

SALVATORE VICIDOMINI

Via Velardi, 10 - 84014 Nocera Inferiore (SA) Italia

Analisi comparata dell'architettura e della costruzione dei nidi negli Xylocopinae (Hymenoptera: Apidae) I: i diaframmi delle celle pedotrofiche

ABSTRACT

COMPARATIVE ANALYSIS OF NEST ARCHITECTURE AND CONSTRUCTION IN THE XYLOCOPINAE (HYMENOPTERA: APIDAE) I: PAEDOTROPHIC CELL DIAPHRAGMS

The dimensional and qualitative characteristics of paedotrophic cell diaphragms and their construction by *Xylocopa violacea* are the aims of this contribute; moreover a review of data about this nesting activity has given for other Xylocopinae species. *X. violacea* build the diaphragms with spiral movements of metasomal apex and hindlegs, mixing shavings with saliva. Two diaphragm types has been recognized: end-nest diaphragms (1 per nest); separatory diaphragms of paedotrophic cells (1 per cell). Separatory diaphragms consisted of a thick corona (4.733 mm) and a thin spiral central portion (1.985 mm). The inside wall was always rough and flat, whereas the side facing the entrance was always smooth and concave; its weight was 0.1-0.3 g. The orientation of diaphragm spiral (2-4 per diaphragms) was clockwise direction in 111 cases (44.7%), and anticlockwise direction in 83 cases (33.5%); in 54 cases (21.8%) the spiral direction was not recognizable. In the end-nest diaphragm was not recognizable the spiral direction and the distinction between corona and central portion was rarely recognized; its mean thickness was 9.45 mm. The female obtained the shavings by scraping the inner surface of the nest with her jaws. The thread-like shavings are stored under the head of the female and then brought close to the pollen paste; here the female build the corona and then the spiral central portion by spiral movements. Scraping is not continuous. Comparative and cladistic data show that the ancestral structure of diaphragms is that of Xylocopini (uniconcave); Manuelini and Ceratinini show some derived characters: biconcave diaphragms, secondary diaphragms destructions, pregressive feeding and communal rearing of larvae-pupae; all Allodapini species do not build diaphragms. A new diaphragm types is showed by Xylocopini subgenera *Stenoxylocopa* (Neotropical) and *Biluna* (Oriental).

Key words: *Xylocopa violacea*, diaphragms characters, nesting behaviours, Southern Italy, Xylocopinae diaphragm evolution.

INTRODUZIONE

La sottofamiglia Xylocopinae (Apidae) è costituita dalle tribù Xylocopini, Manuelini, Ceratinini, Allodapini, le cui specie (tranne le parassite) nidificano in vari substrati vegetali, quali tronchi, pali, internodi di canne e bambù, steli cavi o colmi di midollo spugnoso, sia erbacei che florali; queste scavano gal-

lerie (substrati pieni) od utilizzano cavità preesistenti (substrati cavi), che verranno poi parzialmente riempite con uova, separate o meno in celle pedotrofiche (VICIDOMINI, 1996); solo le specie del genere *Proxyllocopa* Hedicke, 1938, sono passate secondariamente ad un habitus ipogeo del nido (DALY *et al.*, 1987; MINCKLEY, 1994). La tribù Xylocopini (*Xylocopa* Latreille, 1802; *Lestis* Lepeletier & Serville, 1828; *Proxyllocopa*; VICIDOMINI, 1997) in base a recenti revisioni sistematiche, pare abbia avuto un ruolo centrale nella filogenesi delle api in senso stretto (Apinae) (SAKAGAMI & MICHENER, 1987; GERLING *et al.*, 1989; ROIG-ALSINA & MICHENER, 1993; MINCKLEY, 1994); per tale motivo sono fioriti gli studi su questa tribù, particolarmente quelli comparativi etologici in virtù del loro sempre maggiore ed opportuno uso a fini sistematici (e.g.: DE QUEIROZ & WIMBERGER, 1993; MARTINS, 1996: 7, 8). Molto utile per la storia evolutiva della socialità negli Apinae, si è rivelato lo studio dei comportamenti sociali e presociali presenti negli Xylocopinae (vedi riferimenti in: VELTHUIS, 1987; HOGENDOORN & VELTHUIS, 1990; STARK, 1992; CHIAPPA, 1994; SAKAGAMI & MAETA, 1995; MAETA & SAKAGAMI, 1995). Un aspetto fortemente influenzato dalla socialità negli Xylocopinae risulta essere l'architettura generale del nido (ramificato o lineare; suddiviso o meno in celle tramite diaframmi). Il presente contributo nasce proprio dall'esigenza di una visione riepilogativa delle caratteristiche di base della nidificazione all'interno delle 4 tribù componenti gli Xylocopinae; in particolare in questo primo contributo vengono riportate le caratteristiche morfologiche e dimensionali dei diaframmi nonché le modalità comportamentali esibite nell'edificazione degli stessi da parte della femmina di *Xylocopa* (*Xylocopa*) *violacea* (L., 1758); inoltre viene eseguita una completa rassegna e comparazione con i dati disponibili in letteratura per le altre specie della stessa tribù e sottofamiglia.

MATERIALI E METODI

La località di studio è una campagna coltivata ad ortaggi e frutteto, sita nella valle dell'Agro Nocerino-Sarnese, in comune di Nocera Superiore (Campania: Italia. U.T.M.: 33TVF70. N 40° 44'; E 14° 41'. 60 m s.l.m. Estensione: 4660 m²); dal 1996 l'area di studio è stata allargata anche al territorio di Nocera Inferiore. Le canne, derivate da *Arundo donax* L., sono substrati artificiali, impiegati dai contadini del luogo per sorreggere le coltivazioni, e sono poste sempre parallelamente al suolo a 60-250 cm. Le osservazioni sono state effettuate dal 1986 al 1997, per complessive 1500 ore circa. Per l'osservazione all'interno delle canne è stato usato uno specchio metallico, arrecando il minimo disturbo alla femmina. Per le misurazioni eseguite inter-

namente si è ricorsi all'apertura della canna in laboratorio, senza arrecare danno alle uova o larve (VICIDOMINI, 1996).

Sono stati prelevati 75 nidi installati in canne (VICIDOMINI, 1996) e sono stati misurati allo stereomicroscopio, utilizzando un oculare micrometrico (in mm), 248 diaframmi separatori di celle pedotrofiche (= DS), in particolare: a) spessore della corona; b) spessore della regione centrale spiralata (tab. 1); inoltre è stato rilevato anche il verso della spirale centrale. Oltre ai dati metrici sono stati raccolti anche i dati relativi alle osservazioni sull'etologia durante l'edificazione dei DS. I diaframmi ($n = 30$) edificati al fondo del nido (= DF), avendo caratteristiche morfologiche particolari, sono stati considerati separatamente, misurando solo lo spessore totale (tab. 1). I risultati ottenuti sono probabilmente estendibili anche ai nidi in substrati pieni di *X. violacea* (pali o tronchi, vedi: VICIDOMINI, 1995).

RISULTATI

Seguendo VICIDOMINI (1996) la chiusura della cella pedotrofica mediante edificazione del DS che avviene subito dopo la deposizione dell'uovo, costituisce l'ultima delle 4 fasi in cui si divide la costruzione di una cella pedotrofica. La costruzione del DS viene eseguita con trucioli impastati con saliva e forse nettare. La femmina ottiene i trucioli raschiando la superficie interna del nido con le mandibole: una viene puntellata e l'altra viene addotta verso quella ferma, raschiando la superficie alternando la mandibola raschiatrice e quella puntellata. I segni di raschiamento arrivano fino anche a 15 mm dall'ingresso ed interessano tutta la parete interna della canna. Le antenne vengono sempre tenute di fronte alle mandibole con le punte che tastano la superficie; i trucioli filiformi così ottenuti vengono accumulati sotto il capo e poi portati in prossimità della pasta pollinica con l'aiuto delle zampe. L'attività di raschiamento non è continua, alternando fasi di intenso raschiamento (con rumori udibili dall'uomo anche a 20 m) a fasi di bassa o quasi nulla intensità con movimenti di raschiamento lievissimi, tamburellamento e strisciamento di mandibole, che producono trucioli piccolissimi e rumore lieve ma comunque udibile (durata media 4 min; tab. 2, 3). Nelle fasi di stasi totali (durata media 3 min; tab. 2, 3), le antenne vengono mosse alternativamente su e giù. Viene costruita per prima la corona e poi, accumulando altri trucioli, viene costruito il centro. In base ai movimenti della femmina osservati durante l'edificazione dei DS ed alle caratteristiche degli stessi ne risulta che il metasoma e le zampe posteriori sono le principali parti coinvolte, in accordo con GERLING *et al.* (1981, 1983) per *X. (Koptortosoma) pubescens* Spinola, 1838 e *X. (Ctenoxylocopa) sulcatipes* Maa, 1970. Infatti durante le pause la femmina

Tab. 1 - Caratteristiche dimensionali dei diaframmi in *X. violacea* (in mm).

DIAFRAMMA	MEDIA	VAR.	ST. DEV.	MIN.	MAX.	N.° CASI
DS: Corona	4,733	1,736	0,417	4,0	6,1	248
DS: Spirale	1,985	0,145	0,120	1,7	2,2	248
DF	9,450	58,115	2,411	5,0	15,0	30

spesso si dirige in fondo al nido e, col metasoma posto dinnanzi al DS da edificare, inizia a ruotare sul proprio asse maggiore (oro-aborale) compiendo una serie di movimenti a spirale, muovendo anche le zampe posteriori ed iniziando così a costruire prima la corona del DS e poi la zona centrale; molto importante potrebbe essere anche l'azione eseguita dalle mandibole e/o dalla zona esterna dei basitarsi anteriori, rendendo la superficie esterna maggiormente concava e liscia. Trascorrono in media 5 ore tra la deposizione dell'uovo ed il completamento del DS (tab. 4). Al termine dell'edificazione del DS viene osservato un particolare comportamento della femmina: la punta del

Tab. 2 - Statistica univariata sul comportamento di raschiamento della superficie interna dei nidi da parte di *X. violacea* (dati in min.).

G(1) = Skewness; G(2) = Kurtosis. (SOKAL & ROLF, 1981; MARTIN & BATESON, 1993).

ATTIVITÀ	MEDIA	VAR.	ST. DEV.	ST. ERR.	G(1)	G(2)	C.V.	MIN.-MAX	MEDIANA	CASI
Raschiamento	4,231	6,474	2,544	0,356	1,369	0,447	0,601	2-11	3,000	51
Pause	3,095	5,211	2,283	0,326	1,579	2,138	0,738	1-11	2,250	49

metasoma tasta freneticamente la superficie interna del nido anteriormente al DS edificato, in corrispondenza del punto che dovrà ospitare la pasta pollinica della nuova cella pedotrofica.

In base alle caratteristiche dimensionali, morfologiche e funzionali i diaframmi possono essere suddivisi in due tipi: DS (1 per cella); DF (1 per nido). I DS occludono totalmente la celletta pedotrofica e sono costituiti da una corona spessa e da una parte centrale molto più sottile ed a forma di spirale. In tutti i DS esaminati il lato interno è risultato sempre ruvido e monoplanare, mentre quello rivolto verso l'ingresso sempre liscio e concavo verso l'entrata, in quanto direttamente manipolato dalla femmina. In alcuni casi è stata usata

per la loro costruzione anche pasta pollinica residua. Il colore varia tra il giallo chiaro-beige (molto frequente) ed il marrone, in accordo col colore della parete interna del nido; quando è stata utilizzata anche la pasta pollinica, il DS ha assunto una colorazione marrone-rossastra. Il peso di un DS completo è di 0,1-0,3 g; la corona è spessa 4,733 mm in media; il 67,7% (168/248) dei DS presenta una corona spessa 4,4-5,0 mm; la regione centrale spiralata è spessa 1,985 mm in media (tab. 1). Il verso della spirale è visibile solo sul lato interno e ruvido del DS, non manipolato dalla femmina; per cui tale verso risulta opposto all'orientamento delle rotazioni eseguite dalla femmina durante l'edificazione del DS. In base a tale premessa il verso della spirale era orario in 111 casi su 248 DS analizzati (44,7%), mentre antiorario in 83 casi (33,5%); in 54 casi (21,8%) la spirale era irriconoscibile. Il numero di giri per DS è 2-4. Non è stato osservato alcun nido i cui DS avessero un unico verso della spirale; inoltre non è stata individuata alcuna correlazione tra verso della spirale e sesso della pupa o posizione della cella.

Il primo diaframma costruito (DF) dalla femmina ha dimensioni visibilmente maggiori rispetto ai DS, avendo uno spessore medio molto maggiore (9,45 mm, tab. 1); inoltre, proprio a causa dello spessore, il verso della spirale è irriconoscibile e non è ben distinguibile la regione centrale dalla corona; inoltre la variabilità dimensionale è molto più accentuata. I DF inoltre possono essere o delle semplici versioni ingrandite dei DS (forma identica), oppure assumere la forma di un cono con la base concava rivolta verso l'ingresso.

ANALISI COMPARATA DEI DATI BIBLIOGRAFICI

XYLOCOPINI

Dalla letteratura si evince che i DS degli Xylocopini *Lestis* e *Xylocopa* presentano i seguenti caratteri comuni: a) lato interno monoplanare e ruvido; b) lato esterno liscio e concavo; c) edificazione tramite zampe posteriori e punta del metasoma con movimenti a spirale; d) parte centrale del DS spiralata; e) celle sempre separate dai diaframmi (MALYSHEV, 1931, 1935; HURD & MOURE, 1960; GRANDI, 1962; BONELLI, 1967, 1976; SAKAGAMI & LAROCA, 1971; WATMOUGH, 1974; ANZENBERGER, 1977; JANVIER, 1977; GERLING & HERMANN, 1978; HURD, 1978; GERLING *et al.*, 1981, 1983; CAMILLO & GAROFALO, 1982; MAETA *et al.*, 1985; CAMILLO *et al.*, 1986; HOUSTON, 1992; MAETA & SAKAGAMI, 1995). WATMOUGH (1974) indica in 6-7 il numero di giri (sempre orari), della spirale nei DS edificati da alcune specie sudafricane, mentre ANZENBERGER (1977) ne segnala 5-6. La maggioranza delle specie di Xylocopini edifica DS che presentano le due

Tab. 3 - Attività di raschiamento e pause divise per gruppi di min in *X. violacea*.

RASCHIAMENTO			PAUSE		
GRUPPI DI MINUTI	N°	%	GRUPPI DI MINUTI	N°	%
0,00 - 2,30	8	15,7	0,00 - 1,30	10	20,4
2,31 - 4,30	30	58,8	1,31 - 3,00	24	49,0
4,31 - 6,30	3	5,9	3,01 - 4,30	6	12,2
6,31 - 8,30	5	9,8	4,31 - 6,00	4	8,2
8,31 - 10,30	4	7,8	6,01 - 9,00	4	8,2
10,31 - 12,30	1	2,0	9,01 - 12,00	1	2,0

parti dimensionalmente ben differenziabili: la corona, più spessa, ed il centro, più sottile, con un rapporto tra gli spessori delle due parti (corona/centro) che può essere più che triplo (e.g.: *X. ciliata* Burmeister, 1876, in tab. 5). Invece in una serie di specie appartenenti ai subgeneri *Stenoxylocopa* (Neotropicale) e *Biluna* (Orientale), specializzate a nidificare negli internodi (morti o vivi) di bambù, edificano DS sottilissimi ed uniformi (e.g.: *X. artifex*

Tab. 4 - Tempo di costruzione dei diaframmi in *X. violacea* (66 casi).

ORE COSTRUZIONE	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	media = 5
N. DIAFRAMMI	19	10	10	6	14	7	totale = 66

Smith, 1874 e *X. tranquebarorum* Swederus, 1787, in tab. 5) nei quali non è riconoscibile la corona dal centro (HURD & MOURE, 1960; HURD, 1978). Le specie del subgenere *Biluna* sono caratterizzate da un'altra particolarità: prelevano trucioli solo da uno o due siti precisi dalla superficie interna del nido, mentre in tutte le altre specie di Xylocopini studiate, i trucioli vengono prelevati dall'intera superficie interna (o quasi).

I nidi ipogei delle specie di *Proxylocopa* sono di tipo lineare (RADCHENKO, 1996) e le pareti interne sono lisce e vengono rese tali mediante la piattaforma pigidiale che in questi Xylocopini è stretta e spiniforme, mentre in *Xylocopa*, *Lestis* e negli Allodapini la piattaforma pigidiale è assente (RADCHENKO & PESENKO, 1996). I nidi di *Proxylocopa* sono suddivisi in celle ed inoltre sono rivestiti internamente con secreti idrofobici (KRONEMBERG & HEFETZ, 1984), fenomeno osservato anche in alcune specie di *Xylocopa* (e.g.: GERLING *et al.*, 1989; VICIDOMINI, 1996).

In nessuno studio è stata riportata la distruzione secondaria dei DS ad opera della femmina fondatrice ed il contatto della fondatrice stessa con le proprie larve e pupe in una qualsiasi specie di Xylocopini (MICHENER, 1990; MAETA & SAKAGAMI, 1995).

MANUELINI

In DALY *et al.* (1987) vengono riportati gli unici due studi eseguiti sulle tre specie note di tale tribù. Anche queste specie raschiano la superficie interna del nido per ottenere trucioli coi quali edificare i DS che hanno ambedue le facce concave. CHIAPPA (1994) afferma che *Manuelia gayi* (Spinola, 1851) e *M. postica* (Spinola, 1851) edificano sempre DS, molto simili a quelli dei Ceratinini; in *M. gayatina* (Spinola, 1851), invece, i DS sono assenti.

Tab. 5 - Caratteristiche dimensionali dei diaframmi separatori delle celle negli Xylocopini; dati in mm.

* Spessore calcolato dalla fotografia riportata in scala.

SPECIE	SPESORE CORONA	SPESORE CENTRO	RIFERIMENTI
<i>Lestis bombylans</i>	4,0-5,0	-	HOUSTON, 1992*
<i>Xylocopa (Biluna) tranquebarorum</i>	0,60	0,33	MAETA <i>et al.</i> , 1985
<i>Xylocopa (Copoxylla) iris</i>	2,808	1,436	VICIDOMINI, osserv. pers.
<i>Xylocopa (Megaxylocopa) frontalis</i>	4,5-6,0	2,0-3,0	SAKAGAMI & LAROCA, 1971
<i>Xylocopa (Nanoxylocopa) ciliata</i>	3,0-5,0	1,5-3,5	SAKAGAMI & LAROCA, 1971
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) augusti</i>	4,0-5,0	2,0	SAKAGAMI & LAROCA, 1971
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) hirsutissima</i>	3,0-3,5	1,5-2,0	SAKAGAMI & LAROCA, 1971
<i>Xylocopa (Stenoxycopa) artifex</i>	1,0-1,5	0,8-1,0	SAKAGAMI & LAROCA, 1971
<i>Xylocopa (Xylocopoides) virginica</i>	4,0	1,0	GERLING & HERMANN, 1978

CERATININI

In SAKAGAMI & LAROCA (1971: tab. 6) viene riportata una serie di specie per le quali sono note le caratteristiche dei diaframmi. Il lato esterno è liscio in 8 specie su 10 ed è concavo in 17 su 18. Il lato interno è ruvido in 8 specie su 9; in 16 specie esaminate, il lato interno è concavo in 10, monoplanare in 3 e variabile (tra le due forme) in 3 specie. In MAETA e SAKAGAMI (1995) viene affermato che: a) i nidi non vengono rivestiti con alcuna secrezione; b) la costruzione dei DS avviene tramite la rotazione e la pressione esercitata dalla punta del metasoma e dalle zampe posteriori; c) la durata della costruzione è 2-3 h; d) il lato esterno è concavo e liscio; e) il lato interno è concavo e ruvi-

do. In SAKAGAMI e LAROCA (1971), MICHENER (1990) e MAETA e SAKAGAMI (1995) viene affermato che in alcune specie è comune osservare l'assenza dei DS dovuta alla loro distruzione secondaria; in alcune specie i DS vengono poi riedificati poco prima dell'emersione delle immagini (CHOE & CRESPI, 1997); ciò determina il progressivo approvvigionamento trofico delle larve, l'eliminazione delle feci e l'allevamento in comunità di larve e pupe; tali caratteristiche possono essere presenti contemporaneamente o meno a seconda delle specie.

ALLODAPINI

In MICHENER (1971, 1990) e CHOE e CRESPI (1997) viene affermato che tutte le specie di tale tribù mostrano i seguenti caratteri: assenza totale di diaframmi, i quali non vengono affatto edificati; allevamento di larve e pupe in comunità; assenza di rivestimenti interni dei nidi; progressivo approvvigionamento delle larve. Inoltre nella maggior parte delle specie sono state osservate riallocazione della progenie all'interno del nido (cambiamenti di posizione) e progressiva pulizia del nido ed eliminazione delle feci prodotte dalle larve (CHOE & CRESPI, 1997).

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Le caratteristiche dei DS di *X. violacea* sono praticamente sovrapponibili a quelle di tutti gli Xylocopini (tab. 5) se si fa eccezione per le specie dei subgeneri *Stenoxycopa* e *Biluna*. In questo studio sono stati considerati alcuni aspetti del tutto originali; il primo è l'indagine quantitativa sul verso della spirale dei DS. È stato mostrato che sono presenti ambedue i versi, orario ed antiorario, con lievi differenze nella frequenza, quasi certamente casuali; per cui si può affermare che il comportamento di edificazione del centro di un DS non presenta un verso di rotazione specifico in *X. violacea*; ciò però è in disaccordo con quanto affermato da WATMOUGH (1974) per le specie sudafricane di *Xylocopa* indagate (spirale sempre oraria). Ad un esame più approfondito, facendo uso del microscopio e sezionando il diaframma stesso, in una buona parte dei diaframmi in cui non è stato possibile rintracciare il verso della spiralizzazione (~ 80% dei 54 DS), è stata osservata una tenue spirale il cui verso non era definibile; ciò era dovuto alla grossolanità dei trucioli impiegati. Nei rimanenti pochi DS, invece, l'analisi aggiuntiva non ha comunque permesso l'individuazione di alcuna spirale o disegno sulla superficie interna nonchè all'interno stesso del DS, cosa che fa supporre l'esistenza di un secondo metodo (raro) alternativo a quello delle rotazioni metasomali, impiegato nella costruzione dei DS; questa ipotesi comunque, necessita di

studi più accurati. Un secondo punto in disaccordo con quanto riportato per le specie congeneri sudafricane riguarda il numero di giri della spirale che in *X. violacea* è inferiore di ben 3 giri rispetto a quanto affermato da WATMOUGH (1974) e ANZENBERGER (1977). I DS hanno molteplici funzioni: tener separate le celle evitando competizioni tra le larve per la pasta pollinica; attenuazione dell'evaporazione; limitazione all'ingresso di predatori, parassiti, patogeni e saprofiti. I DF invece hanno evidentemente la sola funzione di rinforzare il setto divisorio, sottile, dell'internodo che costituisce il fondo del nido in una canna; infatti è stato osservato che quando il setto dell'internodo era particolarmente sottile o lievemente lesionato/forato, il DF era molto spesso. La distinzione morfo-funzionale tra DS e DF non è stata riportata in nessun precedente studio nell'ambito degli Xylocopinae principalmente per due cause: *a*) particolare sottovalutato e non riportato dagli autori; *b*) effettiva assenza dei DF; poichè i DF sono stati recentemente osservati anche in una serie di nidi di *X. (Coproxylo) iris* (Christ, 1791) (6,0 mm: VICIDOMINI, dati non pubblicati; vedi anche tab. 5) l'ipotesi "a" appare la più plausibile. Per quanto riguarda il rivestimento interno del nido in *X. violacea*, le osservazioni eseguite sono fortemente a favore di tale ipotesi in quanto i nidi ultimati presentano un rivestimento interno ceroso, assente nelle canne non utilizzate come sito-nido (VICIDOMINI, 1996); inoltre i movimenti del metasoma dopo il completamento del diaframma sono simili a quelli eseguiti dalle specie con nidi ipogei di Apidae durante il rivestimento dei nidi stessi (RADCHENKO, 1996; RADCHENKO & PESENKO, 1996).

Tra gli Xylocopini i subgeneri *Stenoxylocopa* e *Biluna* mostrano alcune novità come, DS estremamente sottili, uniformità morfo-dimensionale dei DS (virtuale assenza di corona) e, solo per *Biluna*, trucioli ottenuti da 1-2 punti precisi all'interno del nido. Tutti questi caratteri sono certamente derivati (apomorfie) e sono dovuti al tipo particolare di substrato scelto per l'istallazione del nido (bambù); infatti il passaggio da substrati legnosi pieni a substrati cavi ha comportato una serie di neoacquisizioni quali le caratteristiche dei DS e la morfologia delle mandibole (HURD & MOURE, 1960; HURD, 1978; MAETA *et al.*, 1985), avvalorando l'ipotesi che il cambiamento evolutivo di substrato per la nidificazione ha avuto un ruolo non trascurabile nella speciazione in questa tribù (HURD & MOURE, 1963). Sarebbe interessante poter disporre di dati sui DS delle specie appartenenti ad un terzo subgenere, *Xylocospila* (Neotropicale) le cui specie nidificano negli internodi di bambù, in modo tale da individuare le eventuali analogie derivanti da pressioni selettive similari. Discorso a parte meritano le specie di *Proxylocopa* le quali hanno secondariamente abbandonato i substrati vegetali per la nidificazione,

riassumendo quello ipogeo; nel fare ciò è stata conservata la capacità di rivestire internamente il nido con sostanze idrorepellenti (KRONENBERG & HEFETZ, 1984) e di rendere lisce le pareti interne tramite il piatto pigidiale (RADCHENKO, 1996; RADCHENKO & PESENKO, 1996), caratteristiche presenti largamente negli Anthophorinae; inoltre in comune con gli altri Xylocopini è la suddivisione in celle del nido tramite DS; purtroppo però le conoscenze sui diaframmi sono praticamente ancora nulle.

In base alla comparazione eseguita tra le 4 tribù degli Xylocopinae, è possibile ipotizzare l'evoluzione dello stato dei caratteri dei diaframmi in quanto è oggi disponibile una versione sufficientemente matura della filogenesi degli Apidae (DALY *et al.*, 1987; ROIG-ALSINA & MICHENER, 1993), parametro fondamentale per ricostruire la storia evolutiva di uno stato di carattere (MARTINS, 1996). In base al cladogramma riportato da ROIG-ALSINA e MICHENER (1993) si ha la seguente sistemazione, usando la notazione cladistica: {Xylocopini+[Manuelini+(Ceratinini+Allodapini)]}. Per tale motivo lo stato dei caratteri dei diaframmi degli Xylocopini deve essere considerato quello ancestrale. Quindi i diaframmi monoconcavi degli Xylocopini (faccia interna monoplanare; faccia esterna concava) sono divenuti biconcavi (facce interna ed esterna concave) quando i Manuelini si sono originati dal gruppo ancestrale degli Xylocopini; inoltre nei Manuelini si devono essere originati evolutivamente i caratteri che poi si presenteranno in numerose specie di Ceratinini (inducibili anche artificialmente in alcune specie solitarie: SAKAGAMI & MAETA, 1995; MAETA & SAKAGAMI, 1995) e si fissarono negli Allodapini, il sister taxon dei Ceratinini (MICHENER, 1971, 1990; CHOE & CRESPI, 1997), ovvero:

a) distruzione secondaria dei DS ed allevamento in comunità di larve e pupe (*e.g.* *M. gayatina*, in CHIAPPA, 1994);

b) assenza di rivestimento interno del nido. I Ceratinini quindi oltre alle due caratteristiche precedenti, hanno conservato la struttura biconcava dei diaframmi dai Manuelini. A partire evidentemente da tale gruppo, si sono originati gli Allodapini nei quali si è fissata l'assoluta mancanza di diaframmi e gli spiccati costumi sociali. Non è da escludere che l'assenza di rivestimento interno dei nidi si sia originata proprio nel genere *Xylocopa* in quanto tale carattere non è stato riscontrato in tutte le specie.

Comparazioni di questo tipo sono auspicabili anche per altri aspetti della socio-ecologia degli Xylocopinae (*e.g.*: trofallassi; parassitismo intraspecifico; difesa del nido; livelli e tipi di socialità; architettura generale e substrato scelto per il nido); bisogna però estendere le scarsissime e frammentarie conoscenze sulla biologia della nidificazione dei Manuelini, gruppo cruciale nel passaggio tra Xylocopini e Ceratinini+Allodapini.

RIASSUNTO

I propositi di questo contributo sono: delineare le caratteristiche dimensionali dei diaframmi dei nidi di *Xylocopa violacea*, il comportamento di costruzione e una riepilogazione comparativa di tali argomenti per le altre specie della stessa sottofamiglia. *X. violacea* edifica i diaframmi con movimenti spiralati dell'apice del metasoma aiutato dalle zampe posteriori miscelando trucioli con saliva. Sono stati individuati due tipi di diaframmi: diaframmi di fondo nido (1 per nido); diaframmi separatori delle celle pedotrofiche (1 per cella). I secondi consistono di una spessa corona (4,733 mm) e di una sottile porzione centrale spiralata (1,985 mm). Il lato interno del diaframma è sempre ruvido e piatto, mentre il lato esterno sempre liscio e concavo; il suo peso è di 0,1-0,3 g. Il verso della spirale centrale (2-4 giri per diaframma) è oraria in 111 casi (44,7%), ed antioraria in 83 casi (33,5%); in 54 casi (21,8%) la direzione non è stata riconoscibile. Nei diaframmi di fondo nido non è stato riconosciuto alcun verso della spirale ed inoltre raramente è stato possibile distinguere tra parte centrale e corona; lo spessore medio è di 9,45 mm. La femmina ottiene i trucioli raschiando con le mandibole la superficie interna del nido, vengono accumulati sotto il capo e portati fino alla pasta pollinica; qui essa costruisce prima la corona e poi il centro con movimenti a spirale. Il raschiamento è discontinuo. Dati cladistici e comparativi mostrano che la condizione ancestrale è presente negli Xylocopini (uniconcavo); Manuelini e Ceratinini invece mostrano una serie di caratteri derivati: diaframmi biconcavi, secondaria distruzione dei diaframmi, progressivo approviggionamento ed allevamento in comune di larve e pupe; gli Alloedapini invece non costruiscono diaframmi. Un nuovo tipo di diaframma è presente nei subgeneri di Xylocopini *Stenoxylocopa* (Neotropicale) e *Biluna* (Orientale).

Parole chiave: *Xylocopa violacea*, caratteri dei diaframmi, comportamenti di nidificazione, Sud Italia, evoluzione dei diaframmi degli Xylocopinae.

BIBLIOGRAFIA

- ANZENBERGER G., 1977 - Ethological study of african carpenter bees of the genus *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Z. Tierpsychol.*, 44: 337-374.
- BONELLI B., 1967 - Osservazioni biologiche sugli Imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme (XXIV). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Stu. Bologna*, 28: 253-263.
- BONELLI B., 1976 - Osservazioni eco-etologiche sugli Imenotteri Aculeati dell'Etiopia (VII). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Stu. Bologna*, 33: 1-31.
- CAMILLO E., GAROFALO C.A., 1982 - On the bionomics of *Xylocopa frontalis* (Olivier) and *Xylocopa griseascens* (Lepelletier) in Southern Brasil. I - nest construction and biological cycle. *Rev. Bras. Biol.*, 42(3): 571-582.
- CAMILLO E., GAROFALO C.A., MUCILO G., 1986 - On the bionomics of *Xylocopa suspecta* (Moure) in Southern Brasil: nest construction and biological cycle. *Rev. Bras. Biol.*, 46(2): 383-393.
- CHIAPPA E.T., 1994 - Comportamiento precursores de vida social en Apoidea (Hymenoptera). *Rev. Chilena Entomol.*, 21: 165-170.
- CHOE J.C., CRESPI B.J., 1997 - The evolution of social behaviour in Insects and Arachnids. *Cambridge University Press*, Cambridge, U.K: 541 pp.
- DALY H.W., MICHENER C.D., MOURE J.S., SAKAGAMI S.F., 1987 - The relictual bee genus *Manuelia* and its relation to other Xylocopinae (Hymenoptera: Apoidea). *Pan-Pacific Entomol.*, 63(2): 102-124.

- DE QUEIROZ A., WINBERGER P.H., 1993 - The usefulness of behaviour for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioural and morphological characters. *Evolution*, 47: 46-60.
- GERLING D., HERMANN H.R., 1978 - Biology and mating behavior of *Xylocopa virginica* L. (Hymenoptera: Anthophoridae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3: 99-111.
- GERLING D., HURD P.D., HEFETZ A., 1981 - In-nest behavior of the carpenter bee, *Xylocopa pubescens* Spinola (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 54(2): 209-218.
- GERLING D., HURD P.D., HEFETZ A., 1983 - Comparative behavioral biology of two middle east species of carpenter bees (*Xylocopa* Latreille) (Hymenoptera: Apoidea). *Smith. Contr. Zool.*, 369: 1-28.
- GERLING D., VELTHUIS H.H.W., HEFETZ A., 1989 - Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*. *Ann. Rev. Entomol.*, 34: 163-190.
- GRANDI G., 1962 - Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati (XXXI). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Stu. Bologna*, 26: 69-88.
- HOGENDOORN K., VELTHUIS H.H.W., 1995 - The role of young guards in *Xylocopa pubescens*. *Ins. Soc.*, 42(4): 427-448.
- HOUSTON T.F., 1992 - Biological observation of the Australian green carpenter bee, genus *Lestis* (Hymenoptera: Anthophoridae: Xylocopini). *Rec. West. Austr. Mus.*, 15(4): 785-798.
- HURD P.D., 1978 - Bamboo-nesting carpenter bee (genus *Xylocopa* Latreille) of the subgenus *Stenoxycopa* Hurd & Moure (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 51(4): 746-764.
- HURD P.D., MOURE J.S., 1960 - A new world Subgenus of bamboo-nesting carpenter bees belonging to the Genus *Xylocopa* Latreille (Hymenoptera: Apoidea). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 53: 809-821.
- HURD P.D., MOURE J.S., 1963 - A classification of the large carpenter bees (Xylocopini) (Hym.: Apoidea). *Univ. Calif. Publ. Entomol.*, 29: 1-365.
- JANVIER H., 1977 - Comportamiento de *Xylocopa violacea* Linneo, 1758. (Hymenoptera). *Graellsia*, 32: 193-213.
- KRONENBERG S., HEFETZ A., 1984 - Comparative analysis of Dufour's gland secretion of two carpenter bees (Xylocopinae: Anthophoridae) with different nesting habits. *Comp. Biochem. Physiol.*, 79B: 421-425.
- MAETA Y., SAKAGAMI S.F., 1995 - Oophagy and egg replacement in artificially induced colonies of a basically solitary bee, *Ceratina* (*Ceratinidia*) *okinawana* (Hymenoptera: Anthophoridae, Xylocopinae), with a comparison of social behavior among *Ceratina*, *Xylocopa* and the Halictine bees. *Jap. J. Entomol.*, 63(2): 347-375.
- MAETA Y., SAKAGAMI S.F., SHIOKAWA M., 1985 - Observation on nest aggregation of the Taiwanese bamboo carpenter bee *Xylocopa* (*Biluna*) *tranquebarorum tranquebarorum* (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kansas entomol. Soc.*, 58: 36-41.
- MALYSHEV S.J., 1931 - Lebensgeschichte der Holzbienen, *Xylocopa* Latr. (Apoidea). *Z. Morphol. Okol. Tiere*, 23: 754-809.
- MALYSHEV S.J., 1935 - The nesting habits of solitary bees. A comparative study. *Eos*, 11: 201-309.
- MARTIN P., BATESON P., 1993 - Measuring Behaviour. VI Edition. *Cambridge University Press*, Cambridge, U.K.: 222 pp.
- MARTINS E.P., 1996 - Phylogenies and the comparative methods in animal behavior. *Oxford University Press*, New York, U.S.A.: 415 pp.

- MICHENER C.D., 1971 - Biology of african Allodapine bees (Hymenoptera: Xylocopinae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 145(3): 219-301.
- MICHENER C.D., 1990 - Caste in Xylocopine bees: 123-146. In: Engels W., (Ed) - Social insects. An Evolutionary approach to castes and reproduction. *Springer-Verlag*, Berlin. 265 pp.
- MINCKLEY R.L., 1994 - Comparative morphology of the mesosomal gland in male large carpenter bees (Apidae: Xylocopini). *Biol. J. Linn. Soc.*, 53: 291-308.
- RADCHENKO V.G., 1996 - Evolution of nest building in bees (Hymenoptera, Apoidea). *Entomol. Rev.*, 75(6): 20-32.
- RADCHENKO V.G., PESENKO Yu.A., 1996 - "Protobee" and its nests: a new hypothesis concerning the early evolution of Apoidea (Hymenoptera). *Entomol. Rev.*, 75(2): 140-162.
- ROIG-ALSINA A., MICHENER C.D., 1993 - Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 55: 124-162.
- SAKAGAMI S.F., LAROCA S., 1971 - Observation on the bionomics of some neotropical Xylocopinae bees, with comparative and biofaunistic notes. (Hymenoptera, Anthophoridae). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI Zool.*, 18: 57-127.
- SAKAGAMI S.F., MAETA Y., 1995 - Task allocation in artificially induced colonies of a basically solitary bee *Ceratina (Ceratinidia) okinawana*, with a comparison of sociality between *Ceratina* and *Xylocopa* (Hymenoptera: Anthophoridae: Xylocopinae). *Jap. J. Entomol.*, 63(1): 115-150.
- SAKAGAMI S.F., MICHENER C.D., 1987 - Tribes of Xylocopinae and origin of the Apidae (Hymenoptera: Apoidea). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 80: 439-450.
- SOKAL R.R., ROLF F.J., 1981 - Biometry. II Ed.. *W. H. Freeman & Co*: 859 pp.
- STARK R.E., 1992 - Cooperative nesting in the multivoltine large carpenter bee *Xylocopa sulcatipes* Maa (Apoidea: Anthophoridae): do helpers gain or lose to solitary females?. *Ethology*, 91: 301-310.
- VELTHUIS H.H.W., 1987 - The evolution of sociality: ultimate and proximate factors leading to primitive social behavior in carpenter bees. *Experientia, Suppl.*, 54: 405-430.
- VICIDOMINI S., 1995 - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (L., 1758) (Hymenoptera: Apidae): nest morphology. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Milano*, 136(2): 95-108.
- VICIDOMINI S., 1996 - Biology of *Xylocopa (Xylocopa) violacea* (L., 1758) (Hymenoptera: Apidae): in-nest ethology. *Ital. J. Zool.*, 63(3): 237-242.
- VICIDOMINI S., 1997 - World bibliography on Xylocopini tribe (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Apidae: Xylocopinae): *Xylocopa* Latreille, 1802; *Lestis* Lepeletier & Serville, 1828; *Proxylocopa* Hedicke, 1938. *La Nuova Legatoria*, Cava De' Tirreni (SA): 141 pp.
- WATMOUGH R.H., 1974 - Biology and behavior of carpenter bees in southern Africa. *J. Entomol. Soc. South Afr.*, 37: 261-281.