

L. PARDI

Istituto di Zoologia della Università di Pisa
Istituto di Entomologia della Università di Bologna

Ricerche sui Polistini.

VII.

LA "DOMINAZIONE" E IL CICLO OVARICO ANNUALE

IN *POLISTES GALLICUS* (L.).

I. - Introduzione.

Nei confronti delle Api domestiche, della maggior parte delle Formiche, delle Termiti e degli stessi Vespini, i Polistini hanno società relativamente semplici e primitive, costituite da un numero non eccessivo di abitanti (raramente superano il centinaio), i quali costruiscono per di più nidi gimnodomi e quindi assai facilmente osservabili. Sono queste le ragioni principali che rendono questo gruppo particolarmente adatto allo studio di certi fenomeni sociali primitivi e che mi hanno indotto, da qualche tempo, ad occuparmene.

In un lavoro precedente sulla poliginia iniziale (PARDI, 1942) ho segnalato che la divisione di lavoro fra le femmine associate in primavera nella fondazione del medesimo nido (una conduttrice e due o più ausiliarie) si attua parallelamente ad un insieme di comportamenti, che ho descrittivamente designato col termine di dominazione. La conduttrice ha sempre, nei riguardi delle ausiliarie, un atteggiamento attivo, che da una frequente richiesta di cibo liquido, passa per gradi ad una ostilità vera e propria, mentre le ausiliarie hanno, con la conduttrice, sempre un atteggiamento passivo, vale a dire cedono molto spesso liquido ingurgitato ed assumono caratteristiche posizioni di acinesi. In una associazione triginica, la conduttrice domina le ausiliarie prima e seconda, l'ausiliaria prima domina la seconda, la seconda è passiva con ambedue (scala di dominazione).

La constatazione di questi comportamenti poneva diverse interessanti questioni, ad alcune delle quali avevo cercato di dare una risposta nel lavoro precedente:

1°) Qual'è il comportamento delle femmine nelle associazioni di 4, 5, 6, o più individui?

2°) Con la comparsa delle operaie, si stabilirà del pari fra di esse una scala di dominazione, oppure le operaie saranno equivalenti fra loro? Qual'è precisamente l'atteggiamento delle operaie nei riguardi della conduttrice e delle ausiliarie?

3°) Qual'è il determinismo di queste differenze di comportamento fra le femmine associate? Hanno esse una base in diversità di carattere anatomico o fisiologico, comunque rilevabili all'osservazione?

4°) Qual'è il significato e quali sono le conseguenze della dominazione?

Per quanto la sperimentazione su questi Vespidi non sia molto agevole, ho fiducia di aver dato fin da ora a queste domande una risposta abbastanza esauriente.

Le osservazioni e gli esperimenti sono stati compiuti a Pisa nel 1943, 1945 e 1946, la preparazione bibliografica e la redazione del lavoro nell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna, al cui Direttore, Prof. GUIDO GRANDI, mi è grato dovere esprimere pubblicamente la mia profonda gratitudine. Ringrazio pure il Prof. EZIO TONGIORGI per la intelligente critica dei miei risultati statistici e per il valido aiuto prestatomi nelle loro rappresentazioni grafiche.

II. — Metodi e condotta delle osservazioni.

In una prima serie di osservazioni (prima dello sfarfallamento delle operaie e quando le operaie non sono ancora molto numerose) ho adoperato i medesimi metodi usati per lo studio precedente: osservazione prolungata e notazione del comportamento di tutti gli individui di un nido, resi distinguibili per mezzo di contrassegni secondo VON FRISCH. Quando le operaie diventano troppo numerose, non è possibile seguire tutte le azioni di tutti gli individui. Mi sono limitato pertanto ad osservare: la dominazione, la deposizione di uova, la costruzione, l'uscita e l'entrata, l'apporto di nutrimento liquido e solido. Questa limitazione, pur fornendo un'idea sufficientemente precisa della « individualità » nel comportamento, mi permetteva di esaminare contemporaneamente un gran numero di individui, tutti quelli almeno che si trattenevano sulla faccia anteriore del favo. Per ottenere una valutazione statistica dei vari fenomeni, i dati sono stati elaborati in varie maniere che saranno riferite nel corso del lavoro. Dai primi sfarfallamenti in poi la gabbia di allevamento fu aperta: le osservazioni, quindi, si svolsero in condizioni perfettamente naturali.

III. — I fenomeni di dominazione.

1. — Comportamento attivo, comportamento passivo e intolleranza reciproca.

(fig. 1)

È innanzi tutto necessario descrivere i comportamenti il più accuratamente possibile, senza per ora preoccuparci di quali individui della società essi siano caratteristici.

Allorchè due vespe s'incontrano, o sul nido o nelle vicinanze immediate, può essere che l'osservatore non avverta nella loro condotta nessuna modificazione apparente: possiamo parlare in tal caso di indifferenza. Ma può darsi ch'esse mostrino comportamenti tali da venire in contatto.

Ed allora tre tipi d'incontri possono presentarsi, che denominiamo rispettivamente:

Intolleranza ed equivalenza;

Tolleranza ed equivalenza;

Tolleranza (o intolleranza) e non equivalenza.

Nel primo caso, le due vespe, venute a contatto, si battono reciprocamente il capo con le antenne (« trillo » antennale), stando dapprima sulle sei zampe, poi seguitano a tempestarsi di colpi con le antenne e con le zampe anteriori, erette sulle medie e posteriori; indi si avvinghiano e si mordono, tentando di strapparsi dal substrato con brusche estensioni delle ali, si pugnano talvolta ⁽¹⁾, oppure rotolano a terra per poi risollevarsi e spesso inseguirsi a volo.

Nel secondo caso (di gran lunga il più raro) le due vespe, venute a contatto con le parti boccali, si scambiano liquidi senza trillo antennale o con trillo da ambo le parti.

Nel terzo caso (frequentissimo) un individuo assume atteggiamento attivo o da dominante, l'altro un atteggiamento passivo o da dominato. Poichè varie sono le forme di atteggiamento attivo e passivo, osservando sistematicamente le varie forme d'incontro, si può stabilire una lista delle azioni (o reazioni) di una vespa attiva, che corrispondono più frequentemente alle reazioni (od azioni) di una passiva. È evidente che, esistendo fra i vari atteggiamenti numerose sfumature di passaggio, la lista non può avere un carattere di rigidità. Essa non rappresenta nemmeno necessariamente la successione temporale dei reciproci atteggiamenti, ma piuttosto una serie d'incontri di diverso tipo, ordinati secondo l'ostilità crescente della dominante, a partire dalla sua completa tolleranza.

(¹) Si avverte distintamente l'odore caratteristico del veleno.

TABELLA I. — *Comportamento da dominante e comportamento da dominata* (1).

♀ A (dominante)	♀ B (dominata)
1. Cede liquido alla B, con il capo più alto, senza trillo antennale.	1. Con il capo in estensione trilla dal di sotto la regione buccale della A (2).
2a. Nessun movimento apparente.	2a. Evita l'incontro, «deviando» bruscamente in vicinanza della A.
2b. Si muove bruscamente verso la B.	2b. Evita l'incontro.
2c. Trillo antennale breve.	2c. Si sottrae al trillo o, più raramente, rivolge verso la A la regione buccale (con o senza goccia di liquido).
3. Trillo antennale continuo e durevole (oppure morsi) sugli occhi, sulle guancie, sul capo, sul torace, meno spesso sull'addome della B (fig. 1).	3. Posizione di acinesi (3): corpo aderente al favo, capo reclinato con antenne ed arti in flessione (fig. 1); oppure fa apparire tra le mandibole una goccia di liquido rigurgitato, che viene succhiata dalla A. Spesso, dopo queste reazioni, uscita dal nido.
4. Morde con violenza, avvinghia la B e, con bruschi dispiegamenti delle ali, cerca di strapparla dal favo; spesso pugnala.	4. Talvolta acinesi: più spesso «offerta» di liquido rigurgitato, che di solito la A non succhia. Fugge sul nido (riparandosi dietro il favo o dentro le celle) o esce.

È opportuno sottolineare subito che in una serie d'incontri fra due vespe A e B non equivalenti, gli atteggiamenti rispettivi non sono indifferentemente dell'uno o dell'altro dei due tipi fondamentali: ferme restando certe condizioni che vedremo, una delle due vespe domina in tutti gli incontri. Solo molto raramente si osserva una dominazione relativa, cioè che un individuo B, generalmente dominato, può qualche rara volta dominare A, generalmente dominante. Di solito se una dominata si permette con una dominante un atteggiamento fuggacemente attivo, le sue « velleità » vengono immediatamente rintuzzate.

(1) La tabella non è costruita in base ad un semplice apprezzamento, ma con lo spoglio di centinaia di dati d'osservazione, che non riporto per economia di spazio.

(2) Può sembrare arbitrario classificare fra i comportamenti da dominata questo atteggiamento. Sta di fatto ch'esso si trova sempre in quegli individui che, in altri incontri, hanno atteggiamenti passivi tipici. È questo pure il comportamento dei maschi allorchè richiedono cibo alle operaie.

(3) Secondo la classificazione di STEINIGER (*Biologie der sogenannten tierischen Hypnose*, in « Erg. Biol. », Bd. XIII, 1936) si dovrebbe parlare di una « Schutzstellung » in flessione (Flexionsstellung), del tipo Coleotteri.

Per atto di dominazione, nelle notazioni statistiche del comportamento, intendo in generale uno qualsiasi degli incontri sopra riportati, da cui risulti la non equivalenza di due soggetti.

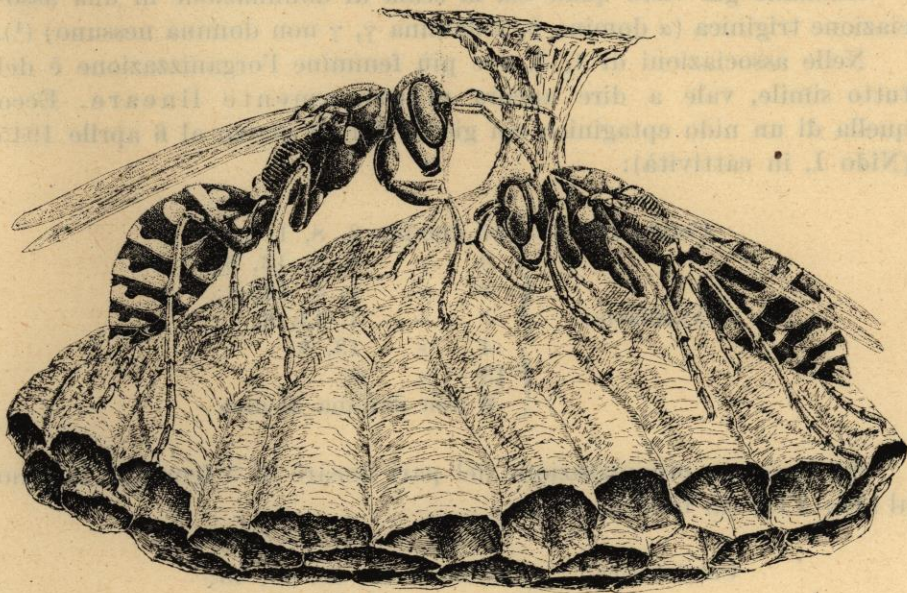


FIG. I.

Polistes gallicus (L.) — Una scena di dominazione in un nido biginico. La ♀ dominante (a sinistra), in posizione eretta, si dispone al trillo antennale, che consiste in un rapido battere alterno delle antenne generalmente sui lati del capo della dominata. Questa ha già assunto la posizione di acinesi (gli arti e le antenne sono in realtà ancor più flessi e retratti di quanto non siano stati qui rappresentati).

La fig. I può dare un'idea del diverso atteggiamento di una dominante, allorchè si dispone al trillo antennale e di una dominata in acinesi.

2. — La scala di dominazione nel periodo della associazione poliginica.

Gli incontri fra le femmine associate di uno stesso nido, nel periodo iniziale, costruttivo e nutritivo (cfr. PARDI, 1942), sono quasi di regola del tipo 2 e 3, raramente del tipo 1 e 4, ancora più raramente si ha intolleranza ed equivalenza ⁽¹⁾. Nel periodo terminale, dopo lo sfarfalla-

⁽¹⁾ Intolleranza ed equivalenza, fra le ♀♀ dello stesso nido, si ha soltanto — e fugacemente — allorchè la ♀ conduttrice non è più capace di mantenere la supremazia: allora essa è costretta a lottare con le altre ♀♀, ma, ben presto, viene eliminata dalla associazione.

mento delle operaie, gli incontri assumono con grande frequenza il tipo 4, vale a dire aumenta smisuratamente l'ostilità della conduttrice sulle ausiliarie, il che prelude alla loro eliminazione dal nido.

Abbiamo già visto quale sia la scala di dominazione in una associazione triginica (α domina β , β domina γ , γ non domina nessuno) (1).

Nelle associazioni di 4, 5, 6 e più femmine l'organizzazione è del tutto simile, vale a dire ancora rigorosamente lineare. Ecco quella di un nido eptaginico nei giorni dal 23 marzo al 6 aprile 1945 (Nido I, in cattività):

Conduttrice:	37	domina	3, 8, 1, 13, 6;
Ausiliarie:	3	»	8, 1, 13, 6;
	8	»	1, 4, 13, 6;
	1	»	4, 13, 6;
	4	»	13, 6;
	13	»	6;
	6	non	domina alcuno.

Ed ecco una organizzazione del pari lineare di 5 femmine intorno al nido VIII (in libertà, 1945):

Conduttrice:	61	domina	62, 66, 63, 65;
Ausiliarie:	62	»	66, 63, 65;
	66	»	63, 65;
	63 e 65 non dominano nessuno e sono tra di loro pres- sochè equivalenti.		

In questi casi, come in tutti gli altri numerosi che non riporto, è manifesta la validità di una medesima regola di straordinaria esattezza: per ogni nido v'è una femmina (α), che domina tutte le altre, una o due che non ne dominano alcuna (ω), mentre tra l'una e l'altra v'è una serie più o meno ampia di termini di passaggio, costituita da femmine in parte dominate e in parte dominanti (β , γ , etc.).

La frequenza della dominazione di una femmina qualsiasi sulle femmine a lei subordinate non è qualsiasi: si può dire, con buona approssimazione, ch'essa domina più frequentemente le femmine a lei più vicine nella scala. (Tab. II).

(1) Le lettere greche sono state adottate per uniformarsi alla nomenclatura relativa ai fenomeni di dominazione nei Vertebrati.

TABELLA II. — Nido I (1945): *Frequenza della dominazione: osservazioni dal 23-III al 6-IV (8 h complessivamente)*. I numeri indicano quante volte una delle ♀♀ della prima colonna a sinistra è stata osservata « dominante » su una delle compagne (prima riga in alto).

	♀♀ associate							Totale dominazione	
	37	3	8	1	4	13	6		
♀♀ associate	37	—	12	9	12	0	3	2	38
	3		—	5	13	4	8	5	35
	8			—	6	1	3	1	11
	1				—	10	7	4	21
	4					—	2	1	3
	13						—	1	1
	6							—	0
Totale passività	0	12	14	31	15	23	14	109	

Come ho già segnalato, la femmina α può essere la fondatrice del nido, ma non di rado si aggrega posteriormente sopraffacendo le altre già stabilmente legate ad una fondazione. Questa femmina diventa di regola la conduttrice, cioè la vera regina. Se la femmina α muore o viene tolta sperimentalmente dalla associazione, è di regola la β che la sostituisce nelle sue mansioni di conduttrice; se muore la β , la γ prende il suo posto secondo una regola rigorosa. Talvolta (come è avvenuto della α e della β sul nido I, 1945) la α si indebolisce per cause non facili a rivelarsi: la β allora, e talvolta anche le altre, incominciano a tormentarla, dominandola, fino ad eliminarla dall'associazione. Può darsi infine che alla morte od alla sparizione della α seguano lotte fra due femmine ausiliarie quasi equivalenti, da cui una riesce vittoriosa sull'altra, che avrà d'ora in poi sempre atteggiamento passivo. Questa sostituzione può avvenire anche verso la fine della associazione poliginica. Specialmente in questo periodo si osserva di frequente che una scena di dominazione, ad es., di β su γ , sembra eccitare la α che, immediatamente, con ripetuti colpi di antenne, domina la β (non la γ).

Saggiando, in una serie di esperimenti, che non posso qui riferire, il comportamento di ogni individuo di fronte ad individui di posizione sociale diversa, appartenenti ad altri nidi, si rileva che gli individui α

dominano dovunque, anche su nidi estranei, mentre quelli in posizione ω sono ovunque dominati (anche da estranei sul proprio nido); una γ invece, sul proprio nido in presenza di una estranea di posizione β , può riuscire anche a scacciarla, talvolta perfino a dominarla.

3. - La scala di dominazione dopo lo sfarfallamento delle operaie (1).

(figg. II e III)

Alla fine di maggio od ai primi di giugno incominciano a sfarfallare gli individui della nuova generazione, in massima parte figli della conduttrice (PARDI, 1942): i primi sfarfallati sono generalmente ♀♀, ma anche qualche maschio vi si può trovare, benchè più raramente. Non consideriamo il comportamento dei maschi che è di solito molto pauroso e passivo.

Le operaie appena sfarfallate attraversano un periodo assai breve (1-2 giorni) di indifferenza reciproca ed in cui sono quasi indifferenti alla conduttrice ed alle ausiliarie. Ben presto però incominciano i contatti ed allora si osservano regolarmente i fatti seguenti:

1°) Tutte le operaie sono almeno inizialmente dominate dalla conduttrice.

2°) Fra le operaie si stabilisce ben presto una scala di dominazione rigorosamente lineare in funzione dell'ordine di sfarfallamento e quindi dell'età: la prima sfarfallata domina tutte le altre, la seconda tutte le altre meno la prima e così via. Rarissima e limitata a singoli incontri è la dominazione di una più giovane sulla più vecchia.

3°) Le relazioni fra le operaie e le ausiliarie sono più complesse: in generale la ausiliaria più vicina alla conduttrice non viene dominata dalle operaie. Fra le altre ausiliarie e le operaie interviene una dominazione relativa: le operaie però, prese in blocco, dominano le ausiliarie più basse, più di quanto queste, a loro volta, non dominino le operaie.

Tutti questi fatti, per il Nido I (1945), sono sinotticamente riportati nella Tabella III.

(1) Il termine « operaia » è, qui e in seguito, adoperato per indicare gli individui femminili della nuova generazione, giacchè il loro comportamento è, almeno in un primo tempo, quello tipico di una operaia. Alcune di esse, peraltro, possono diventare, come vedremo, femmine di transizione o di sostituzione, normalmente ovificanti: e per questa ragione le chiameremo più spesso con il termine generale di « individui » o « soggetti ».

TABELLA III. — Nido I (1945): *Frequenza della dominazione: osservazioni dal 28-V al 6-VI (14 h e 45')*. Spiegazione come per la Tabella I. Le operaie sono in ordine di sfarfallamento.

	Cond.	Ausiliarie			Operaie					Totale dominazione	
		4	17	13	6	1	2	3	4		5
Cond.	4	—	126	104	132	10	25	11	3	3	414
Ausiliarie	17		—	16	7		3	3	2		31
	13			—	3		6	2	3		14
	6			2	—			4	1		7
Operaie	1			8	14	—	14	10	8	4	58
	2			9			—	12	7	4	32
	3			10	3			—	13	2	28
	4			1	1				—	2	4
	5				1					—	1
Totale passività	0	126	150	161	10	48	42	37	15	589	

Come si vede le operaie dominano le ausiliarie 13 e 6, non la 17, immediatamente inferiore alla conduttrice. D'altra parte le ausiliarie 13 e 6 dominano talvolta le operaie 2, 3, 4 ma non la prima operaia. Dalla Tabella risulta altresì:

4°) La massima parte (87.5 %) della dominazione della conduttrice si rivolge verso le ausiliarie, mentre un'aliquota assai minore (12.5 %) è rivolta sulle operaie.

5°) In generale la massima frequenza di dominazione di ciascun individuo si rivolge verso quello a lui più vicino nella scala: ciò è soprattutto manifesto considerando le relazioni fra operaie.

6°) La frequenza di dominazione totale (ultima colonna) di ogni individuo decresce regolarmente passando dalla conduttrice alle ausiliarie via via più basse, mentre aumenta la frequenza totale della passività (ultima riga). Il medesimo fatto si osserva nella scala delle operaie, nella quale però sono le operaie di media posizione (2 e 3) ad avere la massima passività. Ciò dipende dal fatto che la 4 e la 5 sono, in questo

periodo, ancora nella fase giovanile di riposo e quindi stanno molto dietro il favo.

La dominazione della conduttrice 4 sulla ausiliaria 17 sembra minore di quella esercitata sulla 6, ma ciò dipende dal fatto che la 17 è stata eliminata violentemente dalla 4 il 3 giugno, mentre le altre hanno continuato a far parte della colonia. Il 3 di giugno la dominazione della 4 sulle ausiliarie era la seguente (in 90' di osservazione):

Dominazione sulla 17:	126 volte.
» sulla 13:	51 volte.
» sulla 6:	66 volte.

* * *

Il 6 giugno 1945, sul nido I, è avvenuto un fatto che mi è parso dapprima assai singolare; l'operaia 1, tornata da fuori, si è ribellata improvvisamente alla conduttrice 4 ed ha lottato con lei furiosamente; di lì a poco la 4 non è stata più in grado di rispondere ed è fuggita. Rimessa sul nido appare nettamente dominata dalla operaia 1, e perfino dalla ausiliaria 6, fino ad allora a lei subordinata. In breve, la 4 si indebolisce talmente da non essere più capace di ritornare da sè al nido ed allora la sacrifica per l'esame anatomico.

L'operaia 1 prende immediatamente il posto della 4 diventando la conduttrice e aumentando bruscamente la sua dominazione su tutte le altre femmine (operaie ed ausiliarie). La sua dominazione sulle altre operaie ubbidisce rigorosamente alle regole enunciate. Il 7 giugno, in 90' di osservazione, essa domina:

23 volte sulla 2	} Operaie in ordine di sfarfallamento
15 volte sulla 3	
6 volte sulla 4	
5 volte sulla 5	
2 volte sulla 7	
0 volte sulla 8	
1 volta sulla 10	

L'11 giugno, dopo soli 5 giorni dalla eliminazione della regina, sorprende la prima ovificazione della 1, la quale è diventata così una femmina di sostituzione, con posizione α nella scala.

Fatti identici avvengono sui nidi II e III, dai quali tolgo sperimentalmente la regina, in questo stesso periodo della stagione: è sempre l'operaia 1 che ne prende il posto e che diventa ovificante. A provare l'improvviso cambiamento nella condotta della 1, dopo la scomparsa della regina, riporto la Tabella IV, dove sono messi a raffronto i valori della dominazione su ciascuna delle altre femmine, prima e immediatamente dopo la eliminazione della regina.

TABELLA IV. — Nido II (29 giugno 1945: 2 h e 10' di osservazione).
Riposo dietro il favo e dominazione della operaia 1 sulle altre componenti del nido.

	Mattino (ore 11 - 12.10) (presente la regina)	Pomeriggio (ore 13.30 - 14.30) (assente la regina)
Riposo dietro il favo	40 % dell'attiv. tot. indiv.	0 % dell'attiv. tot. indiv.
Dominazione:		
sulle ausiliarie	3 volte	12 volte
sulle altre operaie	2 volte	8 volte
sulle altre operaie	1 volta	6 volte
sulle altre operaie	1 volta	4 volte
sulle altre operaie	1 volta	8 volte
sulle altre operaie	3 volte	2 volte
sulle altre operaie	3 volte	2 volte
sulle altre operaie	0 volte	1 volta
Totale	14 volte (11,4 % dell'attività totale individuale)	43 volte (68,3 % dell'attività totale individuale)

Come si vede, dalla mattina al pomeriggio, la operaia 1 ha improvvisamente aumentato la sua dominazione e bruscamente diminuito il riposo.

Nel nido IV (1945), la conduttrice rimane tale ancora per lungo tempo e rivolge la sua massima dominazione verso l'operaia prima sfarfallata.

Anche in natura avvengono molto spesso fatti simili: ci possiamo render ragione così, della frequenza con cui le conduttrici spariscono da certi nidi non molto dopo la eliminazione delle ausiliarie, fatto questo, la cui interpretazione mi aveva già lasciato perplesso (PARDI, 1942).

* * *

Con il progredire della stagione e l'aumento del numero degli individui, la situazione diventa tanto complessa, che io non spero affatto di averne esaurito l'analisi. Mi limiterò pertanto ad enunciare i fatti che mi sembrano essenziali, tanto più che non posso qui riportare il copioso materiale raccolto.

Due sono, a mio parere, le regole fondamentali che sono responsabili della organizzazione gerarchica nella società di *Polistes*:

1^a REGOLA: « Nei primi giorni dopo lo sfarfallamento, ogni individuo domina almeno quello sfarfallato immediatamente dopo di lui ». È questa una norma che non soffre se non pochissime eccezioni. Nei primi giorni dal primo sfarfallamento, anzi,

questa regola può essere estesa nel modo seguente: « ogni individuo domina tutti quelli più giovani di lui ».

Conseguenza di questa prima regola, pur nella sua forma più ristretta, si è che, ai primi sfarfallamenti, la scala di dominazione è rigorosamente lineare in funzione dell'ordine di sfarfallamento (e quindi dell'età).

2^a REGOLA: « Ogni individuo rivolge la sua massima frequenza di dominazione verso quello a lui più vicino nella scala », cioè, verso quello sfarfallato subito dopo, nei primi giorni dopo i primi sfarfallamenti. Anche questa norma ha una validità statistica che mi sembra sufficientemente illustrata, sia dalla Tabella III, per i giorni precedenti la eliminazione della regina, sia dalla Tabella V, che si riferisce a cinque osservazioni seguenti la eliminazione medesima. Si noti, in questa tabella, che considero straordinariamente significativa, la regolarità dei dati di osservazione:

TABELLA V. — Nido I (1945): *Frequenza della dominazione: osservazioni dal 6-VI al 12-VI (8 h)*. Spiegazione come per la Tab. I. (I numeri mancanti nell'ordine progressivo di sfarfallamento, sono maschi. Tra parentesi quadre 2 casi di dominazione relativa).

	Operaie in ordine di sfarfallamento										Totale dominaz.	Indice di dominaz.	
	1	2	3	4	5	7	8	11	12	15			
Operaie in ordine di sfarfallamento	1	—	60	47	21	17	9	4	6	2	2	163	100 %
	2		—	22	15	[4]	6	1	3	1	3	55	88 %
	3			—	9	15	20	2	4	4	1	55	77 %
	4				—	[4]	1	3	1			9	57 %
	5		[1]		[1]	—	3	4	3			12	42 %
	7						—	1	3		2	6	37 %
	8							—	2		1	3	25 %
	11								—			0	0 %
	12									—		0	0 %
	15										—	0	0 %
Totale passività	0	61	69	46	40	39	15	22	7	9	38		

È opportuno, se vogliamo spingere l'analisi alle relazioni assai più complesse, che si verificano con l'aumento del numero degli individui dare sin da ora una espressione numerica alla « posizione sociale ». Chiameremo indice di dominazione di ciascun individuo il rapporto:

$$I = \frac{\text{N. individui dominati} \times 100}{\text{N. individui incontrati}} \quad (1).$$

Nella Tabella V (ultima colonna) sono riportati i valori dell'indice di dominazione, il quale, come è naturale; decresce con molta regolarità passando dalla dominante α agli individui di sempre più bassa posizione.

Dobbiamo osservare ora che, dopo un certo tempo, la scala di dominazione non si mantiene più rigorosamente aderente all'ordine di sfarfallamento. La prima regola si conserva immutata, ma non è più vera, in senso assoluto, la sua estensione (« ogni individuo domina tutti quelli più giovani »). Difatti avvengono ben presto determinate regressioni di posizione sociale, cioè alcuni individui determinati perdono il loro posto nella scala a vantaggio di più giovani.

La prima di queste operaie che regrediscono è la prima sfarfallata, se la regina è presente, è la seconda se la regina è sparita e la prima operaia ha già conquistato la posizione α : in una parola è l'individuo che riceve la massima frequenza di dominazione da parte della α , cosicchè si può dire che la regressione è legata — se non ne è addirittura la diretta conseguenza — alla seconda delle nostre regole.

Vediamo le conseguenze di queste regressioni. Se la 2 regredisce di un posto, sale alla posizione β la 3, che è inizialmente più vicina alla 2. Ho osservato che la dominazione della α , si rivolge allora proprio verso la 3, la quale, a sua volta, regredisce dopo un certo tempo, lasciando il posto ad una più giovane di lei. La conquista della posizione α da parte di una delle operaie dipende così dal momento della sparizione della regina; se la regina viene precocemente eliminata — come nei casi su riportati — sarà la $\checkmark 1$ a prenderne il posto; se viene eliminata più tardi ne prenderà il posto quella \checkmark che si trova, in quel momento, in posizione β .

Insomma, ogni individuo ha un ciclo determinato di dominazione, costituito da una fase ascendente, un culmine, una fase discendente. Riporto per tutte la fig. II, che rappresenta la variazione

(1) Per i rari casi in cui si ha dominazione relativa è considerato dominante quello che domina nel maggior numero d'incontri.

dell'indice di dominazione dei primi tre individui del nido I, a partire dal giorno del primo sfarfallamento: come si vede, la 1, conquistata subito al secondo giorno, con la comparsa della 2, la posizione preminente ⁽¹⁾, la conserva per tutto il tempo. Gli indici di dominazione della 2 e della 3, «sfasati» nel tempo, salgono assai regolarmente a mano a mano che sfarfallano le altre operaie; all'11° giorno la 2 ha raggiunto il culmine e viene superata dalla 3 che conquista così la posizione β , per riprenderla nei giorni successivi.

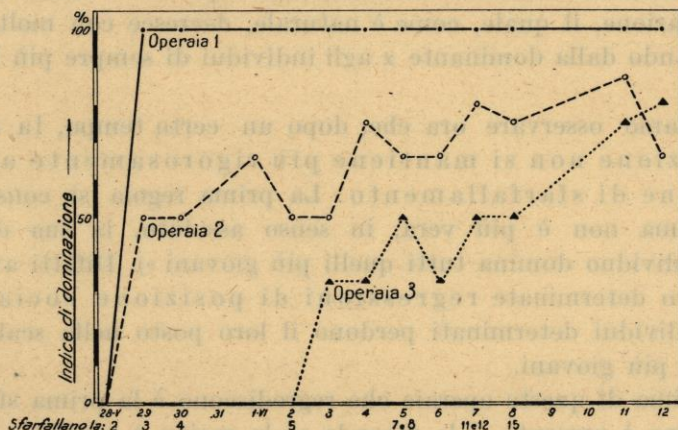


FIG. II.

Nido I (1945). — Variazione dell'indice di dominazione delle tre prime operaie sfarfallate in sedici giorni a partire dallo sfarfallamento della 2 (12 osservazioni durate complessivamente 21 h 45'). Si prescinde dalle relazioni fra questi 3 individui e le ♀♀ dell'associazione poliginica. La 1 conquista subito la supremazia (indice 100 %) fino dallo sfarfallamento della 2. Gli indici di dominazione della 2 e della 3 salgono «sfasati» nel tempo, finchè quello della 3 supera quello della 2 (12 giugno). Le oscillazioni dell'indice di dominazione della 2 e della 3 nel corso del loro progressivo elevarsi sono in realtà apparenti, in quanto non tutti gli incontri possibili fra i componenti di un nido si verificano nel tempo sempre limitato della osservazione: dopo il 12 giugno, però, l'indice di dominazione della 3 si è mantenuto costantemente superiore a quello della 2.

Si tratta insomma — per esprimersi con la terminologia che il NICEFORO ha creato studiando fenomeni non molto dissimili della società umana — di una continua circolazione delle molecole sociali.

Se ben si riflette però, si osserverà che, con l'aumento progressivo del numero degli individui, la α verrà a trovarsi, ad ogni nuova regressione ed ogni nuova conseguente occupazione del posto β , di fronte a soggetti che avranno, al momento della occupazione del posto β , non solo indice di dominazione maggiore di quelli che li hanno preceduti nella posizione β , ma anche una età maggiore. Difatti, poichè nei

(1) Si prescinde qui dalle relazioni fra operaie e femmine associate.

primi giorni di vita, almeno, l'ultimo individuo sfarfallato è dominato da tutti, ne consegue che ad ogni nuovo sfarfallamento si eleva l'indice di dominazione delle sorelle maggiori, purchè, s'intende, esse incontrino la neosfarfallata. Gli individui che occupano successivamente la posizione β , saranno poi di età via via maggiore, giacchè l'intervallo fra due regressioni successive, è sempre superiore a quello fra due sfarfallamenti: questi sono molto più frequenti di quelle.

Dopo un certo tempo, constatiamo come anche l'operaia, che conquista la posizione β diventa capace di ovificare, salvo a riperdere questa capacità se, nel frattempo, non viene eliminata la α della colonia.

Conseguenza necessaria delle regressioni si è che la estensione della prima regola non avrà, dall'inizio di queste, altro che un valore relativo, che pur si conserva pressochè costante fino al dissolvimento autunnale: su 100 incontri, in media, domina la più vecchia nell'85 % dei casi; la più giovane nel 15 %.

Non posso ulteriormente approfondire questa analisi preliminare delle variazioni di posizione sociale, che sono — si noti — ancor più complicate ed accelerate sia dalle continue sparizioni delle operaie più attive, sia dal fatto che l'individuo β , col suo comportamento, tende, sia pure in scala minore, a far regredire il γ dal proprio posto (1).

Confrontando l'andamento dell'indice di dominazione relativo ai primi tempi dopo il primo sfarfallamento (Tabella V), con quello calcolato per lo stesso nido (fig. III) a circa metà della stagione (con 43 operaie viventi) potrà aversi una idea sufficientemente chiara delle variazioni intervenute.

L'indice di dominazione decresce, passando dai soggetti più vecchi a quelli più giovani. È evidente la posizione di privilegio occupata ancora dalla operaia 1, il cui indice è 100, vale a dire non è dominata da nessuno. Gli individui 5, 8 e 15 (i più vicini alla 1 in ordine di sfarfallamento) sono, qual più qual meno, fortemente regrediti, mentre hanno conquistato una posizione assai elevata le femmine 22 e 41. La 22, che in questi giorni ha la posizione β , è sicuramente ovificante perchè è stata osservata più volte durante la deposizione. Molto significativo si è che, in questi giorni, la massima dominazione della 1 (circa il 70 % della sua dominazione totale) si rivolge proprio verso la 22. È pure evidente che le femmine con indice 50 hanno dominazione e passività eguali, mentre

(1) Per di più, dalle prime regressioni si può avere una dominazione non lineare: a domina b , che domina c , ma c domina a .

al di sotto della linea del 50, si trovano quasi tutte le operaie più giovani, più sfruttate che sfruttatrici.

* * *

Con l'inizio dei fenomeni del dissolvimento preibernale della società, allorchè, in settembre, cessa la costruzione e rallenta l'allevamento

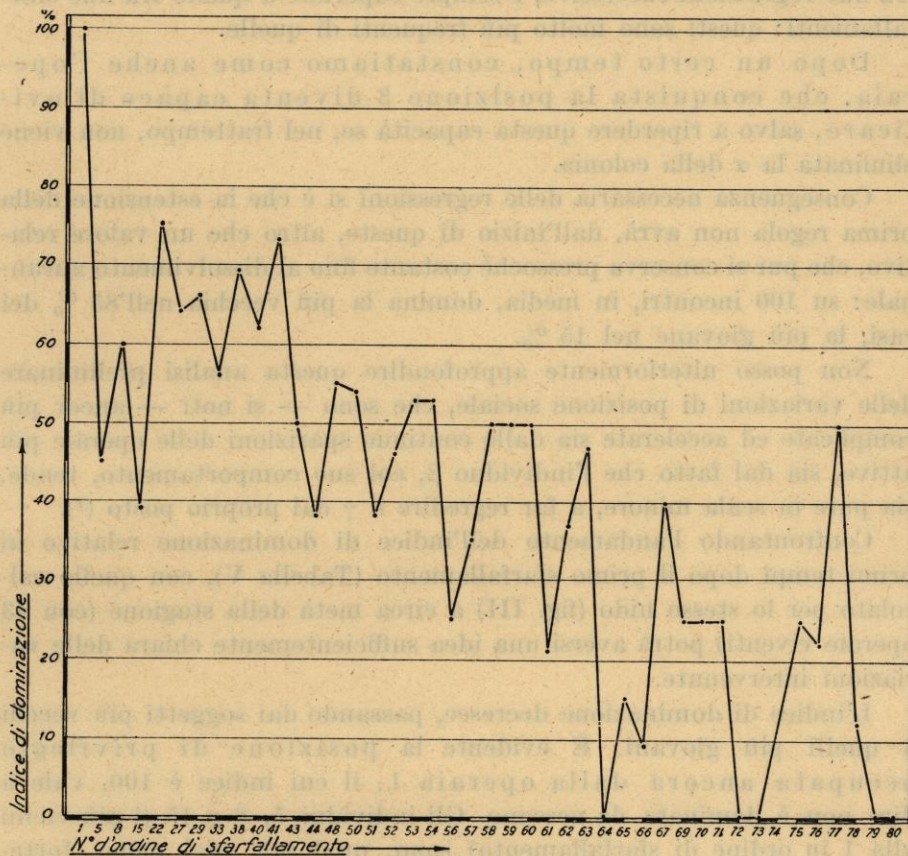


FIG. III.

Nido I (1945). — Indice di dominazione (ordinate) di tutti gli individui in ordine di sfarfallamento (ascisse) presenti sul nido in cinque osservazioni successive (19, 20, 22, 23 e 24 luglio), durate complessivamente 5 h. È manifesta la tendenza dell'indice a diminuire, passando dagli individui più vecchi ai più giovani. La 1 conserva ancora la posizione α ; la 22 è al posto β . Le operaie 5, 8 e 15 (le più vicine alla α nell'ordine di sfarfallamento) sono già in fase di regressione. I numeri mancanti nell'ordine di sfarfallamento erano stati assegnati a $\sigma\sigma$ o ad operaie morte al momento delle osservazioni.

delle larve, gli incontri si fanno più rari e la dominazione palesemente meno intensa. A fine di settembre ed in ottobre, stagione degli accoppiamenti, i contrasti sembrano quasi sopiti e lo saranno del tutto durante l'inverno, per riaccendersi alla primavera successiva fra le femmine fecondate che hanno svernato.

4. — La dominazione e la divisione di lavoro.

Una relazione definita esiste fra la dominazione e la divisione di lavoro. L'osservatore è innanzitutto colpito dalla frequenza, con la quale ad una scena di dominazione, specialmente a quelle di grado intermedio e superiore (incontri 3 e 4 della Tabella I), segue l'uscita dal nido dell'individuo dominato. Una conseguenza diretta di questo fenomeno si è che, per ogni individuo, l'assenza dal nido e i lavori connessi con l'assenza (raccolta di materiale nutritivo e costruttivo, la costruzione stessa) sono tanto più frequenti per quanto più bassa è la posizione dell'individuo nella scala di dominazione e più alta la passività, beninteso quando questi abbia oltrepassato il periodo di riposo giovanile («Jugendruhe» di STEINER).

Correlativamente, le femmine più dominanti hanno tendenza ad assumere la parte socialmente più rilevante delle occupazioni connesse con la permanenza nel nido (riposo, ovideposizione, in generale, attività sul nido). In una colonia numerosa, la α si specializzerà addirittura nella ovideposizione ⁽¹⁾.

Per il periodo antecedente lo sfarfallamento delle operaie, ciò risulta in maniera chiarissima dalle mie osservazioni precedenti (fig. XVI e XVII, PARDI, 1942) sui nidi biginici e triginici. Per comodità del lettore riporto qui in forma tabellare (Tabella VI) i dati raccolti per i nidi I e II (1942), dai quali appaiono molto evidenti le differenze nella divisione di lavoro fra le tre femmine associate.

TABELLA VI. — Nidi I e II (1942): *Divisione di lavoro tra le femmine associate (poliginia iniziale). Computo sociale (142 h di osservazione) (V. nota 1 alla pag. seguente).*

Varie attività	Nido I			Nido II		
	α	β	γ	α	β	γ
Dominazione	88%	10%	2%	98%	1%	0,7%
Attività sul nido	40	29	31	41	28	31
Riposo	43	29	28	44	31	25
Attività fuori; Assenza . .	7	40	53	18	45	37
Costruzione	18	38	44	18	52	30
Ovideposizione	60	30	10	71	26	3
Oofagia	76	19	5	88	0	12

(1) Non osservo sempre, come STEINER, una specializzazione della regina (o, nel caso mio, della femmina di sostituzione) nell'apporto di acqua: i miei nidi, però, sono molto più popolosi di quelli di STEINER.

A conferma dei dati raccolti nel 1942, riporterò soltanto quelli per il Nido esaginic IV (1943), dai quali risulta del pari una relazione definita fra dominazione e divisione di lavoro (Tabella VII).

TABELLA VII. — Nido IV (1943): *Divisione di lavoro fra le ♀♀ associate (poliginia iniziale). Computo individuale (14 h di osservazione) (1).*

Attività (% sulla attiv. totale individ.)	α	β	γ	δ	ε	η
Dominazione	9%	19%	6%	4%	1%	0%
Riposo	73	48	52	40	50	9
Attività fuori; Assenza . .	15	17	32	38	49	50

La femmina α , che ha in confronto della β , una scarsa frequenza di dominazione, fu effettivamente soppiantata dalla β nel corso della associazione.

* * *

Anche per le operaie, per quanto una ulteriore precisazione sia desiderabile, si può dire fin da ora che l'attività fuori del nido, la costruzione e, inversamente, il riposo, l'attività sul nido e la deposizione delle uova, variano a seconda della posizione nella scala, nel senso che gli individui di più bassa posizione e più dominati, passato il periodo di riposo giovanile sul nido, sono quelli che escono e lavorano di più: mentre, fra i più dominanti soltanto, possono esistere operaie ovificatrici. I primi soli, in fondo, possono esser considerati, per il comportamento, come operaie vere e proprie; tutti gli altri sono forme di transizione al tipo regina.

A questo proposito riporto (Tabella VIII) i valori percentuali della dominazione e della attività fuori del nido della 1, inizialmente operaia sul nido I (1945), dal 28 giugno (giorno del suo sfarfallamento) all'11 luglio, dai quali appare manifesta l'improvvisa diminuzione della sua attività fuori del nido allorchè essa prende, nella scala di dominazione, il posto della regina (6 luglio).

(1) Nel computo sociale si fa eguale a 100 il numero delle volte che una data attività è stata osservata in un nido e si calcola il contributo percentuale di ogni individuo. Nel computo individuale si fa eguale a 100 il numero delle volte che un individuo è stato osservato, calcolando poi la parte spesa nelle varie attività (STEINER).

TABELLA VIII. — Nido I (1945): *Dominazione e attività fuori del nido della operaia 1 per i primi 15 giorni di vita immaginale. (Computo individuale).*

		Dominazione	Attività fuori del nido
Periodo del Riposo giovanile	28-V	0,- %	0,- %
	29-V	1,6	0,-
	30-V	5,-	0,-
	31-V	0,-	0,-
Periodo di Attività	1-VI	3,3	31,1
	2-VI	7,7	24,4
	3-VI	1,1	42,2
	4-VI	7,5	40,8
Eliminazione della Regina .	5-VI	9,1	3,3
	6-VI	25,5	5,5
	7-VI	65,5	1,1
	8-VI	56,6	0,-
	11-VI	47,-	2,-

5. — **Dominazione e vantaggio nutritivo.**

È evidente che il comportamento dominante, in genere, è connesso ad un vantaggio di carattere trofico: gli incontri fra una vespa dominante ed una passiva sono molto più spesso del tipo 3 (Tab. I), che porta ad un passaggio di cibo rigurgitato da dominata a dominante, che non del tipo 1, che può portare ad un passaggio in direzione inversa ⁽¹⁾. È del pari manifesto che il vantaggio sarà tanto maggiore per quanto più alta sarà la posizione di un individuo nella scala e per quanto più grande sarà la frequenza della sua dominazione.

L'incessante passaggio di nutrimento fra gli adulti non è naturalmente sfuggito agli studiosi degli insetti sociali. FOREL, BRUN, lo stesso HELDMANN per i *Polistes* e molti altri vi accennano, osservando anzi che alcuni individui sembrano avere una parte attiva ed altri una parte passiva. Secondo WHEELER questi comportamenti rientrano giu-

⁽¹⁾ Mi preme qui sottolineare ancora una volta la differenza esistente fra i due tipi di incontri, che nessuna descrizione e nessun disegno può rendere a pieno. Sarebbe necessaria una riproduzione cinematografica! Per esprimerci antropomorficamente, nell'incontro 1 vediamo una femmina che «timidamente» richiede cibo ad un'altra, pronta ad allontanarsi non appena questa, anziché cedere cibo, assume uno degli atteggiamenti attivi. Negli incontri 2, 3 e 4 soprattutto, vediamo un individuo il quale richiede cibo con prepotenza, diremmo quasi, assolutamente «sicuro del fatto suo».

stamente nella nozione generale di trofallassi. Quello però di cui non trovo parola nelle descrizioni degli AA. e che costituisce il punto di partenza del mio studio, si è che certi individui sono sempre attivi e quindi quasi sempre si fanno nutrire, mentre gli altri, i passivi, non riescono che raramente ad aver cibo dai primi. A mio parere perciò, almeno per i *Polistes*, non si tratta tanto di una « mutual regurgitation of food » (WHEELER) quanto di un vero e proprio sfruttamento delle dominanti sulle dominate. I liquidi rigurgitati dallo stomaco sociale non vengono mai egualmente distribuiti tra gli adulti.

Questo sfruttamento — è bene dirlo subito — si esercita però soltanto nei riguardi del nutrimento liquido ingurgitato. Nessuna relazione definita esiste — a quanto ho potuto osservare — fra la posizione nella scala di dominazione e l'accaparramento del cibo solido portato dal di fuori, prima della sua distribuzione alle larve: la cessione di cibo solido per l'elaborazione avviene tanto dalle dominate alle dominanti quanto da queste alle dominate.

6. — Dominazione e “ posto ” sul nido.

Non sempre l'incontro determina nella vespa passiva acinesi o cessione di liquidi (incontro 3): spesso la dominata presenta chiarissime reazioni di « avoidance » e di fuga (incontri 2 e 4 della Tab. I).

Una conseguenza diretta di questi fatti si è che il posto di riposo dei diversi soggetti è generalmente diverso a seconda della loro posizione nella scala di dominazione. Si può constatare che, in generale, gli individui più dominanti stanno molto sul davanti del favo, i più dominati sulla faccia posteriore. Quelle fra le più vecchie operaie, che hanno perduto la loro primitiva posizione sociale, riposano molto dietro il favo e non rifuggono dal nascondersi nelle cellette. I maschi, poi, verso i quali spessissimo si rivolge l'ostilità delle operaie più attive, specialmente, hanno una vita molto movimentata, in quanto che, se non escono precipitosamente di fronte alle manifestazioni di queste, sono costretti a rifugiarsi nelle celle e sulla faccia posteriore.

Evidentemente, nel determinare questo diverso comportamento (riposo davanti o dietro il favo), devono influire anche le condizioni dipendenti dall'età. Queste però, non hanno un valore decisivo, come dimostrano varie osservazioni che non riferisco per brevità.

IV. — Il ciclo ovarico annuale.

Appare immediatamente manifesto all'osservazione etologica, che la dominazione ha un definito rapporto con il grado di sviluppo degli ovari. Tanto nel periodo dell'associazione poliginica, quanto dopo lo sfarfallamento delle operaie, sono sempre gli individui più dominanti che posseggono esclusivamente o in maggior misura degli altri la capacità di ovificare. La conquista della posizione α , anche da parte di una femmina che abbia inizialmente carattere di operaia, è sempre seguita a più o meno breve scadenza (dopo soli 5 giorni in uno dei casi osservati!) dall'inizio dell'ovificazione: e la femmina α , finchè non interviene la senescenza, è sempre ovificante. Fra le altre femmine, sono quelle più vicine alla α nella scala di dominazione che possono conquistare transitoriamente la possibilità di deporre, per quindi riprenderla, se nel frattempo la α non viene a soccombere.

Ho cercato di accertare le modalità di questo rapporto, facendo innanzitutto numerose dissezioni, in vespe di età diversa e di ordine di sfarfallamento diverso, del cui risultato ci converrà anzitutto parlare.

Questo studio del ciclo ovarico non sarà evidentemente completo finchè non mi sarà possibile pubblicare i dati ottenuti con lo studio istologico, che sto attualmente svolgendo. Per ora ho dovuto, per circostanze indipendenti dalla mia volontà⁽¹⁾, limitarmi all'esame anatomico, il quale, purtuttavia, con l'aggiunta di alcune misurazioni, è stato assai ricco di risultati.

Le dissezioni eseguite dal 1940 ad oggi sono 450, numero che credo sufficiente a fornire un'idea esatta del grado di sviluppo degli ovari in rapporto a diverse variabili. Non in tutti i casi, peraltro, ero a conoscenza dell'età e dell'ordine di sfarfallamento delle operaie: in questi casi mi son dovuto limitare ad una valutazione approssimativa dell'età in base al comportamento all'atto della cattura⁽²⁾.

Gli ovari, dissecati in liquido di Ringer, venivano fissati in liquido di Karpetschenko per l'esame istologico. Per ottenere un indice del loro

(1) L'Istituto di Zoologia di Pisa, che durante il passaggio della guerra aveva subito danni non gravissimi, è stato sommerso nella tremenda inondazione del novembre 1944 fino all'altezza di m. 1,20 dalle acque fangose dell'Arno, con la rovina che ognuno può immaginare. La città è rimasta priva di acqua corrente e di luce elettrica per oltre un anno dall'inizio dell'emergenza.

(2) Quando un nido di *Polistes* viene disturbato, sono le operaie più anziane che escono per prime; le più giovani rimangono in gran parte sul nido ed escono solo ad un nuovo ripetuto disturbo. Le giovanissime, anche con gli scuotimenti più forti, rimangono sempre dietro il favo o dentro le cellette. Inoltre, messe in una scatola di vetro illuminata da una parte, le vespe più vecchie vanno generalmente verso la luce, le giovani e le giovanissime verso lo scuro.

grado di sviluppo, ho misurato il diametro longitudinale massimo delle uova prossimali di ciascun ovariole, cioè di quelle più vicine agli ovidotti. Poichè gli ovariole sono 3 per lato (salvo poche eccezioni) ⁽¹⁾, ottenevo così 6 misure per ogni individuo, fra cui facevo la media aritmetica. Le uova prossimali, generalmente, rigonfiano il tratto d'ovariole in cui sono contenute ed è quindi assai facile eseguire, anche su ovari fissati, una misura sufficientemente esatta della loro lunghezza, rilevando la distanza fra lo strozzamento a valle ed a monte dell'uovo. In certi casi gli ovariole sembrano « vuoti ». Poichè alcuni esami istologici mi hanno dimostrato che, anche in questi casi, esistono negli ovariole uova sia pur piccole, la cui misura dall'esterno è impossibile, ho attribuito ad esse un valore arbitrario medio fra lo 0 e la lunghezza delle più piccole uova che sporgono all'esterno. In certi casi ho tenuto conto altresì del numero medio degli strozzamenti degli ovariole.

1. - Dati anatomici.

Desidero mettere qui in rilievo alcune caratteristiche del processo di ovogenesi, rilevabili all'esame anatomico, le quali, insieme all'indice ovarico, ci forniranno un'idea sufficientemente precisa del grado di sviluppo.

Nella porzione distale di ciascun ovariole, laddove le uova sono ancor piccole (fino a mm. 0,60-0,70), il contenuto dell'uovo appare jalino, osservato a fresco.

Nel tratto medio di ciascun ovariole, il contenuto ovulare si fa opaco e più scuro osservato a fresco (uova opache: fino a 2 mm. circa di lunghezza).

Infine, nel tratto prossimale, nelle uova pronte o quasi per essere emesse, il contenuto dell'uovo si fa nuovamente jalino, secondo un processo che dalla periferia progredisce gradatamente verso l'asse dell'uovo. Le uova mature sono completamente jaline ed a contorno regolare (mm. 2-2,5 circa).

I fenomeni di regressione delle uova si rivelano, all'esame anatomico, con la irregolarità della superficie ovulare, la comparsa di macchie pigmentate nell'interno della camera ovarica, il cui contenuto acquista un colore giallognolo più o meno intenso. Talvolta si ha una vera liquefazione del deutoplasma, per cui le uova, toccate con la punta dell'ago, scoppiano come vescichette ripiene di acqua senza che si scorga traccia del contenuto.

Negli individui ovificanti, i tratti prossimali di ciascun ovariole, sono generalmente occupati dalle uova mature, in modo che la loro parte libera è cortissima od inesistente.

Negli individui a sviluppo ovarico medio o piccolo, le uova più grosse sono di regola situate nel tratto medio degli ovariole, in modo che ciascuno di questi presenta prossimalmente un tratto libero più o meno lungo.

(1) Qualche volta si trovano due ovariole da un lato o da ambedue. Mai si osserva più di tre ovariole per lato.

Gli ovidotti pari, prima di riunirsi nell'ovidotto comune, presentano una dilatazione, i calici, molto ben visibili e regolari negli individui con ovari poco sviluppati. In questi, inoltre, i calici sono vuoti. Nelle femmine ovificanti invece e, in genere, in quelle con grande sviluppo ovarico, i calici si presentano più o meno irregolari e ripieni dei cosiddetti corpi gialli (in gran parte residui del disfacimento delle cellule nutrici).

2. — Lo stato degli ovari nelle femmine associate
fino alla fine della poliginia (marzo-giugno).

(figg. IV, V e VI)

Gli esami compiuti negli anni precedenti avevano dimostrato che la quasi totalità delle femmine che hanno svernato possiede ovari ben sviluppati. Alle medesime conclusioni sono giunto con ulteriori esami sugli ovari di 35 femmine, che si apprestavano alle

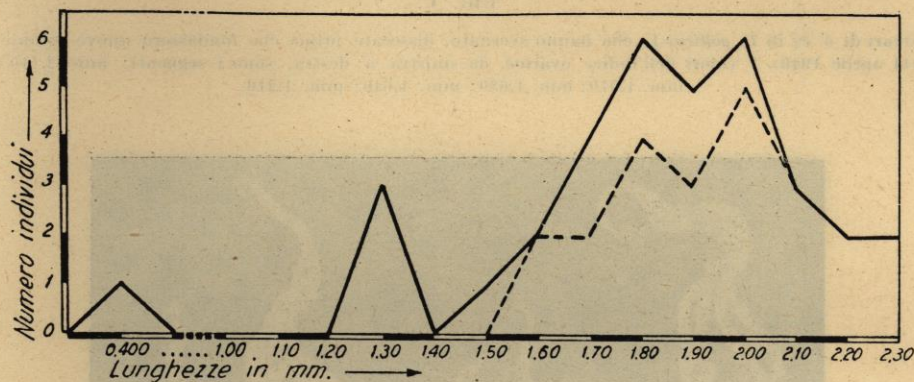


FIG. IV.

Poligono di frequenza dell'indice ovarico (lunghezza media delle uova prossimali dei sei ovaroli) in 35 ♀♀ che hanno svernato, dissecate prima della fondazione (dal 29 marzo al 12 aprile 1946). La linea tratteggiata indica il numero degli individui appartenenti alle classi da 1,60 a 2,30, che posseggono uova jaline mature.

fondazioni (raccolte nei dintorni di Pisa) (fig. IV). La media dell'indice ovarico (lunghezza media delle uova prossimali) è $\text{mm. } 1,80 \pm 0,06$ ⁽¹⁾: valore alto, prossimo al minimo richiesto per la ovideposizione (2 mm. circa). Per di più la maggior parte delle femmine possiede uova nell'ultima fase (completamente jaline, oppure jaline alla periferia). Solo una minoranza ha uova opache soltanto ed una sola fra tutte presenta ovari molto ridotti (indice ovarico = 0,36 mm., cioè poco al di sopra di quella che vedremo essere la media delle operaie),

(1) I valori delle medie sono seguiti dagli scarti quadratici medi della media.



FIG. V.

Ovari di 5 ♀♀ di *P. gallicus* L. che hanno svernato, dissecate prima che fondassero nuove colonie (11 aprile 1946). I valori dell'indice ovarico, da sinistra a destra, sono i seguenti: mm. 2,110; mm. 1,970; mm. 1,680; mm. 1,640; mm. 1,210.



FIG. VI.

Ovari di ♀♀ di *P. gallicus* L. alla fine della poliginia. 1, 2, 3: tre ♀♀ del Nido I (1945); 4 e 5, due ♀♀ del Nido II (1945). — 1. ♀ 4, α (o conduttrice), con ovari molto sviluppati (ind. ovar.: mm. 2,220 ca.), 6 giugno. — 2. ♀ 17, β (o prima ausiliaria), con ovari in media regressione (ind. ovar.: mm. 1,470 ca.), 3 giugno. — 3. ♀ 13, γ (o seconda ausiliaria), con ovari fortemente regrediti (ind. ovar.: mm. 0,770 ca.), 6 giugno. — 4. ♀ 7, α (o conduttrice) con ovari sviluppati, ma in regressione iniziale (ind. ovar.: mm. 1,700 ca.). Al momento della dissezione (8 giugno), questa ♀, fino ad allora α , era nettamente dominata dalle altre due componenti del nido. — 5. ♀ 12, β (o prima ausiliaria) con ovari in media regressione (ind. ovar.: mm. 1,320 ca.). — (Mancano gli ovari della δ dell'I e della γ del II, che non furono dissecate).

pur essendo fecondata. Considero rara — se non eccezionale — la presenza in primavera d'individui consimili fra le femmine in via di associazione. La grande maggioranza delle femmine al momento delle fondazioni ha dunque ovari da regina ed è quindi in grado di deporre immediatamente o quasi. Anche il numero medio degli strozzamenti negli ovaroli è alto: varia, in questi medesimi soggetti, da un minimo di 6 ad un massimo di 14 (le operaie vere hanno, generalmente, non più di 2-3 strozzamenti).

Peraltro, come avevo supposto in un precedente lavoro, pur nell'ambito di questo notevole sviluppo, vi sono sensibili differenze ovariche fra le femmine, fin dal periodo precedente le fondazioni. La fig. V, insieme col diagramma (fig. IV), ci dà un'idea concreta dell'andamento di questa variabilità.

Alla fine dell'associazione poliginica, le differenze ovariche fra le femmine associate, sono, come ho già segnalato (1942), notevolissime (fig. VI): gli ovari della conduttrice sono molto sviluppati: quelli delle ausiliarie presentano fenomeni palesi di regressione.

3. — Lo stato degli ovari nelle operaie, in rapporto all'età e all'ordine di sfarfallamento, dal giugno all'agosto.

(figg. VII, VIII, IX e X)

Costruiamo il poligono di frequenza dell'indice ovarico di 75 operaie di età e di ordine di sfarfallamento noto, appartenenti a nidi diversi (1), senza — per ora — preoccuparci di queste due variabili. Sia il modulo = mm. 0,05 (fig. VII).

Risulta immediatamente dal diagramma che la maggior parte delle operaie (cioè l'82 %) ha indice variabile da mm. 0,10 a mm. 0,50 (media = mm. $0,251 \pm 0,011$) secondo una distribuzione assai regolare (2).

L'esame anatomico ci dimostra che, in queste operaie, le uova mature jaline sono sempre assenti. Le uova opache sono presenti soltanto in 6 individui su 62 (9,6 %). In qualche caso sono visibili fenomeni di regressione e di riassorbimento di uova, non ancora giunte a sviluppo

(1) Sono in tutto 13 nidi quelli su cui è stato raccolto il materiale: Nidi II e III (1942); II, III, IV, VIII e XI (1943); I, II, III, IV, VIII e XIX (1945).

(2) La frequenza notevole della classe di valore più piccolo è palesemente dovuta al fatto che questa classe non è naturale, giacchè essa risulta di tutti quei casi a cui, non essendo possibile all'esame esterno una effettiva misurazione delle uova prossimali, si è dovuto attribuire un valore arbitrario intermedio tra lo 0 e la più piccola lunghezza realmente osservata.

completo. I tratti prossimali degli ovariole sono liberi da uova e lunghi nella metà degli individui, sono corti e occupati da uova solo in 15 esemplari, negli altri hanno intermedia lunghezza. I calici sono quasi sempre regolari, rarissime volte irregolari (2 individui): sono sempre assenti i corpi gialli.

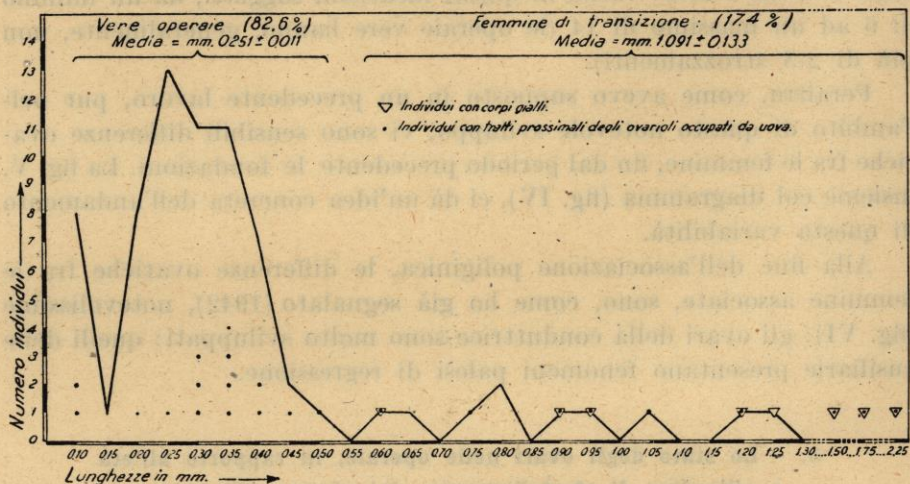


FIG. VII.

Poligono di frequenza dell'indice ovarico di 75 operaie appartenenti a nidi diversi (1942-45): distinzione delle vere operaie dalle femmine di transizione e di sostituzione (spiegazione nel testo).

Da tutti questi caratteri, oltre che dal valore dell'indice ovarico, possiamo dedurre che lo sviluppo degli ovarii di questo gruppo di individui può considerarsi scarso o medio e che in ogni modo essi non hanno mai depresso uova. Per quanto uno sviluppo di uova più o meno accentuato sussista in quasi tutte, questi soggetti possono dirsi, per lo stato delle gonadi, vere operaie.

Per contro noi troviamo una piccola schiera d'individui (13, cioè il 17 % circa) con valori superiori (talvolta molto superiori) al massimo del gruppo precedente.

All'esame anatomico di questi soggetti troviamo:

- uova jaline mature presenti in 7 individui;
- uova opache sempre presenti;
- tratti prossimali degli ovariole quasi sempre occupati da uova; quindi corti o di media lunghezza;
- calici regolari o irregolari, quasi sempre provvisti di corpi gialli; in quasi tutti (11 individui) si osservano anche tracce più o meno palesi di fenomeni di riassorbimento di uova.

Per tutti questi caratteri questi individui devono esser considerati come femmine di transizione, vale a dire soggetti nei quali gli ovari hanno avuto uno sviluppo molto superiore a quello delle vere operaie, fino a raggiungere, in molti casi, la normale ovideposizione. I soggetti nei quali l'indice ovarico si avvicina o supera i due milli-

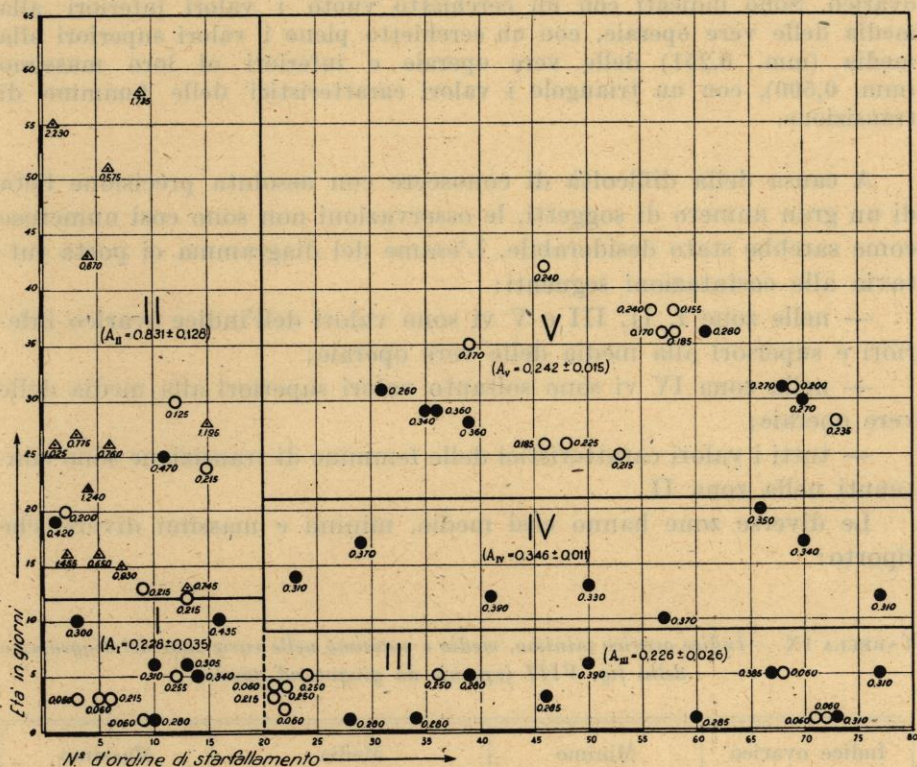


FIG. VIII.

Distribuzione dei valori dell'indice ovarico di 75 operaie in rapporto all'età ed all'ordine di sfarfallamento: distinzione di cinque categorie di individui caratterizzate da un diverso sviluppo medio degli ovari. Cerchietto vuoto: valori inferiori alla media delle vere operaie; cerchietto pieno: valori superiori alla media delle vere operaie e inferiori al loro massimo; triangolo: valori caratteristici delle ♀♀ di transizione.

metri possono infatti esser considerati a ragione come capaci di ovificare (femmine di sostituzione). L'esame anatomico non ci dice però se anche le altre femmine di questo gruppo, siano state, almeno transitoriamente, in grado di deporre.

Se osserviamo ora qual'è il grado di sviluppo degli ovari in rapporto all'età ed all'ordine di sfarfallamento di questi medesimi 75 indi-

vidui, dobbiamo concludere che fra queste tre variabili esistono relazioni definite (vedi i diagrammi delle figg. VIII e IX).

Il diagramma della fig. VIII è stato costruito nel modo seguente: sulle ordinate sono i giorni di età, sulle ascisse il numero d'ordine di sfarfallamento. Riportiamo ora, per ogni operaia dissecata, i valori dell'indice ovarico. Sono indicati con un cerchietto vuoto i valori inferiori alla media delle vere operaie, con un cerchietto pieno i valori superiori alla media (mm. 0,251) delle vere operaie e inferiori al loro massimo (mm. 0,500), con un triangolo i valori caratteristici delle femmine di transizione.

A causa della difficoltà di conoscere con assoluta precisione l'età di un gran numero di soggetti, le osservazioni non sono così numerose come sarebbe stato desiderabile. L'esame del diagramma ci porta tuttavia alle constatazioni seguenti:

— nelle zone I, II, III e V vi sono valori dell'indice ovarico inferiori e superiori alla media delle vere operaie;

— nella zona IV vi sono soltanto valori superiori alla media delle vere operaie;

— tutti i valori caratteristici delle femmine di transizione sono contenuti nella zona II.

Le diverse zone hanno così medie, minimi e massimi diversi che riporto:

TABELLA IX. — *Indice ovarico minimo, medio e massimo nelle varie zone del diagramma della fig. VIII (operaie da giugno ad agosto).*

Indice ovarico	Minimo	Media	Massimo
Zona I	mm. 0.060	mm. 0.228 ± 0.035	mm. 0.435
» II	» 0.125	» 0.831 ± 0.128	» 2.230
» III	» 0.060	» 0.226 ± 0.026	» 0.390
» IV	» 0.310	» 0.346 ± 0.011	» 0.390
» V	» 0.170	» 0.242 ± 0.015	» 0.360

Procedendo al confronto delle medie a due a due per mezzo dello z del FISHER, si constata che le differenze sono significative, vale a dire potrebbero ottenersi per cause accidentali solo nel 5 % o meno dei campioni, eccettuata la differenza fra M_I e M_{III} . Ne deriva che le categorie d'individui corrispondenti alle 5 zone sono effettivamente distinte l'una dall'altra per un diverso sviluppo medio degli ovari, salvo che la I e la III, che continuiamo a tener ancora distinte unicamente per ragioni di comodità descrittiva.

Sulla base di questi reperti, possiamo riassumere nei quattro punti che seguono, l'andamento dello sviluppo degli ovari in una società « media » di *Polistes gallicus*, nel periodo della massima attività sociale:

1°) Tutte le operaie, dalle prime sfarfallate in ordine di tempo (in giugno) alle ultime comprese nell'esame (sfarfallate a fine agosto), sgusciano con ovari assai modicamente sviluppati (indice ovarico massimo a 1 giorno: mm. 0.310). Nei giorni successivi gli ovari subiscono, con ogni verisimiglianza, un processo di graduale accrescimento (i valori maggiori della zona I e III si trovano nella loro porzione superiore).

2°) È necessario tener distinto il destino delle operaie nate all'incirca fra le prime 20-25 da quelle nate dipoi. Naturalmente questo limite non ha assolutamente alcun rigoroso valore. Le prime 20-25 operaie possono andare incontro molto rapidamente ad un grande sviluppo degli ovari (categoria II), fino a raggiungere l'ovideposizione normale: possono cioè diventare femmine di transizione od anche femmine di sostituzione. L'inizio di questo sviluppo degli ovari avviene almeno a partire dal 12° giorno di età in poi. Sono queste femmine di transizione che hanno la massima longevità fra le figlie della conduttrice (oltre due mesi).

Altri pochi individui di questi stessi primi sfarfallamenti vanno invece incontro, dopo aver subito probabilmente un passeggero sviluppo, ad una rapida regressione dei loro ovari che progredisce coll'età: nella zona II infatti, s'incontrano qua e là valori molto piccoli dell'indice ovarico (minimo mm. 0,125). Questi individui muoiono più presto delle femmine di transizione: nella parte superiore della zona II, non li incontriamo più.

3°) Da un certo numero di sfarfallamento in poi (all'incirca dopo il 20°-25°) sembra perduta per le operaie la possibilità di raggiungere i valori caratteristici delle femmine di transizione. Anche queste però subiscono, nel corso dell'età (all'incirca fra il 9° e il 21° giorno), un aumento dei loro ovari (categoria IV).

4°) Dopo il 21° giorno circa anche questi individui vanno incontro ad una regressione: nella categoria V troviamo infatti un valore medio inferiore a quello della IV. Le operaie della categoria V sono meno longeve delle femmine di transizione, ma più longeve delle operaie regredite della categoria II.

Meglio che le parole valgono a descrivere l'andamento del fenomeno i due blocchi-diagramma della fig. IX, i quali rappresentano una interpolazione grafica a scopo dimostrativo dei dati sperimentali. Il diagramma superiore è quello dei valori massimi osservati per ciascuna zona, quello inferiore è quello dei valori minimi. L'inferiore è ritagliato su quello superiore, in modo che lo spessore di quest'ultimo ci dà l'ampiezza del campo

di variazione dell'indice ovarico per le varie zone. Tale ampiezza è massima per la zona II, dove coesistono femmine di transizione e operaie estremamente ridotte, minima per la zona IV, laddove esistono quegli individui, nati dopo il 20°-25° sfarfallamento all'incirca, che hanno rag-

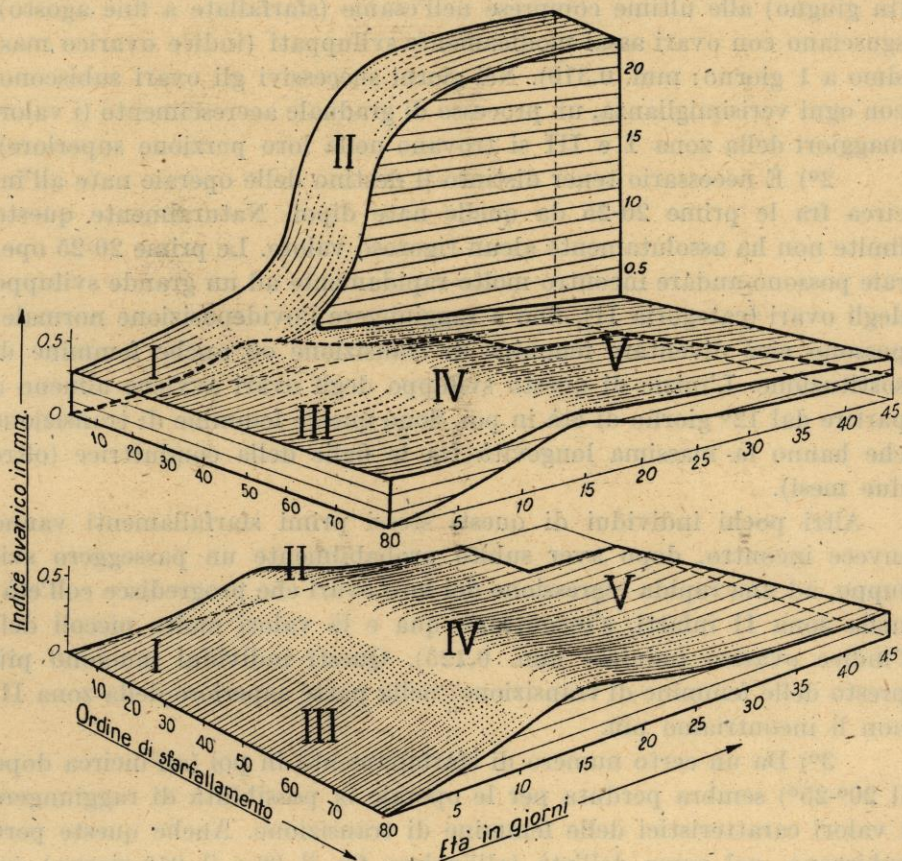


FIG. IX.

Rappresentazione diagrammatica dello sviluppo degli ovari nelle operaie di una società di *Polistes gallicus* L. in rapporto all'età ed all'ordine di sfarfallamento (ricavata dai dati della fig. VIII). In alto: diagramma dei valori massimi; in basso: diagramma dei valori minimi. Le zone sono indicate con numeri romani da I a V (altre spiegazioni nel testo).

giunto il massimo sviluppo ovarico del loro ciclo vitale. Mentre il passaggio fra la categoria I e la II, da una parte, fra la categoria III, IV e V, dall'altra, è graduale, non sembra esistere alcun termine intermedio fra i soggetti della categoria II e quelli della categoria V: le femmine di sostituzione sono nettamente separate dalle operaie regredite da un *hiatus* che aumenta sempre più col progredire dell'età. Questo fenomeno è chiaramente concretato nel diagramma dalla parete verticale che separa la zona II dalla V. È del pari significativo che il massimo sviluppo

della categoria IV, corrisponda in giorni al periodo, da cui pressappoco s'inizia il grande sviluppo della categoria II. È ovvio che i due diagrammi hanno un valore di approssimazione: ritengo però che le ricerche ulteriori su più esteso materiale potranno modificarne i particolari, non il generale andamento.



FIG. X.

Ovari di individui di *P. gallicus* L. appartenenti alle cinque categorie descritte nel testo. Sono fotografati gli ovari meno sviluppati (fila in alto) e più sviluppati (fila in basso) di ciascuna categoria (salvo che per la Cat. II). — 1. Cat. I. In alto: ♀ di 1 giorno (ind. ovar.: mm. 0,060). In basso: ♀ di 10 giorni (ind. ovar.: mm. 0,435). — 2. Cat. II. In alto: ♀ di 30 giorni fortemente regredita (ind. ovar.: mm. 0,125). In basso: ♀ di transizione con alcune uova mature, di giorni 63 (ind. ovar.: mm. 1,735). — 3. Cat. III. In alto: ♀ di 1 giorno (ind. ovar.: mm. 0,060). In basso: ♀ di 6 giorni (ind. ovar.: mm. 0,390). — 4. Cat. IV. In alto: ♀ di 12 giorni (ind. ovar.: mm. 0,310). In basso: ♀ di 12 giorni (ind. ovar.: mm. 0,390). — 5. Cat. V. In alto: ♀ di 37 giorni (ind. ovar.: mm. 0,170). In basso: ♀ di 29 giorni (ind. ovar.: mm. 0,360).

Nella fig. X sono fotografati gli ovari più sviluppati e meno sviluppati di ciascuna categoria. Si noti la profonda differenza fra una femmina di transizione e una vera operaia molto regredita della categoria II.

È opportuno sottolineare che i diagrammi sono stati costruiti su dati raccolti da diversi nidi: non dovremo pertanto attenderci che, in un nido solo, le categorie di vespe siano sempre così numerose come risulta dal diagramma.

Inoltre si deve tener presente che le varie categorie sopra distinte, non coesistono tutte per tutta la durata della società, nè sono, evidentemente, rappresentate, in ogni periodo della

stagione, da un egual numero d'individui. È ovvio infatti, ad es., che la categoria I cessa di esistere allorchè la 20^a-25^a sfarfallata ha oltrepassato il 12° giorno, mentre la categoria V non è presente sul nido finchè la 21^a-26^a operaia non è giunta all'età di 21 giorni.

4. — Lo stato degli ovari nel periodo preibernale.

(fig. XI)

Manca, nei diagrammi che abbiamo illustrato, ogni indicazione sul destino ulteriore degli ovari nelle femmine di sostituzione (non ho osservazioni per individui di oltre 63 giorni di età), nè, d'altra parte, essi ci dicono qualcosa sulle condizioni degli ovari degli individui sfarfallati in settembre. Per l'appunto lo stato degli ovari di questi ultimi molto ci interessa, giacchè le femmine sfarfallate in questo periodo sono destinate all'accoppiamento, all'ibernamento ed alle future fondazioni primaverili.

Per quanto riguarda la prima questione, dirò che i fenomeni di senescenza nelle femmine di sostituzione incominciano assai prima del termine massimo a cui sono state dissecate. La femmina 1, che ha fatto da regina nel nido III (1945) per tutta la durata della colonia, è stata dissecata a 55 giorni di età, ma già da più di 10 giorni presenta fenomeni palesi di invecchiamento (quasi costante immobilità, deposizione e dominazione diminuite, ritmico sollevamento delle ali). Non sembra quindi che con la senescenza, gli ovari di queste femmine vadano incontro ad una molto notevole riduzione dell'indice ovarico, anche se, fisiologicamente, l'ovario non ha più la primitiva funzionalità.

Per la seconda questione, osservo innanzi tutto che, prima della fine di agosto (più o meno precocemente a seconda della stagione) sono già palesi nella colonia i primi segni della dissoluzione preibernale. L'attività costruttiva è già rallentata e in tutti i nidi che ho osservato in proposito, nel settembre, non viene aggiunta nessuna o solo pochissime celle. Anche l'allevamento delle larve rallenta e, dalla metà di settembre in poi, cessano quasi del tutto gli sfarfallamenti. Dalla seconda metà di agosto in poi ed in settembre nascono numerosi i maschi ⁽¹⁾ e non infrequenti sono le sparizioni di femmine dai nidi e la formazione dei gruppi di preibernamento (PARDI, 1942). Il settembre e l'ottobre sono prevalentemente i mesi dell'accoppiamento.

Numerose dissezioni di femmine appena nate in questo periodo (le ultime sono del 20 settembre) mi hanno dimostrato che anche queste

(¹) I maschi possono nascere anche fra i primi sfarfallamenti: quindi la regina è certamente capace di deporre uova partenogenetiche.

sfarfallano con ovari ridotti o molto modestamente sviluppati, identici in media a quelli della categoria III. Tuttavia esse differiscono dalle sorelle maggiori e per le dimensioni superiori e per lo sviluppo del corpo grasso, generalmente molto abbondante. È dunque durante la vita immaginale che avviene, anche in queste femmine destinate a diventare regine, la graduale edificazione degli

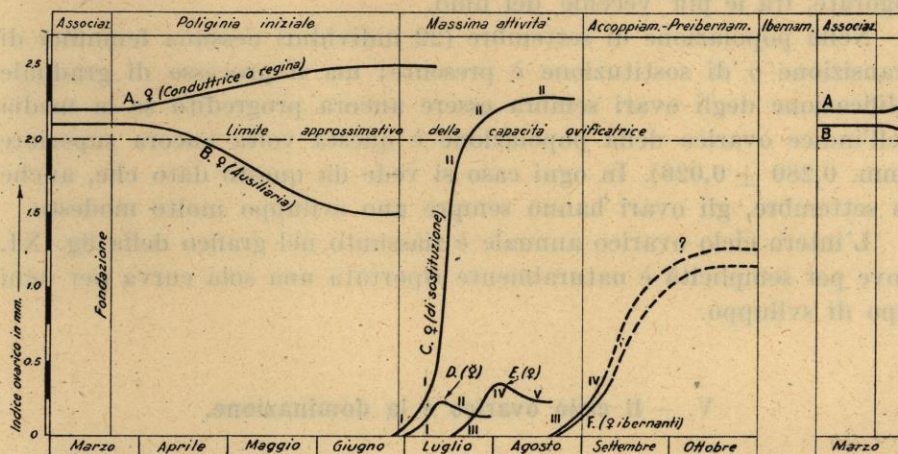


FIG. XI.

Diagramma del ciclo ovarico annuale in una società di *Polistes gallicus* L.: variazione dell'indice ovarico dei suoi individui tipici. È riportata una sola curva per ogni tipo di sviluppo. Due ♀♀ che hanno svernato e con diverso indice ovarico (*A* e *B*) si associano in marzo nella stessa fondazione. *A* diventa conduttrice ed i suoi ovari si sviluppano ancora. *B* cessa ben presto di deporre (aprile) ed i suoi ovari regrediscono fino alla sua eliminazione allorché sfarfallano le prime operaie (giugno). La regina può rimanere sul nido o sparire precocemente; in ogni modo, almeno una delle prime 20-25 operaie sfarfallate diventa rapidamente fertile (curva *C*). *D* rappresenta una operaia delle prime 20-25 precocemente regredita. *E* è la curva di una operaia sfarfallata dopo la 20-25°. In *F* le curve di due individui, a corpo grasso abbondante, nati verso la fine della attività coloniale e destinati all'accoppiamento ed alla ibernazione. In ? il tratto ipotetico relativo allo sviluppo degli ovari durante l'ibernamento. Con numeri romani lungo il decorso delle curve è indicata l'appartenenza degli individui, nei vari momenti della loro vita, alle categorie descritte nel testo.

ovari a spese delle riserve accumulate nel periodo larvale. Rimane indeciso, per mancanza di osservazioni in proposito, se lo sviluppo degli ovari avvenga nel periodo preibernale, o durante l'inverno, oppure, infine, al termine dell'ibernazione.

Una conferma di questi dati e di quelli già concretati nel diagramma per il periodo di massima attività (fig. VIII e IX), si ricava altresì dallo studio della variabilità dell'indice ovarico di due intere popolazioni raccolte e dissecate rispettivamente il 18 agosto e il 18 settembre 1945.

Nella popolazione del 18 agosto, costituita da 73 individui esistono, separate da un profondo *hiatus* dal resto della popolazione,

due femmine a grande sviluppo ovarico (indice = mm. 1,19 e 1,88): la regina è sparita. La media degli altri individui (mm. 0,264) è leggermente superiore a quella delle vere operaie. Ciò può significare che in agosto si è già iniziato per alcune femmine, destinate a svernare, il processo di edificazione degli ovari. Le due femmine a grande sviluppo ovarico sono, come dimostrano le loro ali logorate, fra le più vecchie del nido.

Nella popolazione di settembre (22 individui) nessuna femmina di transizione o di sostituzione è presente; ma il processo di graduale edificazione degli ovari sembra essere ancora progredito se la media dell'indice ovarico della popolazione è questa volta ancora superiore (mm. $0,280 \pm 0,026$). In ogni caso si vede da questo dato che, anche in settembre, gli ovari hanno sempre uno sviluppo molto modesto.

L'intero ciclo ovarico annuale è riassunto nel grafico della fig. XI, dove per semplicità è naturalmente riportata una sola curva per ogni tipo di sviluppo.

V. — Il ciclo ovarico e la dominazione.

1. — Il rapporto fra lo stato degli ovari e la dominazione nelle femmine che hanno svernato, prima delle fondazioni e durante l'associazione poliginica.

(figg. IV, V e VI)

Esiste una relazione fra le piccole differenze nel grado di sviluppo degli ovari fra le femmine che hanno svernato (fig. IV e V) e che si preparano alle fondazioni primaverili ed il loro comportamento negli incontri?

Per rispondere a questo problema ho studiato attentamente, il comportamento di 35 femmine in rapporto alla dominazione ed alla passività, negli ultimi giorni del marzo 1946, prima ancora dell'inizio delle fondazioni.

Purtroppo, allorchè i nidi non sono ancora formati, la frequenza degli incontri è molto bassa, sì che le osservazioni non sono molto numerose: in 6 giorni gli incontri osservati sono soltanto 34 (senza calcolare le numerose ripetizioni di incontri). In 4 di questi incontri le due femmine hanno comportamento di intolleranza reciproca ed equivalenza: i loro ovari hanno indice eguale in due casi, non molto diverso negli altri due. Negli altri 30 incontri, invece, una vespa è dominante, l'altra passiva: la dissezione, eseguita immediatamente dopo le osservazioni, dimostra che in 24 di queste coppie è la femmina dominante che ha indice ovarico

maggiore, mentre in 6 soltanto la dominante ha indice ovarico minore.

Questo reperto, preso isolatamente, non potrebbe avere valore decisivo, ma considerato insieme a quelli che risulteranno dalla osservazione delle operaie, acquista un significato notevole. Vedremo infatti come nelle operaie la superiorità nel comportamento corrisponda generalmente ad una superiorità nel grado di sviluppo degli ovari. Non esito ad ammettere la stessa conclusione anche per le femmine che hanno svernato. Naturalmente, l'indice ovarico ricavato dalla lunghezza media delle uova prossimali, è un mezzo troppo grossolano per darci un'idea delle effettive condizioni fisiologiche della gonade: non v'è quindi da stupirsi se il comportamento dominante non corrisponde sempre, in una coppia data, ad un indice ovarico maggiore. È manifesto che, se v'è una relazione definita fra lo stato degli ovari ed il comportamento, questa relazione è legata non già alle dimensioni dell'ovario in un certo momento, ma piuttosto alle sue condizioni fisiologiche. Potrà darsi, ad es., — e lo studio delle operaie ce ne darà una precisa conferma — che un individuo ad ovari « meno sviluppati » (cioè con uova più piccole), ma in fase di accrescimento, possa avere comportamento dominante rispetto ad un altro con ovari più sviluppati, ma in fase di regressione. Inoltre, è ovvio che il comportamento non è sempre una semplice funzione delle condizioni interne, ma può variare, fisse restando le prime, variando la situazione ambientale: abbiamo visto che una vespa passiva su un nido estraneo rispetto ad un'altra può essere dominante, con questa stessa vespa, sul proprio nido (1).

Per questa e per le ragioni precedenti, non è quindi da attendersi nè che al comportamento dominante corrisponda sempre indice ovarico maggiore, nè che vespe a comportamento equivalente abbiano sempre indice ovarico identico.

Tenendo quindi ben presente l'influenza e l'interferenza di condizioni esterne ed interne nel determinismo del comportamento, non crediamo di errare affermando che generalmente, nelle femmine che hanno svernato, ad indice ovarico maggiore corrisponde un comportamento dominante.

Ci conforta in questa tesi altresì la constatazione che le femmine stilopizzate, con ovari sempre lineari, hanno costantemente atteggiamento passivo.

(1) Si noti che anche prima delle fondazioni possono esservi individui « legati » ad un loro « territorio ».

Ma le diversità di comportamento, una volta che l'associazione sia già formata, si ripercuotono sullo stato delle gonadi. Non insistiamo per ora sul complesso determinismo di questo fenomeno, su cui ritorneremo nella discussione: sta di fatto che le femmine dominanti (le conduttrici) continuano ad ovificare per tutta la durata del periodo poliginico ed anche dipoi, mentre le dominate (le ausiliarie), più o meno precocemente per quanto più bassa è la loro posizione nella scala, cessano di deporre ed alla fine della associazione poliginica (in giugno generalmente), si presentano, in tutti i casi da me osservati, con ovari ridotti: tanto più ridotti, per quanto più bassa è la loro posizione « sociale », come dimostra in maniera chiarissima la fig. VI.

Quello che è importante osservare a questo punto è che, di pari passo con la regressione degli ovari, si riduce nelle ausiliarie anche la dominazione, già inizialmente inferiore a quella della conduttrice (PARDI, 1942). Il computo individuale ⁽¹⁾ delle varie attività in questo periodo ci dimostra inoltre che la frequenza della dominazione nei vari individui dello stesso nido è sempre parallela al grado di sviluppo degli ovari. Ai dati già riportati dal lavoro precedente (Tabella VI), aggiungerò i seguenti, ottenuti su di un nido tetraginico, negli ultimi giorni della associazione poliginica:

TABELLA X. — Nido I (1945): Osservazioni dal 28-V al 6-VI (14 h e 45').
Frequenza della dominazione (computo individuale).

		% sull'attività totale dell'individuo
Conduttrice	α	43,5 %
Ausiliarie	} β	4,3 %
		1,8 %
		1,5 %
	γ	
	δ	

2. — Rapporto fra stato degli ovari e dominazione nelle operaie.

(figg. VIII e IX)

Lo studio delle condizioni degli ovari delle operaie in funzione dell'età e dell'ordine di sfarfallamento, ci permette di distinguere, in una società qualsiasi di *Polistes*, 5 categorie d'individui caratterizzati da diversi limiti di età, diversi limiti dell'ordine di sfarfallamento e diverso sviluppo medio degli ovari (Tabella XI).

⁽¹⁾ Vedi nota a pag. 42.

TABELLA XI. — *Caratteristiche delle categorie di operaie.*

	Limiti di età	Limiti d'ord. di sfarfallam.	Indice ovarico medio
Cat. I	1-12 giorni ca.	1-20 (25)	mm. 0.228 ± 0.035
Cat. II	da 12 g. ca. in poi	1-20 (25)	» 0.831 ± 0.128
Cat. III	1- 9 g. ca.	da 20 (25) in poi	» 0.226 ± 0.026
Cat. IV	9-21 g. ca.	» »	» 0.346 ± 0.011
Cat. V	da 21 g. in poi	» »	» 0.242 ± 0.015

Così definite le varie categorie, giacchè i protocolli di osservazione ci danno il comportamento degli individui che vi appartengono, possiamo verificare se alla particolare variazione dello stato degli ovari in rapporto alle variabili suddette, corrisponda o meno una parallela variazione del comportamento « medio » di ciascuna categoria.

A) Un primo tipo di confronti risulta dallo studio della frequenza media, minima e massima della dominazione di ciascuna categoria (Tabella XII).

Conoscendo, per ogni singola vespa, la frequenza della dominazione secondo il computo individuale, si può passare ai dati medi per una data categoria e per tutta la durata delle osservazioni, che qui unicamente consideriamo. Per uniformità col diagramma degli ovari i dati si riferiscono a tutti i nidi osservati.

TABELLA XII. — *Frequenza minima, media e massima della dominazione nelle varie categorie dei Nidi I, II e III (1945) (dal 28-V al 22-IX: 60 h di osservazione).*

	Frequenza dominazione			Indice ovarico medio
	Minima	Media	Massima	
Cat. I	0 %	3.9 %	65.0 %	0.228
Cat. II	0 %	14.2 %	98.8 %	0.831
Cat. III	0 %	1.5 %	7.7 %	0.226
Cat. IV	0 %	3.4 %	23.3 %	0.346
Cat. V	1 %	3.8 %	8.3 %	0.242

Si tenga presente la Tabella IX, i cui valori medi sono del resto riportati per confronto nell'ultima colonna.

Le categorie I e III, che sono costituite da individui giovani, con ovari in media poco sviluppati, hanno dominazione media bassa (3,9 % e rispettivamente 1,5 %). Dopo i primi 10-12 giorni di età, anche per la frequenza della dominazione, dobbiamo tener distinto il destino degli

individui sfarfallati tra i primi 20-25 (categoria II), dal destino degli individui sfarfallati dopo i primi 20-25 (categoria IV e V).

La categoria II può presentare sia una frequenza di dominazione alta od altissima (osservò un massimo del 98 %; quindi quasi esclusivamente dominazione), sia una frequenza molto piccola (minimo 0 %). Tutto ciò concorda in maniera assolutamente esatta con quanto abbiamo appreso circa la variazione dell'indice ovarico: nella categoria II si trovano infatti, sia femmine di transizione o di sostituzione con indice ovarico alto, sia quelle vere operaie precocemente e soprattutto fortemente regredite, che lo studio della scala di dominazione ci ha dimostrato esser quelle inizialmente più vicine alla α .

Le categorie IV e V non raggiungono mai gli alti valori raggiunti dalla II, come — lo abbiamo visto — non ne raggiungono mai il grado di sviluppo ovarico.

Concorda pure con la variazione dello sviluppo ovarico, la maggior frequenza di dominazione della categoria IV rispetto alla III, mentre — discordanza che bisogna tener bene presente — la categoria V, con ovari in media meno sviluppati della IV, ha per contro, una frequenza media di dominazione maggiore. Solo i più regrediti individui della categoria V sono dominati anche dalle sorelle più giovani.

In conclusione quindi, se facciamo eccezione per la categoria V, cioè se consideriamo soprattutto la fase ascendente dello sviluppo degli ovari, il parallelismo fra frequenza della dominazione e sviluppo ovarico è veramente assai preciso.

B) Risultati del tutto paralleli (benchè basati su dati e procedimenti diversi) si ottengono confrontando la dominazione teorica di ogni categoria su ciascuna delle altre con quella effettivamente osservata.

Supponiamo che, effettivamente, nell'incontro fra due individui qualsiasi, sia sempre quello con indice ovarico maggiore a dominare. Siano per semplicità due categorie (I e II) costituite rispettivamente da 5 individui ciascuna, di cui conosciamo il diverso indice ovarico. In ciascuna categoria ordiniamo gli individui secondo i valori decrescenti dell'indice ovarico:

$$\text{Cat. I: } a_1 > b_1 > c_1 > d_1 > e_1$$

$$\text{Cat. II: } a_2 > b_2 > c_2 > d_2 > e_2$$

Consideriamo ora gli incontri possibili fra individui appartenenti a categorie diverse e supponiamo che uno qualsiasi della cat. I s'incontri con uno qualsiasi della cat. II. Se $e_1 > a_2$ (cioè se ha indice ovarico

maggiore), data l'ipotesi precedente, qualunque sia la coppia incontratasi, la cat. I dominerà sempre. Diciamo che la sua dominazione teorica sulla II è uguale a 100 %, essendo 25 gli incontri possibili e 25 gli incontri favorevoli. Supponiamo invece che sia:

$$\begin{aligned} c_2 &> d_1 > d_2; \\ d_2 &> e_1 > e_2. \end{aligned}$$

Avremo allora che la dominazione teorica della Cat. I sarà:

$$D_1 = \frac{(15 + 2 + 1) \times 100}{25} = 72 \%,$$

essendo 18 su 25 gli incontri complessivamente favorevoli agli individui della I.

Ora, se — come v'è ragione di ritenere — i campioni d'individui di ogni categoria, di cui ci siamo valse per costruire il diagramma della variazione dell'indice ovarico (fig. VIII), sono effettivamente rappresentativi per le categorie infinite corrispondenti, cioè per tutte le vespe che si trovano entro quei limiti dati di età e di ordine di sfarfallamento, possiamo, per le categorie attuali, calcolare la dominazione teorica conoscendo l'indice ovarico. Poichè, d'altra parte, conosciamo la dominazione effettiva di ogni categoria su ciascuna delle altre, sappiamo cioè quante volte una data categoria ha dominato su di un'altra in 100 incontri effettivamente avvenuti ed osservati fra individui delle due categorie, possiamo, confrontando le due sorta di dati, osservare di quanto quelli d'osservazione si scostino dai dati calcolati (1).

Nella Tabella XIII sono messi graficamente a raffronto i risultati dell'analisi compiuta. Molto precisa è la coincidenza dei valori calcolati con quelli osservati per i rapporti fra:

- Condittrice (in fase ascendente dello sviluppo ovarico) e Ausiliarie (in fase regressiva);
- Ausiliarie e Ausiliarie (fase regressiva);
- Categoria I e Categoria I (fase ascendente);
- Categoria II (in fase ascendente dello sviluppo ovarico) e tutte le altre Categorie (fase ascendente o regressiva);
- Categoria III (fase ascendente) e Categorie II, III e IV (fase ascendente);
- Categoria IV (fase ascendente) e Categorie II, III e IV (fase ascendente);
- Categoria V e Categoria V (fase regressiva).

(1) Naturalmente, nel calcolo della dominazione teorica non sono stati considerati i rapporti fra categorie, che non si trovano contemporaneamente sul nido, come la I e la V ad es. (quando incomincia a trovarsi la V, la I è già completamente esaurita. Abbiamo invece considerato i rapporti fra Condittrice, Ausiliarie e Cat. I.

TABELLA XIII. — *Confronto fra dominazione teorica (cifre in tondo) e dominazione effettiva (cifre in grassetto) di ognuna delle categorie della prima colonna a sinistra su ciascuna delle categorie della prima riga. La dominazione teorica è stata ricavata, col procedimento esposto a pag. 62, dai dati della fig. VIII; la dominazione effettiva è stata calcolata su 841 incontri effettivamente osservati dal 28-V al 22-IX-1945 sui Nidi I, II e III (60 ore di osservazione complessiva). Non sono computate le ripetizioni di incontri identici, nè sono considerati i rapporti teorici per le categorie, fra le quali non esistono o non sono stati osservati rapporti reali.*

Sono messi in evidenza i casi di forte discordanza.

	Cond.	Ausil.	Cat. I	Cat. II	Cat. III	Cat. IV	Cat. V	Dominazione media effettiva
Cond.	—	100% 100%	100% 85%					93%
Ausil.	0% 0%	50% 50%	100% 41%					30%
Cat. I	0% 15%	0% 59%	50% 50%	10% 0%				31%
Cat. II			90% 100%	50% 50%	88% 90%	84% 82%	85% 90%	82%
Cat. III				12% 10%	50% 50%	12% 11%	54% 28%	27%
Cat. IV				16% 18%	88% 89%	50% 50%	90% 18%	44%
Cat. V				15% 10%	46% 72%	10% 82%	50% 50%	53%

Meno precisa, ma non discordante, è la coincidenza dei valori per i rapporti intercorrenti fra conduttrice (in fase regressiva) e categoria I (in fase ascendente).

Sono invece del tutto discordanti i valori osservati da quelli calcolati, per i rapporti fra:

- Ausiliarie (fase regressiva) e Categoria I (fase ascendente);
- Categoria III (fase ascendente) e Categoria V (fase regressiva);
- Categoria IV (fase ascendente) e Categoria V (fase regressiva).

In conclusione — risultato perfettamente parallelo a quello riportato a pag. 62 — la categoria V, pur avendo ovari in regressione e quindi, in media, meno sviluppati della III e della IV, domina su queste due categorie, più di quanto

queste non dominino su di lei ⁽¹⁾. D'altra parte la stessa conduttrice, allorchè presenta fenomeni di senescenza, e le ausiliarie, in fase di regressione ovarica, possono essere dominate dalla categoria I, che si trova in fase di accrescimento.

L'ipotesi dunque che, nell'incontro fra due individui qualsiasi, abbia comportamento dominante quello con indice ovarico maggiore, risulta statisticamente vera allorchè i due individui si trovano ambedue nella stessa fase dello sviluppo ovarico. Se i due individui si trovano in diversa fase, potremmo avere casi diversi:

1°) Individui con indice ovarico maggiore e in fase ascendente dominano individui con indice ovarico minore e in fase regressiva. È il caso di gran lunga più frequente: dominazione della categoria II sulla V, della conduttrice sulle ausiliarie, di alcuni individui delle categorie III e IV su alcuni della V.

2°) Individui con indice ovarico minore e in fase ascendente dominano individui con indice ovarico maggiore e in fase regressiva: caso della conduttrice senescente e delle ausiliarie dominate da alcuni soggetti della categoria I.

3°) Individui con indice ovarico minore e in fase regressiva dominano individui con indice ovarico maggiore e in fase ascendente: dominazione della categoria V sulla III e sulla IV.

Emerge da questi confronti, come già dalle considerazioni fatte a proposito della scala di dominazione tra le femmine prima della fondazione, che non si può in alcun modo affermare che, fra due individui, quello ad indice ovarico superiore abbia sempre comportamento dominante: ciò vale generalmente allorchè i due individui si trovano nella stessa fase dello sviluppo ovarico. Se è lecito affermare quindi che il comportamento (dominante o passivo) di una vespa, è correlato alle condizioni fisiologiche delle sue gonadi, bisogna aggiungere subito che questa relazione, dipendente non solo dal «grado» di sviluppo degli ovari (imperfettamente espresso dall'indice), ma anche, e soprattutto, dalla «fase» evolutiva loro, è senza dubbio di natura assai complessa. Nulla ci vieta inoltre di ritenere che il rapporto sia di natura indiretta, in quanto la funzionalità di altri organi (secrezione interna) potrebbe indipendentemente influire e sul comportamento e sullo stato

⁽¹⁾ Ciò non toglie naturalmente che gli individui più regrediti di questa categoria siano dominati dai più giovani di loro: se ciò non avvenisse non avremmo evidentemente nessuna regressione nella scala di dominazione, la quale si conserverebbe sempre in diretta funzione dell'età.

degli ovari. Si tenga presente, infine, che anche i fattori esterni, a parità di quelli interni, possono interferire nel determinismo dell'atteggiamento (pag. 59) ⁽¹⁾.

L'ultima colonna della Tabella ci dà una misura della « posizione sociale » — diremo così — di ogni categoria: le cifre ivi riportate ci danno la dominazione media effettiva di ogni categoria su tutte le altre. Come si vede questo valore è altissimo per la conduttrice (93 %) e per la categoria II, che contiene le femmine di sostituzione e di transizione (82 %). In ordine di tempo, le ausiliarie, la categoria I e la categoria III sono le meno dominanti, quindi le più sfruttate della società. La categoria IV e V hanno intermedia posizione.

VI. — Discussione.

1. — Sull'esistenza di comportamenti paragonabili a quelli qui descritti in Insetti ed altri Animali sociali.

L'esistenza di una scala di dominazione, quale quella che io ho descritto per *Polistes* fino dal 1942, non mi risulta sia stata ancora segnalata pubblicamente in Insetti sociali, nè in altri Invertebrati ⁽²⁾.

Per le femmine associate in primavera, non era sfuggito all'acuta osservazione di HELDMANN, l'atteggiamento pauroso (« ängstlich »), che alcune di esse hanno verso altre, prima ancorà delle fondazioni (pag. 389); né, dopo la fondazione, la cessione reciproca di gocce di liquido (pag. 390), il « Beleckern » ed il « Betrillern » reciproco (pag. 394). Non è chiaro se l'autore abbia interpretato come manifestazione di competizione questi comportamenti se non, forse, laddove egli osserva: « Oft sieht es aus als ob ein Tier das andere durch Abgabe von Flüssigkeiten zum Abflug auffordere » (pag. 394) ⁽³⁾. Tuttavia si può dire che HELDMANN abbia intuito, pur senza descriverla con maggior precisione, l'esistenza della scala di dominazione, soprattutto allorchè egli afferma che una è la « Nestmutter » mentre le altre hanno più o meno carattere di operaie (pag. 399).

In *Polistes dubius* K., STEINER (1932) osserva che la sostituzione della regina è avvenuta in due casi da parte dell'operaia più attiva, senza

⁽¹⁾ Si può spiegare in tal modo l'organizzazione « non lineare » (a triangolo ad es.), che non riceverebbe una soddisfacente spiegazione, ammettendo unicamente l'influenza di fattori interni sempre costanti.

⁽²⁾ Durante la correzione delle bozze ricevo un interessante lavoro di ALLEE (1945), nel quale viene segnalata l'esistenza di una scala di dominazione in *Pagurus longicarpus* Say, in condizioni di cattività.

⁽³⁾ In realtà è l'individuo che cede gocce quello che esce dal nido dopo l'incontro, non quello che le riceve.

ulteriormente specificare in che cosa consista questa maggiore attività (1). L'osservazione è peraltro giustissima, giacchè l'operaia più dominante dà l'impressione di essere molto « indaffarata » sul nido.

All'infuori di questi due, nessun altro A., fra quelli che ho potuto consultare (2), stabilisce una graduazione di comportamento e di « carattere » (se così si può dire) fra i vari individui di un medesimo nido, mentre si trovano in letteratura numerosi accenni a comportamenti passivi ed attivi, sia senza riferimento alcuno alla possibilità di stabili differenze individuali al riguardo, sia facendo, tutt'al più, differenza fra il comportamento della regina e quello delle altre abitanti del nido prese in blocco, siano esse femmine associate o operaie.

Per i Bombi trovo un interessante accenno a fenomeni simili a quelli da me descritti in un lavoro di BRUNELLI (1904), secondo il quale la BENETTI ha osservato che, nelle associazioni primaverili, « non tutte le regine si comportano nello stesso modo: alcune si comportano veramente come regine e come tali non si tollerano fra loro; altre invece si accomodano ad entrare nella dipendenza di quelle comportandosi pressapoco come operaie ».

Sempre per i Bombi, è noto, fin dalle ricerche di HOFFER e di WAGNER, l'esistenza di curiose baruffe fra le operaie e la regina al momento in cui questa depone, il cui significato ha dato luogo a disparate ipotesi (PLATH, WAGNER, MAIDL). Fra tutte sembrami più attendibile quella espressa dal MAIDL, secondo il quale le lotte (che hanno luogo soltanto allorchè incominciano a comparire le operaie fertili e che sono accompagnate da oofagia!) rappresentano un vero e proprio fenomeno di competizione fra la regina e le operaie ovifricatrici, simile a quello che abbiamo visto in *Polistes* (HELDMANN, PARDI).

Soprattutto interessanti mi sembrano le descrizioni che di queste baruffe dà il WAGNER (pag. 89), leggendo le quali sorprende la somiglianza dei comportamenti fra *Bombus* e *Polistes*: anche nei Bombi si hanno caratteristiche posizioni di acinesi. Non saprei decidere peraltro, se sia lecito dedurre, da queste rassomiglianze, l'esistenza di una scala di dominazione anche per i Bombini. Ulteriori indagini in questo senso sarebbero assai opportune, tanto più che i Bombini, per la loro primitività di organizzazione sociale occupano, nella famiglia degli Apidi sociali, un posto pressochè corrispondente a quello dei Polistini nella serie dei Vespidi sociali.

Per i Formicidi sono numerosissime le descrizioni di comportamenti attivi e passivi nell'incontro fra due individui, ma, per queste società, appare ancora più problematica la possibilità di dedurre l'esistenza di una scala di dominazione.

(1) Il fatto che nel nido di STEINER non è stata la prima operaia a sostituire la regina, ma la quarta in ordine di sfarfallamento, è in accordo con le mie osservazioni, poichè in questo nido la regina è presente fino alla fine di agosto e quindi le operaie a lei più vicine, alla sua morte, sono già in fase di avanzata regressione.

(2) Le attuali condizioni degli scambi culturali internazionali mi hanno impedito di consultare una parte della letteratura.

Durante lo scambio di liquidi rigurgitati un individuo è palesemente attivo, richiedente; l'altro cede, è passivo (vedansi le note descrizioni di FOREL e di BRUN), ma nulla ci prova che, in un successivo incontro, le parti non si invertano. Da questi comportamenti « amichevoli » o di reciproca tolleranza, si passa per gradi a condotte che denotano una certa ostilità. Il trillo antennale reciproco è, per FOREL, « segno meno certo di amicizia »; « e si vede sovente presso le formiche, che sono nel dubbio se devono trattarsi da amiche o da nemiche » (EMERY). GOULD, per primo, HUBER, FOREL, WASMANN ed altri hanno descritto curiose lotte « per gioco » fra individui della stessa colonia, di cui non si è data mai una interpretazione soddisfacente. D'altra parte un comportamento di ostilità chiarissima, anche fra appartenenti allo stesso nido, si ha nelle cosiddette « lotte a freddo », durante le quali « determinate formiche, senza adoprare nè veleno nè pungiglione, si accaniscono a tormentare qualche altra compagna, che non si difende, assumendo un atteggiamento del tutto stoico e passivo » (FOREL) (1). In *Leptothorax*, sempre secondo FOREL, vi sono individui che si ostinano a trasportarne altri più lontano possibile, cacciandoli continuamente dal nido. Il Prof. GRANDI ha attirato la mia attenzione sugli enigmatici fenomeni di trasporto mutuo durante i quali, un individuo assume una parte completamente passiva e, ritraendo le zampe e le antenne, si lascia trasportare senza opporre la minima resistenza.

La riunione di questi comportamenti in un gruppo potrà sembrare (ed è forse) arbitraria, in quanto non conosciamo qual sia il loro preciso significato (2), nè sappiamo soprattutto — fatto essenziale per stabilire l'esistenza di una scala di dominazione — se certi determinati individui abbiamo stabilmente, in confronto di altri, pure determinati, un atteggiamento costante.

Mentre non mi consta che nelle Termiti e nelle società di tutte più evolute, quelle delle Api domestiche, esistano fenomeni, dai quali si possa almeno sospettare l'esistenza di una dominazione, una sorprendente rassomiglianza con questi fatti si trova — *mutatis mutandis* — allorchè consideriamo l'organizzazione delle società dei Vertebrati. Dopo

(1) Che le lotte a freddo abbiano il significato di ostilità e competizioni intrasociali, sembrerebbe probabile, se si pensa che fenomeni simili avvengono con molta frequenza allorchè si riuniscono, artificialmente o naturalmente, in società miste, formiche di specie diversa, come la pacifica *Formica pratensis* e la guerresca *sanguinea*. In questi casi vi sono individui implacabili e « pieni d'odio » (sempre della *sanguinea*), cui la percezione delle *pratensis*, induce continuamente a manifestazioni ostili contro di queste, molto simili a quelle che si hanno fra individui della stessa colonia.

(2) Il Prof. GRANDI mi faceva osservare giustamente che questi comportamenti più o meno ostili nell'ambito della stessa comunità di Formiche, potrebbero rappresentare altresì resti di azioni istintive, che potevano avere un significato in stadi filogeneticamente più antichi, in una parola, « rudimenti d'istinti » nel senso di LORENZ (« nur mehr historisch verständliche Gegebenheiten »).

le ricerche di HEINROTH e SCHJELDERUP-EBBE sugli Uccelli, i fenomeni di dominazione sono stati accertati in tutte le classi di Vertebrati con fatti sociali, dai Pesci ai Mammiferi, sia in libertà che in prigionia. Non voglio qui dilungarmi su queste convergenze nella struttura sociale fra gruppi tanto lontani e rimando perciò ad un mio studio di recente pubblicazione (1946). Farò osservare soltanto che la gerarchia sociale in un nido di *Polistes* è del tutto simile, e nella forma, e nel significato, a quella che SCHJELDERUP-EBBE ed altri hanno riscontrato, ad es., in certi gruppi di Polli. Per quanto i comportamenti siano, come è ovvio, diversi, pure il significato è il medesimo, poichè, tanto nell'uno che nell'altro caso, ci troviamo di fronte ad una serie d'individui che, cercando di soddisfare nell'ambito del gruppo i propri elementari bisogni, prendono, per così dire, quello che possono, date le loro intrinseche capacità e quelle di tutti i loro compagni.

Allo stato attuale delle conoscenze, la dominazione sembra essere fenomeno caratteristico delle società animali più primitive ⁽¹⁾. E non sembri questa asserzione in aperto contrasto col fatto che fenomeni simili (benchè mascherati e complicati a dismisura da vari fattori) si trovano chiarissimi anche nella società umana; mentre — a quanto noi sappiamo fino ad oggi — non sono palesi nelle più evolute società degli Insetti. Non si dimentichi che queste hanno antichissima origine, e che sono, in un certo senso, ben più progredite della società umana, la quale si può dire pecchi tutt'oggi, rispetto a quelle, di infantilismo e di immaturità (WHEELER, GRANDI).

2. — Sul determinismo del comportamento dominante e passivo.

Abbiamo visto qual sia il ciclo degli ovari in una società di *Polistes*. (pag. 57, Fig. XI). In ogni momento di questo ciclo (sia durante l'associazione poliginica che dopo) esiste una relazione complessa, ma sufficientemente definita, fra il comportamento e lo stato degli ovari, *grosso modo* espresso dall'indice ovarico; purchè siano rispettate certe condizioni, che non starò a ripetere, di due individui che s'incontrano, ha generalmente comportamento dominante quello con indice ovarico maggiore.

Questa relazione fra comportamento e stato degli ovari ci interessa da un duplice punto di vista:

1°) il problema del determinismo fisiologico del comportamento dominante e passivo;

⁽¹⁾ L'accezione del termine società è quella d'uso corrente. Ne sono pertanto esclusi i raggruppamenti incoordinati e coordinati.

2°) il problema della comparsa delle operaie fertili e, per contro, quello dell'origine delle forme sterili (vere operaie).

Esamineremo brevemente in questo paragrafo la prima questione e, nei due successivi, la seconda.

Il parallelismo che abbiamo constatato, in certe condizioni, fra il grado di sviluppo degli ovari ed il comportamento, ci porta naturalmente ad affacciare l'ipotesi, assai verisimile, che lo stato della gonade influisca in qualche maniera nel determinare la forma della condotta e quindi la posizione dell'individuo nella scala sociale. Se questa ipotesi corrispondesse al vero, l'analogia con quanto avviene — *mutatis mutandis* — nei Vertebrati (Uccelli, ad es.) sarebbe ancor più stringente. È noto infatti che, negli Uccelli, ALLEE e coll. (1939) sono riusciti a modificare la posizione gerarchica di un individuo influenzandone sperimentalmente la costellazione ormonale. Nei Polli e nei Colombacci la somministrazione per iniezioni di propionato di testosterone ad individui (♂♂ e ♀♀) di posizione particolarmente bassa, fa sì ch'essi raggiungano, transitoriamente o permanentemente, posizioni più alte nella scala di dominazione od anche, addirittura, la posizione α . Per contro, la somministrazione di estradiolo tende a produrre opposti effetti (ALLEE e coll., 1941). La dominazione è dunque sotto il controllo ormonale.

Possiamo ragionevolmente supporre che una relazione simile intercorra altresì fra stato degli ovari e comportamento nei *Polistes*, nel senso che una eventuale secrezione interna ovarica abbia andamento parallelo, almeno alla fase ascendente dello sviluppo post-metabolico degli ovari. Ci renderemmo conto, mediante questa ipotesi, della conclusione cui siamo arrivati nel Cap. V, cioè che, nell'incontro fra due individui, domina generalmente quello con indice maggiore. La costatazione, nei primi giorni dopo la comparsa delle operaie, di una scala di dominazione perfettamente aderente all'età e, in genere, la regola per cui, di due individui sfarfallati da poco, domina sempre quello sfarfallato prima (Regola 1^a, a pag. 35), non sono in contrasto con tale ipotesi, in quanto che, se ammettiamo un parallelismo fra secrezione interna e ritmo di sviluppo ovarico, è chiaro che gli individui sfarfallati prima si troveranno, rispetto a quelli schiusi dopo, in una lieve precedenza, purchè — s'intende — il processo avvenga col medesimo ritmo per tutti i soggetti (1).

(1) L'ipotesi che lo sviluppo degli ovari nei primi giorni dopo lo sfarfallamento avvenga col medesimo ritmo per tutti gli individui, può sembrare in contrasto con il diagramma della figura VIII dal quale si ricava che operaie della stessa età possono avere indice ovarico diverso e che, entro i primi giorni della vita immaginale, operaie

È significativo, a questo proposito, che HARMS (1925-26) e WEYER (1928), proprio per Insetti sociali (Bombi e Formiche), diano agli ovari il significato di organi a secrezione interna, per quanto in un senso diverso. Ammettono, questi AA., che le sostanze derivanti dal riassorbimento delle uova, messe in circolo, esaltino in qualche modo la vitalità degli individui: essi spiegherebbero in tal modo la maggiore « vitalità » delle operaie in rapporto al durevole riassorbimento di uova che avviene nelle loro gonadi (WEYER, pag. 445). (Io ritengo piuttosto che il riassorbimento di uova sia la conseguenza, più che la causa, del maggior lavoro delle operaie rispetto al tipo regina).

L'ipotesi di una influenza di secrezioni interne ovariche sul comportamento, ci conduce ad accennare alla possibilità di altre correlazioni ormonali e quindi ad altre ipotesi che non mancano, a dire il vero, di un certo valore suggestivo ⁽¹⁾.

Negli ultimi tempi un grande fervore di ricerche si è avuto intorno ai cosiddetti corpora allata, e, per quanto le loro funzioni non siano ancora del tutto chiare, sembra ormai fuor di ogni dubbio il loro significato di organi a secrezione interna. È interessante osservare che, fra le varie ipotesi, si è pensato ch'essi abbiano una influenza sui processi del metabolismo generale (oltre che sullo sviluppo, sulla metamorfosi, etc.) e che sia loro da attribuirsi una secrezione di ormoni gonadotropi.

Soprattutto significativi per il nostro problema, ci sembrano i risultati ottenuti dalla THOMSEN (1942), la quale, facendo seguito alle conclusioni, cui era giunta per *Melanoplus differentialis* la WEED PFEIFFER (1939), avrebbe dimostrato che, nelle giovani femmine di *Calliphora*, lo sviluppo delle uova fino a completa maturazione, dipende dalla presenza dei corpora allata: giovani ♀♀ allatectomizzate sviluppano i loro ovari solo parzialmente, cioè fino al momento della deposizione

più vecchie, possono avere indice ovarico minore delle più giovani. A prescindere dal fatto che il diagramma è costruito su dissezioni di soggetti appartenenti a nidi diversi, nei quali leggermente diverse possono esser state le condizioni trofiche larvali e quindi le condizioni ovariche alla nascita, mi sembra opportuno sottolineare che imperfette misure di dimensioni ci danno una idea soltanto molto approssimata di quei processi fisiologici di maturazione e di accrescimento della gonade, il cui evolversi con l'età potrebbe con ragione essere invocato per spiegare perchè la scala e la frequenza di dominazione siano così strettamente legate all'ordine di starfallamento e quindi all'età degli individui.

⁽¹⁾ Ringrazio il Prof. GRANDI, che mi ha cortesemente permesso di consultare il manoscritto del suo « Trattato di Entomologia », e di ritrarne alcune notizie al riguardo.

del tuorlo e non oltre. Anche le ghiandole accessorie delle ♀♀ allatectomizzate risentono della estirpazione.

È evidente che se questa relazione venisse confermata anche per la nostra specie, intravedremmo la possibilità di una relazione indiretta fra secrezione interna dei Corpora allata, sviluppo (o, comunque, condizioni) delle gonadi e fenomeno della dominazione. Nulla naturalmente ci vieta di supporre, però, che il comportamento e lo sviluppo degli ovari siano, l'uno indipendentemente dall'altro, influenzati dalla attività dei Corpora allata.

Debbo ricordare altresì che anche al corpo grasso (IVANOV e MESTŠERSKAJA) si è voluta attribuire, per *Blattella*, la secrezione di un ormone gonadotropo, che influirebbe proprio sulla maturazione degli ovari, per quanto, come è noto, le ricerche dei due AA. russi non siano andate esenti da critiche assai aspre ed apparentemente giustificate (PLAGGE, in « Ber. Biol. », 1936).

Indubbiamente il problema di queste correlazioni ormoniche si presenta straordinariamente intricato, tanto più che si accenna alla esistenza di relazioni mutue fra i vari centri incretori, analogamente a quello che si verifica nei Vertebrati. THOMSEN, ad es., parla di una influenza degli ovari sullo sviluppo dei Corpora allata.

Allo stato attuale delle conoscenze sul problema che forma oggetto di questo paragrafo, è evidente che l'analisi ulteriore del fenomeno della dominazione dovrà necessariamente far capo, se difficoltà tecniche non si frappongono, ad esperienze intese a modificare la costellazione endocrina individuale.

2. Il determinismo della comparsa delle forme fertili.

Mentre sembra verisimile l'influenza di una particolare condizione degli ovari (che dovrebbe avere, generalmente, un andamento parallelo al loro grado di sviluppo) nel determinare la forma del comportamento, ritengo accertata la relazione causale inversa, cioè che in quelle femmine, nelle quali la dominazione supera la passività, l'esercizio della dominazione porta con sé lo sviluppo degli ovari (pag. 45) ⁽¹⁾.

Questo secondo aspetto della relazione fra dominazione e ovari c'interessa soprattutto per spiegarci la comparsa delle operaie fertili.

(1) Anche ammettendo una influenza indiretta dello stato degli ovari sulla dominazione, si può comprendere che la dominazione si ripercuota secondariamente sullo stato degli ovari, promuovendone lo sviluppo. Se, fra due individui, uno è in qualche maniera in condizioni di vantaggio, saranno proprio le conseguenze di questo vantaggio di partenza ad accentuare le differenze iniziali.

L'apparizione di operaie fertili è fatto notissimo per varie società d'Imenotteri, fino dalle osservazioni di LEUCKART (in Bombi, Vespe e Formiche), di VON SIEBOLD (nei *Polistes*), di MARCHAL (per i Vespini), etc., ma non molto si sa sul suo determinismo.

Di solito il fenomeno in parola si mette in relazione con la sparizione della regina, ma i reperti di MARCHAL dimostrano, per i Vespini almeno, che, verso la metà di agosto, le operaie fertili sono normalmente presenti, per quanto in numero molto minore che nei nidi sperimentalmente orfanati, dove possono costituire addirittura oltre metà della popolazione totale ⁽¹⁾.

Anche in *Polistes*, secondo le mie osservazioni, la comparsa delle operaie ovificatrici, è fatto normale, che la precoce sparizione della regina da molti nidi non fa che anticipare. Ritengo però che, in *Polistes*, anche in mancanza della regina, non si superi il numero di 3-4 operaie ovificanti contemporaneamente.

La spiegazione che comunemente si dà di questo fenomeno, è quella stessa che ne dette MARCHAL nel 1896.

Nella società delle Vespe, secondo questo A., le prime operaie, allevate dalla regina sola e quindi assai mal nutrite, sono di piccole dimensioni e sterili (forma di castrazione alimentare). Per di più, fin tanto che la colonia larvale supera per numero di capi il numero delle operaie, queste saranno sottoposte ad un lavoro di nutrici talmente intenso che inibirà il loro sviluppo ovarico (castrazione nutrizionale). A mano a mano che la colonia adulta aumenta per numero di componenti, superando infine quella larvale si avrà, in primo luogo, che le larve saranno sempre meglio nutrite e, in secondo luogo, che gli individui raccoglitori serberanno per sè sempre una quantità via via maggiore di cibo. Da ambedue questi fatti deriva, per MARCHAL, l'apparizione delle operaie fertili, mentre dal primo risulta l'aumento graduale di dimensioni che porta dal tipo operaia al tipo regina (MARCHAL, pag. 49).

Questa spiegazione non può valere anche per i *Polistes*. È bensì vero, anche per questa specie, che le condizioni via via migliori della nutrizione larvale nel corso della stagione, portano ad un graduale aumento delle dimensioni delle imagini, ma la comparsa delle operaie fertili ed ovificanti mi sembra fenomeno largamente indipendente e dalla nutrizione ricevuta nella vita larvale, come dalla diminuzione relativa delle larve in allevamento rispetto alle operaie, la quale farebbe

⁽¹⁾ È necessario distinguere, però, fra le operaie veramente ovificanti e quelle che hanno un certo grado di sviluppo degli ovari senza raggiungere l'ovideposizione (cioè fra le femmine di sostituzione e di transizione).

si che ciascuna di queste potesse serbare per sè una maggior quantità di nutrimento.

In *Polistes*, rimanga o non rimanga la regina, sono le prime operaie sfarfallate (press'a poco le prime 20-25) che hanno la maggior probabilità di diventare ovificanti; le altre, come si è visto, non presentano mai alti valori dell'indice ovarico. È probabile che queste operaie, essendo le prime sfarfallate, siano state nutrite, durante la vita larvale, peggio di tutte le altre ⁽¹⁾: eppure esse possono ugualmente ovificare.

Nel corso della stagione, allorchè la colonia adulta supera la larvale e quindi ogni singola larva riceve in media un maggior nutrimento, da queste larve meglio nutrite non nascono mai, in *Polistes*, individui che potranno diventare ovificanti nel corso della stessa stagione, bensì quelle femmine con ovari poco sviluppati, ma ricche di riserve adipose, che si accoppiano e svernano e diventano le fondatrici dell'anno seguente: prova ne siano le osservazioni di VON SIEBOLD e le mie più recenti, le quali concordemente dimostrano che le ovificanti sono sempre fra le più vecchie (con corpo grasso generalmente scarso), mai fra le più giovani, più grosse e meglio nutrite e a corpo grasso abbondante.

Se le operaie fertili possono comparire fin dai primi sfarfallamenti, non si può evidentemente nemmeno sostenere che la condizione necessaria di questo fenomeno sia l'aumento della aliquota media di cibo, che ogni individuo utilizza per sè, allorchè la colonia adulta diventa maggiore della larvale. Ai primi sfarfallamenti difatti, la colonia adulta è ancora molto al di sotto della larvale: sul nido I (1942), le prime operaie sfarfallano l'11 giugno e le larve sono 33; il 28 giugno le operaie sono soltanto 11 e le larve 62! Solo molto tardi nella stagione la colonia adulta supera la larvale, mentre le operaie fertili appaiono prima assai di quest'epoca.

In *Polistes* il raggiungimento della condizione di fertilità nelle operaie è sì dipendente dal trofismo dell'individuo, ma in una maniera molto più complessa, che è una diretta conseguenza del sistema della dominazione.

Abbiamo visto (pagg. 34 e 39) come, venuta a mancare precocemente la regina, diventino fertili, sia la prima operaia, che sin dall'inizio domina tutte le sorelle minori, sia alcune operaie, che, pur

⁽¹⁾ Forse, però, meglio di quanto non lo siano le prime operaie di *Vespa*, dove si ha fondazione strettamente monoginica. In ogni modo, poichè, fino ad oggi, gli orfanamenti in società di Vespini sono stati fatti su colonie numerose, sarebbe da provare se la precoce soppressione della regina non porta anche in *Vespa* a risultati simili a quelli da me ottenuti.

essendo tra le prime 20-25, non seguono immediatamente la prima nell'ordine di sfarfallamento, quelle cioè che possono aver raggiunto, prima di trovarsi a conquistare, per effetto della regressione o della morte delle sorelle maggiori, la posizione β , un indice di dominazione sufficientemente alto. È ovvio che questa è una condizione di vantaggio, allorchè si troveranno, per la posizione raggiunta, a dover subire la massima dominazione della α . È pure evidente che se per lungo tempo è presente la regina, che inizialmente rivolge la sua dominazione più frequente verso la prima operaia, non sarà questa a diventare ovificante, neppure transitoriamente, sibbene una delle sue sorelle minori, del pari sufficientemente lontana dalla primogenita.

In conclusione, il raggiungimento della condizione di fertilità si ha in quelle operaie, nelle quali l'indice di dominazione, può raggiungere, per effetto della loro posizione iniziale nella scala, un certo valore liminare non precisamente determinato, ma con ogni probabilità almeno superiore al 75 % e non molto lontano dal 100 %.

Come può questa prevalenza della dominazione sulla passività ripercuotersi sullo stato degli ovari? Evidentemente in due maniere distinte, che pur non si escludono. La dominazione si traduce infatti, come abbiamo visto, sia in un vantaggio di ordine nutritivo per i dominanti, sia nel vantaggio di un minor lavoro fuori del nido e quindi in una possibilità di utilizzazione del nutrimento immaginale o delle riserve larvali per la maturazione delle uova. Si comprende bene come in quegli individui, nei quali la dominazione supera di molto la passività, queste due sorta di vantaggi possano diventare talmente rilevanti, da promuovere una rapidissima ovogenesi.

Possiamo ora renderci conto del fatto, per cui le femmine di transizione e di sostituzione, si trovano tutte fra le prime 20-25 sfarfallate. Questo limite, nella sua oscillazione, è una conseguenza del sistema della dominazione. Difatti, data la prima regola (pag. 35), cui si deve se la scala di dominazione è inizialmente in funzione dell'età, sarà assai improbabile (benchè non impossibile) che le operaie nate oltre la 25^a, si trovino — per la morte o la regressione di tutte le sorelle maggiori — a non avere davanti a sè più alcun ostacolo, che impedisca loro di conquistare, con la posizione sociale, quei vantaggi di minor lavoro e di maggior nutrimento, che soli permettono la maturazione delle uova. Oppure, questo avverrà soltanto allorchè sarà troppo tardi, cioè quando saranno troppo vecchie e incapaci di riprendersi ⁽¹⁾.

(1) Nel Nido I (fig. III) anche l'operaia 41 sembra non lontana dal raggiungere il limite desiderato (è in posizione γ !); si noti però che da questo nido sperimentale sono state tolte per l'esame delle gonadi molte operaie!

4. - La dominazione e l'origine delle forme sterili.

Possono questi medesimi fatti portare qualche contributo al problema dell'origine delle forme sterili? Dei due aspetti di esso, ontogenetico e filogenetico, è al primo che intendo qui esclusivamente riferirmi.

È noto che nei Polistini ed anche fra i Vespini, non esiste una netta differenziazione fra casta sterile e fertile: l'una e l'altra sono collegate da termini di passaggio e gli stessi tipi estremi della serie differiscono, nei Polistini, unicamente per le dimensioni e per il diverso sviluppo degli ovari, in vari Vespini, anche per caratteri cromatici. Le mie osservazioni portano un nuovo contributo a questa concezione, dimostrando che, per lo sviluppo degli ovari, la forma tipicamente feconda è collegata nel tempo da termini di passaggio continui alle forme tipicamente sterili. Tutti gli AA. sono d'accordo nell'ammettere che nei Vespidi, come negli Halictini e nei Bombini, la differenziazione delle caste è filogeneticamente ai suoi inizi.

Il problema ontogenetico si presenta quindi, per questi insetti, più semplice che per gli insetti sociali più evoluti, dove esiste più spesso un profondo *hiatus* fra le varie caste: la maggior parte degli AA. ritiene, seguendo MARCHAL, che i fattori nutritivi, sia durante la vita larvale che imaginale (castrazione alimentare e nutriziale), siano sufficienti a spiegarci la produzione delle forme sterili (vedi WHEELER, pp. 196 e 234).

Per *Polistes*, lo abbiamo visto, sembra fuori di dubbio che la massima importanza debba attribuirsi ai fattori che agiscono durante la vita imaginale (castrazione nutriziale in senso lato). Rimane da vedere se sia possibile, nella castrazione nutriziale, distinguere i vari fattori operanti, precisandone la rispettiva importanza.

A questo proposito si può ammettere:

1°) che l'atrofia funzionale degli ovari sia dovuta al consumo di energia connesso all'intenso lavoro delle vere operaie soprattutto fuori del nido (castrazione da lavoro nel senso da me ammesso nel 1942 per le ausiliarie della associazione poliginica);

2°) la sterilità è dovuta al fatto che, nella prima parte della stagione, dovendo le poche nutrici incessantemente cedere il cibo raccolto ad un numero preponderante di larve, possono serbarne per sé un'aliquota così piccola da non permettere la maturazione post-metabolica delle uova. È in questo senso soprattutto che mi sembra sia intesa da MARCHAL la castrazione nutriziale: chiamerei pertanto questo fattore castrazione nutriziale in senso stretto;

3°) si può pensare infine che la sterilità sia dovuta alla continua cessione di liquidi rigurgitati da parte delle femmine dominate alle dominanti.

Non siamo disgraziatamente ancora in grado di poter precisare se questi tre fattori, che logicamente non si escludono, cooperino tutti e tre realmente nel determinare la sterilità delle vere operaie.

A mio parere il fattore « lavoro », deve avere una influenza preponderante, rispetto agli altri due: mi conferma in questa tesi la costatazione della regressione ovarica delle femmine ausiliarie nella associazione poliginica. Le ausiliarie più basse nella scala di dominazione infatti, che molto lavorano, mentre sono costrette a cessione di liquido, meno spesso delle ausiliarie immediatamente inferiori alla conduttrice, hanno una regressione ovarica molto più forte di queste ultime che non mi sembra possa spiegarsi unicamente invocando le piccole differenze iniziali fra le femmine associate. Osserverò che, anche in *Belonogaster*, secondo ROUBAUD, è il lavoro che ritarda la maturazione delle gonadi e che, in varie specie di Formiche, secondo WEYER, gli individui in « servizio esterno » hanno molto più spesso ovari ridotti di quelli in « servizio interno ».

In ogni caso, è certo che ambedue questi fattori (lavoro e cessione di liquidi alle dominanti) sono direttamente connessi al sistema della dominazione, giacchè i comportamenti che ne sono la base si trovano con molta maggior frequenza nelle dominate, per quanto non ne siano esclusivi.

Può darsi benissimo che anche la castrazione nutrizionale in senso stretto abbia, nel determinare la sterilità, una influenza, che mi sembra in ogni modo secondaria rispetto al fattore lavoro. Si può pensare cioè, che fra due femmine di nidi diversi e di pari posizione nella scala di dominazione, abbia maggior probabilità di diventare feconda quella del nido, dove il rapporto fra il numero delle larve ed il numero delle immagini raccogliatrici sia più piccolo. L'ipotesi, del resto, dovrebbe essere controllabile.

5. — Conclusione generale.

Ritengo, in conclusione, che la produzione delle forme feconde e di quelle sterili sia una conseguenza indiretta del sistema della dominazione, nel senso che qui riassumo per chiarezza maggiore. La figura XI che rappresenta l'intero ciclo ovarico annuale di una società di *Polistes gallicus* (L.), potrà agevolare la comprensione di quanto ora esporrò.

In primavera, tutte (o quasi tutte) le femmine che hanno svernato presentano ovari bene sviluppati, pronti o quasi a produrre uova. Però, fra questi individui esistono, prima ancora delle fondazioni, piccole differenze nell'indice ovarico ed è parallelamente a queste diffe-

renze — o, piuttosto, alle diversità di ordine fisiologico di cui esse sono generalmente la espressione misurabile ⁽¹⁾ — che si stabilisce una scala di dominazione fra le femmine associate nella fondazione dello stesso nido (poliginia iniziale); diventano conduttrici, cioè praticamente, regine, le femmine più dominanti e che hanno ovari più sviluppati. La conduttrice rimane sul nido ed ha tendenza ad assumere per sé la parte socialmente più rilevante delle occupazioni connesse alla permanenza sul nido; le altre (ausiliarie) vengono spesso quasi materialmente spinte fuori del nido dal comportamento dominante della conduttrice ed assumono la parte più gravosa del lavoro sociale: raccolta di materiale nutritivo e costruttivo, costruzione. La dominazione porta così, da una parte, alla divisione di lavoro, dall'altra ad una ineguale distribuzione dei cibi liquidi rigurgitati, di cui la conduttrice, col suo comportamento, si accaparra la parte maggiore. La conduttrice seguita a deporre ed anzi, i suoi ovari subiscono probabilmente un ulteriore sviluppo (curva *A*); le ausiliarie cessano di deporre, tanto più presto per quanto più bassa è la loro posizione nella scala; i loro ovari si riducono progressivamente (curva *B*) fino al giorno della morte per esaurimento o della loro eliminazione violenta (PARDI, 1942).

A giugno, fra le operaie neosfarfallate, in massima parte figlie della regina, si stabilisce ben presto una scala di dominazione rigorosamente lineare in funzione dell'ordine di sfarfallamento e quindi dell'età. Qual sia il determinismo fisiologico di questo fenomeno non è dato sapere ancora con precisione, per quanto non sia in contrasto con i fatti pensare che le operaie nate prima, dominino le altre, proprio in quanto si trovano su queste in lieve precedenza nello svolgimento dei processi di accrescimento post-metabolico degli ovari. Qualunque sia la nostra interpretazione, sta di fatto che anche per le operaie la dominazione porta alla divisione

⁽¹⁾ Ciò non significa necessariamente — è bene rilevarlo ancora una volta — che lo stato degli ovari influisca, direttamente o indirettamente, determinando la forma del comportamento (pag. 70). Se così fosse (e può essere che lo sia) si avrebbe una influenza indiretta dell'alimentazione larvale ricevuta nel nido materno sul destino ulteriore dell'immagine, in quanto che le femmine ad ovari più sviluppati della primavera sono presumibilmente quelle che sono state meglio nutrite allo stato di larva. Anche in questo momento del ciclo però, l'influenza della alimentazione larvale non sarebbe affatto decisiva, in quanto che anche le femmine peggio nutrite possono diventare regine perfettamente funzionanti, purchè il nido venga privato, naturalmente o sperimentalmente, di tutte le femmine più dominanti di loro. Nel nido inizialmente eptagmico I (1945), ha finito per diventare conduttrice la femmina 4 che era, al momento della fondazione la terz'ultima nella scala.

di lavoro ed alla ineguale distribuzione dei liquidi nutritizi rigurgitati, che le più dominanti si accaparrano, come al solito, in massima parte.

È su questi due fattori, ambedue conseguenza della dominazione, che s'impertina — a mio parere — la differenziazione delle forme sterili e feconde, tanto nell'associazione poliginica, che dopo (curva *C*, di una ♀ di sostituzione; curve *D*, *E*, di vere operaie). Per quanto, logicamente, ambedue i fattori nel loro duplice aspetto (minor lavoro e vantaggio nutritivo per le dominanti, maggior lavoro e svantaggio nutritivo per le dominate) possano esser ritenuti cooperanti, v'è qualche ragione di ritenere che il lavoro abbia la massima importanza nel determinare la sterilità delle femmine già feconde o nell'inibire la fecondità nelle operaie, mentre il vantaggio nutritivo connesso alla prevalenza della dominazione sulla passività avrebbe il massimo peso nel mantenere o nel promuovere la fecondità.

Risulta da tutto questo che, in *Polistes*, non sono soltanto potenzialmente identiche, dal punto di vista della possibilità di dare forme sterili o feconde, tutte le uova fecondate, ma anche le operaie neofarfallate, nel senso che ognuna di esse, ancor che piccola e mal nutrita (s'intende entro i limiti della normalità), può diventare fertile, purchè, per circostanze naturali o sperimentali, venga a trovarsi (non troppo tardi nel corso della sua vita) nelle opportune condizioni. Queste consistono — come abbiamo visto — soltanto nella eliminazione, per morte o per regressione sociale, di buona parte degli individui che hanno posizione inizialmente più alta della propria. Ciò equivale a dire che, in questa specie, la quantità di nutrimento ricevuta durante la vita larvale non ha ancora, per il destino ulteriore dell'immagine, una influenza decisiva.

Col progredire della stagione la nutrizione delle larve migliora quantitativamente, le dimensioni corporee aumentano, aumenta l'accumulo delle riserve del corpo grasso, ma le immagini continuano a sfarfallare con ovari ridotti. Sono queste femmine, con abbondanti falde adipose, che si accoppiano e svernano. A primavera, a spese delle riserve, avranno quasi tutte ovari ben sviluppati, ma quale di più e quale di meno (curva *F*). E il ciclo ricomincia.

* * *

Dalla constatazione che il sistema della dominazione, con le sue conseguenze necessarie, è il fattore preponderante nella differenziazione delle forme feconde dalle forme sterili nel corso del ciclo annuale di

una specie sociale assai primitiva, quale è il nostro *Polistes*, ad ammettere che lo stesso fattore abbia avuto un peso, durante la filogenesi degli Imenotteri sociali, nell'origine della casta sterile, non v'è che un passo, che io non desidero fare se non a titolo di pura ipotesi. Troppe sono le ragioni che mi inducono a ritenere estremamente pericolosa una generalizzazione in questo campo, così vario e complesso, delle società degli Insetti.

Mi limiterò soltanto a far osservare come un'ipotesi di tal genere sarebbe in accordo con le vedute assai recentemente espresse da ALLEE (1940, 1945). Questi, partendo dal concetto della cooperazione inconsciente, la cui importanza nei fenomeni sociali del regno animale fu già sostenuta da ESPINAS e da WHEELER, osserva che « se esiste una base di tale cooperazione, la concorrenza fra gl'individui del gruppo, producendo dei gradi di dominazione e di subordinazione nel senso ecologico od umano, può fornire i fondamenti per una cooperazione ancor più efficace » (1). Comunità così organizzate potrebbero — sempre secondo l'A. — entrare in concorrenza ed i sistemi di cooperazione meno appropriati, potrebbero essere eliminati a vantaggio dei sopravvivenenti.

A prescindere da quanto vi è di necessariamente ipotetico nel pensiero dell'ALLEE, sta di fatto che il sistema della dominazione nei *Polistes*, che è a sua volta il risultato di una sorta di concorrenza fra i singoli individui, ha, fra le sue conseguenze immediate, la divisione di lavoro e per tanto una migliore organizzazione della società.

(1) Il medesimo A. ha potuto dimostrare sperimentalmente (1944, in collaborazione con GUHL) « that an organized flock of hens has survival value as a flock which is lacking among an otherwise wholly similar group of hens, that is never allowed to become socially stabilized ». « ... the experiment suggests that person-to-person competition, if not too severe, may lead to group organization which increases the effectiveness of the group as a cooperating social unit in competition or cooperation with other social organizations » (ALLEE, 1945).

BIBLIOGRAFIA

- ALLEE W. C., N. E. COLLIAS and C. Z. LUTHERMAN - *Modification of the social order in flocks of hens by injection of testosterone propionate.* - *Physiol. Zoöl.*, vol. XII, 1939, 412-440.
- ALLEE W. C. - *Concerning the origin of sociality in animals.* - *Scientia* (Milano), vol. LXVII, 1940, 154-160.
- ALLEE W. C. and N. E. COLLIAS - *The influence of extradiol on the social organization of flocks of hens.* - *Anat. Rec.*, vol. LXXV (Suppl.), 1941, 130.
- ALLEE W. C. - *Social biology of subhuman groups.* - *Sociometry*, vol. VIII, 1945, 21-29.
- ALLEE W. C. - *A dominance order in the Hermit Crab, Pagurus longicarpus Say.* - *Ecology*, vol. XXVI, 1945, 411-412.
- BRUN R. - *Das Leben der Ameisen.* - Leipzig, B. G. Teubner, 1924.
- BRUNELLI G. - *Collezionismo e ibernazione nell'origine degli istinti delle Api solitarie e sociali.* - *Riv. Ital. Sc. Nat.*, vol. XXIV, 1904, 3-7.
- EMERY C. - *La Vita delle Formiche.* - Torino, F.lli Bocca Ed., 1915.
- ESCHERICH K. - *Die Ameise.* - Braunschweig, Vieweg, 1917.
- ESPINAS A. - *Des sociétés animales, étude de psychologie comparée.* - Paris, G. Baillièrè et C. ie, Éd., 1877.
- FOREL A. - *Le monde social des Fourmis.* - Genève, Kundig, 1921-1923.
- FRISCH K. VON - *Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchung an Bienen.* - *Abderhalden's Handb. d. Biol. Arbeitsmethoden*, Abt. VI, Teil D, Berlin und Wien, 1922, 121-178.
- GOULD W. - *An Account of English Ants.* - 1747 (cit. da ESCHERICH).
- GUHL A. M. and W. C. ALLEE - *Some measurable effects of social organization in flocks of hens.* - *Physiol. Zoöl.*, vol. XVII, 1944, 320-347.
- GRANDI G. - *Le società degli Insetti.* - In corso di stampa nei Rendic. della Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna, nuov. ser., vol. L, 1945-46.
- HARMS J. W. - *Verjüngung und Verlängerung des Lebens.* - In *Senckenberg-Bücher II* (Leben, Altern, Tod). Berlin-Lichterfelde, H. Bernmühler Verlag, 1925-1926.

- HEINROTH O. — *Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden.* — Ber. V Intern. Ornith. Kongr. (Berlin, 1910), 1911, 589-702.
- HELDMANN G. — *Ueber das Leben auf Waben mit mehreren überwinterten Weibchen von Polistes gallica (L.).* — Biol. Zbl., Bd. LVI, 1936, 389-400.
- HUBER P. — *Recherches sur les mœurs des Fourmis indigènes.* — Paris et Genève, 1810.
- IVANOV P. P. e MESTŠERSKAJA K. A. — *Die physiologischen Besonderheiten der geschlechtlich unreifen Insektenovarien und die zyklischen Veränderungen ihrer Eigenschaften.* — Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol., Bd. LV, 1935, 281-348.
- LEUCKART R. — *Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten.* — Frankfurt, Meidinger, 1858.
- LORENZ K. — *Vergleichende Verhaltensforschung.* — Zool. Anz., Suppl. Bd. XII, 1939, 69-102.
- MAIDL F. — *Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten.* — Wien, F. Wagner, 1934.
- MARCHAL P. — *La reproduction et l'évolution des Guêpes sociales.* — Arch. Zool. Exp. et Gén. (III), T. IV, 1896, 1-100.
- NICEFORO A. — *Attrazione, repulsione e circolazione nella vita sociale.* Riv. Psicol., vol. XXI, 1935.
- PARDI L. — *Ricerche sui Polistini: 5. La poliginia iniziale di Polistes gallicus (L.).* — Boll. Ist. Entomol.; Bologna, vol. XIV, 1942, 1-106.
- PARDI L. — *Sui fenomeni di dominazione nelle società degli animali.* — Historia Naturalis, vol. I, 1946, 9-16.
- PICARD F. — *Les phénomènes sociaux chez les animaux.* — Colin, Paris, 1933.
- PLATH O. E. — *Notes on the egg eating habits of blumbees.* — Psyche, vol. XXX, 1923, 193-202.
- ROUBAUD E. — *Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique.* — Ann. Sc. Nat., Zool. (10), T. I, 1916, 1-160.
- SCHJELDERUP-EBBE T. — *Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns.* — Z. f. Psychologie, Bd. LXXXVIII, 1922, 225-252.
- SIEBOLD C. TH. E. VON — *Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden.* — Leipzig, Engelmann, 1871.
- STEINER A. — *Die Arbeitsteilung der Feldwespe Polistes dubia Kohl.* — Z. f. Vergl. Psychol., Bd. XVII, 1932, 101-152.
- STEINIGER F. — *Die Biologie der sogenannten tierischen Hypnose.* — Erg. d. Biologie, vol. XIII, 1936, 348-451.
- THOMSEN E. — *An experimental and anatomical study of the Corpus Allatum in the Blow-Fly.* — Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren., vol. CVI, 1942, 319-405.

WAGNER W. - *Phychobiologische Untersuchungen an Hummeln mit Bezugnahme auf die Frage der Geselligkeit im Tierreiche.* - Zoologica, Bd. XIX, Heft 46, 1907, 1-239.

WEED PFEIFFER I. - *Experimental study of the function of the corpora allata in the grasshopper, Melanoplus differentialis* - J. of Exp. Zool., vol. LXXXII, 1939, 439-461.

WEYER F. - *Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopterenarbeiterinnen.* - Zeitschr. f. Wissenschaftl. Zool., Bd. CXXXI, 1928, 345-502.

WHEELER W. M. - *Les Sociétés d'Insectes. Leur origine. Leur évolution.* - Doin, Paris, 1926.

RIASSUNTO

Viene descritta per la prima volta in Invertebrati e in Insetti sociali l'esistenza di una gerarchia sociale del tutto simile a quella già segnalata nei Vertebrati. Due individui qualsiasi di *Polistes gallicus* (L.) hanno raramente comportamento equivalente e tollerante. Di solito, o si combattono accanitamente (equivalenza ed intolleranza), od uno dei due assume un atteggiamento attivo o dominante, l'altro un atteggiamento passivo. I maschi hanno generalmente atteggiamento da dominati. Da tutti gli incontri che avvengono fra le femmine di uno stesso nido, risulta una sorta di ordinamento sociale o «scala di dominazione». Nel periodo della associazione poliginica, la scala di dominazione è rigorosamente lineare: $\alpha > \beta, \gamma \dots \omega$; $\beta > \gamma, \dots \omega$; $\gamma > \dots \omega$. La α è la conduttrice (o regina) del nido ed è sempre ovificante. Le altre $\varphi\varphi$ (ausiliarie) ovificano solo in un primo tempo della associazione. Le operaie sono sempre subordinate alla regina (purchè questa non sia in fase di senescenza) ed anche alle ausiliarie più elevate. Fra le operaie esiste dapprima una scala di dominazione lineare in funzione dell'età: $1 > 2, 3 \dots n$; $2 > 3 \dots n$; $3 > \dots n$. Ogni individuo rivolge la sua dominazione maggiore verso quello a lui più vicino nella scala. In seguito avvengono determinate regressioni di posizione sociale in modo che la scala di dominazione non è più rigorosamente aderente all'età. Se la regina viene a mancare precocemente è la operaia 1 che ne prende il posto; se sparisce più tardi viene sostituita da quella operaia che si trova, in quel momento, nella posizione β . Anche altre determinate operaie possono diventare fertili. Esiste una relazione fra dominazione e divisione di lavoro nel senso che gli individui più dominati e di più bassa posizione sociale, hanno lavoro esterno maggiore dei più dominanti, i quali tendono ad assumere per contro la parte più rilevante del lavoro sul nido. La α si specializza nella ovideposizione. Il comportamento dominante e passivo è connesso ad una ripartizione non rigorosa del posto di riposo sul nido. La dominazione porta pure ad un vantaggio trofico, perchè una dominante si fa molto spesso nutrire dalle dominate.

La quasi totalità delle femmine che hanno svernato possiede ovari da regina, benchè vi siano fra gli individui piccole differenze nello sviluppo ovarico. Alla fine

della associazione poliginica, la α ha ovari sviluppatissimi, la β , la γ , etc., hanno ovari tanto più regrediti per quanto più bassa è la posizione loro nella scala. L'esame degli ovari delle operaie porta alla distinzione di « vere operaie » e di « femmine di transizione » e « di sostituzione ». Tutte le operaie, dalle prime sfarfallate alle ultime, sfarfallano con ovari modicamente sviluppati, i quali vanno incontro ad un graduale accrescimento postmetabolico. Ma, mentre le prime 20-25 all'incirca possono raggiungere dopo il 12° giorno, un grande sviluppo e diventare anche fertili, quelle sfarfallate dopo la 20-25^a toccano un massimo sviluppo dal 9° al 21° giorno e, quindi, senza aver mai raggiunto la fertilità, i loro ovari regrediscono. Gli individui che sfarfallano verso la fine di agosto, benchè di dimensioni superiori alle loro sorelle maggiori, e con corpi grassi abbondanti, hanno, allo sfarfallamento, ovari non sviluppati. Sono questi individui che si accoppiano, svernano ed alla successiva primavera, con gli ovari sviluppati a spese delle riserve adipose, accedono alle nuove fondazioni.

Sia negli incontri fra le ♀♀ che hanno svernato, sia durante l'associazione poliginica, sia, infine, negli incontri fra le operaie, domina generalmente l'individuo con ovari più sviluppati. Questa regola è sottoposta a limitazioni, che dimostrano l'influenza sul comportamento di vari altri fattori interni ed esterni (fase di sviluppo degli ovari, fenomeni di senescenza, fattori di « situazione », etc.). È verisimile che le condizioni degli ovari, presumibilmente per via incretorica, influiscano nel determinare la forma del comportamento. Ciò non esclude l'influenza, diretta o indiretta, di altri organi sul comportamento stesso. Nelle ♀♀ in cui la dominazione supera la passività di un certo livello all'incirca determinato, l'esercizio della dominazione porta con sé lo sviluppo degli ovari e la fertilità, attraverso il vantaggio di natura trofica che vi è connesso. La condizione di sterilità è pure correlata al sistema della dominazione, in quanto essa è, almeno in gran parte, dovuta ad una sorta di castrazione da lavoro, negli individui più dominati e di più bassa posizione sociale. In *Polistes gallicus* (L.) la produzione delle forme sterili e feconde è una conseguenza indiretta del sistema della dominazione ed è largamente indipendente dalla nutrizione ricevuta durante la vita larvale.

Fenomeni simili a quelli qui descritti esistono probabilmente nei Bombini, ma non è chiaro fin da ora se si può parlare di scala di dominazione per i Formicidi e per altri Insetti sociali.