

BRUNO BONELLI

(Cavalese - Trento)

Osservazioni eto-ecologiche sugli Imenotteri aculeati  
dell'Etiopia.

VII

*XYLOCOPA (Mesotrichia) COMBUSTA* Smith  
(Hymenoptera - Anthophoridae)

(Ricerche eseguite con il contributo del C.N.R.)

CONTENUTO

1. - Brevi note storiche sulle <i>Xylocopa</i> Latreille . . . . .	pag. 1
2. - Descrizione di 4 nuovi nidi di <i>Xylocopa combusta</i> Smith . . . . .	» 3
3. - Cenni riassuntivi sui comportamenti di <i>X. combusta</i> Smith . . . . .	» 13
4. - Esame comparato dei comportamenti di <i>Xylocopa</i> Latreille . . . . .	» 14
a) I substrati dei nidi e loro architettura . . . . .	» 14
b) Riutilizzazione dei nidi e delle celle pedotrofiche . . . . .	» 15
c) Numero di celle edificate da una femmina . . . . .	» 16
d) Durata dello sviluppo embrionale e postembrionale . . . . .	» 18
e) Numero delle generazioni annuali . . . . .	» 19
f) Ibernamento . . . . .	» 20
g) Grado di socializzazione riscontrato finora nelle <i>Xylocopa</i> Latreille . . . . .	» 21
h) Note varie . . . . .	» 27
5. - Riassunto . . . . .	» 28
6. - Summary . . . . .	» 29
7. - Bibliografia . . . . .	» 30

I. - BREVI NOTE STORICHE SUL GENERE *Xylocopa* LATREILLE

Dopo che Reaumur (1758) scoprì per primo che una *Xylocopa* (in seguito chiamata da Linneo *Apis violacea*) nidificava in una galleria da essa scavata nel legno, numerosi Xylocopini furono successivamente descritti (oltre 700 specie distribuite prevalentemente nelle Regioni Etiopica, Neotropica

e Orientale) e riuniti nei generi *Lestis* Lepeletier e Serville, *Proxylocopa* Hedicke e *Xylocopa* Latreille nonché in numerosi sottogeneri.

Meno di un centinaio sono le specie su cui sono state finora compiute osservazioni etologiche e di poche soltanto, diffuse nelle zone a clima temperato, si conosce abbastanza bene il comportamento e il ciclo biologico, come la *Xylocopa* (*Xylocopa*) *valga* Gerst. (Malyshev, 1931), la *X.* (*Xylocopoides*) *virginica* (L.) (Rau, 1933) e la *X.* (*Xylocopa*) *violacea* (L.), questa ultima studiata da parecchi ricercatori. Per quanto riguarda le specie subtropicali e tropicali le nostre conoscenze sono incomplete e spesso congetture, almeno per quanto si riferisce alle loro attività associative. Nella gran maggioranza dei casi, ciò che si conosce su questo argomento lo si è generalmente desunto dall'esame di nidi e del loro contenuto, più che da osservazioni dirette e prolungate sul comportamento degli adulti.

Ad eccezione delle *Proxylocopa* (ad es. *P. olivieri* Lep.) che nidificano nel terreno, le altre specie studiate edificano i loro covi nelle piante, di norma morte e secche, nei loro fusti, nei rami, tronchi, steli, gambi, peduncoli, ecc. Occasionalmente alcune specie nidificano in anfratti rocciosi o in gallerie ipogee, come la *Xylocopa valga* Gerst. (Popov, 1947). Molte scavano i nidi nel legno compatto, anche da costruzione, arrecando gravi danni alle travature dei tetti e delle verande in Africa, come io stesso ho potuto constatare.

Alcune specie nidificano anche in piante viventi, come la *Xylocopa* (*Gnatoxylocopa*) *sicheli* Vachal che opera nell'asse floreale dell'Aloe (e presenta peculiari modificazioni adattive nella struttura delle mandibole, Brauns, 1913), e la *X.* (*Koptortosoma*) *aestuans* (L.) (Dover, 1924). La *X.* (*Stenoxylocopa*) *nogueirai* Hurd e Moure nidifica negli internodi, talvolta di piante viventi, di *Arundo donax*, *Bambusa* spp., *Chusqua bambusoides*, ecc. (Hurd e Moure, 1960). In definitiva, quindi, molte specie mostrano preferenze spiccate in fatto di scelta del substrato, mentre altre si adattano a una gamma più vasta. Alcune possono anche nidificare in nidi sperimentali (Krombein, 1967).

Le celle pedotrofiche sono distribuite in serie lineari e reciprocamente separate da diaframmi di rosone di legno cementato a spirale, la cui superficie è normalmente liscia e concava sulla facciata a contatto con il pabulum, rugosa e piana, o leggermente convessa, sull'altro lato. Solamente in nidi di *Xylocopa virginica* (L.) e *X. virginica krombeini* Hurd furono rinvenuti setti disposti in maniera opposta (Krombein, 1967).

Sembra che le specie di clima temperato conducano vita solitaria e siano monovoltine (secondo Malyshev, 1931, le generazioni di *X. violacea* (L.) nella zona Mediterranea possono essere anche due; le giovani femmine, sfarfallate in estate, subiscono un'ibernazione e iniziano l'attività nella successiva primavera dopo aver trascorso la cattiva stagione in ricoveri di fortuna o nel vecchio nido, come succede in *X. valga* Gerst. (Malyshev, 1931), in *X. virginica* (L.) (Rau, 1933), in *X.* (*Aloxylocopa*) *appendiculata circumvo-*

*lans* Smith (Iwata, 1944) e in *X. (Copoxylo) iris* (Christ) (= *cyanescens* Brullé) (Malyshev, 1947; Bonelli, 1967).

Le specie di clima caldo, subtropicali e tropicali, pare siano polivoltine ma che esse pure subiscano una ibernazione, come succede in *Xylocopa aestuans* (L.) (Horne, 1872 e Dover 1924), in *X. (? Platynopoda) chloroptera* Lep. (Horne, 1972), in *X. (Ctenoxylocopa) fenestrata* (Fabricius), in *X. (Koptortosoma) pubescens* Spin. (Kapil e Dhaliwal, 1968 a), in *X. nogueirai* H. e M. (Hurd e Moure, 1960) e in *X. (Platynopoda) latipes* (Drury) (Beeson, 1938).

Le ricerche su alcune specie neotropicali come *Xylocopa (Nanoxylocopa) ciliata* Burmeister, *X. (Stenoxylocopa) artifex* Smith, *X. (Neoxylocopa) nigrocincta* Smith, *X. (Neoxylocopa) augusti* Lep., *X. (Neoxylocopa) grisescens* Lep., *X. (Neoxylocopa) brasilianorum* (L.), *X. (Neoxylocopa) hirsutissima* Maidl, *X. (Megaxylocopa) frontalis* (Olivier) (Sakagami e Laroca, 1971) e su alcune specie etiopiche quali *X. (Xylomelissa) carinata* Smith, *X. (Xenoxylocopa) incostans* Smith, *X. (Mesotrichia) combusta* Smith e *X. (Koptortosoma) somalica* Magretti (Bonelli, 1974) tendono a dimostrare, come del resto era già stato prospettato da Autori precedenti, che in varie specie di clima caldo le attività in ciascun nido si susseguono per più generazioni e che in talune, come nella *X. carinata* Smith, la cooperazione fra individui dello stesso nido sia di tipo quasi-sociale e forse semi-sociale (sensu Michener, 1969).

Molti altri Autori si sono interessati allo studio delle *Xylocopa*, sia sotto l'aspetto eto-ecologico che sistematico; i loro lavori saranno citati nel corso di questa nota.

Prima di mettere a confronto e discutere i dati messi in luce da coloro che mi hanno preceduto nello studio dei Xylocopini riferirò qui alcune mie osservazioni sul comportamento di *Xylocopa combusta* Smith compiute durante un periodo di 8-9 mesi in Etiopia, dall'estate del 1974 alla primavera seguente. In tale periodo ho avuto la possibilità di osservare quattro nidi, situati uno vicino all'altro, in travetti del tetto di un capannone della Missione cattolica di Tullo (Awasa regione Sidama). In due di questi nidi ho seguito le tappe dell'attività dei suoi abitanti dalla fondazione fino all'inizio della terza generazione e in un altro alcuni aspetti di cooperazione sociale fra individui di progenie diverse.

## II. — DESCRIZIONE DI 4 NUOVI NIDI DI *Xylocopa combusta* SMITH.

In base a ricerche precedenti da me condotte sulla *Xylocopa combusta* Smith è risultato che questo grosso imenottero nidifica, mediante escavazione con le mandibole, in legni secchi e morti di *Euphorbia abyssinica* Gmel., di *Cordia ovalis* R. Br., di *Ficus sycomorus* L., di *Eucalyptus* sp. o in legni secchi, sani e compatti di *Juniperus procera* Hochst, spesso usati in quelle

zone come materiali da costruzione (Bonelli, 1974). Allo scopo le *Xylocopa* scelgono quei substrati che sono disposti orizzontalmente o non eccessivamente inclinati, mai quelli disposti verticalmente. Le entrate dei nidi sono rivolte verso il basso o lateralmente, mai verso l'alto. I nidi sono composti da una o più gallerie (2 o 3) che decorrono longitudinalmente. Quando le gallerie sono più di una la prima, sempre più lunga delle altre, comunica con queste mediante uno (o due) passaggi posti di fronte all'ingresso del nido. Il foro di entrata, circolare o subcircolare, di solito è situato a circa un terzo della lunghezza della galleria principale e il suo diametro è di circa 15 mm, quindi minore di quello della stessa galleria che, normalmente, si aggira intorno ai 20 mm, raramente di più. Certi substrati possono contenere anche 2 o più nidi diversi, disposti successivamente nel senso della lunghezza del contenitore e sono separati fra loro da una sottile parete di legno. Le celle, distribuite in serie lineari, variano in numero a seconda del numero delle gallerie. Ciascun nido è sempre approntato da una sola femmina che era stata previamente fecondata in volo. In seguito più femmine, anche di generazioni diverse, e maschi possono coabitare nello stesso covo per un certo tempo, dando vita ad una serie di generazioni nell'arco dell'anno. Alcune femmine abbandonano il nido in cui sono sfarfallate per costruirne uno nuovo. In definitiva pare che la loro vita in seno al nido sia di tipo parasociale.

A questo punto espongo le osservazioni e le conclusioni degli studi da me fatti durante gli anni 1974-75 su quattro nidi.

#### Primo nido.

Era stato escavato in un manufatto di legno stagionato di *Podocarpus gracilior* Pilger che, casualmente, era stato in precedenza appoggiato sul lato superiore di una trave, disposta orizzontalmente e facente parte del capannone di cui ho accennato sopra. Fu notato il 10 agosto del 1974. Tale manufatto misurava poco più di mezzo metro di lunghezza per 8 cm di larghezza e 6 di altezza. L'apertura del covo, pressochè circolare e del diametro di circa 15 mm, era situata a circa metà lunghezza del substrato e sul lato rivolto verso Sud. Si trattava di un nido di recente costruzione; infatti il colore del legno in cui era stata praticata l'apertura era più chiaro, di legno cioè da poco intaccato, rispetto a quello del contenitore da molto esposto all'aria. Inoltre il foro di entrata appariva pulito e privo di quelle incrostazioni secche e scure dovute ai prodotti della deiezione che i neosfarfallati rigettano all'esterno dopo la loro comparsa.

Nel nido abitava una sola femmina. Durante la sua assenza l'entrata rimaneva incustodita il chè non avviene, come ho potuto constatare in seguito, nei nidi in cui si sono svolte più generazioni e quindi normalmente abitati da più individui.

Il 18 agosto la femmina concluse il rifornimento del nido rimanendo, in seguito, a guardia dello stesso quasi in continuazione, con la testa rivolta verso l'esterno.

Qualche giorno dopo chiusi il foro di entrata con un tampone di ovatta, precludendo così alla femmina di uscire e quindi, con circospezione, misi allo scoperto il nido, sollevando la parte superiore del parallelepipedo. L'unica galleria di cui esso era composto misurava 13 cm in lunghezza e il foro di entrata la divideva praticamente in due bracci di lunghezza pressochè uguale e decorrenti parallelamente o quasi all'asse maggiore del manufatto. Ciascun troncone conteneva rispettivamente 1 e 2 celle pedotrofiche. L'abitacolo sulla destra dell'entrata, il più vecchio in ordine di costruzione, conteneva un pane di polline viscoso notevolmente intaccato dalla larva dell'imenottero, mentre i due di sinistra rispettivamente la larva e l'uovo dell'imenottero adagiato sulla sommità del pabulum e disposto in direzione della massima lunghezza della cella. L'uovo era di color bianco, leggermente arcuato e misurava circa 10 mm in lunghezza.

Rimisi immediatamente nella posizione primitiva il pezzo di legno sollevato non senza avere recato un certo danno ai due diaframmi che chiudevano a valle la cella di destra e la seconda di sinistra. Quindi tolsi il tampone dal foro di entrata.

La femmina rimase nel covo per qualche minuto quindi uscì all'esterno ispezionando con insistenza il foro e i suoi dintorni; entrò poi nell'interno e immediatamente smantellò i diaframmi delle due celle più vicine all'entrata, asportando e rigettando all'esterno rosario sminuzzato, pabulum, uovo e larva. Anche la prima cella sul troncone sinistro, pure essendo rimasta in buone condizioni, fu demolita e il contenuto espulso. Dopo un'accurata pulizia della galleria, la femmina uscì ancora ripetendo la ricognizione del foro di entrata e sue adiacenze e quindi volò via. Ritornata dopo un certo tempo essa rifece gli esami, entrò nel nido, ripulì più accuratamente la galleria e nell'interno passò la notte. Il giorno seguente, tuttavia, essa abbandonò il covo, forse non ritenendolo adatto a una seconda nidificazione dopo la sua manomissione.

In altra occasione, nel 1972, avevo osservato lo stesso fenomeno in un nido che non era stato aperto ad arte ma semplicemente in parte manomesso con parziale lesione dei diaframmi più vicini all'entrata. In quella occasione una femmina espulse tutto ciò che il nido conteneva, pabulum, larve e pupe, e quindi riprese a nidificarvi, probabilmente dopo essersi accertata che l'interno del covo aveva conservato le caratteristiche necessarie per essere riusato.

#### Secondo nido.

*Fase solitaria.* — Notai questo nido nella seconda decade di agosto del 1974. Esso era stato approntato in un travetto di *Podocarpus gracilior* Pilger e nello stesso luogo del precedente. La sua entrata era rivolta verso il basso, a circa 2 metri dal suolo. Come per il precedente il foro di entrata dimostrava che pure questo nido era di recente costruzione e una sola femmina stava costantemente di guardia. È molto probabile che esso sia stato iniziato e quindi rifornito a cominciare dalla seconda o terza decade di luglio, stando

almeno ai dati in seguito forniti dalla femmina del terzo nido che ho potuto seguire fin dall'inizio della sua attività. Al principio della terza decade di agosto, quando ho incominciato a seguire i suoi movimenti, la femmina, che da poco aveva terminato il bottinamento, rimase nel nido costantemente in prossimità dell'entrata e in clausura totale fino all'inizio della terza decade di settembre, e cioè per oltre un mese; solo il 21 settembre, infatti, uscì a scopo trofico. Per quanto io abbia sostato in prossimità del covo per ore e ore ogni giorno, anche per il fatto che stavo conducendo osservazioni su altri nidi, mai ho visto uscire la femmina per tutto questo tempo. Non posso, tuttavia, escludere in assoluto sue eventuali uscite ma se la sua clausura fu interrotta certamente questo avvenne molto raramente. Soltanto l'8 ottobre la vidi uscire per la seconda volta e così il giorno seguente, sempre dopo le ore 17 e, naturalmente, a scopo trofico. Prima di sortire emetteva un caratteristico ronzio che si ripeteva anche più volte.

*Fase sociale.* — Il 24 ottobre, quindi dopo circa 2 mesi e mezzo dall'inizio del nido, comparve il primo neosfarfallato (♀). La madre, una volta che questi ruppe il diaframma della cella pedotrofica, sospinse all'esterno il setto ridotto in pezzi e le fecule ad esso associate, aiutando così il neosfarfallato ad uscire dal loculo. Dopo un'accurata pulizia della galleria la fondatrice riprese il suo posto all'entrata del covo. L'esuvia pupale del neonato fu espulsa durante la notte seguente.

Quattro giorni dopo, il 28 ottobre, vidi la fondatrice uscire dal nido e al suo ritorno nutrire per trofallarsi il neosfarfallato.

Il 31 ottobre il secondo individuo (♀) sortì dalla propria cella e, come nel caso precedente, la madre rimosse ed espulse il diaframma spezzettato assieme alle fecule, e poco dopo anche l'esuvia pupale. Solamente il giorno seguente, dopo una costante presenza al foro di entrata, la madre uscì dal covo dopo le ore 16 e per 2 volte consecutive, nutrendo i figli al suo ritorno. Illuminando la zona iniziale della galleria mi fu facile constatare come i figli cercassero insistentemente l'apparato boccale della madre che, a sua volta, si spostava continuamente nell'interno della galleria in modo da poterli raggiungere. Direi che questi ultimi cercavano freneticamente il cibo, appoggiando il loro apparato a quello della madre e muovendo in continuazione le antenne. Potei così assistere in un'occasione, quando cioè la fondatrice s'incontrò con una neosfarfallata in prossimità dell'entrata, al passaggio di una goccia di liquido dalla prima alla seconda. La stessa cosa successe il giorno seguente quando la fondatrice uscì dal nido per tre volte nel pomeriggio; cosa che fece anche il giorno 3.

Durante la sua assenza l'entrata del covo rimase incustodita, mentre i neosfarfallati si spostavano in continuazione nell'interno della galleria.

Nei giorni 4 e 5 la madre fuoruscì dal nido solo una volta al giorno e sempre allo stesso scopo; per le rimanenti ore della giornata essa sostava all'entrata, in posizione di difesa.

Il 6 novembre sfarfallò il terzo e ultimo figlio (♂) e la madre, come al solito,

s'incaricò di espellere il materiale di rifiuto. Anche la ripulitura della galleria fu ancora opera sua. L'esuvia fu espulsa solo durante la notte seguente. Il giorno dopo, 7 novembre, la fondatrice uscì ancora nel pomeriggio e la prima neosfarfallata (si tratta di una supposizione che fosse la prima figlia, peraltro avallata dal fatto che per un certo periodo di tempo i neosfarfallati non si affacciano mai all'entrata del nido) occupò per la prima volta il posto della madre a difesa del covo. Così, opportunamente contrassegnata per distinguerla dalle altre femmine, essa divenne da quel momento la guardiana del nido (in mancanza della madre) e in seguito a turno con essa.

Verso il mezzogiorno dell'8 novembre la fondatrice uscì dal covo a scopo trofico e la prima figlia prese il suo posto di guardia. Se essa veniva infastidita, per esempio da un bastoncino appena introdotto nell'apertura, ricopriva immediatamente il foro di entrata con il metasoma e lanciava a distanza di un metro una sostanza giallognola di origine proctodeale; ciò che invece non fanno le femmine adulte. In questi casi esse afferrano l'intruso con le mandibole o semplicemente otturano il foro di entrata con l'addome. Così la neosfarfallata rimase di guardia per tutto il pomeriggio mentre la madre iniziò ad allungare uno dei due bracci della galleria.

Tale lavoro proseguì saltuariamente giorno e notte fino al 12 novembre mentre le uscite della fondatrice si intensificavano allo scopo di nutrire se e i figli che, come ho già accennato, non escono mai dal covo per un lungo periodo.

Dal giorno 12 al 20 novembre la madre ricominciò a bottinare, rifornendo il troncone appena scavato. Il lavoro aveva inizio nella tarda mattinata e si protraeva fino alle 16 circa; nel frattempo veniva sostituita dalla figlia maggiore nella difesa del nido. Le sue uscite giornaliere non erano più di 5-8, compresi i viaggi a scopo trofico.

Da questo momento la figlia più anziana iniziò timidamente ad uscire dal nido per nutrirsi; il suo posto veniva momentaneamente assunto dalla sorella minore nel caso che la madre fosse occupata a bottinare o ad approfondire l'altro lato della galleria. Le uscite, comunque, della prima figlia furono rarissime.

Fino al 27 novembre la fondatrice fu appunto occupata nella preparazione e allungamento dell'altro lato della galleria e le figlie cooperarono con essa, specie la prima, nella rimozione del materiale di scavo.

Con il 23 novembre anche il maschio presente incominciò a fuoruscire dal covo e le sue assenze divennero sempre più frequenti nell'arco della giornata.

La fondatrice, dopo aver terminato il lavoro di scavo, approvvigionò quel lato della galleria edificando, come aveva fatto sull'altro lato, due celle pedotrofiche; il lavoro fu ultimato durante la prima decade di dicembre. Da quel momento subentrò un periodo di quiescenza, in attesa dello sfarfallamento della seconda generazione, presente la madre. Questa e la figlia anziana si alternarono ancora e per lunghi periodi alla difesa del nido, con netta preva-

lenza però della prima. Per alcuni giorni dopo il bottinamento esse uscirono quasi regolarmente dal nido, una o due volte al giorno, e al ritorno nutrivano (pare che così facesse anche la giovane femmina) la seconda figlia che non usciva mai. Il maschio, invece, infittì maggiormente le sue uscite, intrattenendosi, sempre in volo, per delle ore in prossimità dei nidi, in evidente attesa di qualche femmina con cui accoppiarsi. Comunque in serata e anche più volte al giorno esso rientrava nel covo dove passava la notte. Così rimase fin dopo il 10 gennaio quando scomparve definitivamente.

Come ho già detto la prima figlia si alternava con la madre all'entrata del nido e come questa, ma assai più raramente, usciva talvolta per nutrirsi; la seconda non fu mai vista uscire e raramente montava di guardia in mancanza delle altre due. Durante il mese di gennaio di rado furono notate uscite dal nido, sia da parte della madre che della figlia più anziana.

Il 2 febbraio la fondatrice uscì verso mezzogiorno e al suo rientro nutrì le figlie. Nel pomeriggio espulse rosime frammisto a fecule dal lato destro della galleria ma non l'esuvia del primo neosfarfallato (♂) della seconda progenie. Fuoriuscì anche il giorno dopo mentre il 4 febbraio sostò per tutto il giorno all'entrata del covo; il 5 uscì senza fare più ritorno. Così essa scomparve dopo 7 mesi di attività nel nido da essa edificato e all'apparire della seconda generazione di figli.

Alla sua scomparsa la prima figlia prese il suo posto e il 6 febbraio, all'apparire del secondo neosfarfallato (♀), essa smantellò il diaframma della cella espellendo poi rosime e fecule. Il giorno seguente fuoriuscì alle ore 8 circa e al ritorno nutrì per trofallassi le tre sorelle coabitanti, ripetendo nella stessa mattinata e per tre volte consecutive la stessa operazione. Durante la sua assenza fu sostituita dalla sorella della prima generazione in difesa del covo; questa a cominciare da ora, sarà costantemente la nuova guardiana in mancanza dell'altra. Le uscite a scopo trofico della sorella maggiore si ripeterono ancora per altri 3 giorni con lo stesso ritmo e quindi diminuirono in frequenza.

Il 13 febbraio, nel braccio opposto comparve il terzo neosfarfallato (♀) e il 17 il quarto (♂). Da questo momento nel nido erano quindi presenti 2 ♀♀ della prima progenie e 2 ♂♂ della seconda.

Soltanto da questo momento anche la femmina più giovane della prima progenie iniziò ad uscire dal nido e in mancanza della sorella maggiore il suo posto, all'entrata, fu assunto dalla prima neosfarfallata della seconda progenie. Se irritata anche questa si comportava come le altre, lanciando cioè una sostanza gialla anche per più volte consecutive.

Verso la fine del mese di febbraio la sorella minore della prima generazione scomparve dal nido; probabilmente essa si era allontanata per fondarne uno nuovo. Così mentre la più vecchia continuò a nutrire le sorelle e in seguito iniziò a bottinare saltuariamente, rifornendo il braccio libero della galleria, la prima neosfarfallata della seconda progenie divenne la guardiana pressochè permanente del covo e dopo il 20 marzo proseguì il bottinamento interrotto dalla sorella maggiore. Quest'ultima, infatti, cessò di bottinare e

rimase nel nido, normalmente a guardia dello stesso; il 3 aprile scomparve definitivamente, dopo poco più di 5 mesi di vita.

I due maschi presenti cominciarono a sortire dal nido ancora in febbraio, comportandosi come quello della progenie anteriore, e scomparvero in marzo.

Così, all'inizio di aprile, nel nido erano rimaste 2 ♀♀ della seconda progenie; una si occupò esclusivamente del bottinamento e l'altra della difesa del covo.

L'8 aprile interruppi l'attività, catturando le femmine ed esplorando il nido. Come avevo previsto esso era composto da una sola galleria, lunga 21 cm, conteneva tre celle pedotrofiche edificate successivamente nel braccio sinistro della stessa. Le prime due (in ordine di costruzione) contenevano l'uovo dell'imenottero adagiato sulla sommità del pabulum e in direzione dell'asse maggiore del loculo; la terza era stata appena iniziata e conteneva solo un po' di pabulum. Come ho già fatto notare è molto probabile che almeno in parte il pabulum accumulato nella prima cella sia stato opera della femmina della prima generazione. La sorella più anziana della seconda generazione ne ha completato il rifornimento e ovideposto. Comunque gli ovaroli di destra delle due femmine contenevano oociti più grossi di quelli di sinistra, due dei quali in corso di maturazione.

### Terzo nido.

*Fase solitaria.* — L'11 settembre del 1974 una femmina, dopo aver abbandonato il vecchio nido da cui era sfarfallata ed aver esplorato accuratamente vari manufatti di *Podocarpus gracilior* Pilg. della costruzione a cui mi sono più volte riferito, iniziò l'approntamento di un nuovo nido, scegliendo allo scopo uno dei travetti disposto orizzontalmente e sulla cui facciata rivolta verso il suolo, da cui distava circa 2 metri, era stato in precedenza praticato un foro circolare, in tempi diversi e da femmine diverse, e quindi abbandonato. Si trattava di un pozzetto capovolto, profondo circa 10 mm e che la femmina approfondì per altri 15 mm per poi proseguire, dopo un angolo di 90°, in senso orizzontale e in linea con la lunghezza del contenitore. Impiegò circa una settimana per completare un braccio di galleria, inframezzando al lavoro momenti di sosta e fuoruscite a scopo trofico, rimanendo all'esterno per tempi assai vari, da 12 minuti a 50 (20', 30' 12', 25', 37', 12', 50', 25', 20') per viaggio. Essa usciva anche 3 volte in una stessa giornata e normalmente la prima fuoruscita avveniva non prima delle 9, la seconda prima o dopo le 12 e l'ultima verso le 16. Raramente una al mattino e due consecutive nel pomeriggio. Come la femmina del secondo nido anche questa emetteva sempre prima di uscire il caratteristico ronzio già ricordato; ronzio che viene sempre fatto da tutte le femmine in uscita.

Il giorno 19 essa sostò tutto il giorno in prossimità dell'entrata; uscì un paio di volte nel pomeriggio per nutrirsi. Il 20 settembre iniziò il bottinamento che si protrasse per una decina di giorni, con ritmo abbastanza intenso per i primi 4-5 giorni; quindi le uscite si rarefecero anche a causa delle condizioni atmosferiche sfavorevoli. I viaggi di bottinamento incominciavano verso le 8

e di norma in questa stagione terminavano verso le 16. Anche nel caso di tempo nuvoloso, e a tratti di leggera pioggia, la femmina non smetteva di lavorare. Ho fatto alcuni controlli sulla durata dei viaggi: come quelli a scopo trofico essi variano notevolmente in durata, e cioè da 10 minuti primi a 60 (13', 27', 60', 10', 26', 45', 55', 60', 35', 37').

Il 2 ottobre la femmina rimase nel covo per tutta la giornata e sempre in prossimità dell'entrata; uscì nel pomeriggio per nutrirsi. Il giorno seguente iniziò l'approntamento del tronco opposto, a destra cioè del foro di entrata. La perforazione proseguì nei giorni seguenti ed ebbe termine il 10 ottobre. Durante questo tempo fuoruscì regolarmente per nutrirsi; comunque il lavoro di scavo non fu mai continuo nè di giorno nè di notte. Il 3 fuoruscì 2 volte, nessuna il 4, il 6 prima delle ore 8, il 7 verso mezzogiorno, lo stesso il giorno seguente, prima delle 8 il giorno 9 ottobre avendo lavorato parecchio durante la notte. Solo saltuariamente essa escavò durante il 10 e uscì una sola volta verso le ore 15.

Il 12 ottobre sostò all'entrata per tutto il giorno e senza fuoruscire. Il 13 iniziò a bottinare e concluse il rifornimento dopo circa una settimana con l'approntamento e rifornimento di tre celle pedotrofiche. Dopo di chè essa trascorse un lungo periodo in clausura intermittente nel covo in attesa della prima progenie di figli. Fuoruscì dal nido nei primi giorni a scopo trofico verso le ore 17 e poi anche queste uscite ebbero termine quasi completamente. Solo in prossimità dello sfarfallamento della prima progenie essa riprese le uscite e cioè nella prima decade di dicembre. Non è escluso, tuttavia, che essa sia uscita non vista; ma se ciò avvenne fu assai di rado.

*Fase sociale.* — Nel pomeriggio del 12 dicembre la femmina espulse pezzetti di diaframma misti a fecule e poco dopo anche l'esuvia pupale del primo neosfarfallato (♀). Ripulì quindi la galleria e si pose all'entrata del covo dove trascorse anche il giorno seguente e solo nel tardo pomeriggio uscì e al ritorno imboccò la neosfarfallata. Continuò in tal modo per alcuni giorni di seguito e il 18 espulse di nuovo materiale di rifiuto e in nottata anche l'esuvia del secondo neosfarfallato (♀).

A questo punto la madre intensificò le sue uscite a scopo trofico, con due e anche tre viaggi giornalieri; il suo posto all'entrata del nido fu occupato dalla figlia maggiore.

Nella nottata del 21 dicembre comparve il terzo e ultimo neosfarfallato (♂) e fu ancora la madre a rimuovere e rigettare all'esterno rosume, fecule e l'esuvia. Nello stesso giorno essa uscì 2 volte consecutive e ben 4 il 22 dicembre e sempre con lo scopo di nutrire i figli che, al suo ritorno, ricercavano con frenesia il suo apparato boccale. Dopo il 25 la prima neosfarfallata trascorse varie ore consecutive all'entrata del nido, anche quando la madre era presente, eccezione fatta per le prime ore del mattino e le ultime del pomeriggio quando, normalmente, tale ruolo veniva coperto dalla vecchia femmina.

Il 27 dicembre la madre iniziò a bottinare senza avere previamente allungata la galleria. Il lavoro continuò in modo discontinuo nei giorni seguenti. La guardia al covo venne costantemente fatta dalla prima neosfarfallata e

raramente, solo in due occasioni fino al 10 gennaio, anche dalla seconda ma solo per breve tempo. Al bottinamento la madre alternò viaggi allo scopo di nutrire i figli dato che fino ad allora essi non erano mai usciti dal nido. Durante la seconda decade di gennaio la fondatrice approfondì un po' il lato opposto della galleria e quindi bottinò saltuariamente, rifornendo così anche questo lato del cunicolo. La prima figlia cominciò ad uscire dal nido per nutrirsi durante la prima decade di gennaio, e così fece anche il maschio presente, mentre l'altra figlia rimase in clausura completa. Durante il mese di febbraio il maschio intensificò le uscite e dopo la metà del mese scomparve definitivamente.

Dopo il bottinamento, comunque, le uscite delle femmine si rarefecero e soltanto nel mese di febbraio e in prossimità dello sfarfallamento della seconda progenie s'intensificarono nuovamente. In questo periodo la madre usciva pressochè ogni giorno e al ritorno imboccava le figlie. Anche la maggiore delle figlie uscì una decina di volte durante il mese di febbraio, sostituita dalla madre o dalla sorella alla difesa del covo.

Il 7 marzo nacque l'unico rappresentante della seconda progenie (♀) in quanto la larva matura della seconda cella non riuscì ad impuparsi e decedette nel loculo (di ciò mi accorsi naturalmente in aprile quando esplorai il nido). Anche in questa occasione l'esuvia pupale fu espulsa parecchio tempo dopo l'espulsione del rosario e delle fecole.

Dopo questo sfarfallamento e per circa una settimana l'entrata del covo rimase spesso incustodita. La fondatrice continuò a fuoruscire una volta al giorno per nutrire, al ritorno, i figli.

Il 16 marzo, presente sempre la fondatrice, la prima figlia iniziò a bottinare senza previo allungamento della galleria e nel braccio in cui la madre aveva saltuariamente accumulato un pò di pabulum nei giorni precedenti. Tale lavoro continuò a ritmo più o meno regolare fino ai primi di aprile quando lo interruppi bruscamente ed esplorai il covo. I viaggi a tale scopo ebbero durate superiori ai 20 minuti primi (50', 30', 25', 35', 20', 34', 23', 22'). Solo a questo momento, e per la prima volta, la neosfarfallata si mostrò all'ingresso del nido la cui difesa, tuttavia, fu sostenuta a turno dalla madre e dalla seconda figlia della prima progenie (quest'ultima fuoruscì dal nido per la prima volta il 3 aprile).

Il giorno 2 aprile la madre uscì e non fece più ritorno. La sua attività si protrasse quindi per 7 mesi o poco più, come quella della femmina del nido precedente.

Il bottinamento proseguì fino al giorno 5 da parte della figlia più vecchia della prima generazione, mentre la seconda divenne la guardiana permanente del covo. Viaggi allo scopo di nutrire la sorella minore e la neosfarfallata furono continuamente compiuti dalla maggiore, sia in presenza della fondatrice che dopo la sua scomparsa.

Per forza maggiore il 5 del mese interruppi l'attività, catturando le 3 femmine e quindi esplorai il nido.

L'unica galleria di cui esso era composto misurava 17 cm e mezzo in lunghezza e conteneva 4 celle pedotrofiche. Quella sulla destra del foro di entrata conteneva una larva matura necrotizzata (doveva sfarfallare durante la seconda generazione); sulla sinistra vi erano 3 celle, edificate dalla figlia maggiore (parte del polline introdotto nella prima era opera della fondatrice che, per ragioni sconosciute, aveva interrotto il lavoro) e contenenti rispettivamente una larva grossetta, una larva neonata e l'uovo dell'imenottero, lungo circa 12 mm e adagiato sulla sommità del pabulum in direzione dell'asse maggiore della cella.

Dall'esame delle tre femmine ho appreso quanto segue: la neosfarfallata, come è ovvio, aveva ali con bordi integri e mandibole intatte. I suoi ovaroli di sinistra contenevano ciascuno un solo oocita in via di maturazione, quelli di destra 2 piccoli oociti.

La seconda femmina della prima progenie aveva mandibole intatte e un'ala leggermente intaccata, mentre i suoi ovaroli si trovavano in queste condizioni: a destra un ovarolo conteneva oociti piccoli, il secondo era senza oociti, il terzo presentava 2 oociti medio-piccoli; a sinistra 3 ovaroli contenevano oociti piccoli in maturazione e uno era privo di oociti. La sorella bottinatrice aveva mandibole leggermente smussate distalmente e i bordi delle ali notevolmente intaccati. Ovaroli di destra: uno con uovo quasi maturo e con un oocita medio-grande, il secondo con tre oociti di cui l'ultimo in via di sviluppo e 2 con oociti piccoli; a sinistra: uno con due oociti medio-piccoli, e due con oociti piccolissimi.

#### Q u a r t o n i d o .

Come i precedenti anche questo era stato approntato in un travetto di *Podocarpus gracilior* Pilger e situato nello stesso capannone. Apparentemente esso, rinvenuto durante la prima decade di settembre, doveva essere di vecchia costruzione, considerato il colore scuro del foro di entrata e le incrostazioni secche di sostanze fecali sullo stesso foro. All'inizio delle mie osservazioni, appunto durante la prima decade di settembre, il nido era occupato da due femmine e da un certo numero di celle con pupe (ovviamente questo l'ho appurato dopo lo sfarfallamento). Fu impossibile stabilire se le due femmine coabitanti fossero della stessa età e generazione; lo stato di usura dei bordi delle loro ali era pressochè uguale. Fino al 17 settembre le due femmine si occuparono alternativamente della difesa del nido e ciascuna usciva da esso a scopo trofico una o due volte al giorno. Con lo sfarfallamento del primo individuo della nuova generazione, avvenuto appunto il 17, una delle femmine (contrassegnate ambedue e che per comodità chiamerò I e II), la I cioè, si occupò della ripulitura della galleria, espellendo rosime di legno misto a fecule e l'esuvia del neosfarfallato, mentre la II si dedicò alla difesa del covo. Ambedue continuarono ad uscire a turno e al ritorno nutrivano i nuovi individui che man mano sfarfallavano durante il mese di settembre e l'inizio di ottobre. Dopo una decina di giorni la prima femmina sfarfallata comparve

sul foro di entrata quando le due vecchie femmine non erano presenti.

All'inizio di ottobre la I femmina scomparve e il suo ruolo fu assunto dalla II, coadiuvata dalla prima figlia nella difesa del nido. Altri sfarfallati, maschi e femmine, incominciarono a fuoruscire e durante la seconda decade di ottobre la vecchia femmina iniziò a bottinare, seguita durante la terza da altre femmine (non posso precisarne il numero).

Le osservazioni furono quindi interrotte ma l'attività continuò fino alla primavera seguente, quando il 9 aprile catturai gli abitanti del covo e lo esplorai.

Come avevo supposto si trattava di un vecchio nido, probabilmente di più anni, composto da due gallerie parallele e intercomunicanti mediante un foro ovale di 22 mm di diametro. La prima misurava 25 cm e mezzo in lunghezza e la seconda 17 cm e mezzo. Tre bracci contenevano celle pedotrofiche e precisamente quello di destra della galleria principale con 2 loculi, e ambedue quelli della seconda galleria con 2 celle in ciascuno. I primi due contenevano rispettivamente una larva grossetta e una larva neonata; le celle di destra della seconda galleria una pupa e una larva matura e quelle di sinistra una larva matura e una che stava terminando il pasto. A ridosso delle celle della galleria minore trovai una femmina ad ali integre e un maschio; nella principale 5 femmine di cui 2 con i bordi alari più o meno frastagliati.

Dall'esame delle loro gonadi ebbi questi risultati: la femmina della seconda galleria aveva 3 ovaroli di destra con oociti piccolissimi (— 3 mm) e uno con oociti medio-grandi (6-9 mm); uno di sinistra con oociti molto sviluppati, 2 con oociti piccoli (3 mm) e uno apparentemente vuoto. La femmina con bordi alari notevolmente frastagliati mostrava un ovariole di destra con oociti medio-piccoli (3-6 mm), uno con oociti piccolissimi e uno apparentemente vuoto; uno di sinistra con oocita quasi maturo, 2 con oociti piccolissimi e uno mancante. La femmina con ali meno intaccate aveva un ovariole di destra con oociti medio-piccoli e 3 con oociti piccolissimi; uno di sinistra con oociti medio-piccoli e 2 apparentemente senza oociti. Le tre femmine ad ali integre mostravano ovaroli con oociti piccolissimi sia a destra che a sinistra.

### III. — CENNI RIASSUNTIVI SUI COMPORAMENTI DI *X. combusta* SMITH.

I nidi di *Xylocopa combusta* Smith vengono approntati in legni secchi e compatti, disposti orizzontalmente o lievemente inclinati, da una sola femmina che, dopo un certo periodo di tempo, fuoriesce definitivamente dal nido in cui è sfarfallata. Essa prepara una breve galleria a due bracci in cui edifica poche celle pedotrofiche (3 nei nidi da me esaminati) e quindi rimane nel covo in clausura intermittente in attesa della prima generazione di figli. Essi compaiono circa 2 mesi e mezzo più tardi e a cominciare dalle celle più

giovani; vengono assistiti dalla madre all'atto dello sfarfallamento e anche in seguito in quanto essa li nutre per trofallassi e per un periodo abbastanza lungo. Una volta che la prima femmina neosfarfallata si è assunta il compito costante di difendere il nido, sostando in prossimità dell'entrata, la madre approfondisce o meno i bracci della galleria, ricomincia a bottinare e a rifornire ancora 3-4 celle pedotrofiche. Anche dopo tale lavoro essa non abbandona il covo ma, in collaborazione con la figlia maggiore, partecipa alla sua difesa, esce ogni tanto a scopo trofico e al ritorno imbecca i figli.

All'apparire della seconda progenie di figli, o durante questo periodo, la fondatrice scompare definitivamente dopo circa 7 mesi di attività e il suo ruolo viene assunto dalla figlia maggiore mentre la seconda, se c'è, diviene la guardiana permanente. In tal modo le generazioni si susseguono nel tempo e a quanto mi risulta le figlie di maggiore età scompaiono dopo 5 mesi o poco più di vita, (o escono prima per fondare nuovi nidi), lasciando nido e ruoli alle più giovani.

In definitiva nei nidi coabitano più femmine (e maschi) di età diversa e di generazioni diverse (2-3) che svolgono mansioni diverse; i lavori di bottinamento e di difesa sono generalmente sostenuti dalle femmine più anziane. Nei vecchi nidi, tuttavia, con più individui conviventi, più femmine di età diversa bottinano contemporaneamente e pare che anche in questa mansione, almeno in talune occasioni, vi sia collaborazione.

Le generazioni si susseguono ininterrottamente anche per più anni nello stesso nido; nell'arco di un anno normalmente se ne contano 4.

#### IV - ESAME COMPARATO DEI COMPORTAMENTI DELLE *Xylocopa* Latreille

##### a) I substrati dei nidi e loro architettura.

Da quanto ricordato sopra la *Xylocopa combusta* Smith nidifica in legni di varia provenienza, più o meno compatti e secchi, e anche in legni da costruzione come il *Podocarpus gracilior* Pilger, una Conifera diffusa nella zona.

In base a osservazioni frammentarie fatte su altre specie del sottogenere *Mesotrichia*, come la *Xylocopa flavorufa* (De Geer) e la *X. torrida* (Westwood), pare che anche queste nidifichino in legni solidi di grandi piante secche e occasionalmente anche in legni da costruzione (Hurd e Moure, 1963).

Per quanto si riferisce all'architettura dei nidi di *X. combusta* Smith, il foro di entrata viene sempre praticato su una delle superfici laterali del contenitore, mai su quella rivolta in alto, e sempre in legni disposti orizzontalmente o poco inclinati. Lo stesso vale per i nidi della *X. (Xylomelissa) carinata* Smith (durante il 1975 ho notato vari fori sulle facciate laterali di travetti del tetto di una veranda), della *X. (Xenoxylocopa) inconstans* Smith e *X. (Koptortosoma) somalica* Magretti (Bonelli, 1974).

Nei nidi della *X. ciliata* Burmeister, *X. nigrocincta* Smith, *X. brasilianorum*

(L.), *X. augusti* Lep., *X. frontalis* (Olivier) e *X. artifex* Smith invece i fori sono sempre praticati sul lato inferiore del contenitore.

Nella *X. combusta* Smith il vestibolo a sezione circolare o subcircolare, è profondo 10-15 mm e immette a circa metà o più normalmente a un terzo della sua lunghezza in una galleria che decorre parallelamente o quasi all'asse del contenitore e che misura da 12 a 44 centimetri in lunghezza (13 - 17,5 - 12 - 25,5 - 13,5 - 16,5 - 18,5 - 20,5 - 30 - 14 - 15 - 20 - 27 - 44 cm; cfr. Bonelli, 1974). I vecchi nidi sono composti da una seconda galleria che decorre parallelamente alla prima e con essa comunica mediante un passaggio di forma ovalare più largo che non il foro di entrata e situato all'altezza di quello o leggermente di fianco. Tale cunicolo è sempre più breve del primo (17,5 - 14 - 17 - 11 cm); raramente ve ne è un terzo più breve del secondo.

Sulle pareti delle gallerie si notano i segni lasciati dalle precedenti generazioni in corrispondenza dei diaframmi, e talvolta le celle sono sagomate in modo da assumere forma di bariletto (barrel shaped), come fu notato anche per altre specie quali la *X. (Afroxylcopa) nigrita* (F.), la *X. (Koptorosoma) ruficeps* Friese, la *X. (Zonohirsuta) sauteri* Friese (Iwata, 1938a), la *X. (Notoxylcopa) tabaniformis* Smith (Malyshev, 1931), la *X. nigrocincta* Smith, *X. grisescens* Lep., *X. augusti* Lep., *X. brasilianorum* (L.), *X. hirsutissima* Maidl e *X. frontalis* (Olivier) (Sakagami e Laroca, 1971).

Aggiungo che in ogni substrato vi possono essere anche più nidi di *X. combusta* Smith, disposti successivamente secondo la lunghezza del contenitore e separati da una sottile parete di legno. In un substrato, infatti, ho rinvenuto 4 covi, in un altro 3 e in un terzo ben 7 e le cui entrate distavano tra loro rispettivamente 13, 27, 26, 53, 17, 28, 55, 17, 38, 18, 22, 20, 20, 10, 27, 26, 53 cm.

#### b) Riutilizzazione dei nidi e delle celle pedotrofiche.

Per quanto riguarda il problema della riutilizzazione del nido da parte delle *Xylcopa*, è stato accertato che alcune specie, solitamente escavatrici di legni da costruzione, riutilizzano entrata e gallerie per successive nidificazioni, come ad esempio le neartiche *X. (Xylcopoides) californica arizonensis* Cresson (Hurd, 1958a) e *X. virginica* (L.) (Rau, 1933 e Balduf, 1962), le Orientali *X. ruficeps* Friese e *X. sauteri* Friese (Iwata, 1938a), e le Etiopiche *X. carinata* Smith, *X. inconstans* Smith, *X. combusta* Smith e *X. somalica* Magretti (Bonelli, 1974).

Secondo Iwata (1956) la *X. appendiculata circumvolans* Smith continua per decine di anni a usare gli stessi nidi; la *X. latipes* (Drury) usa lo stesso covo per almeno 4 volte consecutive in quanto pare abbia 4 generazioni annuali (Beensen, 1939) e io stesso ho constatato che nidi di *X. combusta* Smith e *X. inconstans* Smith, attivi durante il 1971, lo erano anche durante il 1975. Per le neotropicali *X. ciliata* Burmeister e *X. artifex* Smith il fatto va confermato, mentre per la *X. nigrocincta* Smith, *X. grisescens* Lep., *X. brasilianorum* (L.), *X. augusti* Lep., *X. hirsutissima* Maidl e *X. frontalis* (Olivier) pare che il dato sia certo, almeno indirettamente, in base cioè alla disposi-

zione complicata delle gallerie, al numero elevato di celle in esse contenute e a causa dell'età diversa degli abitanti (Sakagami e Larooca, 1971).

Non c'è dubbio che per la *X. combusta* Smith il nido venga riusato per varie generazioni successive in quanto io stesso ho assistito allo svolgimento di tre nei due nidi sopra descritti.

Per quanto riguarda la riutilizzazione delle celle pedotrofiche bisogna precisare, come hanno già fatto Sakagami e Larooca, che altro è riutilizzare la galleria ripulita da precedenti nidificazioni e altro è rifornire vecchi loculi in essa delimitati. Di solito le celle delle *Xylocopa* sono distribuite in serie lineari in gallerie che possono presentarsi come cunicoli a pareti lisce e a diametro costante, ovvero modellate da una serie successiva di loculi a forma di bariletto a pareti convesse e naturalmente meno espanse all'altezza dei diaframmi.

Evidentemente soltanto in questo ultimo caso si può parlare di riutilizzazione di celle e nemmeno in senso proprio, come invece avviene nelle celle delle *Apis* sp. o in taluni Alittini (Sakagami e Michener, 1962) o Euglossini (Sakagami, Zucchi e Camago, 1968).

Pare che la *Xylocopa ruficeps* Friese (Iwata, 1938a) e le *X. augusti* Lep. e *X. hirsutissima* Maidl riutilizzino le vecchie celle sagomate a bariletto (Sakagami e Larooca, 1971). Per quanto riguarda la *X. combusta* Smith le sue gallerie sono normalmente a pareti lisce e uniformi, come del resto quelle della *X. carinata* Smith, *inconstans* Smith e *somalica* Magretti, e quindi le celle sono una semplice successione di loculi in una galleria a diametro costante. È pertanto sicuro che la *X. combusta* riutilizza lo spazio dove già in precedenza vi erano altre celle pedotrofiche, ma con questo non si può parlare di riutilizzazione delle vecchie celle. In un nido, tuttavia, ho rinvenuto le gallerie modellate in serie ovalari di celle ma non posso precisare se tali loculi siano poi stati riusati in nidificazioni successive. È normale quindi, come avviene anche nella *X. virginica* (L.) (Rau, 1933), nella *X. artifex* Smith (Hurd e Moure, 1960), nella *X. (Biluna) tranquebarorum* (Swederus) (Iwata, 1938a), nelle *X. inconstans* Smith, *carinata* Smith e *somalica* Magretti (Bonelli, 1974), che la *X. combusta* riutilizzi le vecchie gallerie anche se queste hanno una parvenza di celle a pareti lievemente convesse.

c) Numero delle celle edificate da una femmina.

I dati su questo argomento risultano a tutt'oggi piuttosto scarsi, se si fa eccezione per alcune specie neartiche e paleartiche che solitamente non nidificano in legni da costruzione, come ad esempio la *X. virginica* (L.) che, secondo Rau (1937), edifica 6-7 celle o la *X. iris* (Christ) che, secondo Malyshev, ne edifica 6-7, per Grandi (1961) 6-11 e per Bonelli (1967) 7; la *X. valga* Gerst 16-19 (Malyshev, 1931), la *X. violacea* (L.) 18 (Reaumur, 1748) e 12 secondo Harduin (1948); o per le Orientali *X. (Nodula) amethystina* (Fabricius) che, secondo Zolinger (1846) ne edifica 6-10, la *X. ruficeps* Friese 8 (Iwata, 1938a), la *X. fenestrata* (Fabricius) 6 come minimo, secondo Kapil e Dhaliwal

(1968a), e la *X. tranquebarorum* (Swederus) 6-8 (Iwata, 1938a). Per la Etiopica *X. nigrita* (Fabricius) Smith (1859) ne segnala 5-6; per le Neotropicali *X. artifex* Smith e *X. nogueirai* H. e M. ne vengono indicate rispettivamente 6-15 e 5-7 (Hurd e Moure, 1960).

Per ora l'unico reperto sicuro, su una specie che nidifica in legni da costruzione, è quello fornito dalla *X. combusta* Smith nei due nidi sopra descritti, in cui risultò che le rispettive fondatrici edificarono 5-7 celle pedotrofiche ciascuna in due progenie successive. Nell'altro nido, esplorato subito dopo la prima generazione di figli, rinvenni 3 celle, ma il lavoro della fondatrice fu interrotto prima della sua naturale conclusione.

Per altre specie si è potuto finora stabilire solo il numero delle celle presenti in un nido al termine del vettovagliamento (presenti anche più femmine di generazioni anteriori) o il numero delle celle in base al numero degli individui presenti nel nido dopo lo sfarfallamento.

In un covo di *X. artifex* Smith (presente una vecchia femmina) furono rinvenute 7 celle e probabilmente al termine del bottinamento; in un altro di *X. brasilianorum* (L.) 9 celle e tre vecchie femmine; in due di *X. agusti* Lep. rispettivamente 10 celle e 2 femmine e 5 celle e una femmina; in due nidi di *X. hirsutissima* Maidl rispettivamente 4 celle e 1 femmina e 14 celle e 3 femmine; e ancora in due nidi di *X. frontalis* (Olivier) rispettivamente 10 celle e 2 femmine e 7 celle e 4 femmine (Sakagami e Laroça, 1971).

Nei nidi da me esplorati di *X. carinata* Smith la situazione non cambia. Infatti in uno di essi, aperto ad arte al termine del bottinamento, rinvenni 6 femmine e 10 celle situate in due tronconi della stessa galleria. In un altro, con due gallerie e aperto subito dopo lo sfarfallamento dei figli, rinvenni la vecchia femmina e 8 neosfarfallati. In questo caso si può ritenere per certo che la femmina abbia edificato 8 celle pedotrofiche.

Dall'esame di 5 nidi di *X. inconstans* Smith ho appreso quanto segue: nel primo covo e all'inizio del vettovagliamento rinvenni una vecchia femmina e 12 neosfarfallati (♂♂ e ♀♀), nel secondo in corso di rifornimento trovai una vecchia femmina e 4 neosfarfallati; nel terzo, a rifornimento inoltrato, una femmina e 3 maschi; nel quarto, pure durante il vettovagliamento, una vecchia femmina e 11 neosfarfallati e nel quinto, nelle stesse condizioni del precedente, una femmina e 4 maschi.

In due nidi di *X. somalica* Magretti trovai quanto segue: nel primo, durante il rifornimento, ben 16 ♀♀ e 13 ♂♂; nel secondo, aperto all'inizio del bottinamento, 11 ♀♀ di generazioni diverse e 4 maschi (Bonelli, 1974).

Secondo Sakagami e Laroça più volte citati, il numero delle celle per galleria, nelle specie da essi seguite, è inferiore a 5, normalmente 3-4. Questa tendenza era già stata riscontrata da Malyshev (1931) nella *X. valga* Gerst ed è molto evidente nei nidi della *X. hirsutissima* Maidl. Essi pensano che il numero delle celle per galleria sia inferiore nelle specie subtropicali e tropicali che non in quelle a clima temperato e specialmente in quelle specie che nidificano in substrati solidi, come sono i legni da costruzione. Questo fatto

potrebbe facilitare lo sfarfallamento nei nidi di quelle specie di Apoidei che edificano celle in serie lineari come è appunto per le *Xylocopa*, dove gli individui più vecchi sono condizionati dai più giovani per poter fuoruscire dal covo. Infatti o devono attendere lo sfarfallamento dei più giovani, contenuti cioè nelle celle di più recente costruzione, oppure praticare senza danno un passaggio attraverso i loculi da essi occupati. Quindi un minor numero di celle distribuite in un maggior numero di gallerie potrebbe parzialmente risolvere il problema.

Per quanto riguarda la *X. combusta* Smith il minor numero di celle per ciascuna galleria favorisce senza dubbio lo sfarfallamento degli individui, purchè il fatto sia messo in relazione ad un altro fenomeno, già riscontrato da Spinola nel 1807 e da Dufour (1830), chiamato « abdicazione alla primogenitura », per cui l'individuo che occupa la cella costruita per ultima sfarfalla per primo e gli altri successivamente. Ed è proprio quello che io ho riscontrato nel II e III nido sopra descritti. In detti covi, infatti, lo sfarfallamento degli individui è sempre avvenuto distanziato nel tempo (7, 6, 4, 7, 4, 6, 3 giorni dopo) con conseguente rigetto del materiale di rifiuto da parte della madre. Se i neosfarfallati avessero raggiunto la maturità a cominciare da quello della prima cella in ordine di età, la loro fuoruscita e quindi l'espulsione del materiale sarebbero avvenuti contemporaneamente; il chè non è stato.

Constatato questo fatto incontrovertibile per *X. combusta* Smith, è possibile che ciò avvenga anche per altre specie che nidificano in condizioni analoghe.

Devo tuttavia aggiungere che da un nido di *X. carinata* Smith, aperto ad arte durante lo sviluppo postembrionale e poi richiuso con carta adesiva trasparente, gli sfarfallamenti ebbero una sequenza pressochè normale e cioè prima nella cella più vecchia e successivamente nelle altre in ordine di età; gli adulti dovettero poi attendere lo sfarfallamento e la fuoruscita dei più giovani prima di poter sortire dal nido, pur essendo di durata minore il loro sviluppo postembrionale (Bonelli, 1974).

#### d) Durata dello sviluppo embrionale e postembrionale.

Soltanto di pochissime specie si conosce la durata dello sviluppo embrionale e postembrionale. Per la *X. nigrocincta* Smith è complessivamente di 26 giorni (Strand, 1912), per la *X. fenestrata* (Fabricius) circa 31 giorni (sviluppo embrionale circa 3 giorni) secondo Kapil e Dhaliwal (1968a), per la *X. violacea* (L.) 33-35 giorni più lo sviluppo embrionale (Reaumur, 1748); per la *X. tabaniformis orpifex* Smith di 40-45 giorni (7 per lo sviluppo embrionale) (Nininger, 1916); 42 giorni (sviluppo embrionale 6-7) per la *X. latipes* (Drury) (Beeson, 1938), 43 giorni più lo sviluppo embrionale per la *X. (Megaxylocopa) fimbriata* Fabricius (Bodkin, 1917); 44-47 giorni (5-8 giorni per lo sviluppo embrionale) nella *X. virginica* (L.) (Krombein, 1967); 45 giorni

per la *X. valga* Gerst (5 per lo sviluppo embrionale) secondo Malyshev (1931). Per la *X. iris* (Christ) è di 58-67 giorni di cui 7 per lo sviluppo embrionale (Bonelli, 1967); nella *X. caffra* (L.) è di 83-90 giorni (19-20 per lo sviluppo embrionale (Skaife, 1952) e per la *X. brasilianorum varipuncta* Patton lo sviluppo è di 100 giorni (quello embrionale 7) secondo Nininger (1916) (Sakagami e Laroca, 1971).

Per la *X. carinata* Smith è di circa 53 giorni escluso lo sviluppo embrionale, la cui durata è sconosciuta (Bonelli, 1974).

In riferimento alla *X. combusta* Smith io ho potuto controllare i nidi II e III sopra descritti. Nel II la durata complessiva dello sviluppo embrionale e postembrionale fu di circa 75 giorni nella prima generazione e 72-80 e 65-75 giorni per la seconda generazione (le cifre minori indicano la durata complessiva degli individui sfarfallati dalle celle di minor età). Nel III nido la durata dello sviluppo complessivo della prima generazione fu di 72-83 e 65 giorni (la cifra minore si riferisce agli individui delle celle di minor età) e la seconda di 65 giorni (1).

e) Numero delle generazioni annuali.

Dagli studi finora compiuti sulle specie di clima temperato emerge chiaramente che queste hanno una sola generazione annuale. Friese (1933) parla di due per la *Xylocopa violacea* (L.) della zona Mediterranea, ma Malyshev (1931) ritiene che tutte le specie, anche quelle sub- e tropicali, siano monovoltine.

Hurd e Moure (1960) accertarono, tuttavia, almeno 2 generazioni per anno in alcune specie subtropicali, quali la *X. nogueirai* Hurd e Moure e *X. artifex* Smith. Kapil e Dhaliwal (1968a), trattando della *X. fenestrata* (Fabricius) e *X. pubescens* Spin., parlano di ben 4 generazioni annuali e riferendosi a osservazioni di Beeson (1939) affermano che la *X. latipes* (Drury) è plurivoltina. Infine Sakagami e Laroca (1971) sono propensi a credere, senza tuttavia averne la completa evidenza, che in alcune specie Neotropicali vi siano almeno 2 generazioni annuali. Infatti in vari nidi fu notata la presenza della madre dopo la comparsa dei figli (*X. ciliata* Burmeister) e in un nido di *X. nigrocincta* Smith i neosfarfallati rifornirono il vecchio nido da cui erano in precedenza sortiti. In un nido di *X. brasilianorum* (L.), fondato e quindi abbandonato dalla fondatrice, le figlie rifornirono ciascuna il proprio braccio di galleria, sia usando le vecchie celle che edificandone di nuove. Lo stesso fu notato in un nido di *X. grisescens* Lep. dove più di una figlia usò il vecchio nido materno, allungando le gallerie ed edificando nuove celle pedotrofiche. Lo stesso fu notato in nidi di *X. hirsutissima* Maidl. Infine in un covo di *X. frontalis* (Olivier) pare che, data la sua complessità, si siano svolte almeno

---

(1) La durata dello sviluppo embrionale e postembrionale è in funzione della temperatura per cui non ha senso indicarla in assoluto.

2 generazioni successive e in un altro, fondato probabilmente da una sola femmina, le figlie allungarono le gallerie e edificarono altre celle.

In una nota anteriore (Bonelli, 1974) affermai che la *X. carinata* Smith e *X. inconstans* Smith sono specie con ciclo almeno bivoltino. Questo dato si basava su osservazioni espletate durante la stagione delle piogge del 1971-1972, in Etiopia. In base a osservazioni e confronti fatti durante la stagione secca del 1974-75 che, in Etiopia, va da ottobre alla primavera seguente, potei notare che l'attività nei nidi di queste specie continua anche durante tale stagione, sebbene forse con minore intensità che durante i mesi estivi. Pertanto va ritenuto che le specie surricordate non siano soltanto bivoltine ma plurivoltine.

Per quanto riguarda la *X. combusta* Smith, che ho seguito nella sua attività per ben 9 mesi durante il periodo estivo e invernale, anche se in anni diversi, sono in grado di affermare che le generazioni si susseguono ininterrottamente per tutto l'arco dell'anno e sono circa 4. Infatti ne ho osservate 2 complete successive e una terza solo in parte; ciascuna di esse richiede complessivamente circa 3 mesi, comprendendo nel computo anche il tempo dedicato all'approntamento del nido.

#### f) I b e r n a m e n t o .

Ricerche eseguite su alcune specie di clima temperato hanno messo in luce che gli adulti di ambo i sessi, nati in estate, subiscono un'ibernazione che si protrae fino alla primavera seguente, come succede nella *Xylocopa valga* Gerst (Malyshev, 1931), nella *X. virginica* (L.) (Rau, 1933) e nella *X. appendiculata circumvolans* Smith (Iwata 1944).

Un'ibernazione è stata riscontrata anche in adulti di specie tropicali e subtropicali, mentre non si conosce nulla attorno a quelle equatoriali. Dover (1924) e Horne (1872) l'hanno notata nella *X. aestuans* (L.), Horne nella *X. chloroptera* Lep., Kapil e Dhaliwal (1968a) nelle *X. fenestrata* (Fabricius) e *X. pubescens* Spin., Hurd e Moure (1960) nella *nogueirai* H. e M., Beeson (1938) nella *X. latipes* (Drury).

Sakagami e Laroca (1971) hanno rinvenuto, in nidi di *X. artifex*, *grise-scens*, *augusti*, *hirsutissima* e *frontalis* più volte menzionate, giovani adulti ibernanti anche di sesso diverso, come avviene normalmente anche nella *X. (Schoenherria) macrops* Lep. (Strand, 1912), nella *X. sicheli* Vachal (Brauns, 1913), nella *X. violacea* (L.), nella *X. virginica* (L.) (Balduf, 1962). Secondo Kapil e Dhaliwal nelle *X. pubescens* e *fenestrata* i due sessi ibernano eccezionalmente in nidi separati.

Nei covi di specie di clima caldo non è raro notare la coesistenza, almeno temporanea, della madre o comunque di vecchi adulti con i figli, come fu notata appunto nella *X. augusti* Lep., *hirsutissima* Maidl e *frontalis* (Olivier) (Sakagami e Laroca, 1971).

Jacobson (1927) notò che in un nido della Orientale *X. (Cyaneoderes) coerulea* (Fabricius) la madre sopravvisse fino al momento in cui le figlie ini-

ziarono a bottinare.

In riferimento a quanto esposto finora io non ho notato ibernamenti nelle *X. carinata* Smith, *inconstans* Smith e *combusta* Smith in Etiopia.

Per quanto invece si riferisce alla coesistenza della fondatrice con i figli ho già ampiamente esposto che nei nidi di *X. combusta* Smith la madre convive con le figlie di due generazioni consecutive e con una di maschi e che nei covi dove essa è scomparsa sono sempre o quasi presenti due generazioni diverse di femmine nidificanti.

g) Grado di socializzazione riscontrato finora nelle *Xylocopa* Latreille.

Le *Xylocopa* di clima temperato possono ritenersi solitarie, come ad esempio la *X. valga* Gerst o *X. iris* (Christ), anche se talvolta i neosfarfallati convivono poi nello stesso nido per un certo periodo di tempo in attesa di iniziare l'attività.

Varie specie nidificano in covi reciprocamente vicini e nello stesso substrato, costituendo così delle aggregazioni. Il fenomeno è stato riscontrato nelle Neartiche *X. californica* Cresson (Cruden, 1966) e *X. virginica* (L.) (Rau, 1933); nelle Neotropicali *X. fimbriata* Fabricius (Bodkin, 1917), *X. nogueirai* H. e M. (Hurd e Moure, 1960), *X. tabaniformis orpifex* Smith (Cruden, 1966); nelle Orientali *X. (Koptortosoma) confusa* Perez (Jacobson, 1927), *X. sauteri* Vachal (Iwata, 1938a), *X. tranquebarorum* (Swederus) (Iwata, 1938a); nelle Etiopiche *X. aestuans* (L.) (Mellor, 1928), *X. flavorufa* (De Geer) (Brauns, 1913) e *X. combusta* Smith (Bonelli, 1974).

Durante il 1974-75 rinvenni più nidi di *X. carinata* Smith in uno stesso contenitore e in tre travetti di *Podocarpus gracilior* Pilger rispettivamente 4, 3 e 7 nidi di *X. combusta* Smith. Sakagami e Laroca (1971) pure rinvennero diversi covi di *X. augusti* Lep., *hirsutissima* Maidl e *frontalis* (Olivier) nello stesso contenitore, così come accadde a Hurd e Moure (1960) per le stesse specie.

La coabitazione di più individui a formare una società in uno stesso nido fu osservata in parecchie specie, ma non sempre risultò chiaro se tale coabitazione precedeva e seguiva l'ibernamento; ad ogni buon conto tale associazione temporenea ha un'importanza relativa per stabilire il grado associativo raggiunto dalle *Xylocopa*. Il fatto, comunque, fu osservato nella *X. artifex* Smith da Hurd e Moure (1960), da Kapil e Dhaliwal (1968a) nella *X. fenestrata* (Fabricius), da Hurd (1958) nella *X. frontalis* (Olivier), e ancora da Hurd e Moure (1960) nella *X. nogueirai* H. e M., da Iwata (1958a) nella *X. ruficeps* Friese e nella *X. tranquebarorum* (Swederus) e infine in una specie Neartica, la *X. virginica* (L.) da Rau (1923) in cui i neosfarfallati passano l'inverno nei vecchi nidi.

Durante il bottinamento la coabitazione fu notata soltanto nella *X. artifex*, *nogueirai*, *tranquebarorum* e *virginica* dai su ricordati Autori; da Sakagami e Laroca per la *X. augusti* Lep., *hirsutissima* Maidl e *frontalis* (Olivier)

e da Bonelli (1974) nella *X. carinata* Smith, *inconstans* Smith, *combusta* Smith e *somalica* Magretti.

Ma per le *X. somalica*, *inconstans* e *carinata* fu riconosciuta inoltre la presenza di femmine di generazioni diverse prima, durante e dopo il rifornimento, in base allo stato di usura delle loro ali. In un nido di *X. somalica* Magretti, infatti, catturai 4 ♂♂ e 11 ♀♀, alcune delle quali di generazione precedente; e questo all'inizio del bottinamento. In 3 nidi di *X. inconstans* Smith, all'inizio del rifornimento (con pochissime celle edificate) rinvenni rispettivamente 6 ♂♂ e 7 ♀♀ di cui 2 vecchie nel primo, un ♂ e 4 ♀♀ di cui una vecchia nel secondo e 4 ♀♀ di cui una vecchia nel terzo, esplorato al termine del bottinamento e in prossimità dello sfarfallamento di una progenie.

Di particolare interesse mi pare possano essere le notizie ottenute dall'esame di due nidi di *X. carinata* Smith. Nel primo, infatti, composto da due gallerie ed esplorato subito dopo lo sfarfallamento di una generazione, trovai 8 neosfarfallati (3 ♂♂ e 5 ♀♀) e una femmina di generazione anteriore; nel secondo, esplorato subito dopo il suo rifornimento, rinvenni 5 ♀♀ con i bordi delle ali più o meno intaccati e una serie di celle contenenti larve e uova di età decrescente a cominciare dalla prima di un braccio all'ultima dell'altro (la galleria era unica). Ritengo che questo fatto metta in luce un aspetto finora mai notato nelle *Xylocopa* e cioè che più femmine abbiano bottinato contemporaneamente (lo dimostra lo stato delle ali) e per di più che abbiano contemporaneamente collaborato all'edificazione delle singole celle pedotrofiche (lo dimostra l'età decrescente delle larve). Stando quindi a questo ultimo dato pare che questa specie, il reperto va naturalmente confermato, abbia raggiunto un tipo di società che va oltre a quello parasociale-comunale e sia piuttosto quasi-sociale, se le femmine coabitanti erano della stessa età (Bonelli, 1974).

Basandosi sui dati fino ad allora messi in luce e non avendo riscontrato sistemi castali vigenti fra le *Xylocopa*, Sakagami e Laroca (1971) ritennero, come del resto era sempre stato ritenuto per mancanza di studi continuati in questo settore, che le associazioni delle *Xylocopa* fossero parasociali ma del tipo più semplice. Riconobbero, tuttavia, che in 2 nidi di *X. frontalis* da essi esaminati, alcuni aspetti non erano facilmente riducibili a semplici associazioni comunali.

Secondo Michener (1969) le associazioni parasociali possono essere comunali e cioè composte da un gruppo di femmine che, pur nidificando nello stesso nido, edificano e riforniscono proprie celle; oppure quasi sociali con 2 o più femmine della stessa età, e verisimilmente della stessa generazione, che cooperano nella edificazione e nel rifornimento di più celle.

Concordo con Sakagami e Laroca quando affermano che sia possibile per più femmine coabitanti di *Xylocopa* avere a disposizione un braccio di galleria, purchè non siano in numero maggiore dei bracci stessi, il che normalmente non avviene (vi possono essere in un nido anche molte femmine ma poche di esse bottinano e mostrano di avere ovari con oociti maturi o

in fase avanzata di maturazione); è pressochè impossibile, invece, che più femmine edificino in un nido a galleria unica una propria cella.

Se nei vari nidi da me esplorati (Bonelli, 1974) spesso ho rinvenuto celle dislocate in punti diversi delle gallerie di cui essi erano composti, e quindi da attribuire al lavoro di più femmine, posso pure affermare di aver trovato più celle successive in uno stesso braccio di galleria in nidi con più femmine nidificanti.

In 2 covi di *X. somalica* Magretti ho constatato che nel primo, composto da due gallerie intercomunicanti (e quindi con 4 bracci), erano presenti ben 15 ♀♀ (tra queste 2 mostravano di possedere ovarioli con oociti quasi maturi) e 3 celle pedotrofiche edificate successivamente in un solo braccio. Da ciò si può desumere che le 3 celle siano frutto della collaborazione delle 2 femmine. Nel secondo covo, pure composto da 2 gallerie, trovai 2 celle appena iniziate, rispettivamente edificate alle estremità di 2 bracci. Nell'interno vi erano 11 ♀♀, 4 delle quali vecchie, con i bordi delle ali più o meno frastagliati e gli ovarioli con oociti grossi e quasi maturi. Se tutte e quattro avevano bottinato, o almeno iniziato a bottinare, evidentemente fra esse vi fu una cooperazione.

In due nidi di *X. inconstans* Smith, fra i 5 esaminati, trovai che nel primo, composto da 2 gallerie, vi erano 3 celle alle estremità di 3 bracci e nell'interno erano presenti 7 ♀♀, 2 delle quali vecchie con ali frastagliate e ovarioli con oociti grossi e una neosfarfallata con ovarioli molto sviluppati. Nel secondo covo, composto da una sola galleria, rinvenni 3 celle, due all'estremità di un braccio e una sul lato opposto e 4 ♀♀ di cui una vecchia con ali intaccate e ovarioli con oociti grossi. Da questi due nidi pare che ciascuna femmina abbia edificato una cella indipendentemente dalle altre.

Ancora più significativo a questo proposito appare il contenuto del nido di *X. carinata* Smith di cui ho ampiamente riferito sopra, in cui più femmine avevano certamente collaborato all'edificazione e al rifornimento di 10 celle di età diversa e decrescente.

Dai dati precedentemente riferiti sui nidi II e III attorno ai comportamenti di *Xylocopa combusta* Smith non solo si conferma ciò che la *X. somalica*, *inconstans* e *carinata* hanno parzialmente indicato sulla probabile organizzazione quasi sociale delle loro attività, ma vengono in luce anche altri fatti che permettono una ulteriore puntualizzazione sul grado di socialità raggiunta dalle *Xylocopa*.

I punti focali sono questi: 1) la fondatrice non solo sopravvive alla comparsa dei figli ma da origine a 2 generazioni consecutive nello stesso nido. 2) le figlie convivono con la madre e, secondo una gerarchia determinata dall'età (pare), cooperano con essa nella difesa del nido, nel mantenere sgombrato l'accesso alle gallerie e, alle volte, a nutrire gli altri componenti della società; in seguito stabiliscono rapporti sociali con almeno una generazione di giovani adulti di età e prole diversa dalla loro. 3) le relazioni interindividuali sono molto attive e intime, con scambi di cibo per trofallassi tra madre e figli e tra giovani femmine e gli altri membri del nido. 4) i maschi restano

nel covo per un tempo piuttosto lungo, anche durante il successivo rifornimento delle celle. 5) le generazioni non subiscono interruzioni (solo eventuali dilazioni) e si susseguono col ritmo di circa 4 all'anno e per più anni di seguito.

In riferimento al primo punto già Jacobson (1927) aveva notato, in un nido di *X. coerulea* (Fabricius), la presenza della madre fino al momento che le figlie iniziavano il bottinamento; pure Sakagami e Laroca (1971) notarono la coesistenza momentanea della vecchia fondatrice (o comunque di vecchie femmine) con i figli in nidi di *X. augusti* Lep., *X. hirsutissima* Maidl e *frontalis* (Olivier); ma risulta assolutamente nuovo il reperto fornito dalla *X. combusta* Smith per cui la fondatrice non solo attende la comparsa dei figli ma convive poi con essi ed è la maggior responsabile anche della seconda progenie, in collaborazione con le figlie della prima. Ad una fase solitaria subentra quindi una fase sociale in cui la vecchia fondatrice è ancora la protagonista.

Alcuni fenomeni come la differenziazione castale e la divisione del lavoro, la presenza nel covo di individui di 2 generazioni diverse, la cooperazione nel bottinamento e le differenze morfologiche fra i coabitanti di un nido, costituiscono dei fattori fondamentali per determinare i vari tipi di società fra gli Imenotteri (Michener, 1969).

Nelle colonie parasociali di qualunque tipo, comunali, quasisociali e semi-sociali, non vi sono individui di generazioni diverse, vi può essere o meno una cooperazione nel rifornimento del nido e una differenziazione castale, mentre nelle colonie eusociali questi fatti si avverano sempre.

Nel caso della *X. combusta* Smith il primo punto di verifica sempre, sia in riguardo alla fondatrice con le figlie, sia di queste, dopo la scomparsa della madre, con altre femmine di generazioni posteriori. Il secondo punto è solo possibile e probabile, come risulta dai fatti già descritti in precedenza, in cui il lavoro di bottinamento, iniziato rispettivamente dalla fondatrice o da una figlia, fu poi completato da un'altra figlia o da una sorella minore. Lo stesso fenomeno pare si avveri, come ho già accennato sopra, anche nei nidi di *X. somalica* Magretti ma certamente fu notato nel nido sopra ricordato di *X. carinata* Smith.

Il terzo fattore non si avvera affatto. Tutte le femmine sono uguali e prima o poi, sia che rimangano nel covo materno, sia che fuoriescano per fondare un nuovo nido, sono in grado di bottinare e ovideporre, come del resto è dimostrato dallo stato dei loro ovarii contenenti oociti in vari stadi di sviluppo. Ovviamente non vi sono nemmeno differenze morfologiche tra le femmine.

Aggiungo che la durata della vita di una fondatrice di *X. combusta* Smith, come è risultato nel II e III nido sopra descritti, è di circa 7 mesi dall'inizio della sua attività, mentre quella delle figlie che rimangono e quindi la sostituiscono nel covo, è di circa 5 mesi o poco più. Tali dati, naturalmente, sono desunti da un materiale troppo limitato per poter essere ritenuti definitivi.

Il fenomeno di una maggiore longevità di alcune femmine rispetto ad altre della stessa colonia si nota in tutte quelle di tipo eusociale ed è tanto più marcato quanto più il livello sociale è elevato.

Va anche ricordato che nelle colonie eusociali la madre, dopo la comparsa delle figlie, si dedica all'ovideposizione, abdicando a favore di queste l'onere del bottinamento; il ch  non avviene in *Xylocopa combusta* Smith.

A tutt'oggi quindi resta difficile inquadrare con una certa esattezza il grado di socialit  raggiunto da questa specie; infatti se per un verso essa mostra delle sfaccettature di tipo parasociale, sotto altri aspetti invece pare si trovi in posizione intermedia con quelle tipicamente eusociali.

Per quanto si riferisce al secondo punto e cio  alla convivenza e al lavoro (difesa del nido, ecc.) delle figlie in cooperazione con la fondatrice, devo precisare che, tra le figlie, si nota che una solamente, almeno nelle prime generazioni, si assume l'incombenza costante della difesa del nido e che solo in mancanza della femmina pi  anziana (la madre, ad esempio), lo cede alla sorella minore (di et  o di generazione) quando essa si assume l'onere di sostituire la prima nel rifornimento del nido.

Sakagami e Laroca (1971) parlano di tre tipi di difesa notati fra le *Xylocopa* e cio : 1) chiusura del foro di entrata mediante la parte dorsale del metasoma in modo da impedire l'accesso all'intruso. Questo sistema   stato notato nella *X. appendiculata* Smith (Iwata, 1956), nella *X. tranquebarorum* (Swederus) e *X. (Biluna) auripennis* Lep. ancora da Iwata (1938a e 1964), nella *X. (Mesotrichia) torrida* (Westwood) da Loveridge (1923), nella *X. virginica* (L.) da Rau (1933) e nella *X. ciliata* Bermeister da Sakagami e Laroca (1971); 2) mediante immersione dell'aculeo nell'aggressore; 3) per eiaculazione di una sostanza fluida come fu notato nella *X. fenestrata* (Fabricius) da Kapil e Dhaliwal (1968) e nella *X. ciliata* Burm. da Sakagami e Laroca (1971).

Per quanto io stesso ho potuto notare nella *X. combusta* Smith devo precisare quanto segue: normalmente la femmina che monta di guardia all'entrata del nido si trova in uno dei due bracci della galleria con testa rivolta verso l'esterno, ma nel caso che in prossimit  dell'entrata vi sia un vero o presunto pericolo essa si rigira, otturando il foro di entrata con la parte dorsale dell'addome se si tratta di una vecchia femmina, ed eiaculando una sostanza fluida di probabile origine proctodeale se si tratta di un adulto giovane. Nel caso che l'intruso cerchi di penetrare nel covo viene attaccato con le mandibole (basta introdurre un bastoncino e quindi ritirarlo per sentire una certa resistenza dovuta appunto al fatto che esso viene afferrato), oppure mediante l'immersione dell'aculeo (cosi   successo a un mio dito prontamente ritirato). Il dolore procurato   abbastanza forte ma di breve durata e non provoca enfiagione.

Ho assistito pi  volte al fatto di individui (specialmente maschi) cacciati e inseguiti anche fuori dal nido. Se il pericolo persiste ed   di tipo anormale, come potrebbero essere colpi battuti con un corpo solido contro il contenitore del nido, si provoca la fuoruscita precipitosa di qualche femmina mentre dall'interno proviene un ronzio forte e prolungato. Aggiungo che se il pericolo continua oltre un certo tempo   sempre la fondatrice o la femmine che l'ha sostituita che accorre all'entrata.

La prima neosfarfallata può anche aiutare la madre nel mantenere la galleria pulita e, da come ho potuto vedere in varie occasioni, anche nutrire madre e sorelle per rigurgito di nettare al ritorno dalle sue rare uscite dal covo.

Le poche figlie (normalmente 2) della prima progenie sopravvivono alla fondatrice e la sostituiscono nel ruolo di bottinatrice continuando i rapporti sociali tra sorelle di due generazioni diverse. In seguito, con l'aumentare del numero di individui e con l'ampliarsi dello spazio a disposizione per allungamento dei bracci delle gallerie, più femmine anche di generazioni diverse (vedi quanto esposto a riguardo del IV nido) bottinano e ovidepongono contemporaneamente e probabilmente in cooperazione in taluni casi, o in bracci diversi di galleria in altri casi. Stando ai dati fornitimi dalle poche femmine controllate, pare che la durata della vita delle femmine non fondatrici di nidi sia di circa 5 mesi.

In riguardo al fenomeno trofallattico fra individui di questa specie ricordo che già Rau (1933) lo aveva notato 2 volte nella *Xylocopa virginica* (L.), quando una femmina convinse la madre ad accettare del cibo dal suo apparato boccale per poter entrare nel nido. Tale scambio di cibo per rigurgito è completamente sconosciuto fra le specie parasociali o eusociali primitive, ad eccezione di taluni Bombini e vespidi, mentre è comune fra gli Apini ad alto livello sociale, come le *Apis*. Io ho potuto notare in molte occasioni, come ho già riferito sopra, scambi fra fondatrice e figli e tra femmine e maschi. Esso è particolarmente intenso nei primi giorni che seguono lo sfarfallamento di una nuova generazione, e la madre compie anche più viaggi giornalieri a questo scopo.

Riferendomi ora al quarto punto, e cioè al fatto che i maschi restano nel nido materno per un tempo piuttosto lungo, va ricordato che già altri ricercatori avevano messo in luce questo aspetto, in quanto furono visti maschi in nidi in cui il bottinamento era già cominciato, come ad esempio in *X. tranquebarorum* (Swederus) (Iwata, 1938a), in *X. brasilianorum* (L.) (Sakagami e Laroca, 1971) e nelle specie Etiopiche da me studiate.

Infatti ho notato 3 ♂♂ in un nido di *X. carinata* Smith prima dell'inizio del bottinamento e 6 ♂♂ in uno di *X. inconstans* Smith, in cui erano state edificate 2 celle, di cui una completa. In un terzo, che conteneva 3 celle con pupe rinvenni 3 ♂♂; nel quarto, sempre di *X. inconstans*, pure con 3 celle due delle quali con pupe, trovai ben 7 ♂♂ e nel quinto con 2 celle, di cui una non ancora terminata, 4 ♂♂. In un nido di *X. combusta* Smith, prima dell'inizio del bottinamento, rinvenni un ♂; in un altro con 5 celle contenenti larve mature e pupe, catturai 3 ♂♂ e in uno di *X. somalica* Magretti, all'inizio del bottinamento, trovai 4 ♂♂. Da tener presente che i maschi trovati nei nidi contenenti pupe o larve mature potevano anche essere neosfarfallati (Bonelli, 1974).

Per quanto ho potuto constatare nei nidi II e III di *X. combusta* risulta che il maschio della prima progenie del II nido, sfarfallato il 6 novembre del 1974, soggiornò nel vecchio covo fino a dopo il 10 gennaio del 1975, quindi

per oltre 2 mesi, quando il bottinamento per la seconda progenie era già stato ultimato. Le sue uscite quotidiane incominciarono circa una quindicina di giorni dopo lo sfarfallamento. I due maschi della seconda progenie, nati nel febbraio del 1975, rimasero nel nido per gran parte di marzo e quindi per almeno un mese. Nel III nido il maschio della prima progenie, sfarfallato il 21 dicembre, rimase nel covo fino a metà febbraio del 1975, quindi per quasi 2 mesi e scomparve solamente a rifornimento concluso.

In definitiva, quindi, i maschi rimangono nel nido da cui sono nati per 1-2 mesi; da esso escono e rientrano solo dopo un quindicina di giorni dallo sfarfallamento, nel qual periodo vengono nutriti dalle femmine con rigurgito di cibo. Le loro frequenti uscite, anche più volte al giorno, sono evidentemente dedicate al loro sostentamento e all'accoppiamento.

Per quanto si riferisce a questo aspetto ho cercato di seguirli diligentemente nelle loro attività. Raggiunta, infatti, la maturità sessuale essi escono e si aggirano molto velocemente nell'area antistante i nidi che, come ho detto in precedenza, sono spesso riuniti in aggregazioni molto numerose. Essi tentano il coito con tutte le femmine che si presentano a tiro, sia che escano o che rientrino nel proprio nido. Se esse accettano, l'accoppiamento avviene in volo e spesso i due s'innalzano verticalmente, a velocità incredibile e a grande altezza, tanto che si perdono di vista. Altrimenti la femmina fugge e se le riesce entra nel nido inseguita fin sull'entrata dal maschio che, peraltro, a questo punto si ferma. Ho speso molti giorni ad osservare le loro evoluzioni in prossimità dei nidi; spesso più maschi si trovano a volitare nella stessa area e allora si rincorrono velocemente, cercando di allontanarsi reciprocamente, estromettendosi dalla zona. Pare vi sia una notevole e vicendevole dose di aggressività in difesa dell'area e in definitiva spesso è uno soltanto che la occupa. Questi vola lentamente, da un punto all'altro dell'area, ma basta semplicemente che qualche cosa si muova, anche a molti metri di distanza, perchè esso parta a tutta velocità e la raggiunga. Spesso si tratta di una femmina della stessa specie, altre volte di un'altra specie o addirittura di piccoli Passeracei oltre che di altri maschi; se l'approccio è negativo esso ritorna immediatamente indietro.

Non vi è altro da aggiungere per quanto riguarda il quinto punto, ampiamente trattato in precedenza.

#### h) Note varie.

Mi sembra utile spendere qualche parola sui risultati ottenuti da osservazioni sulle capacità mnemoniche delle femmine di *X. combusta* Smith nel ritrovamento del proprio nido e sul fattore che regola il riconoscimento reciproco fra individui dello stesso covo.

Per quanto concerne il primo punto bisogna distinguere fra la fondatrice e i figli che per la prima volta escono dal nido in cui sono sfarfallati. La prima infatti compie, già avanti l'inizio dello scavo, un'accurata perlustrazione di tutti i travetti a sua disposizione e quindi essa, dato che durante questo lavoro

spesso si allontana a scopi trofici, non ha bisogno di voli orientativi a costruzione approntata. Per quanto riguarda invece i figli, escono dal nido la prima volta quasi spinti dall'interno e con evidente « timore » quindi compiono vari voli orientativi a raggio sempre maggiore e con tragitto irregolare attorno all'entrata e al substrato in cui il covo è stato edificato, prima di allontanarsi. Al ritorno e per un certo tempo, specie se il contenitore mostra più fori alla stessa altezza, essi appaiono alquanto indecisi nell'entrare e alle volte sbagliano. Soltanto dopo un certo numero di uscite s'involano decisamente e altrettanto fanno al ritorno infilando il foro di entrata senza esitazione di sorta. Spostando il contenitore anche di pochi centimetri essi rimangono molto « perplessi » e difficilmente lo ritrovano. A questo proposito ho spostato ad arte un nido, edificato in un contenitore mobile, dal punto *A* al punto *B* (vicino) e al punto *C* (lontano), facendo attenzione che la femmina fosse nell'interno. Uscendo essa non si accorse affatto dello spostamento e al suo ritorno volò decisamente ed esclusivamente al punto *A*.

Ho notato in varie occasioni che alcune femmine, ma specialmente i maschi, confondono e tentano di penetrare in nidi non propri; il loro tentativo va sempre a vuoto in quanto vengono decisamente respinti dalla guardiana del nido; al contrario un individuo dello stesso nido può accedervi senza alcuna difficoltà.

Mi sembra che non si possa spiegare il fatto se non invocando il concorso dell'odore particolare, proprio di ciascuna colonia, per cui chi ne è in possesso ha via libera e chi non lo ha viene immediatamente respinto. Un riconoscimento visivo mi sembra molto improbabile.

Nidi abbandonati da altri possono essere accettati da femmine anche immessevi ad arte, purchè essi non siano stati manomessi. Se sezionati longitudinalmente e quindi le due parti accostate la femmina prima o poi li abbandona. Gallerie iniziate da altri individui possono essere invece facilmente completate e quindi rifornite da altre femmine in cerca di un substrato adatto.

#### RIASSUNTO

*Xylocopa combusta* Smith nidifica in gallerie escavate in legni più o meno solidi e secchi, spesso usati come materiale da costruzione, e disposti orizzontalmente o più o meno inclinati, di *Euphorbia abyssinica* Gmel., della Borraginacea arborea *Cordia ovalis* B. Br., di due Conifere *Juniperus procera* Hochst. e *Podocarpus gracilior* Pilger, di *Eucalyptus* sp. e di *Sycomorus ficus* L. I suoi nidi, composti da una o due e più raramente anche da tre gallerie parallele e intercomunicanti, possono essere lunghe fino a 40 cm ed oltre (normalmente assai meno) e avere di solito un diametro di 20-22 mm, raramente maggiore. Il foro di entrata, circolare o subcircolare, ha un diametro di circa 15 mm e normalmente divide la galleria principale in due bracci laterali di lunghezza diversa; esso viene praticato su tre facciate del contenitore, eccetto quella rivolta verso l'alto.

Il nido è fondato da una sola femmina che, fecondata in volo, dà origine a due generazioni di figli. Infatti dopo aver rifornito di norma 3 sole celle pedotrofiche, essa attende in clausura intermittente lo sfarfallamento dei figli. Al loro comparire, che non è tuttavia contemporaneo in quanto i nati nelle celle edificate per ultime

raggiungono la maturità larvale e quindi lo stato adulto prima degli altri (fenomeno che si avvera anche nelle generazioni successive), la madre fuoriesce più spesso dal nido a scopi trofici e al ritorno nutre i neosfarfallati per trofallassi (nei nidi da me controllati si trattò sempre di 2 ♀♀ e di un ♂). S'instaura così una piccola comunità in cui la fondatrice è ancora quella che deve svolgere il lavoro più importante e cioè il prolungamento delle gallerie e un secondo bottinamento, mentre la figlia più anziana diviene la guardiana del nido in mancanza della madre e a turno con essa se quest'ultima è presente. La seconda figlia rimane apparentemente disoccupata e solo dopo molto tempo sostituisce occasionalmente la sorella maggiore a guardia del covo se quella si allontana, e permanentemente quando, dopo la scomparsa della fondatrice, la prima diviene bottinatrice in sostituzione di questa. La vecchia femmina, infatti, permane nel covo fino allo sfarfallamento della seconda progenie (2-4 ♀♀ e ♂♂) e quindi dopo circa 7 mesi di attività scompare definitivamente. Il suo ruolo viene assunto dalla figlia maggiore mentre la seconda, se ancora presente (alle volte se ne va dopo una lunga permanenza e probabilmente per fondare un nuovo nido), diviene la guardiana del covo, altrimenti tale incombenza viene coperta dalla femmina più anziana della seconda generazione. Per quanto mi consta le femmine non fondatrici sopravvivono per poco più di 5 mesi e quindi, allontanandosi, lasciano i loro ruoli alle più anziane della generazione seguente.

In tal modo le cose proseguono nel tempo per circa 4 generazioni all'anno e così di seguito per più anni, colla presenza contemporanea di 2 generazioni successive e quindi di individui di età diversa. Nei vecchi nidi con più cunicoli e maggiormente allungati, anche più femmine di età diversa possono contemporaneamente bottinare (come risulta dal IV nido descritto nel testo) in bracci propri della galleria e forse anche in collaborazione nelle stesse celle. In definitiva se per certi aspetti tali colonie possono apparire come parasociali, per altri aspetti esse mostrano caratteristiche tipicamente eusociali (attività contemporanea di due generazioni diverse e assistenza traofallattica fra i componenti della colonia).

Per quanto si riferisce ai maschi, questi convivono nel nido per un tempo assai lungo, alle volte fino a due mesi; ne fuoriescono sovente per nutrirsi e per accoppiarsi.

Le vecchie gallerie vengono allungate e riutilizzate per le generazioni seguenti. Pare che una sola femmina (stando ai dati forniti dalle due fondatrici di cui ai nidi II e III) sia in grado di edificare 5-7 celle nel corso di due generazioni consecutive, e che la durata dello sviluppo embrionale e postembrionale sia di 65-83 giorni.

## Etho-Ecological Observations on the Ethiopian Hymenoptera Aculeata. VII.

### S U M M A R Y

*Xylocopa combusta* Smith makes its nests in galleries dug in more or less dry and solid woods, often used for structural timbers, and arranged horizontally or more or less sloped, of *Euphorbia abyssinica* Gmel., of *Cordia ovalis* B. Br. (Borraginaceae), of the two conifers *Juniperus procera* Hochst. and *Podocarpus gracilior* Pilger, of *Eucalyptus* sp. and of *Sycomorus ficus* L. Its nests, made up of one or two, and more rarely, three parallel and inter-communicating galleries, may be up to and more than 40 cm long (usually much shorter) and usually have a 20-22 mm diameter, rarely larger. The circular or sub-circular entrance hole has a 15 cm diameter and generally divides the main gallery into two lateral wings differing in length. This latter is usually built on all three sides of the container except that facing upwards.

The nest is built by just one female which, fecundated in flight, gives origin to two generations of offsprings. As a matter of fact, after having furnished just 3 pedotrophic cells, in general, it usually awaits its offsprings flight in intermittent seclu-

sion. When they appear, not simultaneously, since those born in the cells built last of all reach larval maturity and therefore the adult stage before the others (a phenomena which also occurs in the following generations), more often than not, the mother leaves the nest for trophic purposes and on her return feeds the newly-emerged by trophallaxis (in the nests I examined there were always two ♀♀ and one ♂). Thus a small community is established and its founder is still the one who has to do the most important work, i.e. lengthen the galleries and a second gathering of food, while the eldest daughter becomes the nest's guard during the mother's absence, or else takes turns with the latter if she is present. The second daughter is apparently unemployed, and only substitutes the elder sister occasionally, after a long time, in guarding the nest when the latter is absent, and permanently when, once the founder has expired, the elder becomes the gatherer of food and substitutes the former. The old female, infact, remains in the nest until the second progeny emerges (2-4 ♀♀ and ♂♂) and then after seven months of activity disappears definitively. Its role is then assumed by the elder daughter, whereas the second daughter, if she is still present (sometimes after a long stay she leaves, probably to build another nest), becomes the nest's guard, otherwise this task is assigned to the eldest female of the second generation. From what I know, the females which do not build nests, survive for little more than five months and therefore, leave the nest, abdicating their roles to the eldest in the next generation.

Life continues in this manner for four generations a year for several years, with two successive generations present at the same time and therefore insects of different ages. In the older nests with more and longer galleries, many females, all of different ages, may gather food contemporarily (as observed in the 4th nest described above in the text) in their own wings of the gallery and perhaps even in collaboration in the same cells. In a final analysis, although undercertain aspects, these colonies may appear to be parasocial, under other aspects they show typically eusocial characteristics (simultaneous activity of two different generations and trophallactic assistance between the various components of the colony).

With regard to the males, they live in the nest for a fairly long time, sometimes even two months; they leave the nest often for food and to mate.

The old galleries are lengthened and re-used for the successive generations. It appears that one female (from data concerning the two founding females in nests II and III) is capable of building 5-7 cells alone, during two consecutive generations, and that the period for embryonic and post-embryonic development lasts 65-83 days.

#### BIBLIOGRAFIA

- BALDUF W. W., 1962. - Life of carpenter bee *Xylocopa virginica* (L.) (Xylocopidae: Hymenoptera). - *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 55: 263-271.
- BODKIN G. E., 1918. - Notes on some British Guiana Hymenoptera. - *Trans. Ent. Soc. London*, 66: 297-321.
- BONELLI B., 1967. - Osservazioni biologiche sugli Imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XXIV. *Xylocopa cyanescens* Brullé (*iris* Christ). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 28: 253-263.
- , 1974. - Osservazioni eto-ecologiche sugli Imenotteri aculeati dell'Etiopia. VI. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 32: 105-132, 7 figg.
- BRAUNS H., 1913. - Biologie südafrikanischer Apiden. - *Zs. wiss. Insektenbiol.*, 9: 116-129.
- CRUDEN R. W., 1966. - Observations on the behavior of *Xylocopa c. californica* and *X. tabaniformis orpifex*. - *Pan Pacif. Ent.*, 42: 111-119.

- DOVER C., 1924. — Some observations on the bionomics of *X. aestuans* (L.), Apidae. - *Trans. Ent. Soc. London*, 72: 144-149.
- FRIESE H., 1923. — Die europäischen Bienen (Apidae). Das Leben und Wirken unserer Blumenwespen. - pp. ix+456, 33 tavv., W. de Gruyter, Berlin e Leipzig.
- GRANDI G., 1961. — Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 25: pp. xv+659.
- HURD P. D. Jr., 1958. — Observations on the nesting habits of some New World carpenter bees with remarks on their importance in the problem of species formation (Hym. Apoidea). - *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 51: 365-375.
- HURD P. D. Jr., MOURE S. J., 1960. — A New World subgenus of bamboo-nesting carpenter bees belonging to the genus *Xylocopa* Latreille. - *Ibidem*, 53: 809-821.
- , 1963. — A classification of the large carpenter bees (Xylocopini) (Hymenoptera: Apoidea). - *Univ. Calif. Publ. Ent.*, 29: 1-364, 1 tav.
- IWATA K., 1938a. — Habits of some bees in Formosa II. - *Tr. Nat. Hist. Soc. Formosa*, 28: 205-215.
- , 1956. — Insects and their nests. - pp. iii+251, Rikusuisha, Tokyo.
- , 1964. — Egg giantism in subsocial Hymenoptera, with ethological discussion on tropical bamboo carpenter bees. - *Nature and Life S.E. Asia*, 3: 399-431, 1 pl.
- JANSEN D. H., 1966. — Notes on the behavior of the carpenter bee *Xylocopa fimbriata* in Mexico (Hymenoptera: Apoidea). - *J. Kansas Ent. Soc.*, 39: 633-644.
- KAPIL R. P., DHALIWAL J. S., 1968a. — Biology of *Xylocopa* species. I. Seasonal activity, nesting behavior and life cycle. - *J. Res. Punjab Agric. Univ.*, 5: 406-419.
- , 1968b. — Defense of nest by the female of *Xylocopa fenestrata* Fab. (Xylocopinae, Hymenoptera). - *Insects Sociaux*, 15: 419-422.
- KROMBEIN K. V., 1967. — Trap-nesting wasps and bees: life history, nests and associates. - pp. vi+570, Smithsonian Press, Washington, D.C.
- LIN N., MICHENER C.D., 1972. — Evolution of sociality in insects. - *Quart. Rev. Biol.*, 47: 131-159.
- MALYSHEV S. I., 1931. — Lebensgeschichte der Holzbienen, *Xylocopa* Latr. - *Zs. Morph. Okol. Tiere*, 23: 754-809.
- MICHENER C. D., 1969. — Comparative social behavior of bees. - *Ann. Rev. Ent.*, 14: 299-342.
- RAU PH., 1933. — The jungle bees and wasps of Barro Colorado Island, with notes on other insects. - pp. 324, Kirkwood, St. Louis.
- SAKAGAMI S., LAROCA S., 1971. — Observations on bionomics of some neotropical Xylocopine Bees, with comparative and biofaunistic notes (Hymenoptera, Anthophoridae). - *J. Sc. Hokk. Univ.*, 18: 57-127.