere fondazioni in grande numero; ma qualche osservazione è pur possibile trarre dalle 8 fondazioni da me sorprese quest'anno ed, anche in parte, da altre 7 osservate nel 1941. Eccole:

1°) In tutti i nidi impiantati su di un substrato verticale od obliquo (13) il piano di simmetria bilaterale della prima cella è verticale (fig. XIII): ciò è connesso evidentemente con un vantaggio di resistenza e di stabilità.

2°) In 4 dei nidi potuti osservare a questo proposito (6) la concavità della espansione a cucchiaio è rivolta verso l'alto (fig. XIII *a*); in due verso il basso (fig. XIII *b*). Queste cifre sono evidentemente troppo piccole per poter stabilire che la prima posizione è la preferita.

La posizione della seconda cella può essere considerata in relazione al fattore gravità nei nidi impiantati su di un substrato verticale od obliquo, in relazione alla eccentricità della prima anche nei nidi impiantati su un substrato orizzontale.

3°) In 13 nidi impiantati su di un substrato verticale od obliquo, 10 hanno la seconda cella diritta al di sotto della prima (fig. XIII *a, c*), 3 diritta al di sopra (fig. XIII *b*). In nessun caso la cella occupa le altre quattro posizioni possibili, il che realizza ancora, evidentemente, un vantaggio di resistenza e di stabilità.

4°) Su 8 nidi comunque impiantati, che ho potuto osservare a questo riguardo, 7 hanno la seconda cella dalla parte del peduncolo (fig. XIII *a*), 1 solo dalla parte opposta (figg. XII *b* e XIII *c*).

5°) La seconda cella viene generalmente impiantata a prima cella finita; in due casi, però, ho osservato un abbozzo di seconda cella, quando la prima era ancora allo stadio di cucchiaino.

6°) Le celle 3 e 4 vengono generalmente disposte, una da una parte ed una dall'altra, nei due angoli diedri formati dalle prime due (fig. XIII *a*): in un caso soltanto ho osservato una disposizione differente (fig. XIII *b*). Lo stadio di tetrade orientato come nella fig. XIII *a* è comunissimo: in questi nidi, di solito, le celle 5, 6 e 7 vengono generalmente disposte al di sopra della triade 3-1-4 (o 4-1-3), cioè dalla parte opposta alla cella 2. La cella 3 e tutte le altre seguenti vengono sempre impiantate nell'angolo diedro formato da due celle preesistenti ed adiacenti. Solo alla costruzione della cella 7 la ♀ può trovarsi di fronte ad un nuovo problema costruttivo: infatti 6, data la regola precedente, è il numero minimo di celle perchè, oltre ad angoli diedri fra due celle adiacenti, possa realizzarsi la presenza di un incavo a sezione trapezoidale fra tre celle (fig. XIII *c*).

FREISLING (1939), riferendosi alle Vespe, osserva: « Die Meisterung diese Falles bereitet den Wespen augenscheinlich die grösste Schwierigkeit, weil sie keinen einfachen Winkel vorfinden und es ist sicher kein Zufall dass er erst spät angegriffen wird ». In realtà, dalla cella 7 in poi, il problema costruttivo di cui sopra si presenta continuamente e viene risolto dalla costruttrice con la medesima facilità, con cui viene risolta la costruzione fra due celle adiacenti. Se la formazione di incavi a sezione trapezoidale fosse sempre evitata il nido si svilupperebbe linearmente, con 2 file di celle soltanto, mentre per il raggiungimento di una forma discoidale, necessariamente, dopo la costruzione della 6 cella si formeranno prima o poi incavi di questo tipo. Che la risoluzione del problema non venga affrontata subito all'inizio dipende dal fatto che il caso non può presentarsi prima dello stadio 6-loculare, data la costante costruzione delle celle nell'angolo diedro formato da due celle preesistenti.

Per tutte e tre le attività da cui dipende l'ulteriore accrescimento del nido (impianto di nuove celle, ampliamento di quelle preesistenti,

rafforzamento del peduncolo) vale un comune comportamento: la ♀, finita la elaborazione del materiale e scelto il posto in cui sarà impiegato, lo trattiene tra le mandibole in modo da dividerlo in una piccola porzione posta al davanti delle mandibole stesse ed in una più grossa al di dietro. Questa piccola porzione anteriore viene applicata per prima e, quando è consumata, ne viene formata immediatamente un'altra a spese della porzione posteriore del materiale. In tutti i casi il materiale viene applicato dall'avanti all'indietro e mai in senso contrario: cioè la ♀, durante l'applicazione del materiale, retrocede sempre, salvo a ritornare al punto di partenza, senza applicare materiale.

C) IMPIANTO DI NUOVE CELLE. — Le modalità dell'impianto delle prime celle sono già state descritte; le ulteriori celle, sempre seguendo

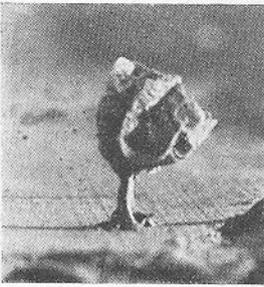


FIG. XIV.

Polistes gallicus (L.): impianto di una nuova cella (nido III).
(× 2 ca.).

la regola già enunciata, vengono aggiunte nell'incavo fra due o tre celle preesistenti ed abbozzate a cominciare dal fondo in forma di semiluna (fig. XIV). L'altezza a cui viene impiantata la nuova cella rispetto alle altre può essere varia: specialmente in *Polistes* si verifica una certa irregolarità a questo riguardo. Generalmente le celle immediatamente successive alla prima (2^a e 3^a) vengono impiantate più alte rispetto al fondo della prima; ma non così è per le successive: nella fig. XII *f* l'impianto della cella 6 è molto basso.

Più volte, specialmente in *Polistula*, si osservano celle impiantate sulla faccia posteriore del favo (le cosiddette celle accessorie), che non si affacciano mai con la loro apertura sulla superficie anteriore: in genere hanno decorso tortuoso, sono talvolta molto lunghe e fra loro comunicanti. In *Polistes* queste celle sono molto più rare e, in ogni caso, mai così sviluppate come quelle di *Polistula*: in *Polistes* invece è molto frequente osservare come, marginalmente, nel medesimo angolo fra due celle adiacenti, vengano impiantate due celle, una superiore e l'altra inferiore. Di regola l'inferiore non viene utilizzata. Le celle accessorie di *Polistula* servono talvolta per l'immagazzinamento di riserve zuccherine.

D) AMPLIAMENTO DI CELLE PREESISTENTI. — Il materiale viene applicato e schiacciato con le mandibole sull'orlo preesistente, mentre la ♀ si muove all'indietro, girando tutto attorno alla cella. Durante questo lavoro, la costruttrice, come più volte è stato osservato, affaccia il capo nell'interno della cella e tasta con le antenne « gleichsam prüfend — interpreta WEYRAUCH — ob sie nicht zu eng und nicht zu

weit würde » (1928, p. 415). Quando tutto il materiale è stato disposto appare ancora umido, compatto e leggermente rigonfio rispetto al resto della parete ormai secca. La ♀ allora, con le mandibole, afferra, schiaccia e stira le fibre del materiale, in modo che lo strato disposto si allunga ancora alquanto ed appare, una volta secco, provvisto di un orlo sfrangiato sottile, in cui le fibre sono assai lassamente intrecciate così da lasciare lacune ben visibili anche ad occhio nudo (fig. VI, a destra). Talvolta il nuovo materiale apposto forma, in definitiva, uno strato alto 2-3 mm., che talora si differenzia nettamente dal resto per il colore o più chiaro o più scuro a seconda della provenienza. In qualche caso, ho osservato un successivo ampliamento di due celle diverse con il medesimo materiale.

E) RAFFORZAMENTO DEL PEDUNCOLO. — Nei primi tempi dalla fondazione viene compiuto giornalmente da parte dell'una o dell'altra femmina, compresa la conduttrice. Più tardi si fa più raro, salvo a ricomparire con frequenza dopo la schiusa delle prime operaie, quando l'accrescimento del nido aumenta improvvisamente. Eccone i movimenti caratteristici: la ♀, appoggiandosi sulla superficie posteriore del favo e sollevandosi sulle zampe medie e posteriori, raggiunge con la bocca piena di materiale la periferia della espansione distale del peduncolo e qui incomincia ad apporre il materiale, schiacciandolo; poi, gradatamente, dalla espansione distale passa allo stilo e quindi alla espansione prossimale, salvo a ritornare da capo. Poichè durante questo lavoro la ♀ non si muove intorno al peduncolo, il risultato della operazione è l'aggiunta al peduncolo medesimo di una sorta di cordoncino o di colonnetta che si sfrangia in singole fibre a ventaglio in corrispondenza della espansione prossimale e distale. Queste singole fibre che hanno decorso tortuoso, sia sul substrato come sulla faccia posteriore del favo, arrivano anche assai lontane dal peduncolo, come dimostra la fig. XII *e*. Nella stessa figura si vede come l'espansione distale può essere, nei primissimi stadi, rinforzata per una apposizione assai disordinata di materiale.

F) LAVORI ACCESSORI sono la costruzione di coste sugli opercoli e gli eventuali lavori di riparazione. La prima consiste in una molto sommaria compressione di parte del materiale sugli opercoli già filati dalle larve, in modo che ne risultano sorta di coste irregolari con punte rilevate; la ♀ passa poi, col materiale rimanente, ad altri lavori. Le capacità di riparazione non sono molto estese, almeno da parte delle ♀♀ fondatrici, le quali di fronte a devastazioni anche parziali del nido, preferiscono molto spesso abbandonarlo, nonostante contenga uova da loro deposte. Tuttavia quando, durante le osservazioni 1941, rendevo mobili i nidi staccandoli dal substrato ed infilando il pe-

duncolo in un forellino all'uopo praticato in una tavoletta (che poi montavo su fili di ferro), si aveva sempre, prima o poi, un rafforzamento ed una riparazione del peduncolo. In un'altra occasione, avendo involontariamente danneggiato un nido (appunto nel renderlo mobile), in modo che la parete di una cella periferica risultava quasi staccata, osservai il distacco completo della parete penzolante da parte della ♀, seguito immediatamente da una distruzione di due uova: il nido venne abbandonato il giorno stesso. Infine citerò un caso interessante di vera e propria riparazione eseguito da una *Polistula* fondatrice. Il 2 giugno trovai sul nido VI di questa ♀ una cella doppia, che occupava cioè lo spazio di due celle; ma il giorno dopo la cella in parola era stata divisa assai esattamente in due celle da un tramezzo un po' obliquo ed inferiormente incompleto, che serviva egregiamente allo scopo. Superfluo aggiungere che le due celle così ottenute furono normalmente utilizzate in seguito.

5. - Ovideposizione.

(fig. XV).

L'ovideposizione rappresenta una minima parte della attività individuale, variabile da 0,1 a 0,5 % a seconda degli individui. Del decorso di questa attività e delle differenze esistenti al riguardo fra gli individui associati discuteremo ampiamente in seguito: qui mi limito alla descrizione delle modalità.

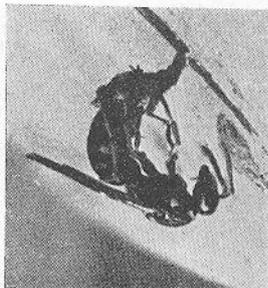


FIG. XV.

Polistes gallicus (L.): la ♀ 4
depone nella prima cella del
nido IV. (× 1,5 ca.).

I preparativi alla ovideposizione consistono in una ripetuta esplorazione dell'interno della celletta prescelta: alla ispezione fa seguito l'introduzione dell'addome, ma è raro che la ♀ passi subito alla ovideposizione vera e propria. Di solito l'addome viene nuovamente estratto e la femmina torna ad esplorare ancora la celletta: ciò può ripetersi parecchie volte (fino a 4-5, per quanto ho visto). Finalmente la decisione è presa: la ♀ è immobile ad antenne reclinate e con l'addome immerso nella cella: a differenza di quando compie altre attività

(come la stessa costruzione) non si muove nemmeno se si tocca il nido od il sostegno del nido. La fig. XV mostra una deposizione nella prima cella, poco profonda, di un nido ancora monolocale: la ♀, come si vede, si tiene afferrata al nido con tutte le zampe. Se il nido è grande e la cella profonda, la ♀ introduce naturalmente tutto l'addome ed

anche la porzione posteriore del torace, fino alla base delle ali posteriori; gli arti rimangono fuori, largamente divaricati. Durante l'ovideposizione si possono osservare dei minimi movimenti, come una sorta di tremito o contrazione ritmica che dall'addome si propaga fino al capo ed alle antenne.

La durata della ovideposizione non supera generalmente 3' (in media 2'50" circa), ma talvolta, a seconda degli individui, si osservano durate di quasi 4', 6' e, in un caso, perfino di 9'. L'intervallo fra una deposizione e l'altra può essere anche assai breve: il 25 maggio, sul nido I, la 11 depone 2 volte con 10' d'intervallo ed il 29 tre volte con 16' d'intervallo.

La fine della ovideposizione è segnata dal movimento delle antenne, che incominciano ad oscillare: subito dopo avviene l'estrazione dell'addome dalla cella e, contrariamente a quanto dice STEINER (1932, p. 109), una accurata ispezione dell'uovo deposto, per mezzo di un ripetuto «tastare» delle antenne: accade assai spesso che, durante questa operazione, la ♀ afferri l'uovo con le mandibole e se lo mangi.

La spinta alla ovideposizione è maggiore in *Polistes* che in *Polistula*: ho già segnalato in un altro lavoro (1941, p. 13) che in *Polistes gallicus* la curva che esprime l'aumento nel tempo del numero delle uova, specialmente nei primi giorni dalla fondazione, coincide quasi con quella che esprime l'aumento del numero delle cellette: vale a dire, le cellette, appena costruite, vengono subito occupate da uova. Più volte è anzi possibile osservare che la stessa ovificatrice distrugge l'uovo che essa stessa ha deposto per deporne un altro in sostituzione. Un fatto assai frequente in *Polistes gallicus* è la presenza di due uova per cella; talvolta si osservano perfino uova fuori del nido, nell'angolo formato da due celle adiacenti, laddove dovrà sorgere una nuova cella ⁽¹⁾. Al contrario la ♀ di *Polistula Bischoffi* costruisce, nel corso di 1 o 2 giorni, generalmente 7-8 celle, senza mai deporre. Solo quando il nido ha raggiunto questa grandezza la ♀ depone un uovo, ma la curva del numero delle uova si mantiene anche in seguito a grande distanza da quella del numero delle celle.

6. - Altre attività.

A) OOFAGIA. - Le ♀♀ associate distruggono non solo le uova delle compagne, ma anche le proprie, osserva HELDMANN (1936 a, p. 390). L'uovo viene afferrato con le mandibole e, una volta rotto il chorion, l'individuo succhia il contenuto, indi strappa e divora lo

⁽¹⁾ Quest'anno ho osservato perfino un uovo deposto sull'orlo di una cella.

stesso chorion. Alla distruzione di uova segue sempre, se sono presenti larve, una attiva visita delle celle abitate. Il numero delle uova distrutte è uguale, nel nido I, al 48,42 % di quelle deposte, nel nido II, al 38,28 %.

Se si considera l'oofagia in rapporto all'età delle uova, possiamo osservare che la maggior parte delle uova viene distrutta nel corso di ventiquattro ore dalla deposizione e solo una piccola parte nei giorni successivi. Su 108 uova d'età conosciuta distrutte nel nido I, 72 (cioè il 66,67 %) avevano un giorno o meno di un giorno, 7 due giorni, 7 tre giorni, 6 quattro giorni, 3 cinque giorni, ecc.: in totale le uova di più di un giorno d'età rappresentavano il 33,33 % di tutte le uova distrutte.

B) « DOMINAZIONE » E OSTILITÀ. — Abbiamo visto come la dominazione consista nell'atteggiamento attivo già descritto precedentemente. Essa occupa, per la conduttrice, una parte considerevole della attività individuale, mentre ha scarsissimo valore per le altre ♀♀. Anche questa differenza di comportamento contribuisce alla caratterizzazione degli individui associati. Verso la fine dello stato poliginico questo atteggiamento si tramuta, come vedremo, in una vera e propria ostilità, che occupa, in quei giorni, molta parte della attività della conduttrice.

C) TRASPORTO DI ACQUA. — Viene compiuto quando la temperatura si avvicina al limite superiore della zona di *optimum* per le larve e quindi, data la stagione delle osservazioni, non ho avuto modo di osservarlo che un numero limitato di volte, come lo sventolamento. Le gocce di acqua vengono deposte sia nell'interno delle celle, sia all'orifizio di queste, sia, come ha osservato anche RAU (1931 *c*), sugli opercoli già chiusi. Molte infine vengono lasciate cadere dalle ausiliarie, mentre la conduttrice le scaccia e le tormenta, verso la fine della associazione poliginica.

VI. — Caratterizzazione sommaria degli individui associati nei nidi biginici e triginici (Computo sociale totale).

Per una caratterizzazione sommaria degli individui associati, senza riguardo, per ora, al decorso del loro comportamento, ci varremo del computo sociale totale, che consiste nel calcolare il contributo percentuale di ogni associata di un dato nido, ad un certo gruppo di attività, facendo eguale a 100 il numero di volte che una attività di questo gruppo è stata osservata su quel nido per tutta la durata delle osservazioni. I diagrammi delle figg. XVI e XVII esprimono graficamente il risultato di questo computo.

1. - **Nidi biginici.**
(fig. XVI).

È chiarissima, nel nido IV, la differenza di comportamento fra le due ♀♀ associate (n. 28 e n. 4). L'attività sul nido è press'a poco

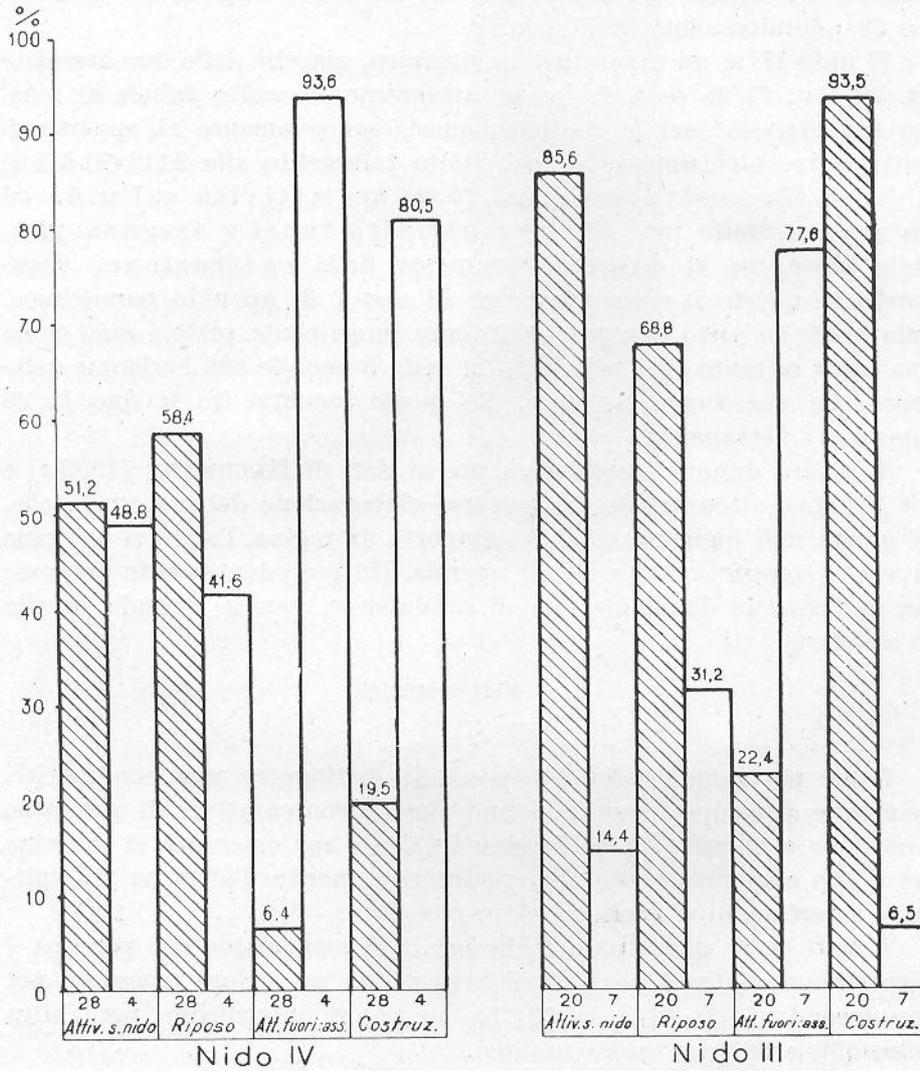


FIG. XVI.

Nidi biginici: contributo delle ♀♀ associate alle attività principali (spiegaz. nel testo).

eguale, ma una differenza notevole si verifica già per il riposo, che ha un valore assai più alto per la 28 che per la 4. La differenza si accentua ancora per gli altri due gruppi di attività a cui la 28 parte-

cipa in misura assai scarsa. Si aggiunga che la 28 è stata vista deporre 13 volte, la 4 soltanto 4 volte e che per di più la 4, a pochi giorni dalla aggregazione della 28, perde la propria capacità di ovideposizione. Infine negli incontri fra le due ♀♀ sul nido, siano o no accompagnati da scambio di liquidi, è sempre la 4 che ha un atteggiamento passivo. La 28 « domina » fino dall'inizio.

Il nido III è un nido quasi monoginico, giacchè delle due associate (n. 20 e n. 7), la seconda ha un attaccamento molto debole al nido. La sua attività sociale si limita quasi esclusivamente all'apporto di nutrimento, specialmente solido, molto raramente alla attività sul nido ed alla costruzione. La 20 ha una attività sul nido ed un riposo molto più alti, una attività fuori e assenza piuttosto basse, ma si occupa attivamente della costruzione, ricordando in questo il comportamento di una ♀ di un nido monoginico. Solo la 20 ho visto deporre; la 7 tenta lungamente sotto i miei occhi una volta soltanto (per più di 20' la vedo immobile con l'addome nella cella), ma non riesce a niente. Nei pochi incontri fra le due, la 20 « domina » nettamente.

È chiaro dunque, conformemente ai dati di HELDMANN (1936 *a*) e miei (1941), ottenuti con una diversa elaborazione del materiale, che, in questi nidi biginici, una ♀ si comporta da regina, l'altra si avvicina invece al comportamento di una operaia. Ho precedentemente proposto per la prima la denominazione di conduttrice, per la seconda, quella di ausiliaria.

2. - Nidi triginici.

(fig. XVII).

Come per i nidi biginici è possibile distinguere una conduttrice, mentre le altre due femmine hanno più o meno carattere di ausiliarie. Una delle ausiliarie, in tutti e due i nidi da me osservati, si avvicina per il suo comportamento alla conduttrice, mentre l'altra ha più spiccato carattere di operaia.

Infatti tanto per il nido I che per il II osserviamo che per una ♀ (rispettivamente la 14 e la 9) il riposo ha un valore massimo, per una seconda ♀ (la 11 e la 29) ha un valore intermedio, per l'altra infine (36 e 39) un valore minimo.

Per l'attività sul nido: valori massimi alla 14 ed alla 9; valori intermedi alla 36 ed alla 29; valori minimi alla 29 ed alla 39.

Per l'attività fuori e assenza e per la costruzione v'è una discordanza nei valori totali sociali fra nido I e nido II, la cui importanza — lo vedremo a proposito del decorso del comportamento — è assolutamente trascurabile.

Attività fuori e assenza: valori minimi alla 14 ed alla 9; va-

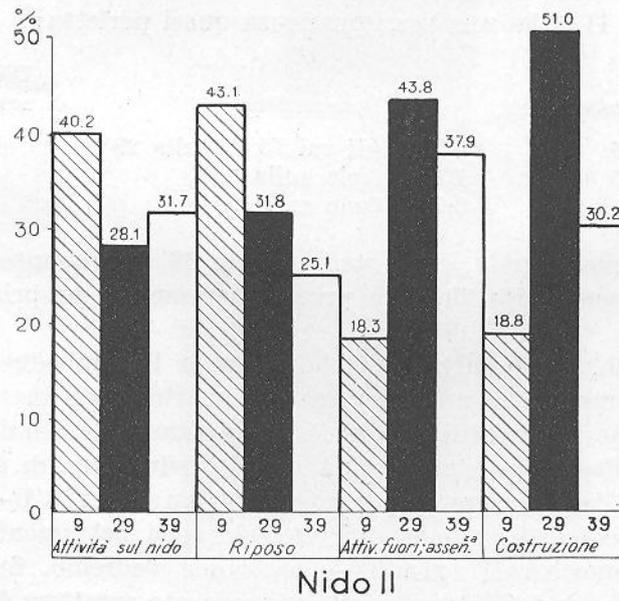
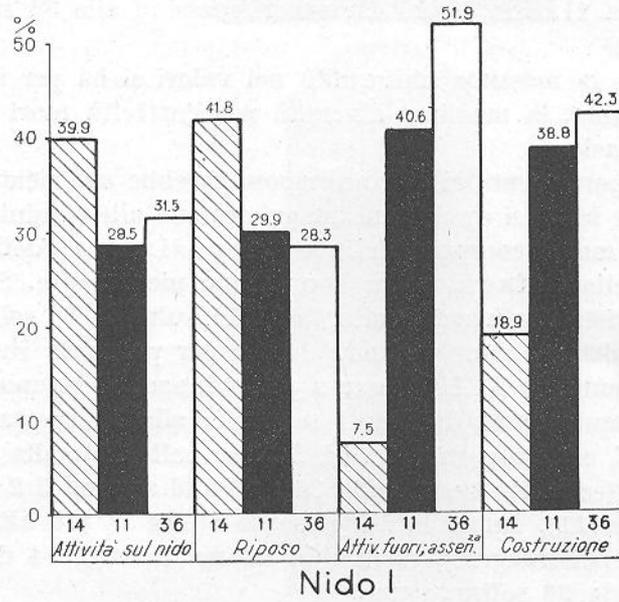


FIG. XVII.

Nidi triginici: contributo delle ♀ associate alle attività principali (spiegaz. nel testo).

lori intermedi, nel nido I, alla 11, nel nido II, alla 39; valori massimi, nel nido I, alla 36, nel nido II, alla 29.

Costruzione: valori minimi alla 14 ed alla 9; valori intermedi, sul nido I, alla 11, alla 39 sul II; valori massimi alla 36 sul nido I, alla 29 sul II.

In generale la massima uniformità nei valori si ha per il riposo e l'attività sul nido, la massima diversità per l'attività fuori e assenza e per la costruzione.

Già il comportamento rispetto al riposo sarebbe sufficiente a stabilire che la 11 e la 29 si avvicinano maggiormente alle conduttrici delle altre due ♀♀, ma il computo della ovideposizione, della dominazione e della oofagia ce ne convincono pienamente. Sul nido I la 14 è stata vista deporre 29 volte, la 11 15 volte, la 36 solo 5 volte. Inoltre quest'ultima, come vedremo, cessa per prima la sua attività ovificatrice, mentre la 11 la conserva più a lungo. Il computo sociale totale della dominazione dà i dati seguenti: alla 14 spetta l'87,5 % (di cui il 73 % esplicito sulla 11 ed il resto sulla 36); alla 11 spetta solo il 10,5 % (esclusivamente sulla 36); alla 36 appena il 2 % (esclusivamente sulla 11). Infine la 14 presenta anche la più alta oofagia (16 uova viste distruggere), mentre la 11 ne distrugge 4 durante le osservazioni e la 36 soltanto una.

Per il nido II si ha una corrispondenza quasi perfetta:

	Deposiz. osservate	Dominazione	Distruzioni di uova osservate
N. 9	26	98,2 % (di cui 73 % sulla 29)	15
N. 29	10	1,1 % (solo sulla 39)	0
N. 39	1	0,7 % (solo sulla 29)	2

Anche in questo nido, come vedremo, la 39, per quanto aggregatasi posteriormente alla 29, è la prima a cessare la propria attività ovificatrice.

Concludendo, tanto sul nido I che sul nido II, ambedue triginici, si osserva la presenza di una femmina conduttrice e di due ausiliarie, che, per ciò che riguarda il riposo, l'ovideposizione, la dominazione e fors'anche l'oofagia, presentano una certa graduazione di comportamento: una — la chiameremo per intenderci ausiliaria 1 — si avvicina più alla conduttrice, pur differenziandosene nettamente; l'altra — la chiameremo ausiliaria 2 — ha, come vedremo, fino da un tempo assai precoce della associazione, più spiccato carattere di operaia.

È molto interessante osservare che la maggioranza degli atti, che io ho riassunto nel termine « dominazione », viene esplicita dalla conduttrice, per la maggior parte della durata della associazione, sull'ausiliaria 1. La dominazione sull'altra è sempre assai minore e raggiunge valori alti soltanto quando la 1 è stata eliminata. Questo dimostra

altresì che la cosiddetta « dominazione » non è soltanto in relazione alle uscite delle ausiliarie e non è quindi da interpretare soltanto come il comportamento di una femmina che rimane sul nido rispetto ad una ♀ che esce e che porta nutrimento; nel nido I almeno, delle due ausiliarie, è proprio quella che esce di più la meno « dominata ».

Fin da ora è opportuno osservare come l'ausiliaria 2 dia un contributo alla attività sul nido leggermente superiore a quello della ausiliaria 1 e come essa possa essere anche la fondatrice: il nido I infatti è stato fondato dalla 36.

Il computo sociale totale per le singole attività, anzichè per i gruppi di attività, dà risultati corrispondenti a quelli ora esposti. Riporto soltanto i dati relativi al contributo alla nutrizione di larve:

	Nido I	Nido II
Conduttrice	27,7 %	25,0 %
Ausiliaria 1	33,3 %	37,5 %
Ausiliaria 2	39,0 %	37,5 %

Anche per questa singola attività, l'ausiliaria 1 del nido I si avvicina maggiormente alla conduttrice.

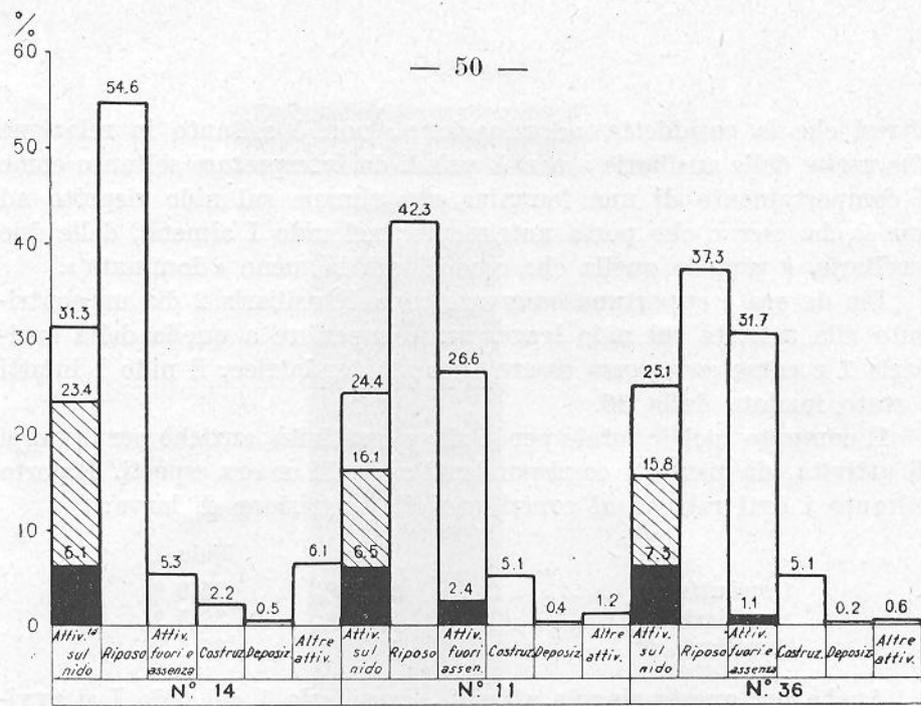
VII. — Ripartizione della attività totale individuale nei vari individui associati nei nidi biginici e triginici (Computo totale individuale).

Il computo totale individuale ci dimostra in qual modo è ripartita l'attività totale individuale di ciascuna ♀: si ottiene facendo eguale a 100 il numero delle volte che una data ♀ è stata osservata per tutta la durata delle osservazioni e si calcolano quindi le percentuali delle principali attività. I diagrammi delle figg. XVIII e XIX esprimono graficamente i risultati di questo computo. Esaminiamo separatamente la ripartizione della attività individuale nelle conduttrici e nelle ausiliarie.

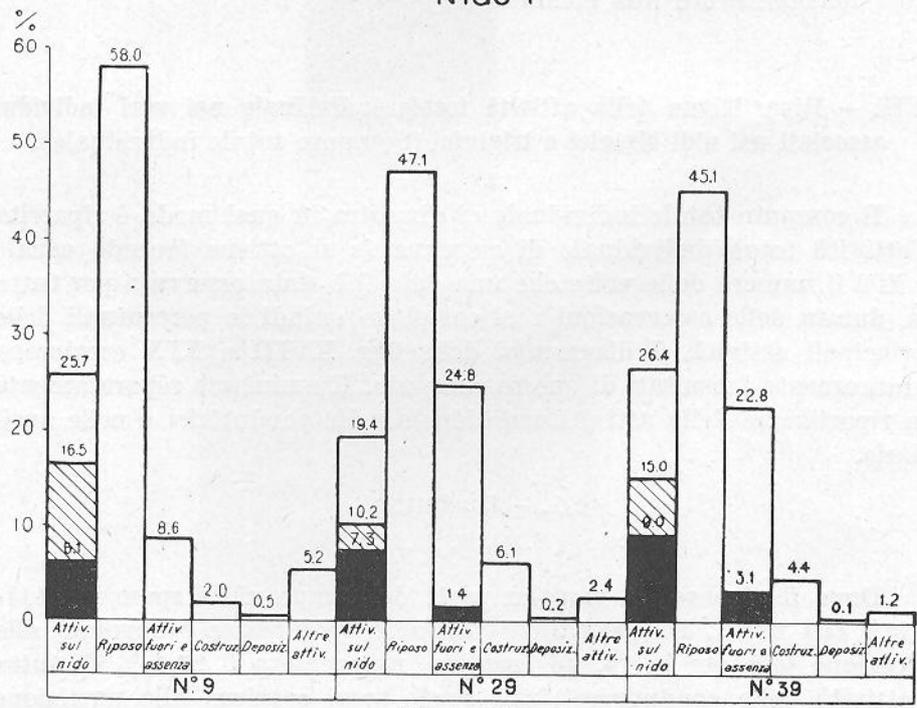
1. — Conduttrici.

(N. 14, 9, 20, 28)

Dopo il riposo, la maggior parte del tempo viene speso in attività sul nido. Di questa attività la maggior parte è devoluta alla ispezione (che per la 14, ad esempio, rappresenta il 23,4 % di tutta l'attività della conduttrice), una parte assai cospicua alla nutrizione delle larve, una parte piccola alle altre attività, cioè in ordine di importanza: alla masticazione ed elaborazione del nutrimento animale, alla verniciatura, alla difesa del nido da individui estranei. Il tempo



Nido I



Nido II

FIG. XVIII.

Nidi trigineici: ripartizione della attività individuale totale di ciascuna ♀ (spiegaz. nel testo).

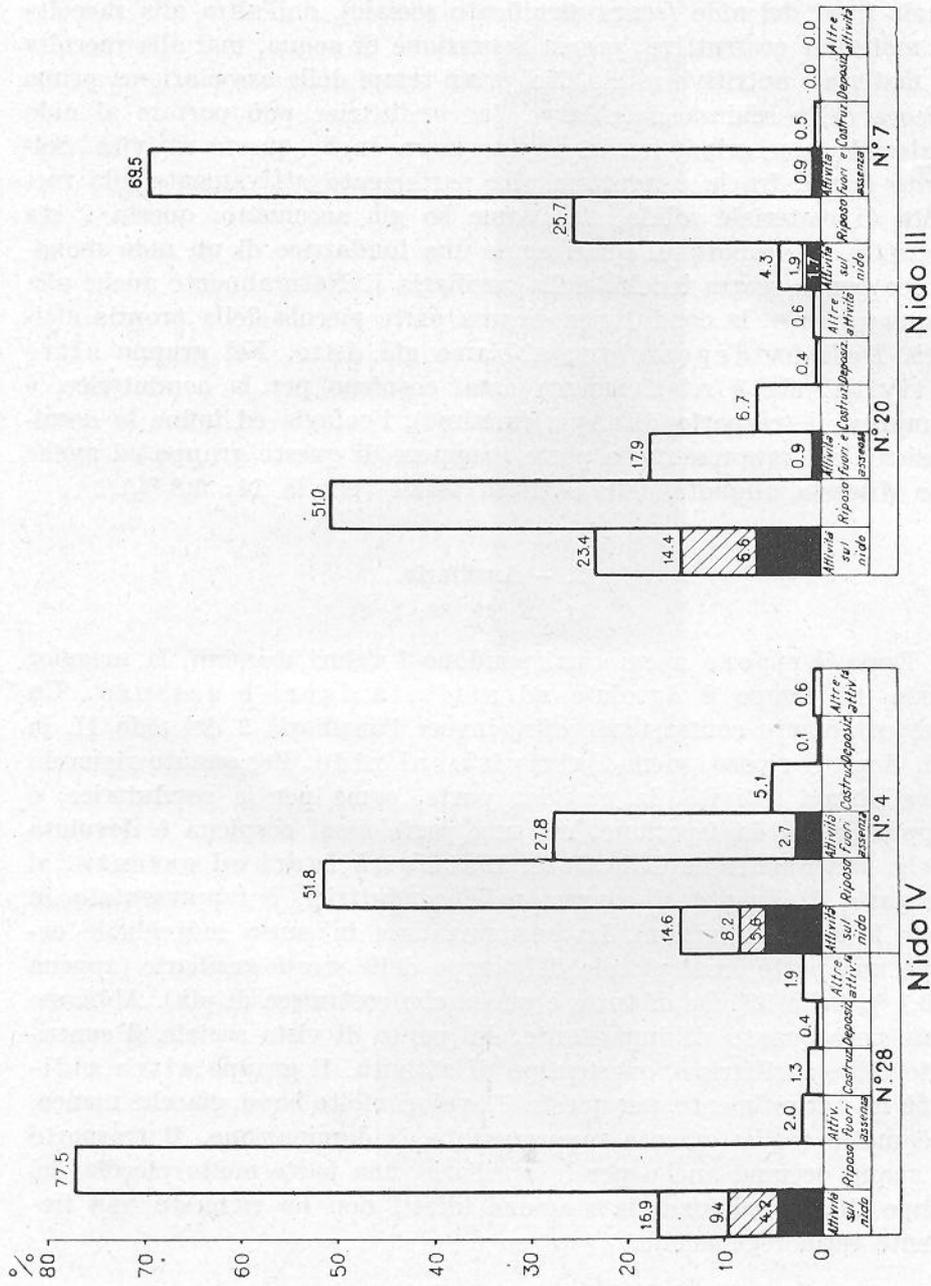


FIG. XIX.

Nidi biginici: ripartizione della attività individuale totale di ciascuna ♀ (spiegaz. nel testo).

occupato in attività fuori ed assenza è piccolo ed è esclusivamente devoluto, per le ♀♀ 14, 9 e 28, da una parte al riposo individuale fuori del nido (senza significato sociale), dall'altra alla raccolta di materiale costruttivo, previa assunzione di acqua, mai alla raccolta di materiale nutritivo solido. Nei primi tempi della associazione, prima ancora della schiusa delle larve, la conduttrice può portare al nido materiale zuccherino, ma in seguito cessa anche questa attività. Soltanto la 20, fra le conduttrici, ha partecipato attivamente alla raccolta di materiale solido, ma, come ho già accennato, questa ♀ era costretta a comportarsi quasi come una fondatrice di un nido monoginico per la scarsa fedeltà della ausiliaria 7. Naturalmente anche alla costruzione, la conduttrice dà una parte piccola della propria attività. Della ovideposizione abbiamo già detto. Nel gruppo altre attività, che è relativamente assai cospicuo per la conduttrice, è compreso il trasporto di acqua (minimo), l'oofagia ed infine la dominazione, che rappresenta la parte maggiore di questo gruppo ed anche una discreta aliquota della attività totale (per la 14: 5,8 %).

2. - Ausiliarie.

(N. 11, 36; 29, 39; 7; 4)

Dopo il riposo a cui corrispondono i valori massimi, la maggior parte del tempo è devoluta ad attività fuori e assenza. Un comportamento contrastante offre invece l'ausiliaria 2 del nido II, in cui, dopo il riposo, viene l'attività sul nido. Per quanto riguarda quest'ultima attività, la maggior parte, come per la conduttrice, è rappresentata da ispezione, ma una parte assai cospicua è devoluta anche alla nutrizione delle larve. L'attività fuori ed assenza, al contrario di quanto si osserva nelle conduttrici, è rappresentata in tutte le sue suddivisioni. La costruzione in senso individuale occupa una parte assai piccola del tempo delle stesse ausiliarie (appena il 6,1 % nella 29, che di tutte è quella che costruisce di più). Abbiamo visto però quanto sia importante, dal punto di vista sociale, il contributo delle ausiliarie a questo tipo di attività. Il gruppo altre attività ha naturalmente, per queste ♀♀, valori molto bassi, giacchè manca, o è molto modestamente rappresentata, la dominazione. Il trasporto di acqua occupa, anche per le ausiliarie, una parte molto piccola del tempo di osservazione: la stagione infatti non ha richiesto una frequente termoregolazione.

VIII. — I quattro periodi della associazione poliginica.

(figg. XX e XXI).

Ho diviso il tempo di durata della associazione poliginica, dalla fondazione fino alla eliminazione delle femmine ausiliarie in quattro periodi successivi, che ho chiamato rispettivamente: iniziale, co-

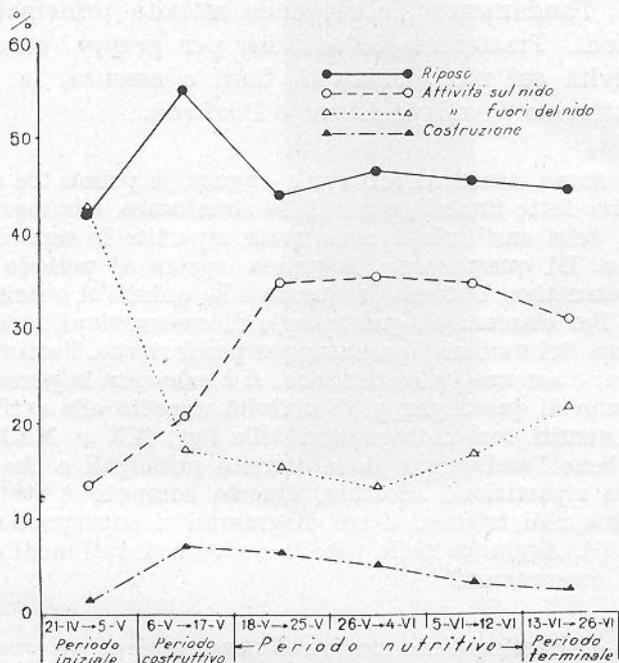


FIG. XX.

Nido I: decorso delle attività principali durante i quattro periodi della associazione poliginica (spiegaz. nel testo).

struttivo, nutritivo, terminale. È ovvio che le denominazioni del secondo e del terzo non significano che la costruzione e, rispettivamente, la nutrizione si svolgano soltanto in quei periodi, ma semplicemente che, durante quelle fasi, si ha una particolare intensità delle due attività suddette.

Il limite che segna la fine del primo periodo non può essere tracciato con sicurezza; tuttavia noi ammetteremo che il periodo iniziale vada dalla fondazione al momento in cui cessa il comportamento iniziale delle conduttrici, le quali riducono bruscamente la loro attività fuori ed assenza e la loro costruzione, che nei giorni precedenti poteva essere stata anche assai alta.

Il secondo periodo va da questo momento fino alla schiusa delle prime larve.

Il terzo — nutritivo (il più lungo di tutti) — arriva fino allo sfarfallamento delle prime operaie.

Il quarto — terminale — fino alla eliminazione delle ausiliarie ed al dissolvimento della poliginia.

Vediamo ora, senza curarci delle differenze di comportamento tra gli individui, l'andamento globale delle attività principali durante i quattro periodi. Tratteremo le attività per gruppi, considerando il riposo, l'attività sul nido, l'attività fuori e assenza, la costruzione. A parte tratteremo l'ovideposizione e l'oofagia.

A questo scopo, scartate per varie ragioni le prime tre osservazioni, le 42 successive fatte fino al giorno della simultanea eliminazione sui due nidi triginici, della ausiliaria 1, sono state ripartite in serie di 7 osservazioni ciascuna. Di queste serie, la prima spetta al periodo iniziale, la seconda al costruttivo, la terza, la quarta e la quinta al nutritivo, la sesta al terminale. Per ciascuna di queste serie di osservazioni, facendo eguale, a 100 la somma dei numeri d'osservazione per il riposo, l'attività sul nido, l'attività fuori e assenza, la costruzione, si è calcolata la percentuale spettante a ciascuno di questi gruppi di attività rispetto alla attività globale. Sono stati costruiti così i diagrammi delle figg. XX e XXI, che dimostrano assai bene l'andamento delle attività principali e che giustificano pienamente la ripartizione adottata. Questo computo è stato fatto soltanto per i due nidi triginici, i cui diagrammi si corrispondono in modo soddisfacente ⁽¹⁾. Aggiungo nella tabella seguente i dati medi calcolati per ogni serie di osservazioni.

TABELLA II. — *Caratteristiche medie delle osservazioni nei quattro periodi della associazione poliginica.*

	Ora inizio osservaz.	Ora fine osservaz.	Durata	Temperatura	
Periodo iniziale . . (21-IV - 5-V)	12,39	14,02	2 h 23'	21°,1	
Periodo costruttivo (6-V - 17-V)	10,49	13,25	2 h 36'	22°,0	
Periodo nutritivo . {	(18-V - 25-V)	9,06	12,28	3 h 22'	24°,8
	(26-V - 4-VI)	9,28	12,48	3 h 20'	25°,3
	(5-VI - 12-VI)	10,08	12,39	2 h 31'	27°,6
Periodo terminale .- (13-VI-27-VI)	10,33	13,15	2 h 42'	23°,6	

⁽¹⁾ Per il periodo terminale sono calcolate soltanto le attività delle femmine associate dalla fondazione, non quelle delle operaie.

Innanzitutto è opportuno osservare come, salvo nel periodo iniziale del nido I, il riposo rappresenti sempre la aliquota più alta di tutta l'attività; al riposo segue l'attività sul nido, quindi l'attività fuori ed assenza, infine la costruzione.

1. - Periodo iniziale.

Il periodo iniziale è caratterizzato dal valore molto alto del gruppo attività fuori ed assenza (42,5 e 33,7 %, rispettivamente, nei

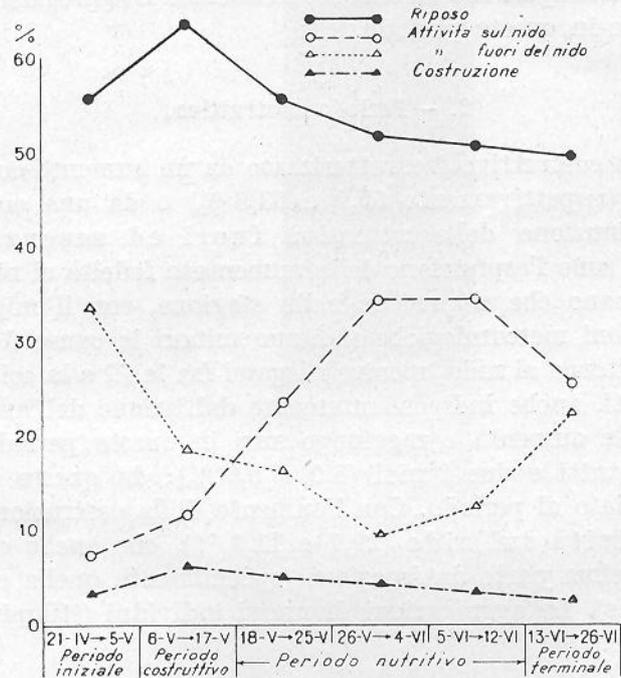


FIG. XXI.

Nido II: decorso delle attività principali durante i quattro periodi della associazione poliginica (spiegaz. nel testo).

nidi I e II). Utilizzando un concetto già espresso, possiamo precisare qui che la quasi totalità della attività di questo gruppo è rappresentata, in questo periodo, da assenza *sensu stricto* e da riposo fuori del nido. Ciò è evidentemente in relazione con lo scarso attaccamento al nido presentato dalle ♀♀ all'inizio della associazione; in parte, con le condizioni meteorologiche sfavorevoli che impediscono spesso il ritorno al nido ed infine anche con gli scarsi bisogni della colonia nella sua fase iniziale di sviluppo. Il riposo sul nido è assai alto (42,2 e

55,9 % nei nidi I e II) in confronto degli altri due gruppi di attività, ma, nel nido I, ha in questo periodo il valore minimo di tutta la durata della associazione (fatto che è in relazione alle ragioni or ora portate). L'attività sul nido, rappresentata quasi esclusivamente dalla ispezione, ha un valore minimo in ambedue i nidi (le larve non sono ancora schiuse). Il valore della costruzione è del pari molto basso (minimo nel nido I: 1,7 %, poco al di sopra nel II: 3,2 %). Il periodo iniziale è caratterizzato altresì dalla frequente possibilità di aggregazioni e sparizioni specialmente di individui stilopizzati, ma anche di individui attivi, che parteciperanno cioè ai lavori sociali. L'aggregazione della 39 al II avviene in questo periodo.

2. - Periodo costruttivo.

Il periodo costruttivo è caratterizzato da un aumento considerevole del riposo (rispettivamente 55,0 e 63,5 %) e da una concomitante grande diminuzione della attività fuori ed assenza (17,4 e 18,6 %), che sono l'espressione della aumentata fedeltà al nido: difatti, a mano a mano che si procede nella stagione, con il miglioramento delle condizioni meteorologiche si fanno minori le cause determinanti il mancato ritorno al nido, mentre i legami fra le ♀♀ e la colonia diventano più forti, anche indipendentemente dall'azione dell'ambiente. La costruzione aumenta e raggiunge anzi in questo periodo il valore massimo in tutti e due i nidi (6,9 e 6,0 %); da questo il nome di costruttivo dato al periodo. Con l'aumento della costruzione aumenta anche l'attività sul nido (20,7 e 11,9 %), che anche ora è costituita in massima parte da ispezione (specialmente quella che precede la costruzione). Le aggregazioni di nuovi individui (stilopizzati o no) sono più rare.

3. - Periodo nutritivo.

L'inizio del periodo nutritivo è segnato da un avvenimento importante: la schiusa delle larve. In rapporto a questo verificiamo una brusca diminuzione del riposo (43,9 e 55,5 %), un altrettanto brusco innalzamento della attività sul nido (34,7 e 23,5 %), connesso evidentemente con la necessità della nutrizione delle larve. L'attività fuori ed assenza diminuisce un poco (15,2 e 16,0 %), ma questa diminuzione riguarda più l'assenza senza significato sociale, che l'attività fuori del nido vera e propria (cioè la raccolta e l'apporto di nutrimento). Tipica è la diminuzione della costruzione in tutti e due i nidi (6,2 e 5,0 %). Durante l'ulteriore decorso del periodo

nutritivo i valori delle diverse attività rimangono press'a poco all'altezza raggiunta all'inizio del periodo stesso. Solo per la costruzione è evidente, in tutti e due i nidi, una caratteristica graduale diminuzione fino ai valori rispettivi di 3,2 e 3,5 %. Ancora più rare sono le aggregazioni di nuovi individui.

Abbiamo già veduto quali siano i diversi tipi di nutrizione delle larve. Mi sono posto il problema se esistesse una relazione fra l'età

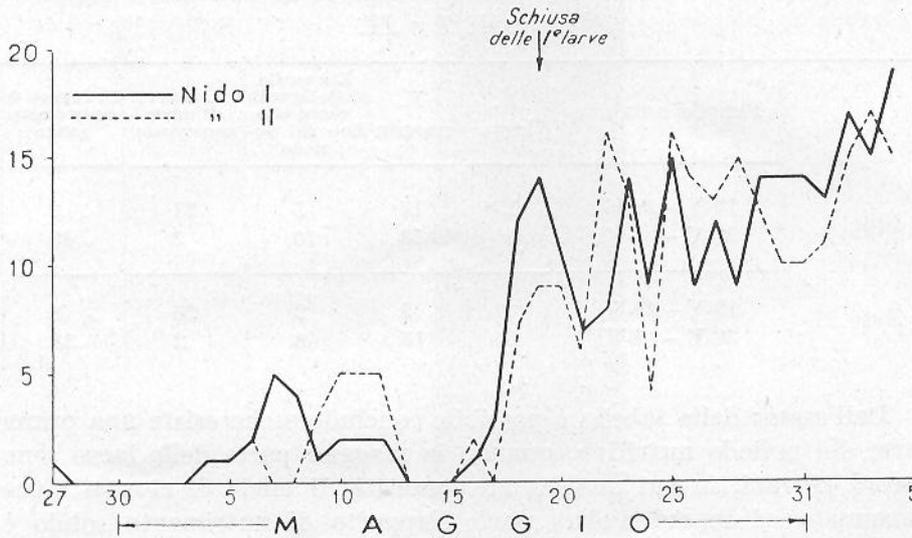


FIG. XXII.

Nido I e II: variazione del numero delle riserve di miele (ogni cella con 1 o più gocce di miele ha valore di 1).

delle larve ed il tipo di nutrizione ed ho dovuto concludere affermativamente. Le mie indagini in proposito presero lo spunto da una osservazione che ho già riferito in un lavoro precedente (1941, p. 15) e cioè che, immediatamente prima della schiusa delle prime larve, si ha un improvviso aumento delle riserve zuccherine nelle cellette. Quest'anno ho potuto confermare questo fatto (fig. XXII): nel nido I, dal giorno 15 al 19 maggio, in cui schiusero le prime larve, il numero delle celle con gocce di miele sale improvvisamente da 0 a 14; sul nido II il 17 maggio lo stesso numero è 0, il 19, durante il quale schiude la prima larva, è salito a 9. D'altra parte, nei giorni seguenti, noi osserviamo una tipica continua variazione del numero di tali gocce: questo evidentemente significa che vi è un continuo accumulo ed un continuo consumo. Dopo circa 10 giorni dalla nascita delle prime larve, il consumo del miele di riserva si fa più modesto e noi osserviamo

quindi una certa stabilizzazione della curva che lo esprime. Fatta questa considerazione ho messo a confronto i dati relativi al consumo di miele ed all'apporto di nutrimento solido per i primi 10 giorni del periodo nutritivo, con un periodo di altri 10 giorni successivo alla data, dalla quale in poi si ha un minore consumo di miele. I dati sono riportati nella seguente tabella:

TABELLA III. — *Consumo di miele e apporto di nutrimento solido nei nidi I e II.*

	Periodo nutritivo	N. larve	N. nascite	Età media delle larve in giorni alla fine del periodo	N. riserve di miele consumate	N. apporti di nutrimento solido
Nido I	19-V - 29-V	17	17	5	21	9
	30-V - 8-VI	35	18	10	3	48
Nido II	19-V - 29-V	9	9	2	25	8
	30-V - 8-VI	24	15	8	2	34

Dall'esame della tabella è possibile concludere che esiste una prima parte del periodo nutritivo, quando la maggior parte delle larve sono ancora giovani, in cui una grande quantità di miele di riserva viene consumata ed in cui d'altra parte l'apporto di nutrimento solido è molto scarso. Quindi l'alimentazione delle larve giovani è prevalentemente glucidica ⁽¹⁾. Ho detto prevalentemente, giacchè ho potuto osservare in qualche caso una nutrizione di larve giovanissime con materiale animale previamente masticato ed ingurgitato:

(1) Questa conclusione potrebbe sembrare arbitraria: si potrebbe pensare che il comportamento da me osservato fosse in relazione a condizioni meteorologiche vigenti nei primi dieci giorni del periodo nutritivo, così sfavorevoli da impedire la raccolta di materiale solido e da esaltare l'utilizzazione delle riserve. Ma tale osservazione, oltre che dalla constatazione che la temperatura media (26°,3) della seconda diecina di giorni non è nemmeno superiore di un grado e mezzo a quella della prima diecina (25°,0), è contraddetta soprattutto dalla constatazione che i valori percentuali della assenza e attività fuori del nido sono press'a poco eguali nei due periodi, anzi forse leggermente superiori nei primi dieci giorni, proprio quando più intensa è l'utilizzazione del miele di riserva. È superfluo aggiungere che la quantità di larve a disposizione per la raccolta è stata ugualmente abbondante nei due periodi; in una parola quindi le condizioni ambientali erano press'a poco le medesime. Con ciò io non voglio negare che l'utilizzazione delle riserve di miele sia anche in relazione con le condizioni meteorologiche, come osserva SCHMITT (1919), affermare soltanto che, a parità di condizioni, si ha una utilizzazione più intensa ma quando la maggior parte delle larve è ancora in uno stadio giovanile.

il che dimostra che sussiste anche una alimentazione proteica, sebbene in misura minore. Per quanto riguarda la maniera di somministrazione degli alimenti animali debbo aggiungere che, fino al 27 maggio, ho osservato soltanto una nutrizione con materiale ingurgitato. Il 27 osservo per la prima volta una ♀ che somministra un bolo solido: ulteriormente questa maniera di nutrizione diventa quella di gran lunga più frequente. Quindi la nutrizione con materiale ingurgitato sembra prevalere nel periodo giovanile delle larve, quella con materiale solido non ingurgitato, quando le larve hanno raggiunto un certo grado di sviluppo (all'incirca 8-9 giorni d'età).

Queste le conclusioni suggeritemi dalle osservazioni in cattività. Le osservazioni in condizioni naturali possono essere interpretate ed accordate con le prime. Le prime larve dei nidi in natura sono sgusciate fra il 27 aprile ed il 5 maggio, con ogni probabilità nei primi cinque giorni di maggio. Ho esaminato tutti i miei nidi in natura il 5, il 10 ed il 18 maggio. I dati raccolti relativamente all'accumulo delle sostanze zuccherine, sono riportati nella tabella IV a pag. 60.

Dall'esame della tabella è possibile, a mio parere, trarre le conclusioni seguenti:

1°) In natura non si osserva una abbondanza di riserve quale è quella verificata per i nidi in cattività.

2°) Esistono nidi con larve e senza riserve di miele, ma sono estremamente rari nidi con miele e senza larve: il che ci conferma nella persuasione che la funzione delle riserve è prevalentemente in relazione alla nutrizione delle larve.

3°) Il maggiore accumulo delle riserve zuccherine nei primi giorni dalla prima schiusa di larve, rispetto alle osservazioni successive, messo in rapporto con quanto sappiamo dall'allevamento in cattività, ci fa ritenere probabile che, anche in natura, in un primo periodo di vita larvale, si abbia una nutrizione prevalentemente glucidica.

Riassumendo tutto quanto è stato detto circa le diverse maniere di nutrizione in rapporto all'età delle larve, possiamo affermare che il periodo nutritivo è a sua volta divisibile in due fasi, che corrispondono: la prima ad una prevalenza della nutrizione glucidica, la seconda, ad una prevalenza della nutrizione proteica. La prima fase dura all'incirca i primi dieci giorni, la seconda tutto il resto del periodo nutritivo e, naturalmente, anche oltre.

TABELLA IV. — *Variazione del numero delle celle, delle larve e delle riserve di miele in nidi di Polistes gallicus (L.) osservati in natura.*

N. nido	5 MAGGIO			10 MAGGIO			18 MAGGIO		
	N. celle	N. larve	N. riserve	N. celle	N. larve	N. riserve	N. celle	N. larve	N. riserve
2	20	7	1	29	6	0	—	—	—
3	12	0	0	24	8	0	—	—	—
4	19	1	2	32	5	1	—	—	—
5	14	0	0	20	7	0	—	—	—
6	15	0	0	23	4	3	—	—	—
7	14	1	1	22	8	0	—	—	—
8	6	0	0	6	0	0	6	0	0
9	6	0	0	18	2	0	31	6	0
10	20	7	6	26	11	0	38	14	0
11	12	0	2	16	8	0	—	—	—
13	2	0	0	—	—	—	—	—	—
14	7	0	0	6	1	0	11	2	0
15	5	0	0	—	—	—	—	—	—
16	6	4	0	—	—	—	13	3	2
17	11	8	0	12	3	0	24	7	2
18	4	0	0	6	0	0	12	0	0
19	12	0	0	12	3	1	—	—	—
20	11	0	0	16	2	0	—	—	—
21	—	—	—	23	4	5	—	—	—
22	—	—	—	—	—	—	4	0	0
23	—	—	—	—	—	—	25	3	3
24	—	—	—	—	—	—	16	3	0
25	—	—	—	—	—	—	15	0	0
26	—	—	—	—	—	—	30	5	0
27	—	—	—	—	—	—	19	3	1
TOTALI . . .	196	28	12	290	72	10	244	46	8
% celle occupate da larve	14,2 %			24,8 %			18,8 %		
% celle occupate da riserve	6,1 %			3,4 %			3,2 %		

4. — **Periodo terminale.**

Con la comparsa delle operaie, che segna l'inizio di questo periodo, incominciano i fenomeni che preludono al dissolvimento della associazione poliginica. Il riposo rimane essenzialmente il medesimo, ma — ciò che è sommamente caratteristico in tutti e due i nidi — tende

ad aumentare il gruppo attività fuori ed assenza. Questo aumento — lo vedremo meglio in seguito studiando il comportamento dei singoli individui — è esclusivamente dovuto alle ♀ ausiliarie, che,

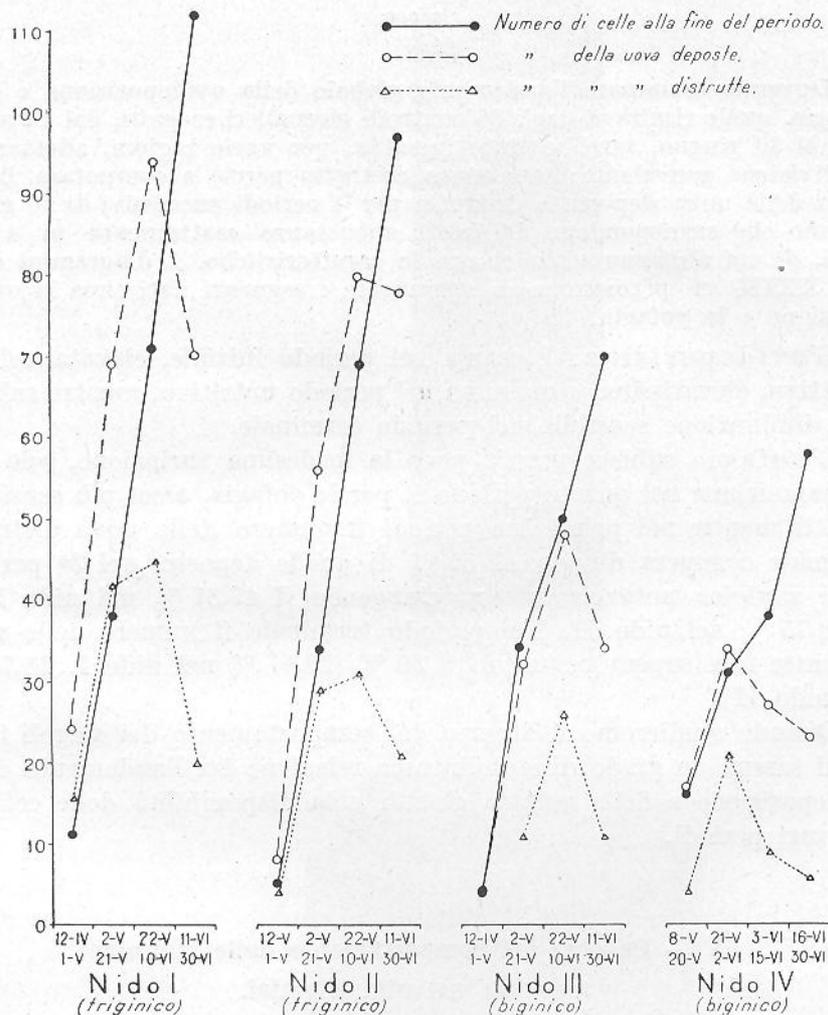


FIG. XXIII.

Ovideposizione, oofagia e disponibilità di celle (spiegaz. nel testo).

in tale periodo, incominciano a trattenersi molto spesso fuori del nido senza risultato sociale. La diminuzione ulteriore della attività sul nido da una parte e della costruzione dall'altra non sono che il risultato di questo comportamento. Il periodo terminale è caratterizzato dalla eliminazione delle ausiliarie, che avverrà con le modalità

che vedremo. Nulla è in questo periodo la possibilità di nuove aggregazioni al nido, sia di individui stilopizzati, quanto, a maggior ragione, di individui attivi.

* * *

Dovendo esaminare l'andamento globale della ovideposizione e della oofagia, quale risultava dagli 80 controlli giornalieri eseguiti, dal 12 aprile fino al 30 giugno, sarebbe stato inesatto, per varie ragioni, adottare la suddivisione precedente: sono stato costretto perciò a computare il numero delle uova deposte e distrutte per 4 periodi successivi di 20 giorni ognuno che corrispondono del resto abbastanza esattamente ai 4 periodi, di cui abbiamo visto or ora le caratteristiche. I diagrammi della fig. XXIII ci permettono di aggiungere i seguenti dati circa la ovideposizione e la oofagia.

L'ovideposizione è scarsa nel periodo iniziale, elevata nel costruttivo, elevatissima e massima nel periodo nutritivo, mentre subisce una diminuzione sensibile nel periodo terminale.

L'oofagia subisce press'a poco la medesima variazione, solo che la diminuzione nel quarto periodo è, per la oofagia, assai più sensibile. Difatti mentre nei primi due periodi il numero delle uova distrutte è uguale o supera di poco il 50 % di quelle deposte, nel 3° periodo vi si avvicina notevolmente raggiungendo il 47,87 % nel nido I ed il 38,75 % nel nido II. Nel periodo terminale il numero delle uova distrutte non supera nemmeno il 30 % (28,57 % nel nido I, 28,76 % nel nido II).

Quando studieremo il decorso del comportamento dei singoli individui saremo in grado di stabilire una relazione fra l'andamento della ovideposizione e della oofagia globale e la disponibilità delle cellette nei vari periodi.

IX. — Decorso del comportamento delle femmine associate nei nidi triginici.

Il decorso del comportamento può essere, al solito, esaminato da due punti di vista: il computo individuale per ogni osservazione mette in evidenza le variazioni rispettive delle singole attività in individui corrispondenti di nidi diversi, in rapporto alla variazione dei fattori ambientali (sia fisici, come biologici). Il computo sociale per ogni osservazione illustra le variazioni del contributo dei vari individui di uno stesso nido a ciascuna attività, ponendo, quindi, in evidenza maggiore le differenze esistenti fra questi medesimi individui.

1. — **Variazione della ripartizione della attività individuale**
(Computo individuale).

(figg. XXIV-XXVI).

Per tutti gli individui le variazioni più cospicue si hanno, da una parte, nel periodo iniziale, quando l'associazione non è ancora stabilizzata e le condizioni ambientali fisiche sono assai variabili, dall'altra nel periodo terminale, quando interviene il lavoro delle operaie e l'ostilità viva della conduttrice verso le ausiliarie, che porta ad un aumento della assenza di quest'ultime. Nei periodi costruttivo e nutritivo le attività sono generalmente stabilizzate e quindi meno capriccioso è il decorso delle curve corrispondenti.

A) CONDUTTRICI (n. 14 e n. 9; fig. XXIV). — Le variazioni maggiori si hanno per il riposo, quindi per l'attività fuori ed assenza, poi per l'attività sul nido, infine per la costruzione.

Riposo: una certa dipendenza del riposo (e delle altre attività) dalla temperatura si può stabilire col confronto del diagramma della temperatura media delle osservazioni, coi diagrammi del riposo delle conduttrici e delle ausiliarie. In tutto il periodo iniziale e nel periodo costruttivo, la temperatura si mantiene fra 18° e 25°, senza mai raggiungere 25°: i valori del riposo presentano forti variazioni, ma quando l'individuo sta sul nido sono generalmente alti e toccano limiti che non saranno più raggiunti successivamente (fino a 100 % in condizioni meteorologiche sfavorevoli). Nel periodo iniziale il riposo tocca anche dei valori minimi, che non troveremo più nei periodi successivi: questo fatto — abbiamo osservato — è in relazione, da una parte, con lo scarso attaccamento al nido nel periodo iniziale, dall'altra con le condizioni ambientali sfavorevoli, che determinano talvolta una assenza prolungata dal nido, trascorsa in ripari occasionali.

Con il 18 maggio, inizio del periodo nutritivo, la temperatura fa un balzo al di sopra di 25° e vi si mantiene salvo brevi interruzioni fino al 12 giugno, superando i 30° solo due volte. In tutto questo periodo il riposo è generalmente diminuito rispetto ai periodi precedenti: questa diminuzione è connessa con l'aumento della temperatura, che determina una maggiore vivacità degli individui e quindi una maggiore attività, e con l'inizio della nutrizione delle larve, che porta con sè, oltre la vera e propria imbeccata, anche una più frequente ispezione e l'elaborazione del nutrimento.

Il 12 giugno ha inizio un periodo di tempo variabile, coperto, nebbioso, con qualche pioggia dapprima, poi sereno con vento forte di libeccio, infine ancora coperto con piogge fino al 22. In questi giorni faccio solo tre osservazioni e trovo riposo assai alto. Nell'ultimo periodo

si ha una forte diminuzione del riposo, in relazione ad un aumento forte della dominazione e della ostilità verso le ausiliarie.

La curva della attività sul nido delle conduttrici è press'a poco simmetrica di quella del riposo. Nel periodo iniziale l'attività sul nido è assai uniforme, mantenendosi prevalentemente fra 10 e 20 % per la 14, fra 0 e 10 % per la 9. Nel periodo costruttivo si ha un modico innalzamento, in relazione alla aumentata ispezione prima e dopo la costruzione; nel periodo nutritivo, invece, con l'innalzamento della temperatura e la schiusa delle larve, si ha un deciso aumento (l'attività sul nido si mantiene fra il 23 ed il 50 % per la 14, fra il 18 e il 55 % per la 9). Anche la conduttrice partecipa alla nutrizione e può talvolta dedicarvi una buona parte del suo tempo: nel giorno 7 giugno, ad esempio, la 14 vi impiega il 40 % della propria attività. Nel periodo terminale si ha dapprima un abbassamento in relazione alle condizioni atmosferiche sfavorevoli, indi, negli ultimi giorni della associazione, un aumento che non porta mai però ai valori massimi del periodo nutritivo.

Il comportamento della curva dalla attività fuori ed assenza delle conduttrici ci permette di precisare i limiti fra il periodo iniziale ed il costruttivo. È difatti assai caratteristico come, in ambedue i nidi, a breve distanza di giorni, diminuisca bruscamente l'attività fuori e assenza di ambedue queste ♀♀. Da questo momento in poi esse vi dedicheranno non più del 10 % della attività totale e solo raramente più del 5 %. Questo comportamento non può essere messo in rapporto soltanto con le condizioni fisiche ambientali, perchè anzi queste si fanno sempre più favorevoli. Piuttosto il fatto è connesso con la presenza delle due ausiliarie, che, legatesi definitivamente alla associazione, hanno già assunto, dal periodo iniziale, il carattere di lavoratrici che le distingue.

Anche la costruzione delle conduttrici, sempre bassa nei primissimi giorni del periodo iniziale, può raggiungere dopo valori assai alti, ma si stabilizza, all'inizio del periodo costruttivo, fra 0 e 10 %, superando questo limite solo una volta (per la 9). In molti giorni la costruzione delle conduttrici è nulla.

B) AUSILIARIE 1 (n. 11 e n. 29; fig. XXV). — Notiamo innanzitutto, nei confronti della attività delle conduttrici, una instabilità maggiore, anche durante i periodi costruttivo e nutritivo.

In generale, durante i due primi periodi il riposo è alto (fra il 25 e l'80 % per la 11, fra il 34 e il 95 % per la 29). Con l'inizio del periodo nutritivo il riposo tende a stabilizzarsi intorno ad un valore medio minore di quello dei periodi precedenti ed a diminuire gradatamente dall'inizio verso la fine del periodo stesso. Questo è evidentemente in

rapporto con le migliori condizioni fisiche e con le aumentate necessità della colonia. Le escursioni fra due valori successivi raggiungono

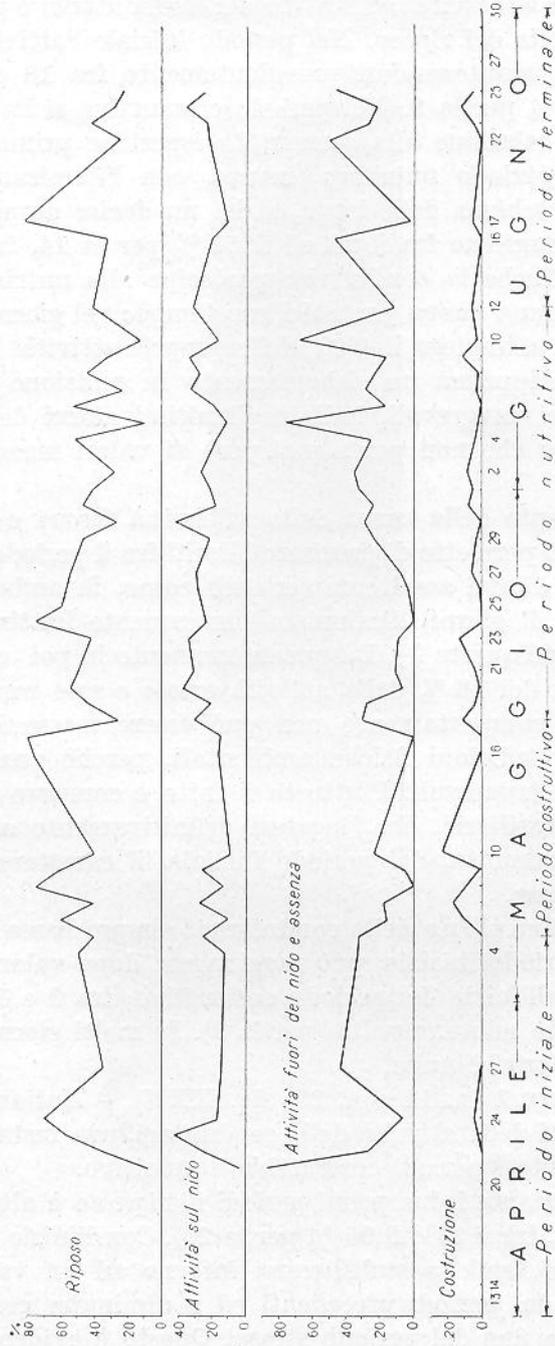


FIG. XXV.

♀ 11 (ausiliaria 1 del nido D): decorso delle attività principali (computo individuale).

in questo periodo al massimo valori del 40 %, mentre nei periodi precedenti si osservano escursioni del 55 %. Con la fine del periodo nutritivo si ha un aumento del riposo, che è naturalmente in relazione soltanto alle condizioni fisiche sfavorevoli, indi una brusca diminuzione a vantaggio della assenza, che prelude alla eliminazione delle ausiliarie 1 dalla associazione.

Come per le fondatrici, l'attività sul nido, modica nel periodo iniziale e nel costruttivo, aumenta sensibilmente nel periodo nutritivo, verso la metà del quale raggiunge i valori massimi, per poi decrescere gradatamente. Difatti nei primi due periodi, salvo una forte escursione all'inizio, l'attività sul nido presenta, per la 11, oscillazioni fra il 9 ed il 27 % circa, nel terzo periodo fra il 15 e il 42 %, mantenendosi quasi sempre al di sopra di 20 %. Per la 29 la differenza fra i primi due periodi e il terzo è ancora più sensibile, giacchè in quelli l'attività sul nido è sempre al di sotto del 15 %, mentre all'inizio di questo sale al 30 % e si mantiene quasi sempre al di sopra del 15 %, con un massimo di 47 % circa.

L'aumento graduale della attività sul nido durante la prima metà del periodo nutritivo è evidentemente connessa con la nutrizione delle larve, mentre la decrescenza durante la seconda metà è da mettersi in rapporto, da una parte, con l'aumentata raccolta di materiale solido, dall'altra, come vedremo con il computo sociale, con il comportamento delle ausiliarie 2.

Il decorso delle curve di assenza e attività fuori, com'era prevedibile, è press'a poco simmetrico di quello delle curve di riposo. Nel primo periodo grande variabilità con forti escursioni, nel periodo costruttivo stabilizzazione al di sotto di 40 % e tendenza a decrescere, nonostante il progressivo innalzamento della temperatura. Con il nutritivo vi è una ripresa, che si fa ancora più sensibile verso la metà. Nel periodo terminale si ha, chiarissima, una tendenza ad un aumento ulteriore, come preludio alla eliminazione. Con l'osservazione degli individui fuori del nido ho accertato che si tratta di vero e proprio riposo fuori del nido, senza significato sociale, più che di attività fuori del nido.

La costruzione, modica nel 1° periodo, si mantiene dipoi fra 0 e 30 %.

C) AUSILIARIE 2 (n. 36, n. 39; fig. XXVI). — Un confronto fra le curve del n. 36 e del n. 39 è più difficile perchè l'associazione della 39 è molto tardiva, mentre la 36 è la fondatrice del nido I. Dal periodo costruttivo in poi, però, le curve delle attività corrispondenti hanno press'a poco il medesimo andamento.

La 36 è molto spesso assente durante tutto il periodo iniziale, mentre

all'inizio del costruttivo il suo riposo si stabilizza fra il 25 % ed il 50 %. La 39, durante il periodo iniziale e parte del costruttivo, fa parte

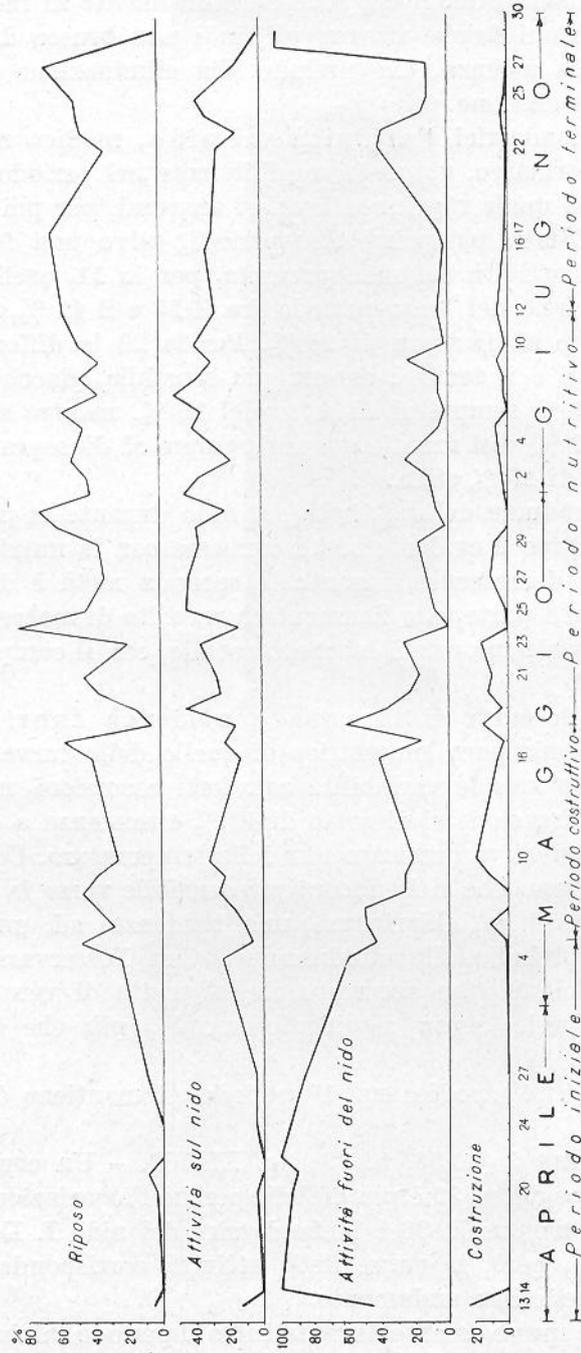


FIG. XXVI.

♀ 36 (ausiliaria 2 del nido II): decorso delle attività principali (computo individuale).

di un gruppo di vespe che pernottano nell'intercapedine del tegolo 3. Il 9 maggio si aggrega improvvisamente al II ed il suo riposo raggiunge il medesimo giorno quasi il 60 %.

Nel periodo nutritivo il riposo tende ad aumentare dapprima, raggiungendo, dopo 7 giorni dall'inizio, valori massimi di 80 e 85% rispettivamente per queste due ♀♀, indi si ha una graduale diminuzione, seguita da una ripresa appena sensibile verso la fine del periodo. Nel periodo terminale, dopo il solito aumento in relazione alle condizioni fisiche sfavorevoli, si ha, come per le ausiliarie 1, una tendenza alla diminuzione.

Come per le ausiliarie 2, l'attività sul nido, modica durante il primo ed il secondo periodo (al di sotto del 35%), aumenta sensibilmente nel periodo nutritivo, durante il quale oscilla fra il 60 ed il 20%. Nel periodo terminale si ha la solita tendenza alla diminuzione a vantaggio della assenza. Le curve della costruzione sono, grosso modo, corrispondenti a quelle delle ausiliarie 1.

In conclusione il computo individuale non è in grado di farci osservare una differenza spiccata di comportamento fra le ausiliarie 1 e 2; questa differenza sarà messa invece in evidenza per mezzo del computo sociale, di cui espongo ora i risultati.

2. - Variazioni del contributo dei vari individui associati in uno stesso nido alle principali attività.

(Computo sociale).

(figg. XXVII-XXXIII).

La differenza esistente fra il comportamento delle conduttrici e quello delle ausiliarie, che già risulta dai diagrammi del computo individuale, è messa ancor meglio in evidenza dal computo sociale. Credo inutile insistervi: uno sguardo alle figg. XXVII-XXXIII è sufficiente a darcene una idea.

Piuttosto vale la pena di mettere in luce qui la diversità di comportamento fra le due ausiliarie di un nido triginico, diversità che è risultata perfettamente corrispondente in ambedue i nidi e che mi ha autorizzato, insieme agli altri fatti riguardanti la ovideposizione e l'oofagia, alla distinzione di ausiliaria 1 e di ausiliaria 2.

Per mettere in maggiore risalto questa differenza, ho costruito i diagrammi delle figg. XXVII-XXXIII, facendo le medie del contributo di ciascuna ♀ ad una attività data per serie di 7 osservazioni successive, corrispondenti nel modo che si è detto alla distinzione in periodi.

A) ATTIVITÀ FUORI DEL NIDO E ASSENZA, ATTIVITÀ SUL NIDO, RIPOSO, COSTRUZIONE. — Se noi osserviamo i diagrammi di attività

fuori ed assenza della 11 e 35 da una parte (fig. XXVII) e quelli della 29 e 39 dall'altra (fig. XXVIII) è facile accorgersi che, in un primo tempo che va fino all'inizio del periodo nutritivo, l'assenza della 36 e della 39 superano rispettivamente quella della 11 e della 29. Dall'inizio del periodo nutritivo in poi le condizioni si invertono: la 11

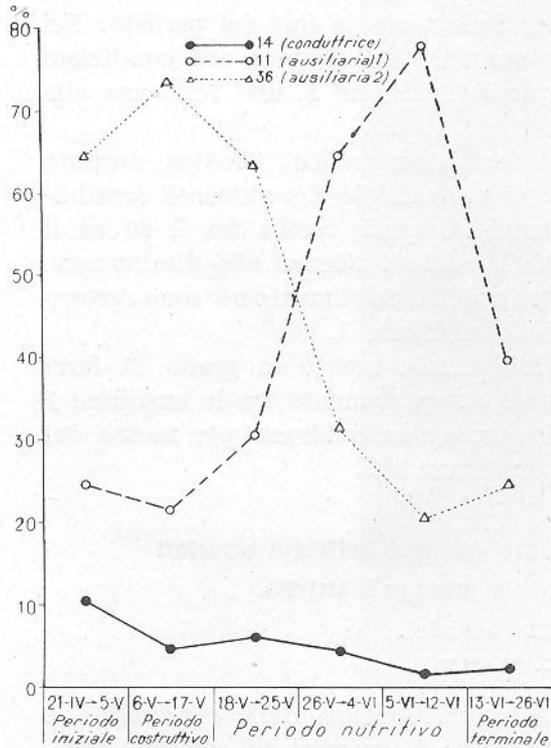


FIG. XXVII.

Nido I: attività fuori ed assenza (computo sociale).

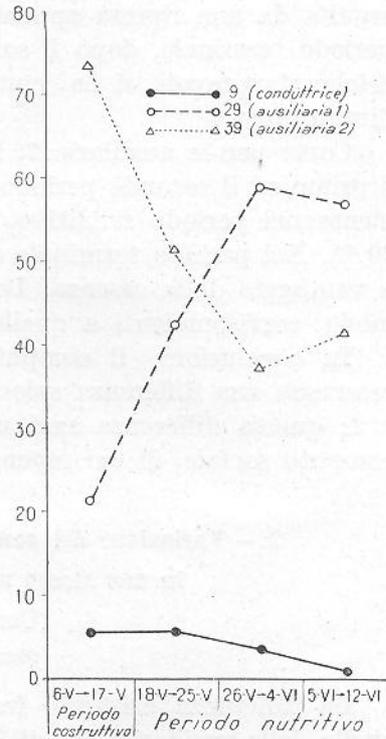


FIG. XXVIII.

Nido II: attività fuori ed assenza (computo sociale).

sull'I e la 29 sul II presentano una attività fuori del nido e assenza superiore, cioè, in massima parte, ricercano e portano nutrimento solido, mentre questo gruppo di attività diminuisce notevolmente per la 36 e la 39. Per l'attività sul nido si ha un fenomeno opposto.

Nido I (fig. XXIX): nel periodo iniziale il più alto contributo alla attività sul nido è dato dalla 11 (44,9 %), segue la conduttrice (40,8 %), infine viene la 36 con 14,3 %. Già nel secondo periodo le condizioni sono cambiate: la conduttrice dà press'a poco il medesimo contributo, ma il valore del contributo della 11 è fortemente diminuito ed è pressochè eguale a quello della 36, che è, d'altra parte, conside-

evolvemente aumentato (31,3 %). In una prima parte del periodo nutritivo le condizioni restano press'a poco le medesime, ma ecco che, successivamente, il contributo della 11 diminuisce ancora (fino al 26,9 %), sale ancora quello della 36 (fino al 35,4 %), mentre rimane quasi stazionario quello della conduttrice. Le condizioni si conservano tali fino al periodo terminale, in cui, per l'apparizione delle operaie, il contributo di tutte e tre le ♀♀ cade fortemente, pur conservando invariata la posizione reciproca. Il diagramma relativo al nido II (salvo il fatto

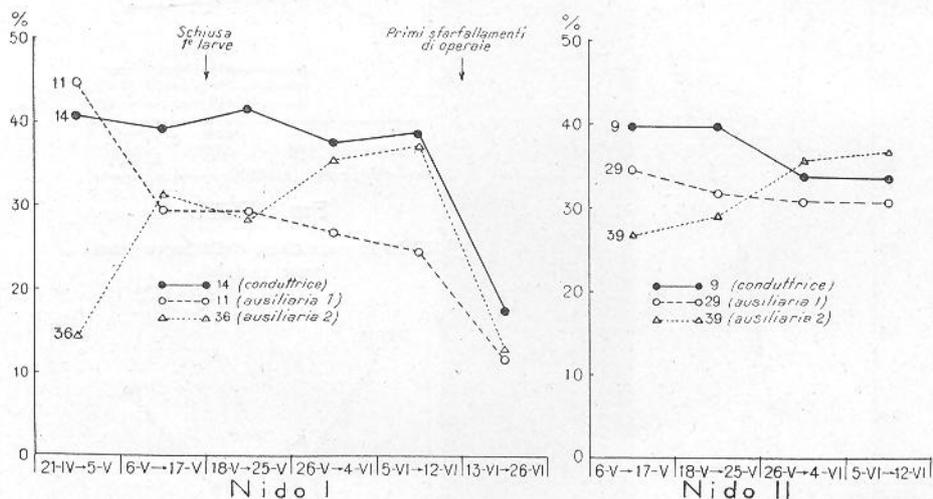


FIG. XXIX.

Nido I e II: attività sul nido (computo sociale).

che mancano in esso i dati per il periodo iniziale e per quello terminale ⁽¹⁾ e che il contributo della conduttrice è più basso di quello della 14), è perfettamente corrispondente: anche in questo nido, press'a poco alla medesima data, avviene una inversione delle condizioni. Non riporto i diagrammi per il riposo, che sono simili a quelli della attività sul nido: anche per il riposo si constata che, mentre nella prima parte del periodo nutritivo è la ausiliaria 1 che riposa maggiormente, nella seconda parte dello stesso periodo, il riposo della 1 tende a diminuire, quello della 2 a salire.

Se si confrontano i diagrammi così ottenuti per i gruppi di attività, con quelli che, nella stessa maniera, possiamo ottenere per le singole attività, abbiamo conferma di quanto si è osservato fin qui. Dal diagramma della fig. XXIX, riguardante il nido I, si vede che,

⁽¹⁾ Per la maggior parte del periodo iniziale la 39 non era ancora aggregata: nel periodo terminale non ho potuto, in tutti i nidi, seguire le operaie.

all'inizio del periodo nutritivo, la 36 (ausiliaria 2) provvedeva da sola all'apporto di nutrimento, mentre in seguito le condizioni si invertono completamente.

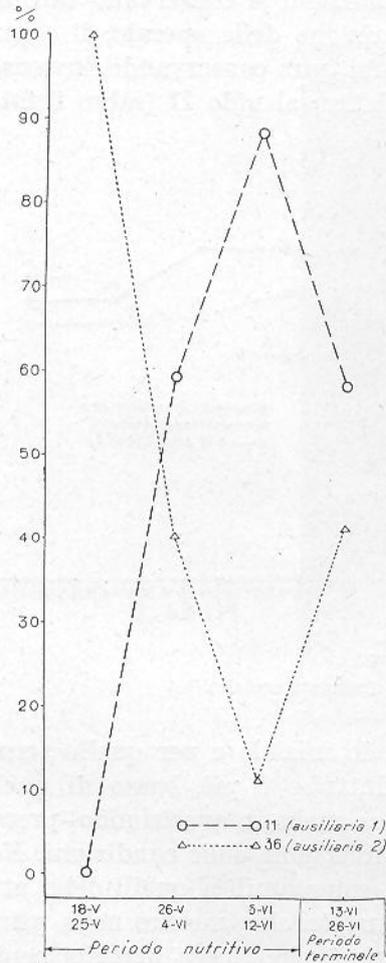


FIG. XXX.

Nido I: apporto di nutrimento (computo sociale).

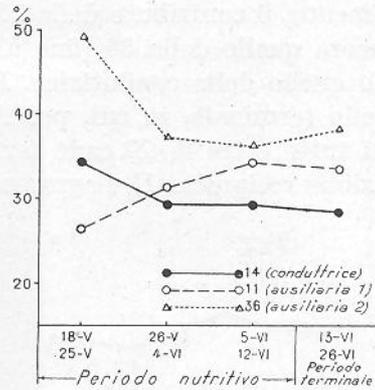


FIG. XXXI.

Nido I: nutrizione delle larve (computo sociale).

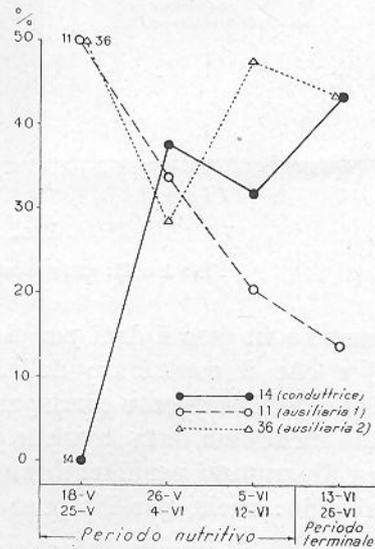


FIG. XXXII.

Nido I: elaborazione del nutrimento solido (computo sociale).

Il diagramma della fig. XXXI, che rappresenta l'andamento della nutrizione delle larve sul nido I, appare in contrasto con quello della attività sul nido, giacchè vediamo che, a partire dal 18 maggio, il contributo della 36 diminuisce, mentre aumenta quello della 11. A questo punto però bisogna ricordare che il gruppo che ho chiamato

«attività sul nido» comprende anche altre attività singole, oltre la nutrizione: cioè l'ispezione e, in questo periodo soprattutto, la elaborazione del cibo da distribuire alle larve. Ora se noi osserviamo il diagramma della fig. XXXII, che rappresenta appunto l'andamento di questa ultima attività, potremo facilmente constatare che, mentre il

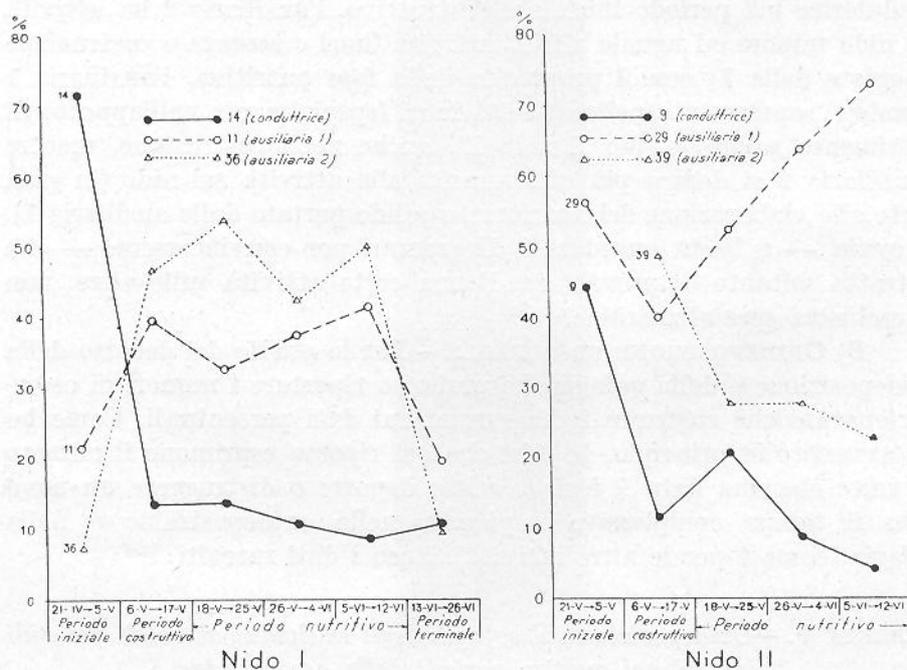


FIG. XXXIII.

Nido I e II: costruzione (computo sociale).

contributo della 11 tende costantemente a diminuire, quello della 36 tende in definitiva a salire sensibilmente. Identico risultato si avrebbe esaminando i diagrammi relativi alla ispezione.

I diagrammi della costruzione rivelano un comportamento caratteristico (fig. XXXIII), se pure più significativo per il nido II che per l'I. Dopo il periodo iniziale, in cui il contributo della conduttrice (salvo nei primissimi giorni della associazione) può essere anche alto e perfino molto maggiore di quello delle altre due, il periodo costruttivo si distingue per un bassissimo contributo della conduttrice, mentre le due ausiliarie costruiscono attivamente. Delle due ausiliarie, in ambedue i nidi, è la 2 la più attiva costruttrice. Con l'inizio del periodo nutritivo le condizioni riguardo alla costruzione possono rimanere press'a poco le medesime, come sul nido I, oppure essere invertite, come per l'attività fuori ed assenza (nido II).

Cercheremo in seguito (v. più avanti) di dare una spiegazione plausibile del complesso determinismo di questa inversione del comportamento delle due ausiliarie ed, in genere, del comportamento di tutte le ♀♀ associate.

Concludendo e lasciando da parte il comportamento già noto della conduttrice nel periodo iniziale e costruttivo, l'ausiliaria 2 ha attività sul nido minore od uguale alla 1, attività fuori e assenza e costruzione maggiore della 1; con il progredire della fase nutritiva, l'ausiliaria 1 prende il sopravvento nella attività fuori (specialmente nell'apporto di nutrimento solido) e, per il nido II, anche nella costruzione, mentre l'ausiliaria 2 si dedica più attivamente alla attività sul nido (in gran parte alla elaborazione del nutrimento solido portato dalla ausiliaria 1). È ovvio — e basta guardare i diagrammi per convincersene — che si tratta soltanto di prevalenza di una certa attività sulle altre, non di esclusiva specializzazione.

B) OVIDEPOSIZIONE ED OOFAGIA. — Per lo studio del decorso della ovideposizione e della oofagia, ho preferito riportare i numeri di osservazione anzichè costruire i diagrammi sui dati percentuali. Come ho già avvertito in principio, le cifre che qui riporto esprimono il numero di volte che una data ♀ è stata vista deporre o distruggere un uovo (non il tempo complessivo impiegato nella ovideposizione o nella oofagia, come è per le altre attività). Ecco i dati raccolti:

TABELLA V. — *Ovideposizione ed oofagia degli individui associati nei nidi triginici nei quattro periodi della associazione.*

	NIDO I						NIDO II					
	14		11		36		9		29		39	
	uova dep.	uova distr.										
Periodo iniziale	5	2	1	—	2	—	—	1	—	—	—	—
Periodo costrutt.	6	6	6	2	3	—	8	8	8	—	1	1
Periodo nutritivo	9	8	8	2	—	1	9	6	2	—	—	1
Periodo terminale	9	—	—	—	—	—	9	—	—	—	—	—
TOTALE	29	16	15	4	5	1	26	15	10	0	1	2

Per quanto il numero delle deposizioni e distruzioni osservate non sia alto (e non poteva essere altrimenti, data la relativa rarità di queste

due azioni), è possibile osservare una coincidenza notevole fra il comportamento delle ♀♀ nei nidi I e II.

In un primo tempo tutte e tre le ♀♀ depongono uova potenzialmente capaci di svilupparsi. In un secondo tempo l'ausiliaria 2 cessa la sua attività di deposizione: l'ultima deposizione osservata della 36 ha luogo il 10 maggio, l'ultima della 39 il 17 maggio. L'ausiliaria 1 continua ancora a deporre abbastanza attivamente. Ma in un terzo tempo anche questa ♀ cessa la sua attività di deposizione e così, nel periodo terminale, solo la conduttrice è ovificante. L'ultima deposizione osservata della 11 risale al 29 maggio; l'ultima della 29 al 31 maggio.

Caratteristico sembra essere il comportamento della 11, che è stata osservata, il giorno 25 maggio e il 29 maggio, deporre a brevissimi intervalli 3 uova in ciascun giorno, che sono state distrutte dalla conduttrice a pochi minuti di distanza. Con questo ultimo sforzo la 11 sembra avere esaurito la propria capacità di deposizione, giacchè il 29 è proprio l'ultimo giorno nel quale io la osservo compiere tale attività.

L'oofagia sembra avere un decorso press'a poco parallelo, ma i numeri di osservazione sono troppo bassi per poter trarre conclusioni sicure. In ogni modo è certo che la conduttrice distrugge tanto le proprie uova, quanto quelle delle compagne. In un primo periodo, mediante contrassegni, ho avuto la prova che anche qualche uovo deposto dalle ausiliarie si è sviluppato in larva; mentre, per i periodi successivi, tutte le uova che ho visto deporre dalle ausiliarie sono state distrutte.

Siamo in grado ora di interpretare i diagrammi della ovideposizione e della oofagia globale, quale risulta dai controlli giornalieri, tenendo conto della disponibilità di celle alla fine di ogni periodo (fig. XXIII). Nel periodo iniziale la deposizione in senso assoluto è bassa, ma è alta relativamente alla disponibilità di cellette, giacchè il numero delle uova deposte supera notevolmente quello delle celle disponibili: di qui l'alta oofagia, che può essere però interpretata anche come risultato della concorrenza fra le ♀♀, che sono tutte e tre ovificanti. Nel periodo costruttivo le condizioni sono identiche a quelle del primo periodo, salvo che con l'aumento della disponibilità di celle, aumenta in senso assoluto la deposizione e, quindi, l'oofagia, data anche la capacità di deporre di tutte e tre le ♀♀. Nel periodo nutritivo l'aumento ulteriore della disponibilità di celle e la cessazione, da parte di una delle ♀, della capacità ovificatrice fanno sì che l'oofagia sia relativamente diminuita rispetto al periodo precedente, per quanto aumentata in senso assoluto. L'ovificazione subisce uguale destino: aumenta in senso assoluto in relazione alla aumentata disponibilità di celle, diminuisce

rispetto a questa, nei riguardi del periodo precedente. Nel periodo terminale la cessazione di ogni attività ovificatrice da parte della ausiliaria 1 provoca una brusca diminuzione della ovideposizione globale. D'altra parte l'ulteriore aumento della disponibilità di celle, insieme con la mancanza di concorrenza fra le ♀♀, di cui una sola ormai è capace di deporre uova, determina una brusca diminuzione della oofagia.

Questa attività, come si vede, continua ancora, ma ciò è del resto perfettamente comprensibile, se si pensa che essa esiste anche nei nidi monoginici, come io stesso ho avuto occasione di osservare tanto in *Polistes* quanto in *Polistula*. L'oofagia quindi, anche nei nidi poliginici, non ha solo il significato di una concorrenza fra le ♀♀ ovificanti, ma ha in parte anche una vera e propria funzione biologica, in quanto le femmine utilizzano le uova deposte sia per il proprio sostentamento, come per la nutrizione delle larve nei tempi in cui le condizioni meteorologiche sfavorevoli permettono soltanto una scarsa attività di raccolta. Io ho osservato più volte che, dopo la distruzione di uova, la ♀ visita le celle occupate da larve cedendo con ogni probabilità parte del materiale nutritivo assunto.

C) DOMINAZIONE. — Sappiamo già che la dominazione della ausiliaria 2 è assolutamente trascurabile; pertanto riporterò qui il decorso di questa attività sul nido I, calcolata facendo la media, per ogni periodo, del numero delle volte che è stata osservata per la 14 (conduttrice) e per la 11 (ausiliaria 1):

TABELLA VI. — « Dominazione » delle ♀♀ 14 e 11 sul nido I
(Medie per periodi).

	14	11
Periodo iniziale	1.1	0.5
Periodo costruttivo	2.7	1.2
Periodo nutritivo	6.1	0.5
Periodo terminale	11.5	0.2

Mentre la « dominazione » della conduttrice aumenta continuamente dal periodo iniziale a quello terminale, in cui si trasforma in vera e propria ostilità, quella, molto più modesta, esercitata dalla ausiliaria 1 sulla ausiliaria 2, tocca il suo massimo valore nel periodo costruttivo e poi cade abbastanza bruscamente per non risollevarsi più. Se si mette questo in rapporto con il fatto che l'ausiliaria 1, per un tempo abba-

stanza lungo, nel periodo iniziale ed in quello costruttivo, sta lungamente sul nido e depone attivamente, mentre nel periodo nutritivo, pur continuando a deporre, acquista sempre più il carattere di ♀ raccoglitrice, possiamo ancor meglio persuaderci che l'atteggiamento che io ho chiamato « dominazione » è tipico delle ♀♀ con carattere di conduttrice.

È utile fare anche un'altra considerazione: nell'apprezzamento della « dominazione » durante le osservazioni, io ho compreso certamente anche la richiesta tumultuosa di cibo da parte della conduttrice alle compagne reduci dalla caccia, richiesta che si esplica spesso con i battimenti caratteristici delle antenne e che può essere accompagnata anche da un atteggiamento « passivo » da parte delle ausiliarie: questo ci spiega l'aumento brusco in corrispondenza del periodo nutritivo. Che la « dominazione » non abbia però soltanto questo significato è dimostrato dal fatto che, nel periodo terminale, in cui, come sappiamo, è scarso l'apporto di materiale da parte delle ausiliarie, essa raggiunge i massimi valori: in questo periodo la « dominazione » ha quasi sempre il significato di una vera e propria ostilità.

X. — Fine della poliginia iniziale.

Per le Formiche è stato constatato più volte che la poliginia iniziale termina prima o poi, avvenuta la schiusa delle prime operaie. EIDMANN riporta che, per le Formiche, « gli esperimenti di BUTTEL-REEPEN e MRAZEK hanno incontrovertibilmente e concordemente dimostrato che, dopo lo sfarfallamento delle prime operaie, le due regine iniziano subito una battaglia, in cui la più debole soccombe. Nella battaglia le operaie prendono parte per la più forte ed aiutano a cacciare l'altra ». BRUN potè mostrare che, anche nella adozione di due regine in uno stato orfano, la più debole viene in definitiva violentemente allontanata dalle operaie.

Rimaneva da stabilire se anche per i *Polistes* avviene un ripristinamento della condizione monoginica e, in caso positivo, quali ne siano le modalità.

Nel mio allevamento, nei giorni immediatamente successivi alla schiusa delle prime operaie, che ha luogo a pochi giorni di distanza in tutti e due i nidi (il 12 giugno sull'I, il 17 sul II), il tempo è generalmente brutto, ma il 22 riprendono le belle giornate e osservo la prima partecipazione delle operaie neosfarfallate alla costruzione ed alla attività fuori del nido. Negli stessi giorni, come abbiamo visto, si ha un brusco aumento della « dominazione », che si tramuta in vera

e propria ostilità. Ecco la descrizione del comportamento delle ♀♀ in questo periodo, quale risulta dall'esame dei protocolli.

Le conduttrici tormentano continuamente le ausiliarie e soprattutto molto più intensamente le ausiliarie 1 che le 2. Le operaie invece, per quanto posso osservare, non mostrano ostilità alcuna verso le ausiliarie. Queste ultime escono con grande frequenza, e talvolta la loro uscita dal nido, facendo immediatamente seguito ad una scena di «dominazione» da parte della conduttrice, rassomiglia ad una fuga vera e propria. L'assenza dura generalmente a lungo; fuori del nido, le vespe si puliscono accuratamente e si scaldano al sole. Spesso ritornano senza niente; talvolta portano materiale solido, raramente miele. La costruzione è generalmente rara, salvo per la 11, che costruisce attivamente fino alla vigilia della sua eliminazione. Osservo invece un frequente apporto di acqua, che può essere semplicemente in relazione al considerevole aumento della temperatura in questi ultimi giorni di giugno. Una scena che sorprendo spesso al ritorno di una ausiliaria sul nido è la seguente: la conduttrice sembra farsi incontro alla ausiliaria che ritorna; prima ancora che i due individui vengano a contatto, fra le mandibole della ausiliaria appare una goccia di liquido limpido, che spesso viene succhiata dalla conduttrice. Mentre appare la goccia tra le mandibole, l'ausiliaria protende il capo verso la conduttrice. È raro che questa, dopo aver succhiato la goccia «offerta», lasci in pace l'ausiliaria: di solito ha inizio subito una scena di dominazione, accompagnata dai soliti colpi con le antenne e con le zampe ed ora, soprattutto, da morsi sul capo, sulle ali, su gli arti, ecc. Spesso, la conduttrice afferra dal dorso l'ausiliaria e, con moti repentini delle ali, cerca di staccarla dal nido, a cui l'altra si tiene fortemente aggrappata. Durante la «dominazione», l'ausiliaria ha sempre un atteggiamento completamente passivo ed è quindi improprio, in questo caso almeno, di parlare di lotta fra due ♀♀, di cui una è più forte e l'altra più debole. Talvolta, mentre la conduttrice è saldamente afferrata sul dorso della ausiliaria e la morde e la tormenta, quest'ultima rivolge il capo lateralmente e fa apparire tra le mandibole una goccia di liquido, che si dilata progressivamente: qualche volta questa goccia viene aspirata dalla conduttrice, ma spesso cade sul favo od anche al di fuori. In occasione di una simile scena, raccolgo una di queste gocce e constato che non ha sapore per me ⁽¹⁾.

Dopo qualche giorno di questo comportamento, che è perfetta-

(1) Può darsi che si tratti anche di acqua pura e semplice, ma talvolta il liquido emesso deve essere debolmente zuccherino: una piccola schiera di formiche raccoglie attivamente in un punto al di sotto del favo, laddove le gocce cadono con frequenza.

mente analogo nei due nidi triginici, il 27 giugno, a mattina, la 11 esce dal nido alle 7,20 e raccoglie miele. È assai vivace, nonostante l'ora mattutina. Alle 8,59 rientra con il miele: la 14 l'assale subito, l'afferra dal dorso, mentre la 11, rivolgendo lateralmente il capo, fa apparire tra le mandibole una goccia di liquido zuccherino. Quando la 14 lascia la presa, la 11 ha gli arti medi e posteriori paralizzati e pende inerte dal nido, pur afferrandosi ancora con gli arti anteriori. Appena la stacco, le antenne e gli arti anteriori si muovono ancora con vivacità; l'addome è incurvato in basso, con la fessura genitale leggermente aperta. È capace di trascinarsi, ma i suoi movimenti si fanno sempre più lenti, finchè, alle 10, è completamente inerte. Faccio immediatamente la dissezione, il cui risultato sarà riferito più avanti. Non ho visto la 14 colpire con il pungiglione la compagna, ma ritengo che non vi sia altra spiegazione possibile di una paralisi così improvvisa: vedremo come le osservazioni seguenti confermino questo modo di vedere.

Il 28 e il 29 giugno l'ostilità della 14 si rivolge tutta verso la 36, l'ausiliaria superstite, ed il 29 sera, alle 18, trovo la 36 con le gambe posteriori paralizzate e l'addome pendulo, che riesce peraltro a volare ancora pesantemente. Il giorno successivo anche la 36 è morta ed io faccio una immediata dissezione.

Sul nido II, dopo una intensa ostilità da parte della 9, la 29 sparisce e non fa più ritorno: è probabilmente fuggita dalla gabbia. La 39 è allora oggetto di grandi ostilità, durante le quali osservo con frequenza, messo in sospetto dalle cause di morte della 11 e della 36, che la conduttrice, mentre afferra l'ausiliaria dal dorso cerca di insinuare l'addome di lato in direzione della parte ventrale del torace. Il 1° luglio trovo la 39 morta sul pavimento della gabbia.

Sul nido IV (biginico) le prime operaie sfarfallano il 25 giugno ed ha subito inizio una grande ostilità della 28 verso la 4. Il 2 luglio, ad ore 16, la 4 è sul pavimento della gabbia con sintomi evidenti di esaurimento: vola con molta difficoltà. Io la rimetto sul nido, a cui si aggrappa immediatamente. La 28 si dà a tormentarla nella solita maniera: la 4 si lascia andare e cade nuovamente per terra. È certo che da sè sarebbe incapace di ritornare sul nido; ma io ve la rimetto con le pinze ed allora vedo distintamente che la 28, afferratola dal dorso, con l'addome ripiegato lateralmente ed in basso in direzione del torace, tenta più volte di insinuare il pungiglione, mi pare, alla base delle anche del secondo e terzo paio di arti. In ogni modo posso osservare con tutta chiarezza il va e vieni ripetuto del pungiglione. Infine la 4 si lascia ancora cadere a terra: il giorno dopo ve la trovo ancora, estremamente debole. La sacrifico per l'esame delle gonadi.

Sul nido III (biginico) l'associazione fra le due ♀♀ (vedremo che in questo caso non si può parlare di poliginia) si scioglie ancora prima della schiusa delle operaie: difatti la ♀ 7, che già mostrava un attaccamento molto scarso al nido, dopo vari periodi di lunghe assenze, durante i quali la vedo riposarsi e pulirsi sulle piante e sui sostegni della gabbia, viene trovata morta il 10 giugno.

Riassumendo, si può concludere che la condizione monoginica è stata ristabilita in tutti i nidi osservati e che due sono i modi con i quali si attua la eliminazione delle ausiliarie:

1°) Uno per esaurimento della o delle ausiliarie, che non sono, ad un certo punto, più capaci di ritornare al nido: e questo può avvenire ancora prima della schiusa delle operaie.

2°) Uno violento, che ha luogo dopo lo sfarfallamento delle operaie, è determinato dalla ostilità della conduttrice verso le ausiliarie e consiste in una paralisi provocata da un colpo di pungiglione della conduttrice. Può darsi che il punto d'ingresso del pungiglione sia più spesso alla base delle anche degli arti medi e posteriori, in corrispondenza della membrana di articolazione, ma sono lontano dal credere che esista una regola al riguardo: il veleno agisce per diffusione lenta. Le operaie non partecipano in modo alcuno alla ostilità verso le ausiliarie.

XI. — Controlli sui nidi in natura. Migrazioni e comportamento delle femmine stilopizzate.

I controlli in natura sono stati eseguiti quest'anno su 29 nidi di *Polistes gallicus* (L.) e 10 di *Polistula Bischoffi* Weyrauch (fondati a Barbaricina, nei pressi di Pisa) e su tre nidi di *P. gallicus* fondati spontaneamente nella gabbia piccola, aperta sulla terrazza dell'Istituto. Ho potuto, per mezzo di questi controlli, verificare le mie osservazioni in cattività ed estenderle altresì a quelle questioni per le quali la cattività costituisce manifestamente una condizione sfavorevole di osservazione.

1. — Monoginia di *Polistula Bischoffi* Weyrauch e frequenza della poliginia iniziale in *Polistes gallicus* (L.).

Polistula Bischoffi è risultata, come nelle precedenti osservazioni, costantemente monoginica: non sono soltanto abitati da una sola ♀ i dieci nidi presi in considerazione, ma anche molti altri osservati qua e là nella campagna di Pisa. Solo una volta, a Barbaricina, ho osservato la contemporanea presenza di due ♀♀ sullo stesso nido; alla osservazione successiva però una delle due era sparita. Anche in *Polistula*

Bischoffi però, esiste la possibilità della adozione di un nido abbandonato precocemente da parte di un'altra ♀.

Su 32 nidi di *Polistes gallicus* ve ne sono due (n. VII nella gabbia piccola, n. 19 a Barbaricina) che possiamo considerare veramente monoginici, giacchè una sola ♀ è veramente fedele, mentre le altre fanno solo fugaci apparizioni, senza probabilmente partecipare a lavoro alcuno. Il n. IX nella gabbia piccola ed il n. 18 a Barbaricina sono stati fondati da una ♀ e continuati da un'altra. Tutti gli altri nidi sono poliginici e precisamente, lasciando da parte quelli precocemente distrutti o abbandonati, 6 sono triginici, 6 biginici, 1 tetraginico e 1 pentaginico. Il n. 20 è biginico, ma una delle due ♀♀, come sul nido III della gabbia grande, presenta una fedeltà molto scarsa.

2. Epoca della fondazione.

Sarebbe desiderabile una estesa conoscenza di dati al riguardo: per ora io posso dire soltanto che la fondazione di *Polistula Bischoffi* è assai più tardiva rispetto a quella di *Polistes gallicus*, che presenta anche una variabilità maggiore del tempo di fondazione. A fine di marzo 1941, a Campo, *P. gallicus* aveva già numerose fondazioni: in un solo tetto ne contai 17, di cui alcune avevano già più di 10 celle. Il maggior numero di fondazioni ha luogo nella prima quindicina di aprile, ma io ho potuto osservarne alcune anche nella prima diecina di maggio.

Polistula Bischoffi, invece, incomincia a fondare solo in aprile: questo ritardo è probabilmente da mettersi in rapporto anche con le abitudini di nidificazione all'aperto (PARDI, 1942).

3. - Variazioni del numero delle femmine di uno stesso nido.

Il numero delle ♀♀ di *Polistes gallicus* che si trovano su di un nido ad ogni osservazione non è stabile: quasi sempre si verifica che alcune ♀♀ presenti al precedente controllo sono sparite, mentre altre nuove si sono aggregate. Per studiare queste variazioni ho contrassegnato con numeri individuali tutte le ♀♀ che via via apparivano su 29 nidi scelti nei pressi di Barbaricina e sui tre nidi della gabbia piccola. Gli esami venivano compiuti la mattina presto, spesso prima del sorgere del sole, in modo da eliminare più che fosse possibile le cause di errore dovute alle momentanee assenze delle ♀♀ per lavoro e raccolta. Siccome però anche le ♀♀ con una spiccata fedeltà possono, come abbiamo visto, trattenersi talvolta più giorni fuori del nido, nella trattazione ulteriore terremo conto soltanto delle sparizioni definitive. Ad ogni controllo segnavo, oltre il numero delle celle ed altri dati, le ♀♀ presenti e con-

trassegnavo le nuove che eventualmente si fossero aggregate. Dividendo il numero delle variazioni in più o in meno della popolazione complessiva di tutti i nidi ad ogni controllo, per il numero dei nidi osservati, ho costruito il diagramma della fig. XXXIV, che rappresenta il decorso delle nuove aggregazioni e delle sparizioni di individui da aprile a maggio nei nidi in natura. Dall'esame di questo diagramma è possibile concludere che il maggior numero di aggregazioni e di sparizioni avviene in aprile; in maggio ambedue i valori sono più bassi, il che esprime il maggior grado di stabilità raggiunto dalle varie colonie; in giugno la curva delle aggregazioni scende a zero,

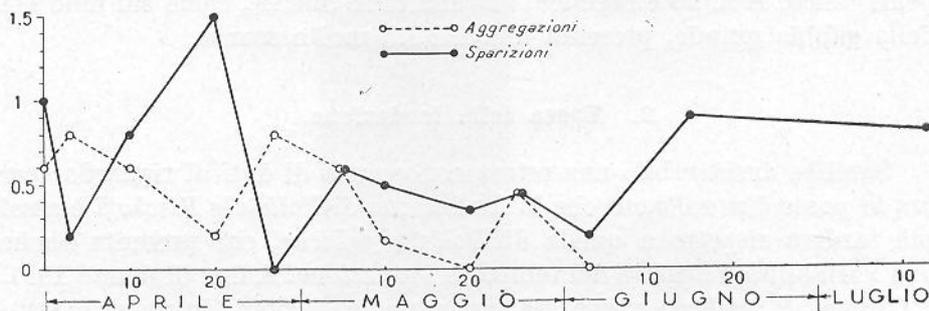


FIG. XXXIV.

Decorso delle aggregazioni e sparizioni sui nidi in natura di *Polistes gallicus* (L.) osservati a Barbaricina (Pisa) (spiegaz. nel testo).

ma quella delle sparizioni aumenta improvvisamente in modo sensibile. Difatti proprio in questa epoca (fra il 3 ed il 16 giugno) avviene lo sfarfallamento delle operaie e, in 9 nidi, la eliminazione delle ♀♀ associate, salvo una che dobbiamo interpretare come conduttrice. A metà luglio, la curva delle sparizioni è pure assai alta, in primo luogo perchè continua la eliminazione di altre ausiliarie, in secondo luogo perchè, su 17 nidi continuati fino a questa epoca, ben 8 furono trovati privi della conduttrice. Si può ritenere perciò che, a non molta distanza dalla eliminazione delle operaie, in un buon numero di società, anche la conduttrice abbandoni spontaneamente il nido. Nella gabbia grande questo è successo in 3 nidi su 4 (nido II, III, IV) prima della fine di luglio.

4. — Fedeltà al nido, migrazioni e comportamento delle femmine stilopizzate.

Stabilita l'entità di queste continue aggregazioni e sparizioni dai nidi, era interessante conoscere la natura degli individui che le compiono. Questo non era possibile se non considerando il tempo che cia-

scuno degli individui nuovi aggregati rimane sul nido. Riporto qui le tabelle di presenza per alcuni nidi, scelte fra le più significative.

TABELLA VII - *Presenze sui nidi 2, 4, 7, 9 osservati a Barbaricina* (1).

	III 26	IV 1	IV 3	IV 10	IV 20	IV 27	V 5	V 10	V 20	V 26	VI 3	VI 16	VII 15	VII 27
Nido 2														
118	+	+	+	+
34	...	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
45*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	...
211	+	+	+	+	+	+
Nido 4														
138	+
52*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
91	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
162	+	+	+	+	+	+	+	+	+
118	+	+	+	+	+	+	+
96	+	+	+	+	+	+
Nido 7														
32	...	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
36	...	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
33	...	+	+
169	+	+
170	+	+
171	+	+
30	+	+
183	+	+	+	+
208	+	+
212	+	+
35	+	+
145	+	+
219	+	+
Nido 9														
176	+	+
177	+	+	+	+	+	+	+	+	+	...
193	+	+	+	+
195	+	+	+	+	+	+	+	...
216	+
196	+	+	+	+	+	+
199	+	+	+
173	+	+	+

(1) Con un asterisco sono indicate le presumibili conduttrici.

Possiamo dunque distinguere due categorie di ♀♀: alcune veramente fedeli al nido, in quanto vi si trovano sempre o quasi; altre che vi stazionano per un tempo più o meno breve o che vi si trovano addirittura ad un solo controllo. Così sul nido 4, salvo la 138, che scompare subito all'inizio, le altre ♀♀ possono essere ritenute tutte come fedeli, mentre nel nido 7, per quanto sia stato successivamente abitato da ben 13 ♀♀ diverse, soltanto due, la 32 e la 36, sono veramente fedeli.

Già le osservazioni in natura mi facevano ritenere come poco probabile che quelle ♀♀ che fanno apparizioni di breve durata sui nidi partecipassero alla costruzione o ad altri lavori sociali. Ma le osservazioni in cattività mi hanno permesso di delucidare anche questo punto interessante.

Delle 39 ♀♀ che io ho immesso nella gabbia a fine marzo, 11 hanno partecipato più o meno intensamente ai lavori sui nidi. Le altre 28 invece non hanno mai preso parte ad attività sociali. Un esame più accurato di queste ♀♀ ha rivelato che si tratta di individui stilopizzati: il loro addome si presenta un poco ingrossato ed in tutti è possibile osservare il « cefalotorace » di uno o più Stilopidi sporgente fra i segmenti addominali. Ora, di queste 28 ♀♀ stilopizzate, la maggior parte sono rimaste sempre assai lontane dai nidi, radunate generalmente in un gruppo al di sotto del mezzo tegolo 3 e nelle pieghe di un foglio di carta di giornale, che io avevo messo nella gabbia come materiale da costruzione: queste ♀♀ uscivano soltanto nei giorni più caldi, svolazzavano qua e là per la gabbia, fermandosi spesso a suggerire miele dalle bacinelle od anche ad aggredire e mangiare larve di Lepidotteri.

Un piccolo numero di stilopizzate mostrava invece un certo interesse per i nidi abitati (n. 1, 21, 24, 25, 34). Durante tutto aprile e maggio ho visto queste ♀♀ portarsi ora su di un nido ora su un altro, dapprima accolte con ostilità, poi tollerate. Sul nido esse non hanno mai costruito, nè tanto meno depresso: l'unica attività che ho visto loro esplicare qualche volta è stata una ispezione delle celle, probabilmente allo scopo di procacciarsi nutrimento, quindi senza significato sociale: una volta infatti ho sorpreso la 1 mentre distruggeva un uovo e succhiava da una delle riserve di miele del nido I. Generalmente, quando sono sul nido, queste ♀♀ riposano nascoste dietro il favo. Il loro attaccamento è debole: la 1, ad esempio, ha abitato successivamente i quattro nidi I, II, III e V, portandosi più volte dall'uno all'altro. Anche le altre ♀♀ hanno un comportamento analogo, che non vale la pena di riferire minutamente.

Al lume di queste osservazioni possiamo ora interpretare le migrazioni fra nido e nido osservate in natura, la cui spiegazione mi aveva

già in altra occasione lasciato perplesso (1941, pp. 5 e 6). Anche quest'anno, oltre a numerose sparizioni e nuove aggregazioni di femmine, talvolta di provenienza ignota, tal'altra appartenenti a gruppi d'ibernamento i cui individui avevo già incominciato a numerare fino dalla prima metà di marzo, avevo osservato alcune migrazioni fra nido e nido e precisamente 6 in un gruppo di nidi assai distanti l'uno dall'altro, 11 in un altro gruppo di nidi, un poco più vicini fra di loro.

Ora, io non escludo che anche ♀♀ lavoratrici possano migrare da un nido all'altro: anzi, nella gabbia, la 29 (ausiliaria 1 del nido II), prima di aggregarsi al II, staziona sul nido V ed anche dopo la sua aggregazione e la sua partecipazione ai lavori sul II, ritorna talvolta al nido V (una volta perfino con materiale, ma senza procedere a costruzione). In natura la 118, fondatrice del nido 2, si aggrega il 27 aprile al nido 4 e vi rimane fino al 3 giugno; e così per qualche altra. Ammessa dunque questa possibilità, la considerazione che la grande maggioranza delle ♀♀ che compiono migrazioni si trattiene poi molto poco su ciascun nido (messa in rapporto al comportamento osservato in cattività) ci fa ritenere per sicuro che la maggior parte delle migrazioni è data da ♀♀ stilopizzate. Sono queste stesse ♀♀ che, nel periodo iniziale delle fondazioni, stazionano in numero rilevante nei pressi di ciascuna colonia nascente, pronte a fuggire al minimo allarme, mentre le ♀♀ fedeli, per quanto non aggressive, più difficilmente si decidono ad abbandonare il nido.

La percentuale delle ♀♀ stilopizzate deve essere in generale assai alta: nella gabbia esse rappresentano esattamente il 71,8 %, mentre, fra le stilopizzate, quelle che in qualche modo hanno mostrato un certo interesse per i nidi sono appena 5 (cioè il 16,2 %). Per ciò che riguarda le osservazioni in natura è solo possibile dire che, su 78 ♀♀ osservate sui nidi da marzo a luglio, almeno 35 hanno un comportamento da stilopizzate (cioè il 45,9 %) ⁽¹⁾.

Come abbiamo visto, anche le ♀♀ stilopizzate che non si avvicinano mai ai nidi presentano un certo istinto gregario che le spinge a raggrupparsi tutte in un posto, fra i molti uguali che hanno a disposizione. In natura ho osservato più volte, molto tempo dopo l'inizio delle fondazioni (a fine maggio, ad esempio) e prima della comparsa delle prime operaie, gruppi cospicui di vespe senza nido, che sono con ogni probabilità costituiti da individui stilopizzati. Nella gabbia il nido V, abbandonato dalla ♀ non stilopizzata n. 35, che lo aveva adottato, fu ripetutamente posto di dimora e di pernottamento di 6 o 7 ♀♀ stilopizzate, durante tutto l'aprile ed il maggio.

⁽¹⁾ Di altre 160 contrassegnate non ho avuto più notizia.

Con il progredire della stagione, le visite delle stilopizzate ai nidi abitati si fanno sempre più rare e cessano alla fine del tutto: questo è forse il risultato di una aumentata ostilità da parte delle ♀♀ associate.

5. - Epoca di aggregazione della conduttrice.

In due dei nidi osservati in cattività la conduttrice si è aggregata posteriormente alla fondazione (nido I e IV). Per il nido II non sono in grado di poter affermare niente, ma per il III è pure probabile che la 20 non sia la fondatrice, giacchè con molto ritardo prende parte alla costruzione, mentre, come abbiamo visto, la costruzione della fondatrice nei primi giorni è piuttosto alta.

Nella gabbia piccola ho avuto tre fondazioni: il nido VII e VIII sono monoginici o quasi; il nido IX è stato fondato il 12 aprile dalla ♀ 4; ma il 20, la ♀ 7, che aveva già costruito un peduncolo nel tegolo accanto, si aggrega alla 4; nello stesso giorno la 4 sparisce per non più tornare, mentre la 7 rimane sul nido, sebbene vi costruisca pochissimo (quando sono sgusciate le prime operaie essa aveva appena 20 celle).

Per i nidi in natura non ho la constatazione diretta della fondazione, ma è certo che in alcuni di essi le ♀♀ conduttrici si sono aggregate posteriormente alla fondazione (nidi 2, 3, 5, 17, 20), mentre in un solo caso la fondatrice diventa la conduttrice: in realtà anche in questo caso però si tratta di un nido quasi monoginico, perchè l'altra ♀ vi dimora per pochissimo tempo.

In complesso, su 9 casi sicuri, in 8 la conduttrice si è aggregata posteriormente alla fondazione.

XII. - Discussione.

Valendoci dei fatti già esposti e di altri risultati ottenuti mediante l'esame istologico e la dissezione, cercheremo di dare qui una interpretazione del fenomeno della poliginia, quale si verifica in *Polistes gallicus* (L.).

1. - Sul determinismo del comportamento delle femmine associate.

Ho constatato con assoluta certezza che, nei nidi I, II, IV, tutte le femmine associate (tanto la conduttrice, come le ausiliarie) sono, in un primo tempo, capaci di deporre uova. Con la dissezione delle ausiliarie, compiuta subito dopo la loro eliminazione, ho potuto

accertare altresì, dalla presenza di spermatozoidi nella spermateca, che anche queste ♀♀ sono fecondate.

Gli esami istologici (1940-1942) e le dissezioni dimostrano, concordemente a quanto ho osservato in cattività, che, all'inizio della associazione, le ♀♀ associate dei nidi in natura sono tutte fecondate e con ovari normalmente sviluppati.

Poichè, d'altra parte, contrassegnando le uova viste deporre, ho potuto accertare che anche le uova deposte dalle ausiliarie possono in questo primo periodo sfuggire alla distruzione da parte della conduttrice e svilupparsi normalmente, si può concludere che nel periodo iniziale della associazione si ha una poliginia vera, vale a dire, in uno stesso nido, una partecipazione di più ♀♀ alla proliferazione.

Ma questo stato non dura e la poliginia diventa in realtà apparente nel senso di HELDMANN, poichè — abbiamo visto — una sola ♀ rimane come effettivamente ovificante (conduttrice), mentre le altre (ausiliarie), pur continuando a deporre per qualche tempo uova (che ora però vengono tutte distrutte dalla conduttrice), si comportano sempre più da operaie, indi cessano perfino di deporre.

In un lavoro precedente (1941) supposi che le ♀♀ fossero, all'inizio della associazione, almeno potenzialmente equivalenti: oggi, avendo esaminato più da vicino l'etologia delle ♀♀ prima e immediatamente dopo la fondazione, ritengo di dover modificare il mio primitivo punto di vista: nel periodo iniziale le ♀♀ associate (tutte fecondate, salvo le eccezioni che vedremo) sono in realtà momentaneamente equivalenti, per ciò che riguarda l'ovificazione, ma non lo sono per il comportamento e, dal punto di vista potenziale, nemmeno per la ovificazione stessa. Richiamo brevemente i dati riguardanti il comportamento:

1°) Prima della fondazione si distinguono, fra le ♀♀ che sono ritornate al nido materno, alcune che hanno un atteggiamento « passivo », altre che ne hanno uno « attivo ». Nelle associazioni le une e le altre conserveranno il loro atteggiamento.

2°) Nei primissimi giorni dalla fondazione è subito possibile distinguere una femmina che si differenzia dalle altre per l'alto riposo, la scarsa costruzione, l'alta oofagia e la costante « dominazione »: è quella che noi abbiamo chiamato conduttrice. Le altre, ausiliarie, presentano invece riposo basso, alta costruzione, oofagia scarsa e dominazione nulla o quasi. La durata media della ovideposizione è maggiore nelle ausiliarie che nelle conduttrici: per le 85 deposizioni osservate di conduttrici, 2' 52'', per le 35 deposizioni osservate delle ausiliarie, 3' 48''.

3°) Fra le due ausiliarie ve n'è una che, per i suoi caratteri eto-

logici, si avvicina maggiormente alla conduttrice (ausiliaria 1), mentre l'altra ha più spiccato carattere di operaia (ausiliaria 2).

Quali sono le cause di queste differenze di comportamento? Io ritengo probabile che esistano, sin dall'inizio, fra le ♀♀ associate, delle differenze fisiologiche od anatomiche, che sono alla base del determinismo del loro comportamento. Oggi non posso dire con sicurezza quali siano queste differenze, ma l'esame comparativo, che io ho già intrapreso, dei sistemi riproduttore e metabolico di tutte le ♀♀ di una società in vari momenti della sua evoluzione, mi permetterà forse di chiarire questo punto importante del problema. Per ora mi limito ad accennare alla possibilità che una delle differenze più importanti sia rappresentata dalla fecondità potenziale, di cui si può approssimativamente calcolare l'entità con l'esame istologico in serie degli ovari.

Un caso che io ritengo eccezionale, giacchè ne ho avuto un solo esempio, è quello del nido III: qui, come si ricorda, la ♀ 7 presenta sin dall'inizio una assenza molto alta e si occupa soltanto dell'apporto di nutrimento. L'11 giugno questa ♀ muore senza aver mai deposto, e la dissezione rivela che ha ovai ridotti e, per di più, non è fecondata. In questo caso dunque si tratterebbe di una vera operaia, che ha svernato, e si è presto esaurita.

Seppure è dunque probabile che esistano, sin dall'inizio, differenze organiche individuali fra le ♀♀ associate, che sono alla base delle differenze iniziali di comportamento, questo non è sufficiente a spiegarci tutti i fenomeni ulteriori. Abbiamo visto che, nei primi due periodi, l'ausiliaria 1 ha una attività sul nido maggiore della 2, oltre che una maggiore deposizione. La 2, nello stesso tempo, ha una maggiore attività fuori ed assenza e provvede prevalentemente alla costruzione e, al principio del periodo nutritivo, anche all'apporto di nutrimento solido. Con il progredire del periodo nutritivo avviene, in ambedue i nidi triginici, una inversione caratteristica: la 1 incomincia a fare lunghe assenze e a portare cibo solido (nel nido II, anche a costruire attivamente), mentre la 2 si occupa prevalentemente della attività sul nido (soprattutto della elaborazione del nutrimento).

Ora, nel determinismo di questa inversione influiscono palesemente altre cause oltre quelle che possiamo ricondurre a primitive differenze fisiologiche.

STEINER (1934), in un suo lavoro d'insieme sui fattori della divisione di lavoro fra le operaie degli Insetti sociali, distingue:

— Fattori fisici, rappresentati dalle differenze anatomiche e fisiologiche, che, variando nel corso della vita individuale, determinano variazioni del comportamento.

— Fattori psichici. Fra quest'ultimi STEINER comprende, da una parte, la caratteristiche psichiche individuali (Individuali-

tät), che possono esaltarsi fino a portare ad una specializzazione del lavoro. Tali caratteristiche individuali sarebbero tanto dovute a fattori interni autonomi («individuelle Antriebe» o impulsi individuali), quanto a fattori esterni, che interferiscono con i primi. D'altra parte STEINER ammette l'esistenza di una capacità sociale di reazione, che viene definita come la percezione dei bisogni dello stato e l'impulso di soddisfarli ⁽¹⁾.

Io attribuisco a fattori della prima categoria le primitive differenze di comportamento fra le ♀♀ associate. Per quanto riguarda il primo tipo di fattori psichici, penso che, in attesa di una loro migliore definizione, si potrebbe forse ricondurli a fattori fisiologici (e fors'anche anatomici). Piuttosto è da prendere in considerazione la cosiddetta capacità sociale di reazione, a cui mi sembra di poter attribuire alcuni fatti da me osservati.

Ad esempio, nel nido III è avvenuto un esperimento naturale d'inversione del comportamento, con l'assenza e la morte della ♀ 7. Questa, come si è detto, appariva veramente specializzata nell'apporto di nutrimento solido. Le prime larve schiudono il 25 maggio, ma fino al 4 giugno, la 20, come tutte le conduttrici, non porta mai nutrimento solido (per quanto esca spesso per la costruzione), mentre la 7 ne porta in abbondanza. Il 4, il 5, il 6, la ♀ 7 è sempre assente e la 20, a cominciare dal 4, porta complessivamente 20 volte materiale solido e 1 volta liquido. La 7 fa ancora una breve visita al nido il giorno 7 e poi muore; la 20 continua naturalmente nella nutrizione delle larve, mentre le altre conduttrici, in presenza delle ausiliarie, non compiono mai questa attività. Appare quindi chiaro come in questo caso la prevalente specializzazione della conduttrice nella attività sul nido non sia, fino ad un certo punto almeno, irreversibile. Ora questo ritorno alle abitudini di una regina di un nido monoginico si può spiegare ammettendo una certa plasticità dell'istinto sociale, che è appunto alla base della capacità sociale di reazione, intesa come bisogno di soddisfare propri istinti, messi in evidenza dai bisogni dello stato.

Ritorniamo ora al comportamento delle ausiliarie ed, in particolar modo, alla singolare inversione constatata nei nidi triginici. A parer mio in questo caso le differenze organiche primitive, la capacità sociale di reazione e le cause secondarie (derivanti dal «lavoro» delle ausiliarie) interferiscono e si completano. Può darsi che la spiegazione che darò ora dei fatti osservati possa essere considerata da taluno come semplicista e fors'anche come troppo meccanicistica: tuttavia, senza

⁽¹⁾ Per me si tratta non di un impulso a soddisfare i bisogni dello stato, quanto di soddisfare i propri istinti, messi in evidenza dai bisogni dello stato.

nascondermi il valore ipotetico di alcune sue parti, non posso fare a meno di constatare che essa riceve conferma da alcuni fatti. In ogni modo essa sarà controllata con l'esperimento.

Lasciando da parte la conduttrice, esaminiamo le differenze primitive esistenti fra le ausiliarie: fin dall'inizio l'ausiliaria 1 si avvicina più alla conduttrice per il suo comportamento. L'ausiliaria 2 invece si dedica precocemente al lavoro e cessa anche precocemente la sua capacità ovificatrice. L'evoluzione del comportamento della 1 è la medesima, ma ritardata: essa lavora dapprima meno della 2 e la sua capacità di ovificazione dura più a lungo. Ad un certo punto però — ecco dove la capacità sociale di reazione agisce su individui che presentano già delle differenze primitive — schiudono le larve e i bisogni della colonia si accrescono improvvisamente. È l'inizio della fase nutritiva: nella 2 si ha una parziale diversione della attività costruttiva verso la raccolta di nutrimento, ma anche la 1, meno specializzata della conduttrice, risente prima di questa la necessità sociale della ricerca di cibo, come insoddisfazione dei propri istinti. Difatti, nella seconda parte del periodo nutritivo, quando si fa più intenso il bisogno di nutrimento proteico, la vediamo incominciare ad uscire attivamente, specializzandosi prevalentemente nell'apporto di nutrimento, che è, di tutte, l'attività più urgente in questo momento. Press'a poco negli stessi giorni si osserva la sua ultima ovideposizione.

Contemporaneamente alla progressiva specializzazione della 1 nella attività fuori del nido, la 2 si specializza prevalentemente nell'attività sul nido e più precisamente nella elaborazione del materiale nutritivo portato dalla 1. Per me dunque la specializzazione della 2 è una conseguenza di quella della 1 ed è a questa secondaria. Si potrebbe da taluno obiettare la possibilità di una ritorsione del principio causale e sostenere cioè che la 1 si specializza prevalentemente nella attività fuori del nido, proprio perchè la 2 è specializzata nella attività sul nido. Ma ciò, si pensi, è assurdo, giacchè una specializzazione nella attività sul nido e più specialmente in quella sua parte che è l'elaborazione del nutrimento, non è concepibile se non come secondaria alla esistenza di un altro o di altri individui, che portano al nido quel nutrimento ⁽¹⁾.

Ecco, a mio parere, una spiegazione plausibile della inversione del comportamento delle due ausiliarie.

(1) Chi ha visto con quanta frequenza le vespe, che hanno trovato a poca distanza una buona sorgente di nutrimento per le proprie larve, tornino cariche al nido, dove sembrano cercare con insistenza di cedere il loro fardello, quasi impazienti di riprendere il volo per tornare al posto di raccolta; chi ha visto, d'altra parte, quanto lunga sia a volte l'elaborazione del materiale grezzo portato dalle raccogliatrici ed anche

Ma non è tutto qui: la dissezione delle ausiliarie, praticata immediatamente dopo la loro eliminazione, ha rivelato che gli ovari si presentano in uno stato di riduzione ed anche di degenerazione.

Tanto nella 36 (ausiliaria 2 del nido I), quanto nella 39 (ausiliaria 2 del nido II), quanto nella 4 (ausiliaria del nido IV biginico), alla eliminazione, gli ovari presentano ovariooli ridotti a tubi sottili, con rigonfiamenti appena sensibili in corrispondenza delle camere ovariche: si è avuto un riassorbimento estremo delle riserve e una formazione di corpi pigmentati di cui l'esame istologico potrà rivelare la natura. Non ho potuto sfortunatamente esaminare la 29 (ausiliaria 1 del nido II), perchè mi è sfuggita prima della sua eliminazione, ma la dissezione della 11 (ausiliaria del nido I) dimostra che in questa ♀ è avvenuta una vera e propria deutoplasmolisi: il contenuto delle camere ovariche appare come un liquido jalino, anzichè con l'aspetto del vitello. Nella manipolazione per il passaggio nel fissativo le camere ovariche sembrano scoppiare e si svuotano del loro contenuto (cosa che non avviene mai per gli ovari normali).

Per di più, in contrasto con quanto avevo osservato all'inizio della associazione (quando tutte le ♀♀ esaminate risultavano con gonadi sviluppate), in sette nidi raccolti in natura il 3 giugno, cioè poco prima dello sfarfallamento delle operaie, osservo i fatti seguenti: le due ♀♀ dei nidi monoginici hanno ovari sviluppati e sono fecondate. Tutte le altre ♀♀ degli altri nidi (2 biginici, 3 triginici, 1 tetraginico) sono pure fecondate e non stilopizzate, ma nei due nidi biginici ve n'è una che ha ovari ridotti, nei nidi triginici ve ne sono due in queste condizioni, nel nido tetraginico due hanno ovari ridotti ed una presenta ovari con sviluppo intermedio. Le altre femmine, che sono manifestamente le conduttrici ovificanti, hanno tutti ovari normalmente sviluppati.

Poichè tutte le ♀♀ osservate in cattività hanno deposto uova normali in un periodo più o meno lungo, possiamo concludere che questa riduzione degli ovari non esiste all'inizio della associazione poliginica, ma si determina in seguito.

Quali possono esserne le cause? Da una parte vi può essere una più bassa fecondità potenziale primitiva, che si traduce in un esaurimento più o meno precoce (a seconda degli individui) della capacità di ovificazione; dall'altra può ammettersi l'esistenza di un fenomeno di secondaria regressione e degenerazione degli ovari in rapporto

la stessa distribuzione alle larve, può rendersi conto del fatto che gli individui che rimangono sul nido, sono talmente occupati in questo lavoro, da dover passare in seconda linea le altre attività.

alla intensità del lavoro ⁽¹⁾, quindi una sorta di « castrazione da lavoro ».

Non è possibile fin da ora, senza il controllo sperimentale, affermare quale di queste due cause possibili abbia un valore maggiore, ma

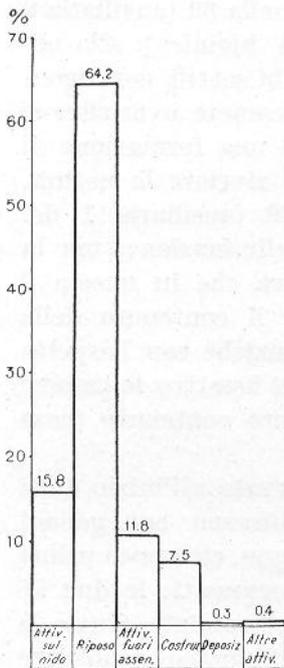


FIG. XXXV.

Polistula Bischoffi Weyrauch (nido VI): ripartizione della attività individuale totale della regina prima della schiusa delle operaie.

diagramma della fig.

si può ritenere probabile che l'una e l'altra si completino a vicenda: la castrazione da lavoro inciderebbe su un preesistente stato di minore fecondità potenziale, nel senso che, in un caso ipotetico di pari intensità di lavoro fra due ♀♀, sarebbe quella con fecondità minore che risente per prima l'effetto del lavoro. Reciprocamente, se di due ♀♀ con fecondità potenziale uguale, una rimane sul proprio nido, sola, mentre l'altra, per l'aggregazione di nuovi individui, diventa ausiliaria e lavora, solo in questa avverrebbe la riduzione degli ovari.

Questa ipotesi è in accordo con la constatazione seguente: le femmine fondatrici di *Polistula Bischoffi* presentano palesemente una fecondità minore delle femmine conduttrici di *Polistes gallicus*: ora come si spiega che le regine nei nidi monoginici di *Polistula* non presentano naturalmente fenomeni di castrazione, per quanto, prima della schiusa delle operaie, compiano da sole tutti i lavori inerenti alla colonia? Ora io ho potuto osservare che la regina di uno stato monoginico, prima della schiusa delle operaie, non lavora quanto una ausiliaria di uno stato poliginico, ma molto meno. Il diagramma della fig. XXXV rappresenta le percentuali pertinenti

⁽¹⁾ Un fenomeno simile si verifica nelle operaie di *Apis*, che nascono con ovari sviluppati e solo dopo 20 (HÜSING e ULRICH, 1939) o 36-41 (NANNETTI, 1940) giorni dalla nascita presentano una regressione. Per quanto riguarda il determinismo della castrazione da lavoro, è probabile che nei *Polistes* risieda in una intensa utilizzazione delle riserve del corpo grasso, che vengono distratte così dal loro normale destino di servire alla formazione delle riserve ovariali. Si spiegherebbe così come, dopo un certo periodo in cui vengono deposte le uova già formate precedentemente, si arresti la ovideposizione; infine deve intervenire anche una utilizzazione delle riserve accumulate nelle gonadi. Per quanto riguarda l'importanza del corpo grasso nella maturazione delle gonadi, si vedano i dati raccolti a pag. 207 e seg. del mio lavoro sui corpi grassi degli Insetti (1940). --

a ciascun gruppo di attività di una ♀ di *Polistula*, che ha fondato un nido tipicamente monoginico nella mia gabbia di allevamento (nido VI). Oltre l'altezza del riposo, colpisce il modesto valore della attività fuori del nido e assenza, che è proprio l'attività che comporta il maggiore dispendio di forze. Per tale attività questa regina si avvicina molto di più alla conduttrice di un nido poliginico che ad una ausiliaria. Del pari, sul nido III, che si può considerare come monoginico, data la partecipazione molto scarsa della 7 ai lavori sociali e la sua morte precoce, la 20 ha un riposo assai alto ed una attività fuori del nido notevolmente inferiore a quella delle ausiliarie (17,9 % in confronto a 26, 31, 24, 22 e 27 % rispettivamente).

Riassumendo, possiamo concludere che il determinismo del comportamento delle ♀♀ associate nelle fondazioni poliginiche è di carattere assai complesso: in attesa di una conferma sperimentale, possiamo ammettere che esistano fin dall'inizio differenze organiche primitive, a cui è dovuto il diverso atteggiamento iniziale: su queste differenze primitive, in varia misura per i diversi individui, agiscono cause secondarie, che possono essere ricondotte, da una parte, alla capacità sociale di reazione nel senso di STEINER, dall'altra, a fenomeni di castrazione da lavoro.

2. — Sul significato della poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.).

Da lungo tempo si è posta la questione se la poliginia rappresenti una condizione primitiva o derivata in confronto della monoginia. R. ed H. V. IHERING, DUCKE e ROUBAUD sono del parere che i tipi poliginici siano i più primitivi, mentre la monoginia rappresenterebbe un tipo derivato che è comparso nelle api e nelle vespe delle regioni temperate e fredde in conseguenza di condizioni climatiche sfavorevoli (citazione da WHEELER, p. 118). Coloro che sostengono l'origine familiare delle società pretendono al contrario — afferma PICARD — che le biocenosi degli Insetti fossero tutte primitivamente monoginiche, essendo la poliginia secondariamente acquisita.

A questo proposito, ritengo sia necessario distinguere innanzitutto fra la poliginia iniziale e la poliginia persistente, cioè realizzatasi nel corso dello sviluppo della colonia. Opporremo così, da una parte, la fondazione poliginica e quella monoginica, dall'altra la poliginia e la monoginia persistente.

È chiaro che, fra queste due ultime, la prima rappresenta una condizione primitiva: la seconda non è pensabile se non ammettendo già una alta differenziazione della società e cioè la presenza di una casta sterile, sia pure anche non differenziata nella morfologia este-

riore come in *Polistes*. La società di *Belonogaster* — senza casta sterile — che rappresenta senza dubbio una condizione delle più primitive, ci offre un esempio tipico di poliginia persistente: a ragione osserva PICARD « tant que la société, chez lui, n'est pas polygyne, elle n'est pas. Si ses ancêtres étaient monogynes, c'était alors avant d'être sociaux, lorsqu'ils avaient les mœurs de Guêpes solitaires actuelles ». Ma una poliginia persistente si ha anche, d'altra parte, in Imenotteri con casta sterile, come altri Epiponini, Polibiini e Polistini.

La indubbia primitività della poliginia persistente, in confronto della monoginia persistente, non implica peraltro, necessariamente, che, nelle vespe più primitive, si debba sempre avere una fondazione poliginica, cioè che questa sia la maniera più primitiva di fondazione.

A questo proposito, passando successivamente ad esaminare i vari tipi di fondazione nei Vespidi tropicali e in quelli delle regioni temperate e fredde, è possibile stabilire tutta una serie di termini di passaggio dalle forme in cui la fondazione poliginica è quasi la regola, a quelle in cui è regola costante la fondazione monoginica.

In *Belonogaster* la fondazione del nido da parte di una sola ♀ è relativamente rara (BISCHOFF, p. 441), mentre è frequente la fondazione poliginica.

Nei Ropalidini si ha fondazione per sciamatura, con prevalenza nello sciame delle ♀♀ fecondate sulle operaie.

Nei più alti Epiponini e nei Polibiini si ha fondazione per sciamatura, che può essere tanto monoginica quanto poliginica (a seconda del numero delle ♀♀ fecondate dello sciame).

Nei Polistini tropicali si ha, accanto alla fondazione poliginica e a quella per sciamatura (generalmente poliginica), forse anche una fondazione monoginica (nei Polistini sud-americani, secondo V. IHERING).

Nei Polistini di regioni temperate e fredde sono pure rappresentate tutte le maniere di fondazione:

a) Secondo RAU (1941) *Polistes pallipes* Lepel. e *P. annularis* (L.), nel Missouri, danno luogo durante l'estate a piccoli sciami di ♀♀, che fondano in comune e da sole nuove colonie prima dell'inverno. Per giudicare se si tratta di vera sciamatura, bisognerebbe sapere se, fra le ♀♀ di questi piccoli sciami, vi sono anche delle operaie vere e proprie. In ogni modo si tratta di una eventualità assai rara.

b) Un accenno ad una vera e propria sciamatura si ha in quei casi, che io credo pure estremamente rari, in cui una o più operaie svernate si associano ad una ♀ fecondata nella fondazione primaverile. HELDMANN interpreta in questo senso la maggior parte dei suoi casi ed io stesso ho osservato l'associazione di una ♀ non fecondata e con gonadi probabilmente ridotte sino dall'inizio, con una fecondata (nido III).

c) Fondazione poliginica.

d) Fondazione monoginica: in alcune specie di Polistini costituisce la regola (gen. *Polistula*).

Vengono infine i Vespini che hanno fondazione monoginica costante: nemmeno in cattività, secondo WEYRAUCH (1937), è possibile ottenere una fondazione in comune di due regine.

Una conclusione ovvia di questo esame è che la monoginia, come la poliginia iniziale, sono rappresentate contemporaneamente fino nelle forme più primitive di questa serie e che pertanto non è possibile dire quale sia delle due la originaria. È probabile che le prime società, indubbiamente poliginiche nel corso dello sviluppo, fossero inizialmente fondate tanto da gruppi di ♀♀, quanto da ♀♀ isolate, proprio come avviene in *Belonogaster*. Oggi è solo possibile dire che la fondazione poliginica (con o senza sciamatura) costituisce la forma più frequente nelle regioni tropicali, mentre la monoginia iniziale è più frequente in quelle temperate e fredde, dove l'intervento della stagione invernale favorisce la dissoluzione periodica della associazione nelle singole unità.

TABELLA VIII. — *Grandezza dei nidi allo sfarfallamento delle operaie.*

N. Nidi	N. ♀♀ associate	N. celle	Media numero celle
4	5	71	Nidi triginici: 57,8
10	4	98	
2	3	93	
3	3	75	
9	3	59	
23	3	55	
5	3	39	
25	3	26	
7	2	58	
26	2	45	
14	2	35	Nidi biginici: 40,0
21	2	35	
24	2	34	
17	2	24	
20	quasi monoginico	36	Nidi monoginici: 24,6
18	» »	23	
19	1	15	

In un lavoro precedente concludevo che, al momento della schiusa delle prime operaie, il nido è tanto più grande per quante più ♀♀ hanno collaborato alla sua costruzione. Questa, che sembra una conclusione ovvia, era parzialmente negata da HELDMANN. Le osservazioni di

quest'anno la confermano pienamente. Allo sfarfallamento delle prime operaie il nido I (triginico) aveva 108 celle, il nido II (pure triginico) 96, il nido III (biginico) 70, il nido IV (pure biginico, ma iniziato più tardi) 52. In natura ho preso in considerazione 29 nidi ⁽¹⁾. A pag. 95 è dato il numero delle celle, a sfarfallamento delle operaie, di quelli che non sono andati precocemente perduti:

Considerando anche i nidi costruiti in gabbia, la media del numero di celle per i nidi triginici è di 68, quella per i biginici 45, per i monoginici 24. Il numero non altissimo di cellette dei nidi tetraginici e pentaginici è probabilmente in rapporto con fenomeni di competizione più intensi fra alcune delle femmine.

* * *

Ho distinto fra gli individui associati una ♀ conduttrice ed una o due ausiliarie. Mi sembra opportuno, prima di passare a considerare una questione di ben altra importanza, riaffermare qui il concetto che queste denominazioni sono puramente dimostrative e che non implicano necessariamente che la conduttrice abbia una qualche funzione direttiva e le ausiliarie siano, rispetto a quella, subordinate. Io sono convinto che « ciascuna vespa e formica agisce per proprio conto e che se la vita sociale porta a certi risultati, ciò avviene indipendentemente da ogni piano prestabilito » (PICARD). Così, se io ho parlato di specializzazione prevalente della ausiliaria 2, come conseguenza della specializzazione prevalente della 1 nell'apporto di nutrimento, questo può avvenire, a mio parere, al di fuori di ogni percezione diretta da parte della 2 della necessità di completare il lavoro della 1: la 1 porta nutrimento solido e la 2, in virtù di una certa plasticità del proprio istinto sociale, in cui risiede appunto la sua capacità sociale di reazione, percepisce la tendenza a soddisfare una parte dei propri istinti, procedendo alla elaborazione. Per la stessa ragione il termine di conduttrice, forse contro le apparenze, non vuol dire che la ♀ in parola ha una funzione direttiva, ma semplicemente che, seguendo l'impulso datole dalle sue condizioni fisiologiche primitive, cioè mantenendosi sul nido, deponendo attivamente e, soprattutto, distruggendo le uova delle compagne, fa sì che nel nido da lei abitato si sviluppi, almeno in un secondo tempo, soltanto la propria prole. Del pari le ausiliarie sono tali non in quanto liberamente aiutano la conduttrice,

⁽¹⁾ Lascio da parte i nidi della gabbia piccola costruiti in condizioni certamente sfavorevoli.

ma solo perchè il risultato dei loro istinti di lavoro si traduce in definitiva in un aiuto allo sviluppo della prole della conduttrice.

La questione, forse un poco oziosa, ci conduce a considerare il significato delle ♀♀ associate da un altro punto di vista.

HELDMANN (1936 *b*) ha osservato un caso, in cui la fondatrice si rivela in seguito effettivamente come « Nestmutter », cioè come conduttrice e mi sembra, per quanto non lo affermi esplicitamente, che sia incline ad ammettere che questa sia la regola, giacchè osserva: « Der durchaus monogyne Charakter der *Polistes gallica* Waben zeigt sich auch in der Anlage der ersten Zellen », volendo intendere con questo come sia la « Nestmutter » a fondare il nido. Per contro, su nove casi sicuri osservati da me, in 8 almeno la conduttrice si è aggregata posteriormente alla fondazione, mentre in uno solo conduttrice e fondatrice sono la stessa ♀ (ed in questo caso si tratta di un nido quasi monoginico).

Per quanto una conferma sia desiderabile, a me non sembra possa esser dovuto ad una fortuita combinazione questa prevalenza della aggregazione della futura conduttrice, posteriore alla fondazione: anzi io ritengo che il caso osservato da HELDMANN sia meno frequente.

Questo ci porta direttamente ad accennare un confronto di un certo interesse fra il comportamento delle ♀♀ degli Pseudopolistini e quello di queste ♀♀ « usurpatrici » di *Polistes gallicus*. Già WEYRAUCH (1937), trattando della filogenesi degli Pseudopolistini e degli Pseudovespini, non mancava di segnalare una certa somiglianza di comportamento fra le femmine di questi parassiti e quelle ♀♀ di *Bombus*, di *Polistes* o di altri Imenotteri sociali che penetrano nei nidi di altre ♀♀ della stessa specie. Le mie osservazioni portano nuovi argomenti in favore di questo riavvicinamento.

Per quanto non si sappia molto sulla biologia degli Pseudopolistini, è noto tuttavia, soprattutto per gli studi di WEYRAUCH, che essi comprendono specie probabilmente prive di casta sterile, le cui ♀♀ fecondate penetrano ad un certo momento nel nido di un'altra specie, ne uccidono, dopo battaglie con le operaie, la regina e depongono nel nido uova, da cui sgusciano larve che vengono allevate dalle operaie della specie ospite.

Ora, in fondo, la maggior parte delle ♀♀ che io ho chiamato conduttrici in *Polistes gallicus* arriva al medesimo risultato, con l'unica differenza che esse non uccidono subito le ♀♀ del nido di cui si appropriano, ma le tollerano fino alla schiusa delle prime operaie. Nell'un caso e nell'altro noi assistiamo al fatto che ♀♀, dotate di una alta fecondità e di una notevole aggressività e che, più tardi di altre, si dispongono agli atti necessari alla proliferazione, non fondano per proprio

conto, ma invadono i nidi di altre ♀♀ a cui manifestano sin dall'inizio una certa ostilità, riuscendo in definitiva a far allevare da altri la propria prole. Nel caso degli *Pseudopolistes* si tratta di invasione di nidi appartenenti a specie diversa, nel caso di *Polistes*, di nidi della stessa specie, ma il tipo del parassitismo è il medesimo. In fondo noi non sappiamo ancora in qual modo e in quale momento gli *Pseudopolistes* invadano i nidi dei loro ospiti: cioè, se prima della comparsa delle operaie, o successivamente, come è per i *Pseudovespini*. Se il primo caso si realizzasse, l'analogia sarebbe ancora più stringente, ma in attesa che una ulteriore ricerca risolva questo punto importante della biologia degli *Pseudopolistes*, non possiamo fare a meno di constatare la già notevole somiglianza di comportamento.

Può avere questo un certo significato filogenetico? WEYRAUCH lo ritiene esplicitamente. Egli osserva acutamente che le più primitive *Pseudovespa* si trovano solo come ospiti di specie che hanno la fondazione più precoce e, in media, la maggiore variabilità del tempo di fondazione fra tutti i Vespini della medesima regione. « Es liegt aber auf der Hand — egli conclude — dass gerade solche Formen eine hervorragende Grundlage zur Ausbildung eines Parasitenverhältnisses bieten: Den spät erscheinenden Tieren wird der Parasitismus erst durch die bereits vorhandenen Nester der früher fliegenden Individuen gleicher Art oder einer nahen Verwandten ermöglicht » (1937, p. 278).

Pur astenendomi dall'affermare esplicitamente che la poliginia di *Polistes gallicus* rappresenti un accenno a relazioni di parassitismo, non mancherò di fare osservare che proprio questa specie, a fondazione precoce e variabile, formerebbe tutt'oggi, al pari dei Vespini nominati da WEYRAUCH, un ottimo substrato per l'insorgere di nuove relazioni simili a quelle che sembrano essersi definitivamente stabilite fra lo stesso *Polistes gallicus*, come ospite e *Pseudopolistes sulcifer* Zimmerm. e *Semenowi* Moraw., come parassiti.

Infine, una relazione che mi sembra interessante, e che ci riconduce a quanto abbiamo detto circa il determinismo del comportamento degli individui associati, è quella che sembra esistere, nell'ambito dei Polistini, fra la fecondità effettiva e il tipo di fondazione.

A parte le differenze tra i singoli individui è certo che la fecondità delle regine del gen. *Polistes*, a fondazione poliginica, è maggiore di quella delle regine del gen. *Polistula*, che presenta invece, a quanto so, monoginia iniziale. Questo è dimostrato non solo, indirettamente, dalla constatazione che, a definitivo sviluppo delle società, il numero medio delle celle è maggiore nei nidi del primo che in quelli del secondo (WEYRAUCH (1939), PARDI (1941 a)), ma anche, direttamente, dal fatto

già ricordato, che la spinta alla ovideposizione è maggiore assai in *Polistes* che in *Polistula*.

La poliginia iniziale ci apparirebbe in questo senso come il risultato di una maggiore fecondità di alcune ♀♀ della specie, che trova, nella fondazione dipendente, cioè in comune con altri individui, una più facile esplicazione.

RIASSUNTO

Polistes gallicus (L.) (Hymenoptera-Vespidae) presenta, con grande frequenza, il fenomeno della poliginia iniziale o di fondazione, vale a dire l'associazione, sullo stesso nido, di più ♀♀ fecondate e, in un primo tempo, tutte ovificanti. Il comportamento di queste ♀♀ è stato seguito dal periodo antecedente alle fondazioni fino al ristabilimento della condizione monoginica, che avviene poco dopo lo sfarfallamento delle prime operaie. Ecco i principali risultati raggiunti:

1°) Ancora prima della fondazione è possibile distinguere, fra le ♀♀ che si trattengono nei pressi del nido materno, a cui sono ritornate con la bella stagione, alcune, che, negli incontri con altre ♀♀ della stessa specie, hanno sempre un atteggiamento « attivo », che viene chiamato « dominazione » e di cui sono descritte le modalità. Altre ♀♀ invece hanno sempre un atteggiamento « passivo » di fronte alle prime. Fino dai primi giorni della fondazione, fra le ♀♀ che si trovano sul nuovo nido o nella immediata vicinanza, ve n'è una che (in questi primi giorni) costruisce pochissimo o affatto, riposa molto, distrugge le uova della o delle compagne, depono al loro posto le proprie, « domina » negli incontri. Per contro l'altra o le altre ♀♀ riposano poco, costruiscono attivamente, depongono con frequenza ed hanno negli incontri con la prima un atteggiamento passivo. In seguito le differenze fra questi due tipi di ♀♀ si fanno ancora più evidenti. Ho chiamato conduttrice la prima ♀, ausiliarie le altre. Nella maggior parte dei casi la conduttrice si aggrega posteriormente alla fondazione e soppianta quindi in un certo modo la fondatrice, che diventa allora, di regola, una ausiliaria.

2°) Le varie attività della associazione poliginica sono state illustrate con particolare riguardo alle modalità della costruzione e della fondazione del nido, di cui vengono per la prima volta descritti gli stadi iniziali.

3°) Il tempo di coesistenza delle ♀♀ associate sullo stesso nido è stato diviso in quattro periodi, caratterizzati dalla diversa intensità delle attività principali:

a) *Periodo iniziale*: riposo assai alto, scarsa attività sul nido, attività fuori del nido e, soprattutto, assenza molto alta, scarsa costruzione. Ovideposizione ed oofagia basse (in senso assoluto).

b) *Periodo costruttivo*: aumento notevole del riposo (valori massimi), aumento della attività sul nido, diminuzione notevole della attività fuori e assenza aumento della costruzione, che raggiunge ora il suo massimo valore. Ovideposizione ed oofagia aumentate.

c) *Periodo nutritivo*: s'inizia con la schiusa delle prime larve. Notevole diminuzione del riposo, piccola diminuzione della attività fuori ed assenza, aumento

notevole della attività sul nido, diminuzione della costruzione. L'ovideposizione raggiunge valori massimi: oofagia di poco superiore a quella del periodo precedente. In una prima fase del periodo nutritivo (quando le larve sono tutte giovani) si ha prevalente nutrizione glucidica e, in minor misura, nutrizione proteica con materiale liquido rigurgitato (sia proveniente da masticazione ed ingestione di insetti portati da fuori, sia dalla distruzione di uova). Solo in un secondo tempo subentra una nutrizione con materiale proteico solido, cioè non ingurgitato.

d) Periodo terminale: ha inizio con lo sfarfallamento delle prime operaie ed è caratterizzato dall'improvviso aumento delle ostilità della conduttrice verso le ausiliarie. Riposo all'incirca uguale a quello del precedente periodo; aumento sensibile della assenza e attività fuori; diminuzione della attività sul nido, ulteriore diminuzione della costruzione. Eliminazione delle ausiliarie.

4°) Conformemente ai dati elaborati in altro modo da HELDMANN (1936 *a*) e da me (1941), il computo totale del contributo di ciascuna ♀ a ciascuna delle attività principali, dimostra che, in ogni nido, una ♀ si comporta da regina (conduttrice), le altre più o meno da operaie (ausiliarie). Nei nidi triginici, fra le due ausiliarie, una (ausiliaria 1) si avvicina maggiormente alla conduttrice, tanto per il riposo, quanto per l'ovideposizione, l'oofagia e la « dominazione ». L'altra (ausiliaria 2) ha più spiccato carattere di operaia. L'ordine di importanza delle varie attività è, per la conduttrice, il seguente: riposo, attività sul nido, attività fuori e assenza (molto modesta in confronto delle altre attività e rappresentata esclusivamente da riposo fuori e raccolta di materiale costruttivo), costruzione, « dominazione », ovideposizione (che occupa anche per questa ♀ una parte minima della attività totale). Per le ausiliarie l'ordine è il seguente: riposo, attività fuori del nido e assenza (devoluta anche a raccolta di nutrimento), attività sul nido, costruzione, ovideposizione, dominazione (minima).

5°) Lo studio del decorso del comportamento dal punto di vista individuale mette in evidenza che il comportamento medesimo varia (tanto per la conduttrice, quanto per le operaie) in rapporto ai fattori ambientali fisici e biologici (presenza delle larve e, indirettamente, presenza degli altri individui associati).

6°) Lo studio del comportamento dal punto di vista sociale nei nidi triginici dimostra i fatti seguenti:

a) Nel periodo iniziale il contributo della conduttrice alla attività fuori e assenza da una parte ed alla costruzione dall'altra, può essere (salvo che nei primissimi giorni) anche assai alto o perfino maggiore di quello delle ausiliarie, ma diviene molto basso, spesso nullo, nei periodi seguenti.

b) Mentre nei periodi iniziale e costruttivo ed all'inizio del nutritivo, è la ausiliaria 2 a cui spetta la maggior parte della attività fuori e assenza ed è corrispondentemente alto il contributo della ausiliaria 1 alla attività sul nido, col periodo nutritivo, avviene una graduale inversione del comportamento: la 1 si dedica sempre più alla attività fuori (soprattutto apporto di nutrimento), la 2 alla attività sul nido (soprattutto elaborazione del nutrimento). Nel nido II l'inversione del comportamento riguarda anche la costruzione.

c) Nel periodo terminale, in relazione al contributo delle prime operaie, si ha un abbassamento di quello delle ♀♀ associate in tutte le attività. Dall'inizio di questo periodo le ausiliarie cominciano a compiere numerose assenze senza risultato sociale apparente.

d) In un primo tempo, nei nidi triginici, tutte e tre le ♀♀ (fecondate) depongono uova potenzialmente capaci di svilupparsi. Verso la fine del periodo costruttivo, l'ausiliaria 2 cessa di deporre; verso la metà del periodo nutritivo anche la 1 cessa

di deporre. Nei nidi biginici, del pari, l'unica ausiliaria cessa presto la sua ovificazione. L'oofagia, che è molto maggiore per la conduttrice, sembra avere un decorso press'a poco parallelo.

e) La «dominazione» aumenta gradatamente dal periodo iniziale a quello terminale; essa viene esplicata quasi esclusivamente dalla conduttrice, in maggior misura nei riguardi della ausiliaria 1. Talvolta la 1 «domina» sulla 2, rarissimamente questa sulla prima, ma in nessun caso si osserva che la conduttrice abbia con le ausiliarie un atteggiamento passivo, anche quando torna da fuori. Nel periodo terminale la dominazione della conduttrice si tramuta in vera e propria ostilità.

7°) La fine dello stato poliginico avviene in due modi: uno violento, per il quale la conduttrice paralizza con un colpo di pungiglione prima l'ausiliaria 1, indi la 2, a pochi giorni di distanza. Il secondo ha luogo probabilmente per spontaneo esaurimento delle ausiliarie, che, a poco a poco, anche in relazione alle continue vessazioni e ostilità della conduttrice, finiscono per passare fuori del nido la maggior parte del tempo e non sono più in grado, ad un certo momento, di ritornarvi. In ogni modo le operaie non sembrano affatto partecipare alla eliminazione.

8°) La dissezione delle ausiliarie dopo la loro eliminazione dimostra che sono fecondate e che, durante il corso della associazione, è avvenuta in esse una riduzione ed una degenerazione degli ovari. Questo fatto viene in parte attribuito a fenomeni di castrazione da lavoro. La dissezione delle ♀♀ prelevate da nidi in natura, sia all'inizio della associazione, sia pochi giorni prima dello sfarfallamento delle operaie, dimostra che anche in natura avviene un identico fenomeno.

9) Altre conclusioni sono state tratte dall'esame dei nidi in natura: a) *Polistes gallicus* (L.) ha quasi costantemente fondazione poliginica, a differenza di *Polistula Bischoffi* Weyrauch, costantemente monoginica; b) l'epoca di fondazione è più precoce e più variabile in *Polistes gallicus* (dalla seconda metà di marzo alla prima quindicina di maggio) che non in *Polistula* (generalmente nella seconda metà di aprile); c) fra le ♀♀ che si trovano sui nidi, ve ne sono alcune «fedeli», mentre altre vi si trovano solo per una volta o due e poi spariscono. Il decorso di queste aggregazioni e sparizioni è stato studiato da aprile a luglio; d) in natura (come in cattività) avvengono molte migrazioni di ♀♀ fra nido e nido: queste migrazioni sono date in massima parte da ♀♀ stilopizzate, che possono aggregarsi per un certo tempo ad un nido determinato, ma non vi lavorano mai, limitandosi ad una distruzione di uova e ad un consumo delle riserve zuccherine: queste stesse ♀♀ presentano un grado debolissimo di attaccamento ai nidi.

10°) In un capitolo finale si prospetta una spiegazione delle cause del comportamento delle ♀♀ associate, rilevandone il carattere complesso, e si esamina il significato generale della poliginia iniziale in rapporto ai fenomeni di parassitismo sociale e come risultato della maggiore fecondità potenziale di alcune ♀♀ nell'ambito della specie.

BIBLIOGRAFIA

- BEQUAERT J. — *Vestigial pleometrosis in the North-american Polistes pallipes Lepel.* — Bull. Brooklyn Entomol. Soc., vol. XVIII, 1923, 73-80.
- BISCHOFF H. — *Biologie der Hymenopteren.* — Berlin, Verlag von Julius Springer, 1923, 598 pp.
- BRUN, BUTTEL-REEPEN (cit. da EIDMANN).
- DAVIS W. T. — *A remarkable nest of Vespa maculata, with notes on some other wasps.* — Bull. Brooklyn Entomol. Soc., vol. XIV, 119-123.
- DUCKE A. (cit. da WHEELER).
- EIDMANN H. — *Die Koloniegründung der einheimischen Ameisen.* — Z. f. Vergl. Physiol., Bd. 3, 1926, 776-826.
- ENTEMAN M. M. — *Some observations on the Behavior of the Social Wasps.* — Popular Sci. Monthly, vol. LXI, 1902, 339-351.
- FERTON CH. — *Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères Mellifères et Ravisseurs.* — Ire Sér., 1901, 128-129.
- FREISLING J. — *Die Bauinstinkte der Wespen (Vespidae).* — Z. f. Tierpsychol., Bd. 2, 1939, 81-98.
- FRISCH K. v. — *Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchung an Bienen.* — Abderhalden's Handb. d. Biol. Arbeitsmeth., Abt. VI, Teil D. Berlin und Wien, 1922, 121-178.
- FRISCH K. v. — *Aus dem Leben der Bienen.* — 3 Aufl., Berlin, Verlag Julius Springer, 1941, 184 pp.
- GRANDI G. — *La costituzione morfologica delle larve di alcuni Vespidi ed Apidi sociali; suoi rapporti con le modalità di assunzione del cibo e con altri comportamenti etologici.* — Mem. R. Acc. Sc. Istituto Bologna (IX), vol. I, 1934, 73-79.
- GRANDI G. — *Contributi alla conoscenza degli Imenotteri melliferi e predatori. XIII.* — Boll. Istit. Entomol., Bologna, vol. VII, 1934-35, 1-144.
- HELDMANN G. — *Ueber das Leben auf Waben mit mehreren überwinterten Weibchen von Polistes gallica L.* — Biol. Zbl., Bd. 56, 1936 (a), 389-400.
- HELDMANN G. — *Ueber die Entwicklung der polygynen Wabe von Polistes gallica L.* — Arb. phys. angew. Entom., Bd., 1936 (b), 257-259.
- HESELHAUS FR. — *Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen.* — Zool. Jb. (Abt. Anat. Ontog.), Bd. 43, 1922, 3-34.
- HÜSING J. O. u. ULRICH W. — *Untersuchungen über das Ovar der Arbeiterinnen von Apis mellifica L.* — VII Intern. Kongr. Entom., Bd. III, 1939, 1802-1816.
- IHERING H. VON — *Zur Biologie der sozialen Wespen Brasiliens.* — Zool. Anz., Bd. 19, 1896, 449-453.
- IHERING R. VON — *Zur Frage nach dem Ursprung der Staatenbildung bei den Sozialen Hymenopteren.* — Zool. Anz., Bd. 27, 1904, 113-118.

- JANET C. — *Observations sur les Guêpes*. — Naud, Paris, 1903, 85 pp.
- MARCHAL H. — *Observations sur les Polistes*. — Bull. Soc. Zool. France, vol. 21, 1896, 15-21.
- MR ZEK (cit. da EIDMANN).
- NANNETTI A. — *Osservazioni sugli ovari di operaie normali ed ovifiatrici di Apis m. ligustica Spin.* — Mem. Soc. Entom. Ital., XVIII, 1939, 259-267.
- PARDI L. — *I corpi grassi degli Insetti*. — Redia, Giorn. di Entomol., Firenze, vol. 25, 1940, 87-288.
- PARDI L. — *Ricerche sui Polistini*. 1. *Poliginia vera ed apparente in Polistes gallicus (L.)*. — Atti Soc. Tosc. Sc. Nat., Proc. verb., vol. 49, 1940, 3-9.
- PARDI L. — *Ricerche sui Polistini*. 2. *Nota sui Polistini della campagna pisana*. — Atti Soc. Tosc. Sc. Nat., Proc. Verb., vol. 50, 1941 (a), 3-7.
- PARDI L. — *Ricerche sui Polistini*. 3. *Ancora sulla poliginia iniziale di Polistes gallicus (L.) e sul comportamento delle femmine associate fino alla schiusa delle prime operaie* (Nota preliminare). — Atti Soc. Tosc. Sc. Nat., Proc. Verb., vol. 50, 1941 (b), 1-15.
- PARDI L. — *Ricerche sui Polistini*. 4. *Note critiche sulla nidificazione di Polistes gallicus (L.) e di Polistula Bischoffi Weyrauch*. — Atti Soc. Tosc. Sc. Nat., Proc., Verb., vol. 51, 1942 (in corso di stampa).
- PECKHAM G. e PECKHAM E. — *On the instincts and habits of the solitary wasps*. — Wisconsin Geol. Nat. Hist. Surv., Sc. Ser. N. 1, Bull. N. 2, 1898, 1-245.
- PICARD F. — *Les phénomènes sociaux chez les animaux*. — Colin, Paris, 1933, 201 pp.
- RABAUD E. — *Phénomène social et sociétés animales*. — Bibl. Philos. contemp., F. Alcan, Paris, 1937, 321 pp.
- RAU P. e N. — *Wasps Studies Afield*. — Princeton Univ. Press, 1918.
- RAU P. — *The Behavior of Hibernating Polistes Wasps*. — Ann. Entomol. Soc. Amer., vol. 23, 1930, 460-466.
- RAU P. — *An additional Note on the Behavior of the hibernating Polistes Wasps*. — Ann. Entomol. Soc. Amer., vol. 24, 1931 (a), 514-518.
- RAU P. — *The nesting Habits of Polistes rubiginosis, with special reference to the pleometrosis in this and other species of Polistes wasps*. — Psyche, vol. 39, 1931 (b), 129-144.
- RAU P. — *Polistes Wasps and their use of Water*. — Ecology, vol. 12, 1931 (c), 690-693.
- RAU P. — *The swarming of Polistes Wasps in temperate Regions*. — Ann. Entomol. Soc. Amer., vol. 34, 1941, 580-584.
- REUTER O. M. — *Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte*. — Berlin, 1913, 1-448.
- ROUBAUD E. — *Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique*. — Ann. Sc. Nat., Zool. (10), vol. I, 1916, 1-160.
- SCHMITT C. — *Beiträge zur Biologie der Feldwespe*. — Z. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 15, 1919.

- SIEBOLD C. TH. E. VON - *Beiträge zur Pathenogenesis der Arthropoden.* - Leipzig, 1871, 238 pp.
- STEINER A. - *Die Arbeitsteilung der Feldwespe Polistes dubia Kohl.* - Z. f. Vergl. Physiol., Bd. 17, 1932, 101-152.
- STEINER A. - *Neuere Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten.* - Ergebnisse der Biologie, Bd. 10, 1934, 156-157.
- WASMANN E. - *Beiträge zur sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen.* - Biol. Centralbl., Bd. 30, 1910, 453-464, 475-496, 515-524.
- WEYRAUCH W. - *Beitrag zur Biologie von Polistes.* - Biol. Zentralbl., Bd. 48, 1928, 407-427.
- WEYRAUCH W. - *Wie entsteht ein Wespennest? 1 Teil: Beobachtungen und Versuche über den Papierbereitungsinstinkt bei Vespa, Dolichovespula und Macrovespa.* - Z. f. Morph. Oekol. d. Tiere, Bd. 30, 1935, 401-431.
- WEYRAUCH W. - *Zur Systematik und Biologie der Kuckuckswespen Pseudovespa, Pseudovespula und Pseudopolistes.* - Zool. Jb. (Abt. Syst.), Bd. 70, 1937, 243-290.
- WEYRAUCH W. - *Zur Systematik der palaarktischen Polistinen auf biologischer Grundlage.* - Arch. f. Naturgeschichte, N. F., Bd. 8, 1939, 145-197.
- WHEELER W. M. - *Les Sociétés d'Insectes. Leur origine, leur évolution.* - Doin, Paris, 1926, 468 pp.

I N D I C E

I. Introduzione	pag. 1
II. Condotta delle osservazioni e metodi	» 6
III. Ibernamento di <i>Polistes gallicus</i> (L.) e di <i>Polistula Bischoffi</i> Weyrauch	» 13
IV. Ritorno primaverile al nido materno: associazione e fondazione	» 17
V. Le attività fondamentali nella associazione poliginica	» 24
1. Riposo sul nido	» 25
2. Attività sul nido	» 26
A) Ispezione delle celle	» 26
B) Elaborazione del materiale nutritivo	» 27
C) Nutrizione delle larve	» 28
D) Verniciatura	» 30
E) Altre attività minori	» 31
3. Attività fuori del nido e assenza	» 32
4. Costruzione	» 34
A) Scelta e raccolta del materiale	» 34
B) Fondazione del nido e stadi iniziali	» 35
C) Impianto di nuove celle	» 40
D) Ampliamento di celle preesistenti	» 40
E) Rafforzamento del peduncolo	» 41
F) Lavori accessori	» 41
5. Ovideposizione	» 42
6. Altre attività	» 43
A) Oofagia	» 43
B) Dominazione e ostilità	» 44
C) Trasporto di acqua	» 44
VI. Caratterizzazione sommaria degli individui associati nei nidi biginici e triginici (Computo sociale totale)	» 44
1. Nidi biginici	» 45
2. Nidi triginici	» 46
VII. Ripartizione della attività totale individuale nei vari individui associati nei nidi biginici e triginici (Computo totale individuale)	» 49
1. Conduttrici	» 49
2. Ausiliarie	» 52

VIII. I quattro periodi della associazione poliginica	pag. 53
1. Periodo iniziale	» 55
2. Periodo costruttivo	» 56
3. Periodo nutritivo	» 56
4. Periodo terminale	» 60
IX. Decorso del comportamento delle femmine associate nei nidi tri- ginici	» 62
1. Variazioni della ripartizione della attività individuale . . .	» 63
A) Conduttrici	» 63
B) Ausiliarie 1	» 65
C) Ausiliarie 2	» 67
2. Variazioni del contributo dei vari individui di uno stesso nido alle principali attività	» 69
A) Attività fuori ed assenza. Attività sul nido. Riposo. Costruzione	» 69
B) Ovideposizione ed oofagia	» 74
C) Dominazione	» 76
X. Fine della poliginia iniziale	» 77
XI. Controlli sui nidi in natura: migrazioni e comportamento degli individui stilopizzati	» 80
1. Monoginia di <i>Polistula Bischoffi</i> e frequenza della poliginia iniziale in <i>Polistes gallicus</i> (L.)	» 80
2. Epoca della fondazione	» 81
3. Variazioni del numero delle ♀♀ di uno stesso nido	» 81
4. Fedeltà al nido, migrazioni e comportamento delle ♀♀ stilopizzate	» 82
5. Epoca di aggregazione della conduttrice	» 86
XII. Discussione	» 86
1. Sul determinismo del comportamento delle femmine asso- ciate	» 86
2. Sul significato della poliginia iniziale di <i>Polistes gallicus</i> (L.)	» 93
XIII. Riassunto	» 99
XIV. Bibliografia	» 102