

Su alcuni aspetti della biologia di *Belonogaster*
(Hymenoptera, Vespidae).

Belonogaster è un genere della Famiglia Vespidae (s. fam. Polistinae, tribù Polybiini) largamente diffuso in Africa (con 21 specie) da una latitudine di poco più meridionale del Tropico del Cancro fino all'estremo sud del continente. È presente con 9 specie in Madagascar e con 2 nell'area sud-occidentale della Penisola arabica. Una specie, *B. indicus* (de Sauss.) viene segnalata sia in Africa Centrale che nell'area occidentale del subcontinente indiano.

Il genere è ben noto agli studiosi degli Insetti sociali per due motivi almeno:

1) Roubaud (1916), in una celebre memoria, precisò soprattutto sulla base delle proprie osservazioni su *B. junceus* (Fab.) il concetto di « ecotrofiosi », divenuta poi la « trofallassi » di W. M. Wheeler (1926) e degli AA. successivi. A tale fenomeno di scambi nutritivi fra prole immatura e adulti o fra adulti, con la implicita trasmissione interindividuale di stimoli sociali, si attribuisce — come è noto — da molto tempo « a key role in the social organization of most species of social insects » (cfr. Wilson, 1972: p. 281).

2) Quasi universalmente (cfr., per la letteratura, Pardi e Marino Piccioli, 1970: p. 236) si afferma che il genere è privo di casta operaia differenziata, benchè il Roubaud, alla cui autorità si fa ognora riferimento, non ne fosse poi così certo [« La caste des ouvrières ne semble point encore différenciée » (1)].

Perciò *B.* viene anche recentemente considerato come una forma ad organizzazione sociale primitiva, una « direkte Vorstufe zum Staatenlebens », secondo l'espressione di Schmidt (1974: p. 823). Wilson (1972) qualifica il genere — secondo la nomenclatura di Michener (1969) — sia come *quasi-sociale* (p. 179), sia come rappresentante dello « stadio subsociale II » (Wilson, 1972: p. 24, figg. 3 - 19) intendendo con ciò una società in cui generazione materna e filiale cooperano nella costruzione del nido e nella nutrizione della

(1) Il corsivo è mio.

prole, « but there is no *permanent* division into worker and egg laying castes ». Tali giudizi contrastano, in una certa misura, con la notazione di Bequaert (1918: p. 233), secondo il quale le specie di *B.* non hanno sicuramente caratteristiche morfologicamente primitive ma piuttosto secondariamente semplificate (« certainly the morphology of these wasps is not primitive but reveals many degenerate characters »). Il Bequaert si spingeva fino a prospettare l'eventualità che la presunta assenza di casta operaia fosse un carattere di « degenerazione », quindi secondariamente acquisita. L'unico A. ad esprimere dubbi sulla completa assenza di una differenziazione castale è stato il Richards (in Richards and Richards, 1951: Appendix, p. 159; Richards, 1969).

In questi ultimi anni, durante alcune spedizioni in Somalia e in Kenia, organizzate dal Centro di Studio per la Faunistica ed Ecologia Tropicali da me diretto, ho ripreso — con la valida collaborazione di M. T. Marino Piccioli, per le osservazioni in Italia — lo studio biologico di *B.*, soprattutto su *B. griseus* (Fab.), una specie molto comune in Somalia. Numerosi nidi popolati o disabitati sono stati raccolti e, per qualche tempo, è stato possibile anche lo studio di colonie in allevamento a Firenze. Due lavori rispettivamente dedicati alla descrizione dei comportamenti ed alla incipiente differenziazione castale sono stati pubblicati (Marino Piccioli e Pardi, 1970; Pardi e Marino Piccioli, 1970): un terzo sull'architettura dei nidi è in corso di stampa (Marino Piccioli e Pardi).

Nel presente lavoro, dedicato alla venerata memoria di Guido Grandi che mi è stato Maestro nello studio degli Imenotteri sociali, intendo riassumere brevemente, precisare e discutere alcuni aspetti delle più recenti conoscenze sulla biologia ed etologia di questa importante forma sociale, anticipando alcuni dati tuttavia inediti che saranno compiutamente trattati in pubblicazioni successive.

I. - DI ALCUNI COMPORAMENTI.

Marino Piccioli e Pardi (1970) hanno dato un saggio dell'etogramma di *B. griseus* nell'intento di porre le basi per una comparazione più estesa. Fra i comportamenti descritti ritengo opportuno soffermarmi qui, con alcune precisazioni, su:

- la giravolta attorno al peduncolo;
- la estrazione della peritrofica;
- i comportamenti di dominazione-subordinazione;
- il comportamento dei maschi;

1. - La giravolta sul peduncolo del nido.

In *B. griseus* è molto evidente (Fig. I) e si estende, con la battitura e lo stru-

sciamento della faccia ventrale dell'addome a tutto il peduncolo (ed alla prima parte dell'area demolita in un nido maturo, v. al paragrafo II). La manovra viene più spesso effettuata dalle femmine ovificanti ma non esclusivamente da esse e, sembra, soprattutto nel periodo di più intensa ovideposizione: non è stata osservata nelle ♀♀ fecondate giovani e in quelle vecchie con grande regressione ovarica (Marino Piccioli e Pardi, 1970: p. 204). Noi l'abbiamo semplicemente interpretata come manovra di distribuzione di una qualche sostanza odorosa, senza specificarne ulteriormente la funzione.

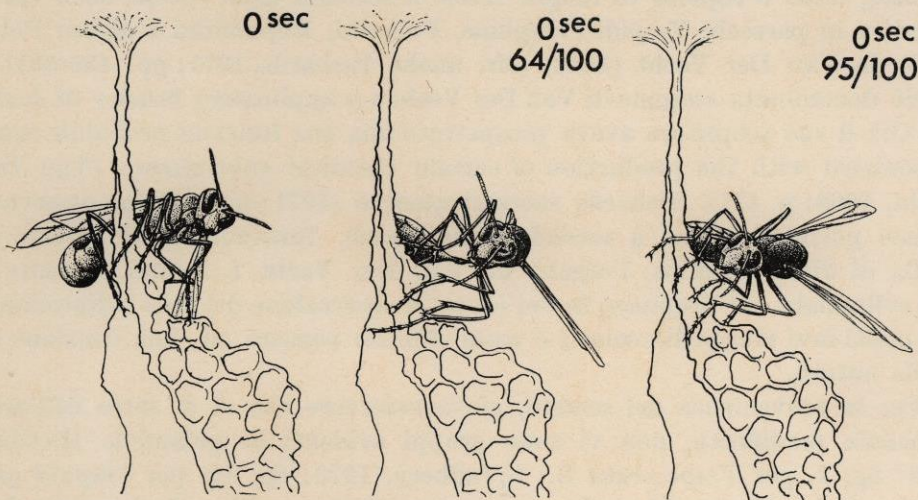


FIG. I.

Belonogaster griseus Fab.: tre momenti della « giravolta » sul peduncolo (da una sequenza cinematografica, da Marino Piccioli e Pardi, 1970).

Contemporaneamente e indipendentemente da noi Jeanne (1970) ha descritto un comportamento pressochè identico in *Mischocyttarus drewseni* (de Sauss.) apportando prove sperimentali convincenti che la sostanza sparsa sul peduncolo ha un effetto repellente sulle Formiche e costituisce quindi un efficiente sbarramento chimico lungo l'unica via d'accesso al favo.

Il reperto è stato poi esteso da Hermann and Dirks (1974) e da Jeanne (1975) a varie specie di *Polistes* nord-americani. Turilazzi e Ugolini [in corso di stampa] descrivono il comportamento per tre specie europee (*P. nymphe* Christ., *P. foederatus* (Kohl) e *P. gallicus* (L.)) e rilevano come sia particolarmente accentuato nelle prime due specie, monoginiche e pertanto, maggiormente esposte, durante la fase solitaria, al pericolo di un attacco al nido in assenza della unica femmina fondatrice. Il comportamento può essere indotto con accentuata frequenza deponendo una gocciolina di acido formico o acetico in vicinanza del nido, e viene significativamente eseguito anche su un bastoncino od altro corpo che sia posto in modo da consentire un passaggio fra il favo e il substrato. Formiche del genere *Lasius* e *Pheidole*

arretrano vivacemente quando vengono a contatto con il peduncolo di nidi abitati, mentre attraversano senza difficoltà il peduncolo di nidi abbandonati da tempo. Anche in questo caso, dunque, il significato di difesa chimica appare ben fondato: il comportamento risulta dunque comune ad almeno tre generi di tre continenti con nido monostelocittario e gimnodomo.

Avrà anche in *B.* la stessa funzione che ha in *Mischocyttarus* e *Polistes*? È assai probabile, ma ne manca tuttora la prova.

Di dove proviene la sostanza distribuita con la giravolta? L'attenzione di Jeanne si è subito rivolta ad una speciale area basale dell'ultimo sternite gastrale, nudo o coperto di lunghe setole a seconda della specie, che è stata descritta in parecchi Vespidi (Vespinae, Polistini, Ropalidiini e alcuni Polybiini) da Van Der Vecht (1968) (cfr. anche Richards, 1971: pp. 499-501) e perciò denominata «organo di Van Der Vecht» («applicatory brush» di Jeanne). Già il suo scopritore aveva prospettato una sua funzione probabile come «associated with the production of certain chemical substances» (Van Der Vecht, 1968: p. 411). Richards successivamente (1971: p. 487) ha osservato ch'esso potrebbe avere, a seconda delle specie, funzioni anche diverse di quella di difesa chimica: l'organo di Van Der Vecht è infatti presente e ben sviluppato nei Vespinae, in cui (data la costruzione del nido caliptodomo con molti favi pluripedunculati) è assai difficile pensare ad una funzione di quella natura.

Per la provenienza del secreto, giova osservare che al di sotto dell'area cuticolare modificata, non vi sono gruppi evidenti di ghiandole [Bordas, 1908: fig. 1, per *Vespa crabo* L.; Spradbery, 1973: fig. 10, per *Vespula germanica* (Fab.); Marino Piccioli, com. pers., per *Polistes gallicus* (L.)], mentre due gruppi di ghiandole unicellulari assai cospicui sono stati descritti da Bordas per primo (1908) ai due lati dell'area dell'organo in questione, cioè in corrispondenza degli angoli anteriori dell'ultimo sternite gastrale. Con struttura istologica identica una striscia di ghiandole unicellulari subcuticolari si trova anche lungo l'intero margine anteriore del penultimo sternite.

È evidente che il secreto distribuito con la «spazzola» di Van Der Vecht proviene da tali ghiandole, almeno dai due gruppi ghiandolari dell'ultimo sternite (cfr. Richards, 1971; Hermann and Dirks, 1974; Spradbery, 1973) ⁽¹⁾. Rimane tuttavia da stabilire se anche il secreto delle ghiandole del penultimo sternite ha lo stesso destino e funzione.

Per quanto riguarda specificamente *B.* e il rapporto fra giravolta ed organo di Bordas-Van Der Vecht ⁽¹⁾, la situazione è complicata dal fatto che, in questo genere, le ghiandole di Bordas sono poco sviluppate (Marino Piccioli, com. pers.) e che la stessa area cuticolare modificata è presente «in reduced form» (cfr. Richards, 1971: p. 489).

⁽¹⁾ Mi sembra improprio il nome di «ghiandole di Van Der Vecht» proposto da Spradbery (1973: p. 35), poichè le ghiandole sono state descritte molte bene da Bordas. Il complesso «ghiandole + spazzola» dovrebbe essere denominato «organo di Bordas - Van Der Vecht».

2. - La estrazione della peritrofica.

In *B.* è stata descritta da Marino Piccioli (1968): allorchè le larve si avvicinano alla ninfosi, gli adulti praticano un foro nel fondo della cella (comportamento, questo, già descritto dal Du Buysson nel 1909), afferrano con le mandibole il sacco peritrofico sporgente emesso dalla larva, lo estraggono e lo portano fuori del nido. Il comportamento esiste anche in *Ropalidia*, dove è stato descritto da Van Der Vecht (1962: p. 7: « I remember well having seen wasps gnawing at the bottom of some cells which had been closed shortly before, and others carrying the cylindrical faecal pellets ... which seem to be enclosed in a membrane »). Secondo lo stesso A. il foro nel fondo della cella viene richiuso dalle stesse vespe con una membrana che appare come saliva dissecata: questa interpretazione è riferita anche da Evans e West Eberhard (1973: p. 188). In *B.* non è certamente così, poichè l'apertura viene richiusa anche in assenza di adulti: è la larva che, girandosi nella cella di 180°, come accade anche in altri Vespidi, fila un bozzolo completo (Marino Piccioli, com. pers.) e perciò viene a tappare l'apertura.

3. - La dominazione e la gerarchia.

In *B. griseus* (Fab.) esistono caratteristici comportamenti aggressivi e di dominazione e relative reazioni di sottomissione, per cui si instaura una gerarchia fondamentalmente lineare (Marino Piccioli e Pardi, 1970). Il fenomeno, come è noto, è ampiamente (anche se non universalmente) diffuso nei Vespidi sociali, dagli Stenogastrinae ai Polistini, in cui fu da me segnalato per la prima volta per *P. gallicus* (Pardi, 1942), dai Polybiini ai Vespini (seppur, fra quest'ultimi, con particolari aspetti). Per una sintesi della letteratura al riguardo si veda Pardi (1972) e Wilson (1972). Assai recentemente esso è stato dimostrato con evidenza da Jeanne (1972) per il Polybiino neotropicale *Mischocyttarus drewseni* (de Sauss.), con uno studio molto dettagliato. In *Mischocyttarus*, « dominance encounters between females resemble those described in *Polistes* in that there exist a linear hierarchy, at the top of which is the egg laying queen: the hierarchy results in a trophic advantage to higher-ranking females » (Jeanne, 1972: p. 64). Non è accertata — in questa forma — la oofagia differenziale che è invece presente tanto in *Polistes* (Heldmann, 1936; Pardi, 1942) quanto in *B.* (Marino Piccioli e Pardi, 1970). Anche in *Belonogaster* il rango è associato con la più alta ovificazione.

Da un punto di vista puramente descrittivo, gli atteggiamenti di dominazione-subordinazione in *B.* sono assai simili a quelli osservati in *Polistes* e si distribuiscono lungo una serie che da un contatto molto sfuggivo senza o con scambio trofollattico (generalmente a vantaggio del dominante) passa per gradi ad incontri di manifesta aggressività. Caratteristica di *B.* è la posizione « aggressiva » di « agganciamento » del subordinato (Fig. II), spesso accompagnata da cessione di liquidi da parte di questo ultimo, immobilizzato. Di

Mischocyttarus è caratteristica una estrema «submissive posture» (Jeanne, 1972: p. 96, fig. 6) che il subordinato può assumere, di fronte all'attacco del dominante, con il capo premuto sul favo, l'addome sollevato quasi perpendicolarmente rispetto al favo e sporgente, le ali aperte. «An extremely subordinate wasp sometimes remained in the submissive posture for a minute or more after the dominant wasp had moved away. Such an individual was sensitive to movement of any wasp near it, responding by raising its abdomen and depressing its head even more» (Jeanne, 1972: p. 97). A mio

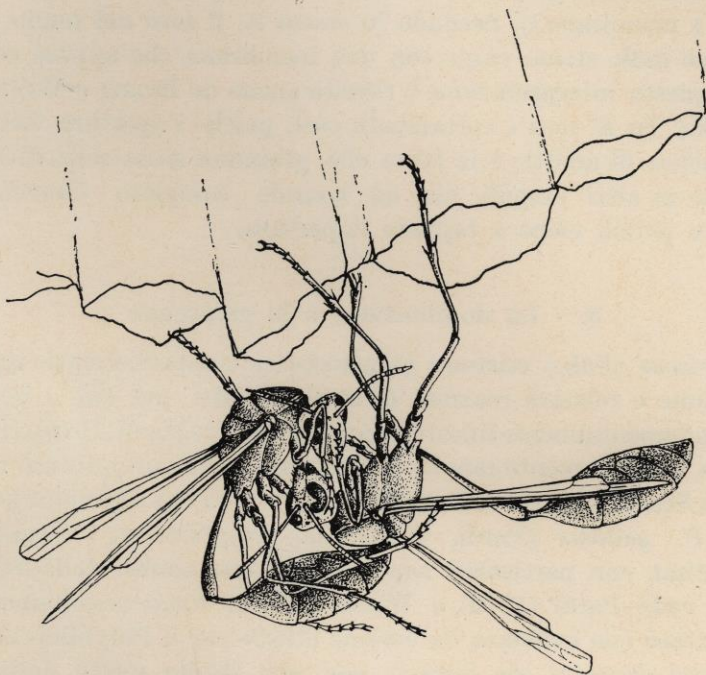


FIG. II.

Belonogaster griseus Fab.: la posizione di «agganciamento». L'individuo dominante che richiede cibo è a sinistra (da Marino Piccioli e Pardi, 1970).

parere non esiste differenza sostanziale, da un punto di vista funzionale, fra questo comportamento di dominazione-subordinazione di *Mischocyttarus* o di *Polistes* e quelli descritti per molte società dei Vertebrati. L'analogia da me sostenuta da tempo fra la organizzazione gerarchica di Vertebrati e Invertebrati (Pardi, 1946) è del resto comunemente accettata (cfr. Wilson, 1975: p. 285).

Vi è da osservare, tanto per *B.* come per *Mischocyttarus* la frequenza assai minore delle interazioni di dominazione rispetto a *Polistes gallicus*, rilevata da me (Pardi, 1946). Un confronto fra severità e frequenza di interazioni e intensità delle differenze etologiche che si instaurano fra le femmine

nelle varie specie sia per la ovificazione come per la distribuzione del lavoro, può essere utile.

In *Polistes foederatus* (Kohl), una forma europea monoginica, due ♀♀ costrette a fondazione comune, presentano interazioni di questo tipo piuttosto rare, che non appaiono correlate a netta differenza nel comportamento sociale (Perna, Marino Piccioli e Turillazzi, in corso di stampa).

4. - Il comportamento dei maschi.

Il comportamento durante l'accoppiamento è stato osservato in cattività e già descritto (Marino Piccioli e Pardi, 1970): ricordo la singolare manovra preparativa di oscillazione del capo imposta dal ♂ alla ♀ prima della copula.

Le osservazioni presenti si riferiscono ad un nido di *B. griseus* (Fab.) (B 5 70) osservato a Giohar (Somalia) in natura, per 24 ore distribuite in alcuni giorni dal 21 al 22 Luglio 1970 e poi dal 28 al 30 dello stesso mese, per complessive 3321 registrazioni di comportamento.

Il nido appare in fase di declino, non solo per la presenza di numerosi maschi (25 maschi e 34 femmine al massimo contemporaneamente presenti) ma anche per la scarsissima attività di costruzione e di ovificazione. Le ♀♀ fecondate reperite sul nido alla fine delle osservazioni sono solo 2, le non fecondate 32. Il comportamento delle ♀♀, a parte minori dettagli, corrisponde assai bene a quello già segnalato (Pardi e Marino Piccioli, 1970): le fecondate vengono meno spesso segnalate in assenza, sono certamente più dominanti (rapporto dominazione/subordinazione = 2.86) in confronto alle non fecondate (rapporto dominazione/subordinazione = 1.26). La ovificazione e la oofagia sono così rare che difficilmente se ne può trarre indicazioni.

Il comportamento dei ♂♂ colpisce innanzitutto per la labilità di attaccamento al nido: ogni giorno vi sono sul nido vari ♂♂ non marcati, alcuni sicuramente provenienti da altri nidi e dopo cinque giorni soli di interruzione delle osservazioni, nessuno degli 11 ♂♂ marcati all'inizio, è presente.

I ♂♂ vengono spesso registrati in riposo (complessivamente, però, poco più delle ♀♀: 50% del totale delle registrazioni in confronto al 49% e al 46% delle ♀♀ non fecondate e fecondate). Singolarmente e soprattutto nelle ore del mattino essi presentano, immobili, una goccia di liquido chiarissimo, insipido e non filante, talvolta enorme, fra le mandibole più o meno divaricate. Questo atteggiamento si osserva talvolta anche nelle femmine, ma con frequenza di gran lunga inferiore (nei ♂♂ giunge ad oltre il 36% delle registrazioni, nelle ♀♀ non fecondate e fecondate rappresenta appena lo 0,73% e, rispettivamente 0,41% delle registrazioni). Il comportamento può comparire come risposta ad una sollecitazione antennale da parte di un individuo dominante (♂ o ♀) e corrisponde allora perfettamente a quello descritto da Pardi (1947) per *Polistes* come « anbieten » (= offrire). La goccia scompare dopo il contatto sia perchè succhiata dal sollecitatore o riassorbita dal sollecitato.

In *B. griseus*, però, la presenza della goccia viene spessissimo registrata anche in assenza di stimolazione alcuna da parte dei compagni: certi ♂♂ permangono per decine di minuti in tale atteggiamento. Solo di rado la goccia viene assorbita da altri in un contatto fuggevole. Più spesso, l'individuo la ritira non appena si muove o ad un certo punto, quando ha raggiunto certe dimensioni, la lascia cadere fuori del nido. Il significato di tale atteggiamento potrebbe forse cogliersi, pensando ad un « anbieteten » spontaneo, che inibisce in qualche modo l'aggressività delle ♀♀ e permette ai ♂♂ una certa durata della permanenza sul nido.

A parte il riposo, il comportamento più frequente registrato nei ♂♂ è il loro sollecitare rigurgiti da parte delle ♀♀: la manovra avviene in modo pressochè corrispondente a quella descritta da Pardi (1947) come « betteln » o « mendicare »: il ♂ si avvicina dal basso al capo di una ♀, estendendo al massimo il proprio capo e stimola con le antenne strette e dal basso verso l'alto la regione boccale della compagna che tiene per contro le antenne piuttosto allargate. Anche l'individuo sollecitato, all'inizio del contatto, batte brevemente le antenne divaricate poi, se vi è passaggio di liquido, durante di esso ambedue i soggetti hanno le antenne immobili. Incontri di questo tipo avvengono peraltro anche fra ♀♀ e fra ♂♂. Assai spesso alla richiesta non segue cessione alcuna, il contatto viene interrotto (« rifiuto ») semplicemente o segue un contatto aggressivo del sollecitato sul richiedente, a cui questi sembra sottrarsi prontamente.

Nello stesso modo i ♂♂ sollecitano le ♀♀ foraggiatrici che ritornano al nido con un bolo di cibo solido, alla cessione del bolo o di una sua parte: l'evenienza più frequentemente osservata in questo caso è il rifiuto ma anche la cessione pacifica è più volte registrata. Talvolta i ♂♂ strappano letteralmente il bolo o una sua parte alla foraggiatrice e si allontanano sul nido: spesso se lo contendono e se lo dividono. I ♂♂ elaborano il cibo solido nel modo consueto, ruotandolo con l'aiuto delle zampe anteriori per poi ingerirlo. Ma essi sono capaci di cedere il cibo solido ad altri individui adulti, ♂♂ o ♀♀, e di partecipare alla imbeccata delle larve. Questa osservazione è stata fatta più volte, in modo assolutamente inequivocabile: il ♂ protende il bolo lungamente elaborato verso il capo della larva che a sua volta si sporge dalla cella; lo porta a contatto delle parti boccali di essa e, talvolta, lo riprende — continuando la elaborazione — dopo che la larva lo ha umettato con proprie secrezioni liquide. Indi lo spinge, visibilmente, coi tarsi anteriori finchè il bolo, nero e perciò visibilissimo, sparisce rapidamente ingerito dalla larva. Seguono accurati movimenti di pulizia del ♂, come nella ♀, dopo la nutrizione ed eventualmente il caratteristico stiramento delle larve già descritto da Roubaud (1916: p. 125).

La nutrizione di larve da parte dei ♂♂ non sembra un fatto occasionale, ma è stato osservato con una frequenza, rispetto al totale delle registrazioni riguardanti i ♂♂, di poco inferiore a quella registrata per ♀♀ fecondate e non fecondate (per circa 25 ♂♂: $11/510 = 2,16\%$; per 32 ♀♀ non fecondate:

54/2320 = 2,32%; per 2 ♀♀ fecondate: 13/4910 = 2,65%). Fra le registrazioni riguardanti i ♂♂, vi sono anche quattro casi, in cui un ♂ è stato visto arrivare al nido con un bolo di cibo solido in bocca, un evento questo — stando alle osservazioni su questo nido — molto più raro che nelle ♀♀ non fecondate. Se ciò corrisponda ad una raccolta autonoma di prede o al successo di una richiesta a ♀♀ foraggiatrici fuori o nei pressi del nido, mi è impossibile precisare.

L'osservazione di una nutrizione di larve da parte di ♂♂ in *B.* merita di essere sottolineata, poichè — come è ben noto — dei ♂♂ degli Imenotteri sociali si afferma di solito che non contribuiscono affatto ai lavori sociali. La teoria genetica dell'origine del comportamento sociale, introdotta da Hamilton (1964) prevede appunto (Wilson, 1972: p. 330) che i maschi « should be more consistently selfish than females » (principio — del resto — che non è certo smentito da queste osservazioni). Wilson (1972: p. 330) riporta — quale unica eccezione a questa regola della totale « egocentricità » maschile — la possibilità di rigurgito dei ♂♂ di certe Formiche ad altri individui secondo Gösswald e Kloft (1960) ed Hölldobler (1966). In un mio lavoro (Pardi, 1950) avevo ricordato qualche altro esempio di partecipazione incidentale dei ♂♂ al lavoro sociale: anche Brun e Brun (1913) riferiscono di aver osservato trasporto della prole da parte di ♂♂ in *Tapinoma erraticum* (l'osservazione di Santschi, 1907, del trasporto di pupe da parte di ♂♂ ergatoidi di *Cardiocondyla* non è stata più verificata, sempre secondo Wilson, 1972). Anche Weyrauch (1928), in *Polistes gallicus* L., osserva eccezionalmente ♂♂ che nutrono larve, dopo aver raccolto liquidi zuccherini fuori del nido. E in *B. bimaculatus* Fourc. si può verificare, secondo Steiner (1932), una partecipazione sporadica di ♂♂ alla ventilazione e alla difesa del nido od anche alla nutrizione delle larve (persino con cibo solido). Vi è poi il caso, discutibile secondo Schwarz (1948), della partecipazione dei ♂♂ di certi Meliponini alla costruzione, in base ad una capacità non ancora sicuramente provata di produzione della cera. In *Vespula vulgaris* (L.), secondo gli esperimenti di Montagner (1964 b) mediante cibo marcato con radioisotopi, i ♂♂ sono ben capaci di sollecitare rigurgiti dalle larve e dalle operaie e di prendere per sè una parte dei boli di cibo solido portati dalle foraggiatrici. Vi è pure un limitato passaggio di nutrimento dai ♂♂ alle operaie, ma non dai ♂♂ alle larve.

II. - IL NIDO.

Il nido di *B.* è gimnodomo, monostelocittario e laterinide. A parte quello di due specie malgascie, la costruzione è apparentemente simile in tutte le specie. Il nido, fondamentalmente ellittico in pianta (cioè immaginando disteso in un piano il reticolato esagonale dei margini alveolari), con il peduncolo ad un estremo dell'ellissi, assume infatti una forma « a culla » o « ad amaca » (Fig. III) con la faccia anteriore corrispondente alla bocca delle cellette, molto convessa,

e quella posteriore molto concava, sì da costruire quasi una camera più o meno profonda (Du Buysson, 1909). In *B. griseus* della Somalia lo sviluppo massimo può raggiungere in certi nidi circa 600 celle. In una sezione secondo l'asse maggiore del nido (longitudinale) si contano fino a 80-90 celle, nelle

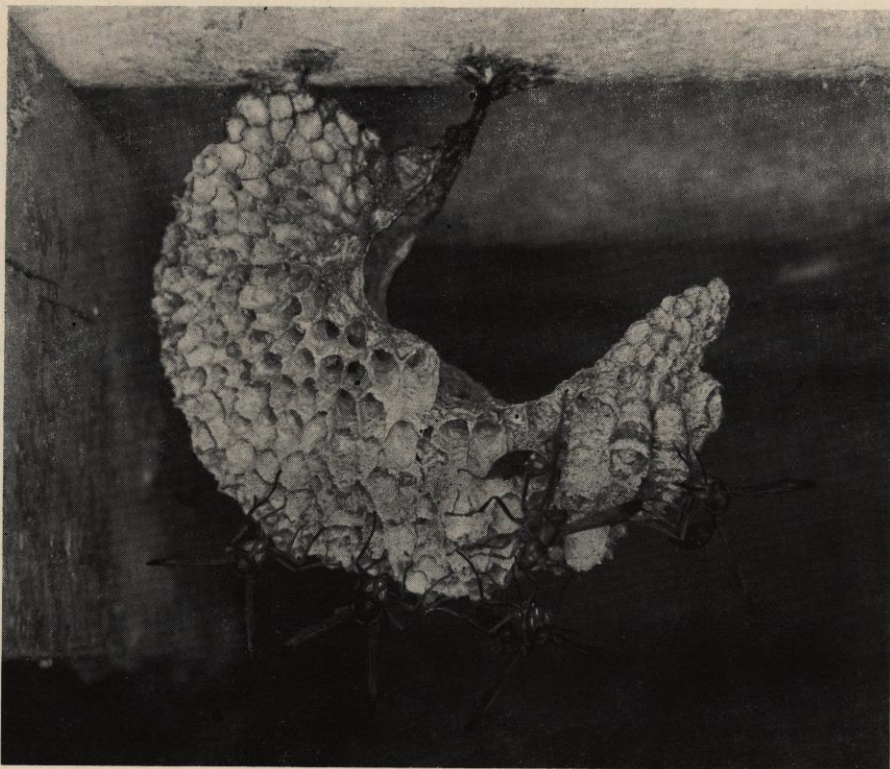


FIG. III.

Un nido « maturo » di *Belonogaster griseus* Fab.: le celle in parte demolite occupano almeno due terzi del nido a partire dal peduncolo. Si osservi che quelle più prossimali hanno l'apertura rivolta in alto.

sezioni trasversali non viene mai superato il limite di 18-20 celle. In un nido maturo, procedendo dal peduncolo verso la estremità libera di accrescimento, si distinguono:

- la zona delle celle abbandonate e più o meno fortemente demolite, che non vengono più riutilizzate per l'allevamento (se non in via eccezionale);
- una fascia di celle opercolate;
- la zona delle celle con larve;
- la zona delle celle con uova (ancora molto basse).

Le pareti alveolari vengono, come di regola, sopraelevate di pari passo con l'accrescimento larvale e poichè questo ha una fase di rapidissimo incremento vi è un caratteristico ripido scalino fra celle basse con uova e larve piccole e celle alte con larve prossime alla ninfosi.

Lo sviluppo del nido è dominato da condizioni contrastanti. La *divergenza* delle pareti alveolari è molto grande: attorno ai 10° , secondo nostre misurazioni in *B. griseus*. La forma particolare del favo non deriva solo da questa alta divergenza (la più alta nei Vespidi sociali, a quanto mi consta)

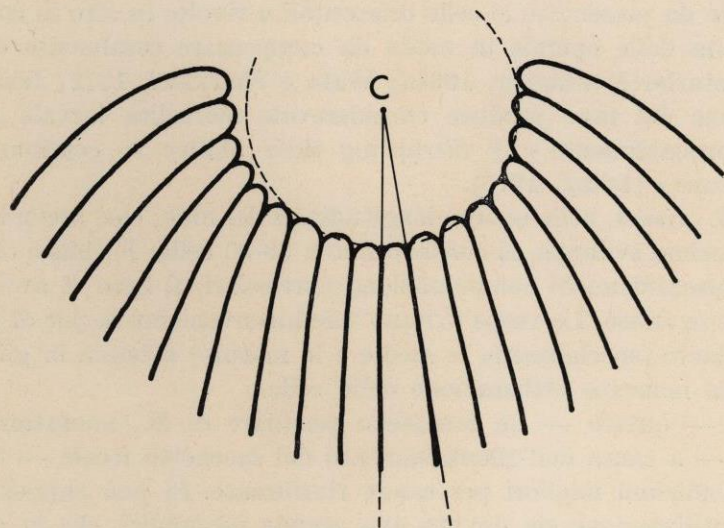


FIG. IV.

Sezione trasversale di un nido di *Belonogaster griseus* Fab. nell'area pupale (spiegazioni nel testo).

ma anche e soprattutto da una modalità costruttiva che appare esclusiva del genere: la mancanza o la piccolezza della *dislocazione* delle celle. Ciò si intende considerando la Fig. IV, una sezione trasversale del nido nella zona pupale. Come si vede, le celle sono contigue per tutta la loro lunghezza, cioè vengono impostate con il loro fondo ad una distanza costante da un punto *C* che è il vertice di un angolo di 10° in cui è inserita la sezione della cella mediana della fila sezionata. La *dislocazione* è nulla (mentre in altri Vespidi ha andamenti caratteristici spostandosi dal centro alla periferia di una sezione del favo, che condizionano la forma appiattita, convessa o concava del favo stesso). In *B. griseus*, particolarmente nelle sezioni trasversali, le celle hanno perciò una regolare disposizione radiale. È chiaro che, con una divergenza di soli 10° e dislocazione nulla, basta una fila di 18 celle perchè le più periferiche siano orizzontali. Questo limite — come ho detto — viene raramente oltrepassato. Anzi le vespe tendono evidentemente a compensare la orizzontalità delle celle più periferiche, imprimendo alle pareti alveolari una curvatura, che abbiamo indicato come *correzione* e che ha un andamento caratteristico in *Belonogaster* diverso da quello di altri Vespidi (*Polistes*, Vespini etc.).

Evidentemente la posizione rovesciata della larva, con l'estremità anteriore più alta del resto, viene accuratamente evitata, per motivi probabil-

mente connessi alla modalità di nutrizione e/o di trofallassi. È del resto ben noto che anche in tutti (o quasi tutti?) gli altri Vespidi sociali, le celle guardano in basso (cfr. ad es. Spradbery, 1973) e che in quelle specie di *Polistes* in cui il favo viene impiantato su substrato verticale, tutte le celle sono pure rivolte obliquamente in basso. Nei Vespini, se il favo viene ruotato in modo da presentare le celle orizzontali o rivolte in alto la costruzione viene alterata dalle operaie in modo da compensare totalmente o parzialmente il disturbo (Montagner, 1964a; Wafa e Sharkawi, 1972; Ishay, 1975). La inversione del favo produce considerevole mortalità larvale in *Vespa orientalis*, probabilmente « by disrupting their ability to communicate by acoustic means » (Ishay, 1975).

Ma in *B. griseus*, nelle sezioni longitudinali del nido, cioè secondo la direzione di massimo sviluppo, si contano fino a 80-90 celle. È chiaro che se non vi fossero meccanismi di compensazione particolari, il favo si avvolgerebbe più volte su se stesso. Le vespe evitano tale inconveniente e, per di più, mantengono le larve (specialmente le medie e le mature) a bocca in giù traendo partito dalla mancata utilizzazione delle celle.

Sembra — questo — un fenomeno peculiare di *B.*, nonostante che le celle usate — a causa dell'allontanamento del sacchetto fecale — si trovino già nelle condizioni migliori per essere riutilizzate. Si può supporre che la mancata riutilizzazione sia dovuta alla grande profondità che la cella definitivamente assume (aumentata per di più dall'opercolo sporgente a calotta) ed alla stessa grande divergenza. Poichè in una cella vecchia (lo si è effettivamente osservato in casi di riutilizzazione eccezionale) le uova vengono deposte fin dove arriva l'estremità addominale dell'immagine e quindi ben lontane dal fondo, la larva viene a trovarsi fin dall'inizio in uno spazio molto ampio. A causa del suo accrescimento e della conseguente sovraelevazione delle pareti alveolari, avremmo alla fine, data la divergenza, una cella sproporzionatamente larga, in cui — per lo meno — sarebbe difficoltosa la filatura di un bozzolo adeguato.

Comunque stiano le cose, le celle non vengono più riutilizzate ma più o meno profondamente demolite, talvolta fino alla calotta di fondo, con utilizzazione del materiale ricavato per costruire e ampliare le celle alla estremità di accrescimento o rinforzare peduncolo o altre parti del nido. Dato lo sviluppo prevalentemente longitudinale, il carico dovuto soprattutto alla colonia immatura si sposta così sempre più distalmente. La demolizione parziale delle celle vecchie permette allora due effetti (Fig. V):

- una flessione ed una rotazione della zona demolita in modo che l'asse fondo-bocca degli alveoli più prossimali, inizialmente rivolto in basso, si trova — alla fine di questo processo — quasi rivolto in alto;
- un cospicuo schiacciamento a fasce delle celle disabitate.

Ambedue questi fatti fanno sì che il margine di accrescimento del nido, che — in assenza di questo semplice meccanismo — verrebbe ben presto a

toccare il substrato, si mantenga a distanza quasi costante da esso e che nuove cellette vi possano essere continuamente aggiunte. Con questi accorgimenti potranno al massimo assumere una posizione quasi orizzontale soltanto le celle più distali con uova e larve piccolissime: le celle opercolate e quelle con larve grosse guardano sempre verso il basso.

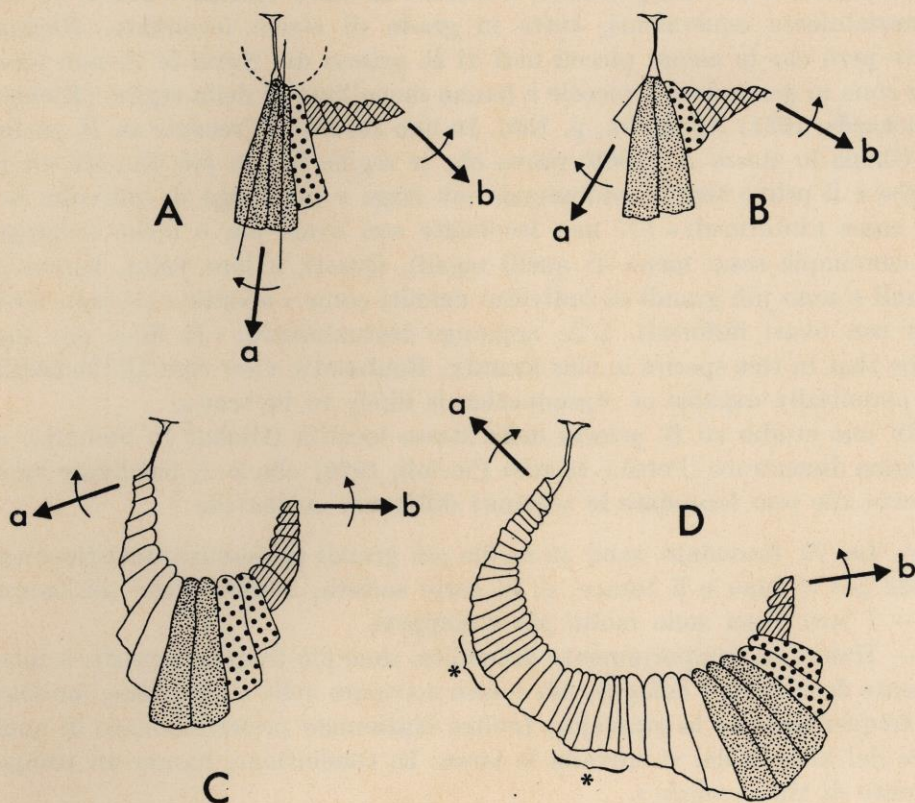


FIG. V.

Sezioni longitudinali di nidi di *Belonogaster griseus* Fabr. in diversi stadi di sviluppo per mostrare la posizione e la rotazione degli assi delle celle più vecchie (a) e più giovani (b). (Tratteggiato: celle con uova o larve giovani; punteggiato grosso: celle con larve mature; punteggiato fine: celle pupali; bianco: celle vecchie in parte demolite).

La mancata riutilizzazione per l'allevamento e la demolizione delle celle vecchie, che sono fenomeni assolutamente normali, non sono quindi soltanto una comoda scorciatoia per il reperimento di materiale costruttivo, ma sono dispositivi che consentono lo sviluppo.

In linea generale caratteri di primitività della costruzione possono ravvisarsi nelle irregolarità del disegno esagonale, che lascia spazi residuali più o meno ampi, nella scarsa compattezza e ineguaglianza della tessitura, nella grande divergenza alveolare, nella stessa incapacità di dislocazione.

I risultati di questo studio del nido di *B. griseus* saranno pubblicati a parte in dettaglio (Marino Piccioli e Pardi, in corso di stampa).

III. - INCIPIENTE DIFFERENZIAZIONE CASTALE.

Come si è detto, citando l'autorità di Roubaud, la maggior parte degli AA. asseriscono che nel genere *B.* è assente la casta operaia e che le ♀♀ sono potenzialmente equivalenti, tutte in grado di essere fecondate. Richards scrive però che in alcuni piccoli nidi di *B. griseus* del Natal le ♀♀ non fecondate sono in generale più piccole e hanno meno hamuli della regina (Richards e Richards, 1951: Appendix, p. 159). In uno studio più recente su *B. junceus* del Ghana lo stesso A. (1969) rileva che le regine hanno più hamuli, ali più lunghe e il primo tergite addominale più largo e più lungo di individui definiti come « intermedi » (♀♀ non fecondate con ovari più o meno sviluppati ma comunque assai meno di quelli regali). Questi, a loro volta, hanno più hamuli e sono più grandi di individui definiti come « operaie » (♀♀ non fecondate con ovari filiformi). L'A. aggiunge testualmente: « It does not seem to me that in this species in this locality, Roubaud's view that all the females are potentially capable of reproduction is likely to be true ».

In uno studio su *B. griseus* della stessa località (Giohar in Somalia) noi abbiamo dimostrato (Pardi e Marino Piccioli, 1970) che le ♀♀ fecondate hanno rispetto alle non fecondate le seguenti differenze statistiche:

- Le ♀♀ fecondate sono in media più grandi (differenze statisticamente valide per il capo e il torace) e, in certe società, hanno anche più hamuli.
- I loro ovari sono molto più sviluppati.
- Hanno un comportamento differente: sono più frequentemente e intensamente dominanti e oofaghe, più spesso occupate nella costruzione, mostrano più frequentemente la giravolta. Inoltre stazionano preferibilmente in quella parte del nido in cui si trovano le larve. In conclusione, hanno un comportamento di tipo « regale ».

Le ♀♀ non fecondate hanno assenza dal nido più frequente, vengono più spesso segnalate come reduci dal foraggiamento, hanno insomma un comportamento di tipo più spiccatamente « operaio ».

Tali differenze possono essere più o meno accentuate. In vari nidi di *B. griseus* var. *meneliki*, provenienti da Addis Abeba (Etiopia) ⁽¹⁾, per i quali ci mancano osservazioni di comportamento, le differenze dimensionali fra fecondate e non fecondate sussistono a favore delle prime per vari caratteri (larghezza del capo e del vertice, del torace, dello scuto, del peduncolo, del 2° urite, delle ali, lunghezza dello scuto, del peduncolo, del 2° urite, delle ali)

(¹) Raccolti da B. Lanza e E. Granchi durante una missione del Centro C.N.R. di Faunistica ed Ecologia Tropicali.

ma non per gli hamuli (le non fecondate hanno in media più hamuli). Differenze statistiche accertate sono peraltro unicamente quelle riguardanti lo scuto (Pardi e Marino Piccioli, osserv. inedite).

Separando gli « intermedi » dalle « operaie » nel senso definito da Richards noi non abbiamo trovato differenze statistiche fra le due categorie, anzi — per quanto riguarda lo scuto — gli « intermedi » sono leggermente inferiori alle « operaie ».

Comunque tali differenze morfometriche suggeriscono — come giustamente ha per primo osservato il Richards — una differenziazione castale. È possibile — come noi abbiamo ipotizzato — che vi sia una differenziazione preimaginale trofogenica e che le differenze statistiche di grandezza siano un indizio della presenza di due caste. Solo certe femmine (che sono anche statisticamente più grandi) potrebbero essere fecondate. La differenza nella fertilità e nel comportamento sarebbe in tal caso una conseguenza più o meno diretta della ineguaglianza preimaginale.

Si può peraltro anche pensare che le femmine allo sfarfallamento siano tutte equivalenti, capaci di essere fecondate e di divenire fertili e che i maschi preferiscano quelle statisticamente più grandi. La differente fertilità e il diverso comportamento potrebbe essere allora una conseguenza della fecondazione avvenuta o meno. Il problema è per noi ancora irrisolto.

In un dato nido possono esserci ♀♀ dell'uno o dell'altro tipo. Alcune singole ♀♀ non fecondate possono raggiungere un grado di fertilità uguale o maggiore di quelle delle fecondate e possono fondare da sole. In un nido con ♀♀ fecondate e non fecondate, le fecondate hanno di regola posizioni preminenti nella gerarchia, ma vi sono femmine non fecondate che possono avere rango più alto delle fecondate e divenire persino alfa. ♀♀ fecondate che assumono la posizione alfa, diventano fertili in pochi giorni, mentre una ♀ fecondata che regredisce nel rango, cessa ben presto di deporre: fenomeni simili sono ben noti anche nei Polistini.

IV. - IL CICLO GIORNALIERO DI ATTIVITÀ E IL CICLO ANNUALE.

Il ciclo giornaliero di attività è stato studiato da me a Giohar su *B. griseus* nel Maggio 1968, su quattro nidi adiacenti in stadio giovanile e in piena attività, senza maschi, ma con numerose uova, larve e pupe. Le osservazioni sono durate per una settimana per 14 ore e 36 minuti complessivamente distribuite in tutte le ore del giorno dalle 6 del mattino alle 6 del pomeriggio: ogni 3-4 minuti veniva annotato il comportamento o l'assenza di ognuna delle ♀♀ di tutte le colonie. Sul numero totale delle registrazioni per periodi di 2 ore dalle 6 alle 18 (cumulando quelle di tutti e quattro i nidi) si è calcolato la parte percentuale spettante al riposo (compreso i movimenti di pulizia e gli atteggiamenti di guardia), alla attività sul nido (ispezione, elaborazione del cibo, nutrizione scambi trofallattici), alla costruzione, al foraggiamento, alla assenza dal nido in senso stretto, trascurando minori

attività. I risultati possono così riassumersi schematicamente:

— fase mattutina (ore 6 - 10): con basso riposo, alta attività sul nido, alta assenza e alto foraggiamento, bassa costruzione.

— fase meridiana (ore 10 - 14): il riposo è più alto, decresce l'attività sul nido e correlativamente l'assenza e il foraggiamento: è invece singolarmente alta la costruzione, probabilmente in gran parte con materiali ricavati sul nido.

— fase pomeridiana (ore 14 - 18): il riposo si mantiene alto o torna ad aumentare dopo una breve depressione, aumenta l'attività sul nido, decrescono assenza, costruzione e foraggiamento. Il pomeriggio è dunque un periodo fondamentalmente poco attivo: le attività che comportano assenza sono essenzialmente mattutine. Anche la ovificazione è frequente soprattutto nelle prime ore del mattino. Una pausa meridiana della attività fuori del nido viene segnalata anche da Richards (1969) per *B. junceus* del Ghana.

Il ciclo annuale di *B. griseus* a Giohar (Somalia) è evidentemente correlato con l'andamento delle piogge, che nella Somalia non costiera presenta due periodi distinti di quasi eguale intensità; le piogge di Gu in Maggio-Giugno e quelle di Der in Ottobre-Novembre. Le nuove fondazioni sono soprattutto frequenti in questi periodi, lo sviluppo massimo del nido nei mesi immediatamente seguenti a quelli piovosi, cioè Luglio-Agosto e Dicembre-Gennaio rispettivamente. I maschi compaiono di regola dopo un periodo in cui la popolazione è esclusivamente costituita da ♀♀. Il ciclo annuale deve essere tuttavia ancora precisato in molti punti.

RIASSUNTO E CONCLUSIONE

Sono stati discussi e precisati alcuni aspetti della etologia e della biologia di *Belonogaster griseus* (Fab.), un Vespe dei Polybiini largamente distribuito in Africa: giravolta attorno al peduncolo del nido, estrazione del sacco peritrofico, dominazione, comportamento dei maschi, architettura del nido, differenziazione castale, ciclo giornaliero e annuale. Dei ♂♂ in particolare, vengono descritti gli atteggiamenti nelle sollecitazioni del cibo da adulti o larve e nella singolare « offerta spontanea » di liquidi. Essi partecipano sicuramente non solo alla elaborazione di cibo solido portato dalle foraggiatrici ma anche alla sua distribuzione alle larve. Sono stati segnalati ♂♂ che ritornano al nido con un bolo di cibo solido.

Il problema della differenziazione castale incipiente richiede ulteriori precisazioni: attualmente essa appare accertata, sulla base di differenze morfometriche fra ♀♀ fecondate e non fecondate, in popolazioni di *B. junceus* del Ghana (Richards, 1969) e in *B. griseus* della Somalia (Pardi e Marino Piccioli, 1970). In *B. griseus* var. *meneliki* dell'Etiopia le differenze dimensionali fra ♀♀ fecondate e no, sono presenti ma assai meno accentuate. Nessuna differenza dimensionale statisticamente accertata vi è, per la popolazione di *B. griseus* in Giohar, fra ♀♀ non fecondate ad ovari più o meno sviluppati (« intermedi » nel senso di Richards) e ♀♀ ad ovari filiformi. Gradi diversi di differenziazione palese possono dunque essere presenti in specie e popolazioni differenti e sono ipotizzabili pertanto — se si considera anche il gran numero di specie di cui nulla è noto per ora — sia differenze castali eventualmente non espresse in diversità dimensionali, sia — come si è

finora ritenuto — casi di perfetta equivalenza fra le ♀♀. Sarà dunque necessario verificare caso per caso.

Comunque è difficile giustificare attualmente, per il genere nel suo complesso, la qualifica di forma *subsociale* o in qualche modo precorritrice della vera socialità, meno che mai l'attributo di forma *quasi-sociale*: almeno per le popolazioni studiate di *B. junceus* e *B. griseus* vi sono tutti i caratteri della *eusocialità* richiesti dalla definizione data da Michener, ripresa dal Wilson: cooperazione nella cura della prole, sovrapposizione di generazioni materna e filiale cooperanti, differenziazione castale in uno stadio, peraltro, certo meno evoluto di quello raggiunto dai Polistini.

On some aspects of the biology of *Belonogaster* (Hymenopt., Vespidae).

SUMMARY AND CONCLUSIONS

In the present paper are discussed various biological and ethological features of *Belonogaster griseus* Fab. (a Polybiinae wasp common to most of Africa): the performance of a giravolta around the nest pedicel, extraction of the peritrophic sac, presence of a dominance hierarchy and caste differentiation, phases of nest construction, the daily and annual cycle and behaviour of the males. The attitude of the males when soliciting food from adults or larvae and when spontaneous « offering » liquids is described. The males participate not only in the elaboration of solid food brought in by foragers but also in its distribution to the larvae. Some ♂♂ were seen to return to the nest with solid food.

The problem of incipient caste differentiation requires further research. It has been verified in populations of *B. junceus* from Ghana (Richards, 1969) and in *B. griseus* from Somalia (Pardi and Marino Piccioli, 1970), on the basis of morphometric differences between fertilized and non-fertilized ♀♀. In *B. griseus* var. *meneliki* from Ethiopia, size differences between fertilized and non-fertilized ♀♀ are much less accentuated. No statistic difference has been verified between non-fertilized *B. griseus* ♀♀ from Giohar with more or less developed ovaries (« intermediates », according to Richard's definition) or those with filiform ovaries (workers). Varying degrees of differentiation can occur in different species and populations and, considering the large number of *Belonogaster* species about which nothing is yet known, it can be hypothesized that both eventual caste differences not expressed in size difference and—as maintained until now—a perfect equivalence between ♀♀ may also exist. This must be verified case by case.

Considering the genus as a whole, this cannot be labelled as either a subsocial—or even fore-runner of a true social form, and even less so as a quasi-social form. The known populations of *B. junceus* and *B. griseus* have all the requisites of eusociality, according to the definition given by Michener, taken from Wilson: cooperative brood care, overlap between generations, incipient caste differentiation.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- BEQUAERT J., 1918. — A revision of the Vespidae of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, with a list of Ethiopia Diplopterous Wasps. - *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 39 (1919): 1-384, 265 figs., 6 pls.
- BORDAS L., 1908. — Les glandes cutanées de quelques Vespides. - *Bull. Soc. Zool. France*, 33: 59-64, 3 figs.

- BRUN E., BRUN R., 1913. — Beobachtungen im Rempthaler Ameisengebiet. - *Biol. Zbl.*, 33: 28.
- DU BUYSSON R., 1909. — Monographie des Vespides du genre *Belonogaster*. - *Ann. Soc. Entom. France*, 78: 199-270, 6 pls.
- EVANS H. E., WEST EBERHARD M. J., 1973. — The Wasps. - vi+265 pp., 122 figs., *David & Charles*, Newton Abbot.
- GÖSSWALD K., KLOFT W., 1960. — Neuere Untersuchungen über die sozialen Wechselbeziehungen im Ameisenvolk, durchgeführt mit Radio-Isotopen. - *Zool. Beitr.*, 5: 519-556.
- HAMILTON W. D., 1964. — The genetical theory of Social Behaviour. - *J. Theoret. Biol.*, 7: 1-52, 2 figs.
- HELDMANN G., 1936. — Über das Leben auf Waben mit mehreren überwinterten Weibchen von *Polistes gallica* L. - *Biol. Zbl.*, 56: 389-400.
- HERMANN H. R., DIRKS T. F., 1974. — Sternal glands in polistine wasps: morphology and associated behaviour (Hym. Vespidae). - *J. Ga. Entomol. Soc.*, 9: 1-8.
- HÖLDOBLER B., 1966. — Futterverteilung durch Männchen im Ameisenstaat. - *Z. f. vergl. Physiol.*, 52: 430-455, 17 Abb.
- ISHAY J., 1975. — Orientation by pupating larvae of *Vespa orientalis* (Hymenoptera: Vespidae). - *Insectes Sociaux*, 22: 67-74, 2 figs.
- JEANNE R. L., 1970. — Chemical defense of brood by a social wasp. - *Science*, 168: 1465-1466, 1 fig.
- JEANNE R. L., 1972. — Social biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*. - *Bull. Mus. Compar. Zool.*, 144: 63-150, 46 figs.
- JEANNE R. L., 1975. — The adaptiveness of social wasp nest architecture. - *Q. Rev. Biol.*, 50: 267 - 287.
- MARINO PICCIOLI M. T., 1968. — The extraction of the larval peritrophic sac by the adults in *Belonogaster* (Hymenoptera Vespoidea). - *Monitore Zool. Ital. (N.S.)*, 2 (Suppl.): 203-206, 1 fig.
- MARINO PICCIOLI M. T., PARDI L., 1970. — Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). I: Sull'etogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.). - *Monitore Zool. Ital. (N.S.)*, 3 (Suppl.): 197-225, 14 figg.
- MARINO PICCIOLI M. T., PARDI L. — Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera-Vespidae). 3: The nest of *Belonogaster griseus* (Fab.). - (In corso di stampa).
- MARINO PICCIOLI M. T., PERNA B., TURILLAZZI S. — Osservazioni su colonie poliginiche sperimentali di *Polistes foederatus* (Kohl). - (In corso di stampa).
- MICHENER C. D., 1969. — Comparative social behavior of bees. - *Ann. Rev. Entomol.*, 14: 299-342.
- MONTAGNER H., 1964a. — Instinct et mécanismes stéréotypés chez les guêpes sociales. - *Rev. Psych. Franc.*, 9: 257-279.
- MONTAGNER H., 1964b. — Étude du comportement alimentaire et des relations trophallactiques des mâles au sein de la Société de Guêpes, au moyen d'un radio-isotope. - *Insectes Sociaux*, 11: 301-316.
- PARDI L., 1942. — Ricerche sui Polistini. V: La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.). - *Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna*, 14: 1-106, 35 figg.
- PARDI L., 1946. — Ricerche sui Polistini. VII: La dominazione e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* (L.). - *Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna*, 15: 25-84, 11 figg.
- PARDI L., 1947. — Beobachtungen über das interindividuelle Verhalten bei *Polistes gallicus* (Untersuchungen über die Polistini, n. 10). - *Behaviour*, 1: 138-172, 1 fig.

- PARDI L., 1950. - Recenti ricerche sulla divisione di lavoro negli Imenotteri sociali. - *Boll. Zool.*, 17: 17-66, 5 figg.
- PARDI L., 1972. - Polymorphismus bei Sozialen Faltenwespen: 216-245, 5 Abb. In: Gerhard H. Schmidt, 1974. - Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich: xxiv+974 pp., *Wissenschaftl. Verlagsgesellschaft MBH*, Stuttgart.
- PARDI L., MARINO PICCIOLI M. T., 1970. - Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 2: Differenziamento castale incipiente in *B. griseus* (Fab.). - *Monitore Zool. Ital.*, 3 (Suppl.): 235-265, 10 figg.
- RICHARDS O. W., 1969. - The biology of some W. African Social Wasps. - *Mem. Soc. Entom. Ital.*, 48: 79-93, 2 figs.
- RICHARDS O. W., 1971. - The biology of the social Wasps (Hymenoptera, Vespidae). - *Biol. Rev.*, 46: 483-528, 6 figs.
- RICHARDS O. W., RICHARDS M. J., 1951. - Observations on the social Wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). - *Trans. R. Entom. Soc. London*, 102: 1-169, 25 figg., 4 pls.
- ROUBAUD E., 1916. - Recherches biologiques sur le Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. - *Ann. Sc. Natur., Zool.*, (X), 1: 1-160, 34 figs.
- SANTSCHI F., 1907. - Fourmis de Tunisie capturées en 1906. - *Rev. suisse Zool.*, 15 (2): 305-334.
- SCHMIDT G. H., 1972. - Soziogenese und Evolution des Sozialpolymorphismus: 807-858, 8 Abb. In: Schmidt, G. H., 1974. - Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich: xxiv+974 pp. - *Wissenschaftl. Verlagsgesellschaft MBH*, Stuttgart.
- SCHWARZ H. F., 1948. - Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere. - *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 90: xviii+1-546, 87 figs., 8 pls.
- SPRADBERY J. P., 1973 - Wasps. - xvi + 408 pp., 131 figs. *Sidgwick & Jackson*, London.
- STEINER A., 1932. - Die Arbeitsteilung der Feldwespe *Polistes dubia* K. - *Z. f. vergl. Physiol.*, 17: 101-152, 10 Abb.
- TURILLAZZI S., UGOLINI A., 1977. - The « Giravolta » (Pirouette) and its significance in European *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). - (In corso di stampa).
- VAN DER VECHT J., 1962. - The Indo-australian species of the genus *Ropalidia* (*Icaria*) (Hymenoptera, Vespidae) (Second part). - *Zool. Verhandl. Leiden*, n. 57: 1-71, 4 figs., 8 pls.
- VAN DER VECHT J., 1968. - The terminal gastral sternite of female and worker social wasps (Hymenoptera, Vespidae). - *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, 78: 116-122, 5 figs.
- WAFI A. K., SHARKAWI S. G., 1972. - Contribution to the biology of *Vespa orientalis* Fab. - *Bull. Soc. Entom. Egypte*, 56: 219-226.
- WEYRAUCH W., 1928. - Beitrag zur Biologie von *Polistes*. - *Biol. Zbl.*, 48: 407-427, 5 Abb.
- WHEELER W. M., 1926. - Les sociétés d'Insectes. Leur origine. Leur évolution. - xii+468 pp., 61 figs. *Doyn et Cie, Editeurs* à Paris.
- WILSON E. O., 1972. - The Insect Societies. - xii+548 pp., 256 figs. *Belknap Press of Harvard Univ. Press*. Cambridge, Mass.
- WILSON E. O., 1975. - Sociobiology. The new synthesis. - x+697 pp., 234 figs. *Belknap Press of Harvard Univ. Press*. Cambridge, Mass.