



DIPARTIMENTO DI SCIENZE AGRARIE ALIMENTARI E AMBIENTALI

CORSO DI LAUREA IN: SCIENZE E TECNOLOGIE AGRARIE

LE INTERAZIONI EUSOCIALI IN *APIS*
MELLIFERA, CON PARTICOLARE
RIFERIMENTO ALLA COMUNICAZIONE
ACUSTICA

*EUSOCIAL INTERACTIONS IN APIS MELLIFERA,
WITH PARTICULAR REFERENCE TO ACOUSTICAL
COMMUNICATION*

TESI COMPILATIVA

Studente:
EDOARDO VILLANOVA

Relatrice:
PROF.SSA PAOLA RIOLO

Correlatrice:
DOTT.SSA SARA RUSCHIONI

ANNO ACCADEMICO 2019-2020

Alla mia bistrattata famiglia,
alla mia lettrice [f(l)avo(u)r]ita.

SOMMARIO

| | |
|---|----|
| ELENCO DELLE FIGURE | 5 |
| ACRONIMI E ABBREVIAZIONI | 7 |
| INTRODUZIONE E SCOPO DELLA TESI | 8 |
| CAPITOLO 1 BIOLOGIA DELLE API..... | 10 |
| 1.1 Collocazione sistematica | 10 |
| 1.2 Gli insetti sociali e l'eusocialità..... | 16 |
| 1.3 Cenni evolutivi sull'eusocialità negli Antofili..... | 17 |
| 1.4 L'organizzazione sociale di <i>Apis mellifera</i> | 18 |
| CAPITOLO 2 LA COMUNICAZIONE NELLA SOCIETÀ DELLE API..... | 22 |
| 2.1 Comunicazione olfattiva..... | 22 |
| 2.2 La comunicazione olfattiva in <i>Apis mellifera</i> | 23 |
| 2.2.1 I feromoni della regina..... | 24 |
| 2.2.2 I feromoni delle operaie..... | 25 |
| 2.2.3 I feromoni della covata | 27 |
| 2.3 La comunicazione visiva in <i>Apis mellifera</i> | 27 |
| 2.4 Cenni di comunicazione acustica negli insetti | 29 |
| 2.5 La comunicazione gustativa in <i>Apis mellifera</i> | 30 |
| 2.6 La danza dell'addome | 31 |
| 2.6.1 Ipotesi evolutive | 32 |
| 2.6.2 Oggetto e componenti della comunicazione | 33 |
| CAPITOLO 3 LA COMUNICAZIONE ACUSTICA IN <i>APIS MELLIFERA</i> | 36 |
| 3.1 Segnali della regina | 36 |
| 3.2 Segnali delle operaie | 38 |
| 3.2.1 <i>Vibration signals</i> | 38 |
| 3.2.2 <i>Worker piping</i> | 40 |
| 3.2.3 <i>Tremble dance</i> | 41 |
| 3.2.4 <i>Stop signal</i> | 41 |

| | |
|--|----|
| 3.3 La ricezione del suono: organi acustici in <i>Apis mellifera</i> | 43 |
| 3.3.1 L'organo subgenuale (SGO)..... | 43 |
| 3.3.2 L'organo di Johnston (JO)..... | 43 |
| CONCLUSIONI..... | 46 |
| BIBLIOGRAFIA | 47 |

ELENCO DELLE FIGURE

- Figura 1-1:** : l'areale di distribuzione geografica di *A. florea* (fonte: https://www.researchgate.net/figure/Distribution-of-Apis-florea-Localities-for-which-morphometric-data-are-reported-are_fig1_43068135). 11
- Figura 1-2:** principali caratteristiche di operaia di *Apis florea* (fonte: <https://wiki.nus.edu.sg/display/TAX/Apis+florea+-+Red+Dwarf+Honeybee>). 11
- Figura 1-3:** distribuzione geografica di *A. laboriosa*. La legenda riporta le fonti da cui provengono le identificazioni (fonte: <https://zookeys.pensoft.net/article/49855/>). 12
- Figura 1-4:** operaie di *A. laboriosa* (sinistra) e *A. dorsata* (destra). Notare la peluria toracica dorata e l'addome nero della prima a confronto con la peluria scura e gli urotergi giallastri della seconda. La barretta di riferimento è lunga 1 cm (fonte: <https://zookeys.pensoft.net/article/49855/>). 13
- Figura 1-5:** la mappa mostra la distribuzione geografica nativa e d'introduzione di *Apis cerana*, con i relativi morfograppi (fonte: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Geographical_distribution_of_the_six_Apis_cerana_morphocluster_groups.png). 15
- Figura 1-6:** alcune sottospecie di *A. mellifera* (fonte: <http://scientificbeekeeping.com/whats-happening-to-the-bees-part-3/>). 15
- Figura 1-7:** illustrazione dell'habitus laterale sinistro dell'olotipo di operaia di *C. prisca* (fonte: https://www.researchgate.net/figure/Side-view-of-worker-of-T-T-prisca-based-on-camera-lucida-sketch-with-reconstruction_fig1_7185775). 18
- Figura 1-8:** confronto morfologico tra individui delle tre caste. Da sinistra: operaia, fuco e regina (fonte: https://agritech.tnau.ac.in/farm_enterprises/fe_api_castesofhoneybee.html). .21
- Figura 2-1:** le attività promosse (+) ed inibite (-) dal segnale della regina (fonte: <https://www.scientificbeekeeping.co.uk/pheromonesQ.html>). 25
- Figura 2-2:** un'operaia durante l'emissione del feromone ghiandolare di Nasonov (fonte: https://adventuresinbeeland.com/2012/04/22/a-day-out-with-john/img_3461/). 27
- Figura 2-3:** raffronto tra i campi di sensibilità visiva dell'ape e dell'uomo (fonte: <https://www.beeculture.com/bees-see-matters/>). 28

| | |
|--|----|
| Figura 2-4: tre operaie di <i>A. mellifera</i> durante uno scambio di nutrienti per trofallassi (fonte: https://www.michiganbees.org/trophallaxis/)..... | 31 |
| Figura 2-5: rappresentazione schematica della trasmissione di informazioni spaziali attraverso la <i>waggle dance</i> . L'angolo compreso tra il sito di interesse (fiore) ed il Sole viene traslato in un angolo compreso tra la verticale gravitazionale e la direzione della <i>waggle run</i> . Il quadrato puntinato rappresenta l'alveare, la linea a zig-zag il tracciato della <i>waggle run</i> (fonte: https://www.researchgate.net/figure/Dance-alignment-to-a-resource-changes-with-the-position-of-the-sun-When-a-honeybee_fig1_263283812)..... | 35 |
| Figura 3-1: sonogrammi delle componenti del <i>piping</i> . A: <i>toot</i> ; B: <i>quack</i> ; C: un <i>toot</i> a cui una regina rinchiusa risponde con un <i>quack</i> . La scala temporale in B e C è diversa da quella in A (fonte: http://www.lcbaor.org/Supportfiles/piping.htm)..... | 38 |
| Figura 3-2: rappresentazione schematica dell'organo di Johnston (in alto) e dell'organo subgenuale (in basso) (fonte: https://www.researchgate.net/figure/The-Johnstons-organ-a-and-subgenual-organ-b-are-the-primary-receptors-for_fig1_258157835)..... | 45 |

ACRONIMI E ABBREVIAZIONI

| | |
|-------|------------------------------------|
| 9-ODA | Acido (E)-9-ossi-2-decenoico. |
| BP | Feromone della covata. |
| CHC | Idrocarburi cuticolari. |
| IPA | Isopentil acetato. |
| JH | Neotenina. |
| JO | Organo di Johnston. |
| QMP | Feromone mandibolare della regina. |
| SGO | Organo subgenuale. |

INTRODUZIONE E SCOPO DELLA TESI

Quella delle api è una società complessa, stratificata, composta da suddivisioni interne alla singola unità sociale (la colonia). La regina si accoppia con una pluralità di maschi e nella spermateca vengono mantenuti vitali per anni (Contessi, 2018) gli spermatozoi provenienti da diversi padri. L'ovocita regale viene fecondato poco prima di essere deposto nella cella di cera (solo nella generazione di individui femmina, cfr. paragrafo 1.4): in un simile scenario, possiamo immaginare il contributo genotipico della regina come un fattore fisso, quello gametico maschile un fattore variabile. È il caso che governa la scelta dello spermatozoo che andrà a fecondare il gamete regale durante la sua discesa lungo le vie genitali: questo meccanismo rappresenta un'ulteriore implementazione alla variabilità connaturata al processo riproduttivo sessuale. In questo modo, si osservano tra le operaie tre diversi legami di parentela. Le sorellastre hanno padri diversi, le sorelle piene hanno padri legati da un rapporto di fratellanza, infine le supersorelle provengono dallo stesso padre (Contessi, 2018). I membri di sottofamiglie diverse riescono a distinguersi, ed è stato suggerito che questa capacità possa determinare l'insorgenza di comportamenti nepotistici (Arnold et al., 2000). Per di più, le famiglie sono composte da decine di migliaia di individui (Contessi, 2018). In questo composito eppur frammentato amalgama, come riescono i singoli individui a collaborare tra loro nello svolgimento di un determinato lavoro? Un'attività è spesso un insieme di diversi compiti da svolgere in sequenza o in parallelo, e spesso tali attività sono interdipendenti. Quali sono le strategie e i mezzi utilizzati, i requisiti richiesti nel raggiungimento di un obiettivo comune a lungo termine come la continuazione di sé stessi, individuo e gruppo, nel tempo e nello spazio? Lo scopo di questa tesi compilativa è la ricerca di una messa a punto, uno sguardo d'insieme sullo stato dell'arte della scienza accumulata in materia di comunicazione nella specie altamente eusociale *Apis mellifera*. Nella prima parte viene illustrata la biologia dell'insetto, con particolare riferimento all'aspetto organizzativo della società. Segue una dissertazione sulle modalità di comunicazione sfruttate dall'animale, che termina con la descrizione della nota danza dell'addome: la sua natura multicomponente potrebbe essere d'aiuto nel fornire una visione sinottica e sintetica dei mezzi comunicativi. In conclusione, l'ultima sezione pone l'accento sulla comunicazione acustica della specie. Nel capitolo

vengono descritti i principali suoni specifici ed il loro ruolo all'interno della colonia, per terminare con un breve resoconto sugli organi deputati alla detezione di suoni e vibrazioni.

Capitolo 1

BIOLOGIA DELLE API

1.1 Collocazione sistematica

L'ape mellifera *Apis mellifera* Linneo 1758 (Hymenoptera: Apidae) è un insetto appartenente all'ordine degli Imenotteri, al sottordine degli Apocriti ed alla famiglia delle Apidi. La sottofamiglia delle Apine comprende diverse tribù, tra cui quella degli Apini, che a sua volta contiene il solo genere *Apis*. Del genere *Apis* fanno parte diverse specie, che possono essere racchiuse in tre grandi gruppi sulla base di analisi filogenetiche condotte su indicatori (markers) presenti nei DNA nucleari e mitocondriali (Arias e Sheppard, 2005; Raffiudin e Crozier, 2007):

i) le “api nane”, le cui specie più conosciute e studiate sono *A. florea* ed *A. andreniformis*. La prima specie è diffusa lungo un'ampia superficie compresa tra il Vietnam orientale e l'Iraq (*figura 1-1*). La sua presenza è confermata anche in Sudan e la sua introduzione in questo Stato è probabilmente dovuta all'intervento umano (Mogga e Ruttner, 1988). La seconda specie è distribuita all'incirca tra l'Indonesia e la Birmania (Wongsiri et al., 1997). L'areale di distribuzione di queste due specie si sovrappone nel sud-est asiatico, a causa della speciazione di tipo parzialmente simpatico (Otis, 1996; Wongsiri et al., 1997). Per questa ragione, nonché per la somiglianza morfologica, spesso le identificazioni sono state confuse a favore della prima (Hepburn et al., 2005). Entrambe sono caratterizzate da una pigmentazione cuticolare rossiccia (*figura 1-2*), sebbene *A. andreniformis* sia tendenzialmente più scura rispetto ad *A. florea* (Wongsiri et al., 1997); le loro dimensioni medie sono tipicamente inferiori rispetto a quelle dell'ape europea (Contessi, 2018). Entrambe le specie sono solite nidificare all'esterno

ed il nido è costituito da un solo favo di piccole dimensioni, la cui superficie superiore avvolge il supporto sul quale è appeso (Contessi, 2018).

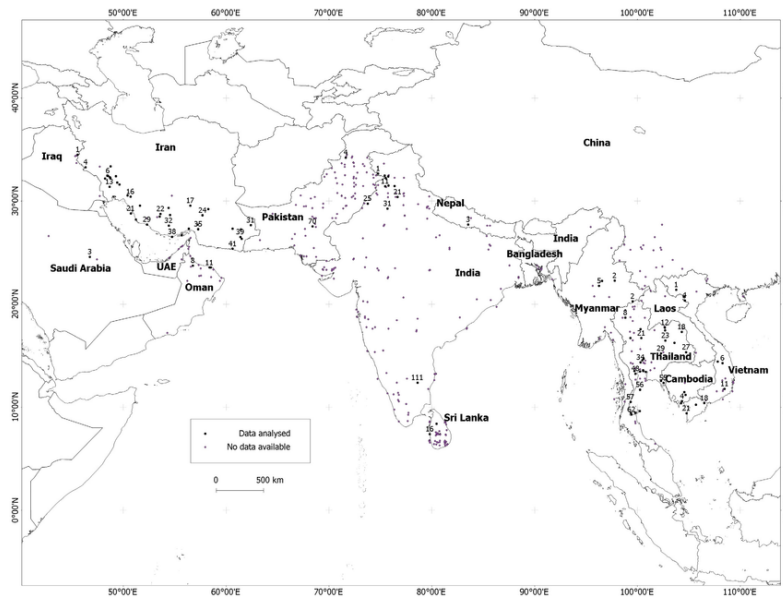


Figura 1-1: l'areale di distribuzione geografica di *A. florea* (fonte: https://www.researchgate.net/figure/Distribution-of-Apis-florea-Localities-for-which-morphometric-data-are-reported-are-fig1_43068135).

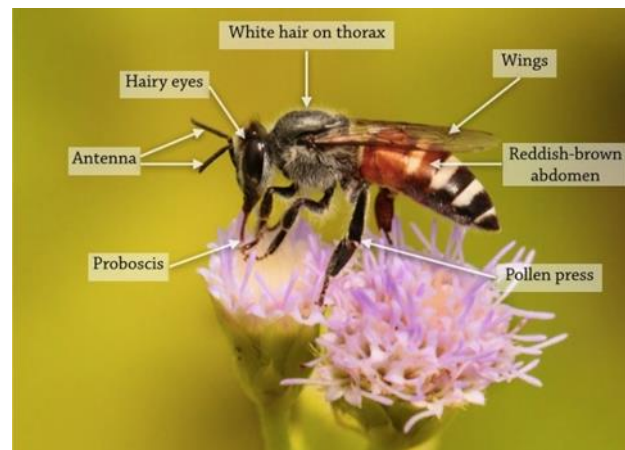


Figura 1-2: principali caratteristiche di operaia di *Apis florea* (fonte: <https://wiki.nus.edu.sg/display/TAX/Apis+florea+-+Red+Dwarf+Honeybee>).

ii) le “api giganti”, le cui specie più rappresentative sono *Apis dorsata* ed *Apis laboriosa*. La distribuzione geografica di entrambe le specie è circoscritta quasi esclusivamente alle pendici meridionali della catena dell’Himalaya, specialmente in Nepal, Tibet, Bhutan, nella provincia cinese dello Yunnan e nello stato indiano dell’Assam (Roubik et al., 1985; Sakagami et al., 1980), sebbene un recente studio (Kitnya et al., 2020) ne segnali la presenza anche in Vietnam, Laos e Myanmar (figura 1-3). Attualmente non c’è un vero e proprio consenso nel mondo scientifico riguardo alla distinzione tra le due specie: secondo la più recente revisione tassonomica del genere *Apis* (Engel, 1999), la specie *A. laboriosa* andrebbe considerata una sottospecie di *A. dorsata*, benché siano state riportate distinzioni morfometriche ed ecologiche tra le due specie tali da poterne determinare la separazione tassonomica (Kitnya et al., 2020; Sakagami et al., 1980). *Apis laboriosa* tende infatti a vivere ad altitudini comprese perlopiù tra i 1000 e i 3000 metri s.l.m. (Kitnya et al., 2020), mentre in genere *A. dorsata* vive al di sotto dei 1000 metri s.l.m. (Hepburn e Radloff, 2011); è anche accertato che, almeno stagionalmente, sono in parte simpatriche (Roubik et al., 1985). Non solo, *A. laboriosa* è in generale di dimensioni lievemente superiori alla specie sorella (figura 1-4), da cui si distingue anche per il melanismo (tipico delle specie che abitano a quote altitudinali elevate) (Sakagami et al., 1980). Entrambe le specie nidificano all’aperto, solitamente lungo scoscese pareti rocciose o alti e robusti rami d’albero (Kitnya et al., 2020), e l’unico favo costruito raggiunge dimensioni ragguardevoli (fino a 2 m di lunghezza) (Contessi, 2018).

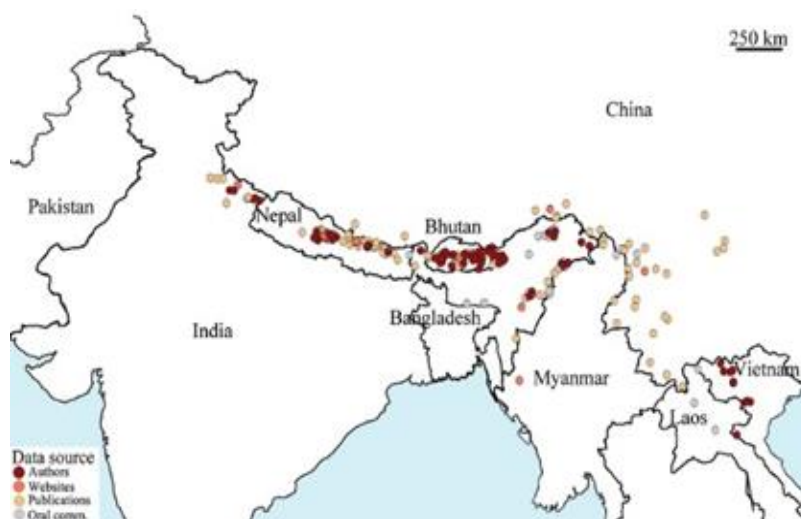


Figura 1-3: distribuzione geografica di *A. laboriosa*. La legenda riporta le fonti da cui provengono le identificazioni (fonte: <https://zookeys.pensoft.net/article/49855/>).



Figura 1-4: operaie di *A. laboriosa* (sinistra) e *A. dorsata* (destra). Notare la peluria toracica dorata e l'addome nero della prima a confronto con la peluria scura e gli urotergi giallastri della seconda. La barretta di riferimento è lunga 1 cm (fonte: <https://zookeys.pensoft.net/article/49855/>).

iii) le api che nidificano in cavità, che rappresentano il gruppo più ramificato e di cui le specie principali sono *Apis cerana* e *Apis mellifera*. La prima è conosciuta (tra i tanti) con il nome comune di ape orientale e viene allevata da migliaia di anni nel continente asiatico (Koetz, 2013; Theisen-Jones e Bienefeld, 2017) sia per servizi di impollinazione che per la produzione di miele, alla stregua dell'ape europea. L'areale geografico nella quale è possibile rinvenire la specie (*figura 1-5*) comprende gran parte del sud-est asiatico, compreso il Giappone, gran parte della Cina sud-orientale e la quasi totalità dell'India. Si trova anche in Papua Nuova Guinea e sulla costa nord-orientale australiana, dove è stata introdotta volontariamente nel primo caso ed accidentalmente nel secondo (Koetz, 2013). La specie è distribuita su circa 30 milioni di km², tra regioni climatiche profondamente diverse che spaziano dalla foresta tropicale alla taiga, ed anche per questa ragione esiste una consistente varietà genetica all'interno della specie (Theisen-Jones e Bienefeld, 2017). L'attitudine di questa specie (così come delle altre del gruppo) alla nidificazione in cavità naturali, unita alla naturale propensione alla colonizzazione di nidi artificiali (costruiti allo scopo come le arnie, ma anche involontari come le cavità strutturali degli edifici) è una delle ragioni della sua potenziale adattabilità ad un'ampia varietà di regioni climatiche, dunque geografiche (Oldroyd e Wongsiri, 2009). Una prima categorizzazione (Ruttner, 1988) portò alla delineazione di

quattro sottospecie, mentre uno studio più recente (Radloff et al., 2010) ha portato alla definizione di sei “morfogruppi” (*figura 1-5*) attraverso un’analisi, ritenuta biologicamente più significativa, basata su dodici criteri morfometrici. Benché *A. cerana* risulti molto simile ad *A. mellifera* da un punto di vista morfologico, la distinzione tra le specie è accertabile attraverso l’analisi diretta di un carattere morfometrico (per l’esattezza, la presenza dell’ascissa distale della venatura M dell’ala posteriore) (Oldroyd e Wongsiri, 2009). La scissione tassonomica è stata dimostrata anche attraverso l’infertilità reciproca tra le due specie (Ruttner, 1988). *Apis mellifera* rappresenta il contraltare occidentale di *Apis cerana*. L’importanza di questo pronubo in un contesto ambientale, agricolo ed economico ha ormai raggiunto livelli cruciali, motivo per cui la compravendita di sciami effettuata dagli apicoltori di tutto il mondo ha favorito la diffusione della specie su scala globale. *Apis mellifera* è autoctona in un ampissimo bacino territoriale, che comprende buona parte del Nord Africa, l’Europa occidentale ed il Medio-Oriente (Ruttner, 1988). La questione sull’origine geografica, invece, sembra essere ancora aperta ed oggetto di speculazioni (Han et al., 2012; Wallberg et al., 2014). Una parte consistente della letteratura scientifica di genere sembra propendere per l’ipotesi della provenienza nord-africana, supportata dalla caratterizzazione genotipica effettuata sulla base del polimorfismo a singolo nucleotide (Whitfield et al., 2006) e dall’analisi dei genomi mitocondriali (Tihelka et al., 2020). *Apis mellifera* presenta una considerevole variazione geografica, risultante non solo dall’adattamento alle contingenze climatiche e vegetazionali, ma anche ai patogeni prevalenti (Meixner et al., 2013). La monografia di Ruttner (1988) include una classificazione microtassonomica della specie in 24 sottospecie (*figura 1-6*), distinte sulla base di un criterio morfometrico e ripartite in tre rami evolutivi. L’opera risulta essere un valido punto di partenza per studi successivi, che attualmente possono avvalersi di un’ampia metodologia (Franck et al., 1998; Kandemir et al., 2011; Meixner et al., 2013) nella tipizzazione di sottospecie ed ecotipi (Chen et al., 2016; Kandemir et al., 2006; Meixner et al., 2011).

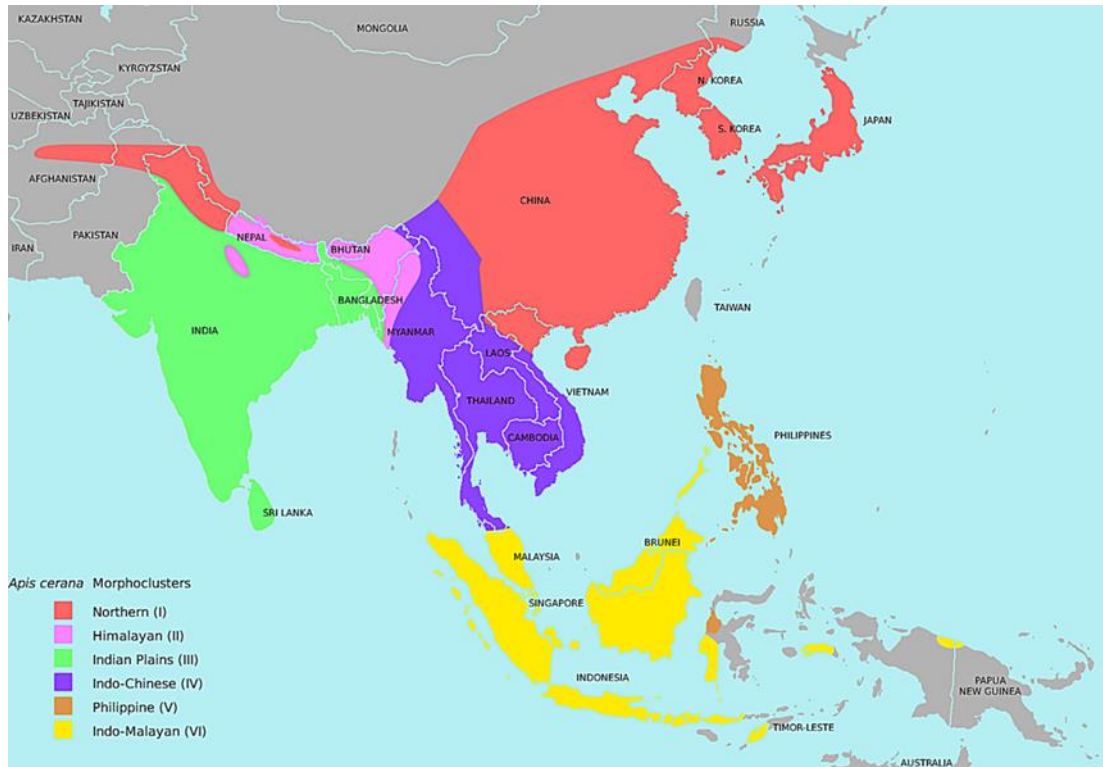


Figura 1-5: la mappa mostra la distribuzione geografica nativa e d'introduzione di *Apis cerana*, con i relativi morfograppi (fonte: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Geographical_distribution_of_the_six_Apis_cerana_morphocluster_groups.png).



Figura 1-6: alcune sottospecie di *A. mellifera* (fonte: <http://scientificbeekeeping.com/whats-happening-to-the-bees-part-3/>).

1.2 Gli insetti sociali e l'eusocialità

Trattare l'argomento della socialità negli insetti e nelle api potrebbe rivelarsi, nelle parole di Wheeler (1928), “vago e tinto di antropomorfismo”. Esiste una notevole varietà di comportamenti sociali tra gli insetti, in particolar modo negli ordini degli Imenotteri e degli Isotteri, i primi ad essere oggetto di studi sull'argomento. Una fondamentale classificazione delle forme di società tra le api fu stilata da Michener (1974), che applicò una precedente categorizzazione delle società di Imenotteri ed Isotteri (Wilson, 1971) al clade monofiletico degli Antofili (Plant e Paulus, 2016). La divisione prevede la distinzione in “livelli di organizzazione delle colonie” di complessità crescente: il livello basale è definito da un gruppo di individui che si aggregano per trascorrere la notte dormendo, gli *sleeping clusters*, il livello apicale è quello delle “colonie altamente eusociali”, organizzazione esclusiva della sottofamiglia degli Apini (Michener, 1974). L'eusocialità è un concetto definito per la prima volta da Batra (1966) in occasione di uno studio sugli Alictidi indiani, che può essere riassunto in tre punti chiave, requisiti perché un gruppo possa essere definito eusociale: i) convivenza contemporanea nel nido di due o più generazioni; ii) cooperazione collettiva nella cura della prole (che implica la somministrazione di cure alloparentali); iii) segregazione dell'attività riproduttiva (Batra, 1966; Michener, 1974; Wilson, 1971). La classificazione effettuata da Michener riporta alcuni livelli nominati, ad esempio, “quasi-sociali”, “para-sociali”, “sub-sociali” e “pre-sociali”. L'assunzione teorica di una prospettiva di livelli di socialità a cui facevano riferimento sia Wilson (1971) che Michener (1974) implica l'assenza di socialità dei gruppi non eusociali, quasi ad ipotizzare che i gruppi non sociali siano in evoluzione per raggiungere una condizione di eusocialità (Rubenstein e Abbot, 2017). Quest'assunzione non è supportata da dati empirici (Danforth, 2002; Danforth et al., 2006), inoltre linee evolutive in cui si sono consolidate forme di vita sociale di tipo non eusociale raramente cambiano struttura organizzativa sociale, e viceversa (Gadau e Fewell, 2009). A partire da pochi decenni dalla coniazione del termine si è cercato di revisionare la cornice concettuale dell'eusocialità, allo scopo di renderla più flessibile ma non ambigua. La rigidità risiede nel fatto che in origine il termine era stato modellato su misura per gli ordini sociali degli Imenotteri e degli Isotteri, che si credeva fossero gli unici taxa in possesso di tali caratteristiche. La progressiva scoperta dell'eusocialità in altri ordini di insetti (Tisanotteri: Crespi, 1992; Coleotteri: Kent e Simpson, 1992; Emitteri: Stern e Foster, 1996) ed in animali distanti dagli insetti anche nel profilo filogenetico (crostacei Alfeidi: Duffy et al., 1999; ratti-talpa africani: Sherman et al., 1992), richiese un'estensione del confine semantico originario. Venne proposto il concetto di “continuum eusociale” (Sherman et al., 1995): uno spettro di società animali caratterizzate da

gruppi multi-generazionali e dalla presenza di cure alloparentali sviluppato sulla base dell'inclinazione riproduttiva. Questo è un indice della proporzione di individui di entrambi i sessi che in una società si accoppia, sul quale si basa un modello di ottimizzazione del risultato dei conflitti che nascono all'interno di una società cooperativa: il successo riproduttivo (*fitness*) del dominante viene bilanciato dai benefici ottenuti dal resto del gruppo, perciò la *fitness* è direttamente proporzionale ai potenziali benefici collettivi (Vehrencamp, 1983). Tra i criteri proposti nella ridefinizione dei gruppi eusociali va ricordato anche quello di Crespi e Yanega (1995), che prevede la distinzione, all'interno della società, di gruppi composti da individui omogenei da un punto di vista morfologico e comportamentale (le caste). Nonostante i tentativi di semplificazione delle categorie non eusociali sotto la comune etichetta di "gruppi sociali" (Costa e Fitzgerald, 2005), il dibattito sulla distinzione del concetto di eusocialità è tuttora aperto, principalmente a causa della complessità e particolarizzazione dei rapporti instaurabili nelle società cooperative (Costa e Fitzgerald, 2005; Lacey e Sherman, 2005).

1.3 Cenni evolutivi sull'eusocialità negli Antofili

Il più antico fossile di un Antofilo eusociale finora conosciuto è quello di *Cretatrigona prisca* (figura 1-7), un'ape senza pungiglione rinvenuta in ambra risalente al Tardo Cretaceo nell'attuale New Jersey (Michener e Grimaldi, 1988). L'età del fossile è tuttora sconosciuta e le ipotesi sulla sua origine spaziano dal Paleocene (Rasnitsyn e Michener, 1991) al Tardo Cretaceo (Grimaldi, 1999; Michener e Grimaldi, 1988). Benché l'incertezza ancora persista, secondo l'ipotesi più accreditata attualmente si considera che provenga dal piano Tardo Maastrichtiano del Cretacico Superiore (all'incirca tra 65 e 70 milioni di anni fa) (Engel, 2000). Anche dall'ambra baltica sono venuti alla luce diversi fossili di Antofili, la cui età stimata si aggira attorno ai 44 milioni di anni (Engel, 2001). Sebbene di certo non si possano trarre conclusioni sull'organizzazione sociale dei membri dei taxa fossili tramite un'osservazione diretta, alcuni dettagli morfologici possono fornire indizi significativi. In particolare, la riduzione del metasoma e la presenza di uncini ricurvi sul pungiglione di alcuni esemplari supportano con forza l'ipotesi dell'appartenenza alla casta operaia di alcuni degli esemplari fossili (Engel, 2001). Di conseguenza, le prove fornite dai fossili sembrerebbero suggerire la presenza di un'organizzazione eusociale in alcuni taxa di Antofili all'incirca tra i 70 (o meno, in funzione della vera età del fossile di *Cretatrigona prisca*) e i 44 milioni di anni fa.

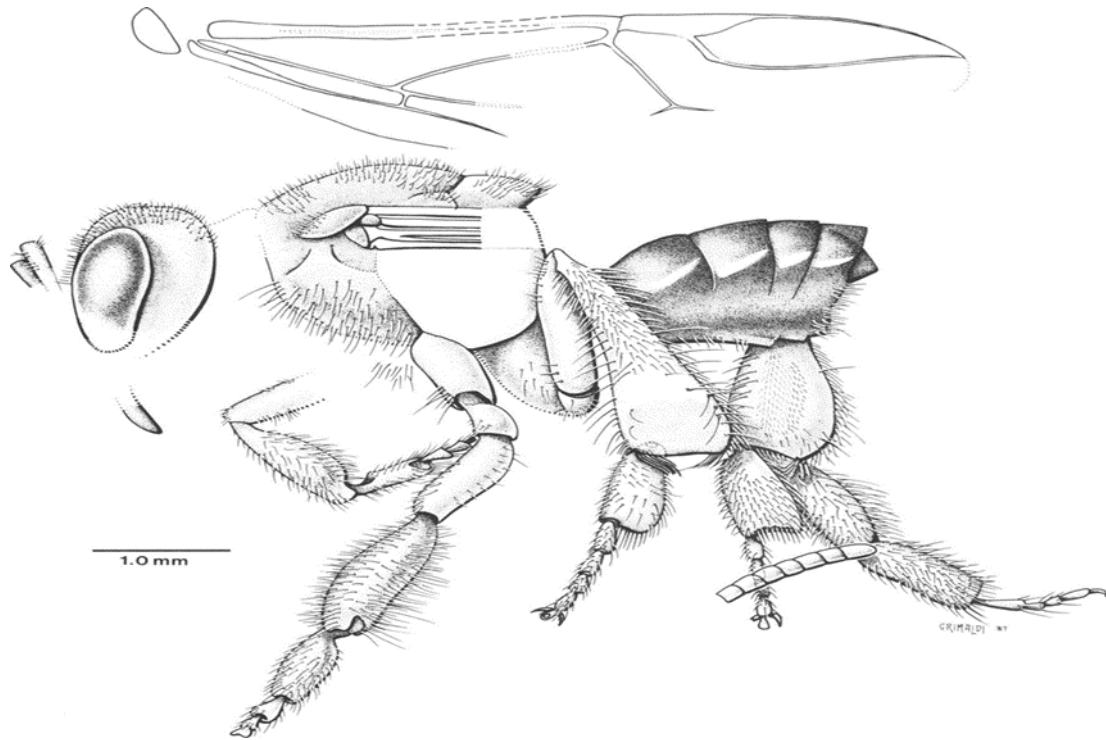


Figura 1-7: illustrazione dell'habitus laterale sinistro dell'olotipo di operaia di *C. prisca* (fonte: https://www.researchgate.net/figure/Side-view-of-worker-of-T-T-prisca-based-on-camera-lucida-sketch-with-reconstruction_fig1_7185775).

1.4 L'organizzazione sociale di *Apis mellifera*

Una colonia o famiglia di *A. mellifera* è costituita da alcune decine di migliaia di individui, il cui numero varia in maniera consistente a seconda di un'ampia gamma di fattori, in primo luogo la stagionalità. La colonia vive in un nido formato da più favi di cera costruito al riparo dall'esterno, in cavità naturali o artificiali (Contessi, 2018). La popolazione di un nido è costituita da tre tipi di individui: la regina (l'unica femmina feconda), un numero variabile di femmine sterili o quasi sterili, le operaie, e poche centinaia di maschi o fuchi, che vengono allevati solo tra la primavera e l'autunno (Contessi, 2018). La determinazione del sesso è di tipo aplodiploide, in particolare si verifica la partenogenesi arrenotoca: da un uovo non fecondato (e dunque aploide da un punto di vista genetico) nasce un maschio, mentre da uova fecondate e dunque diploidi nascono le femmine. L'aplodiploidia è una caratteristica diffusa in numerosi taxa tra gli Imenotteri, in particolare la partenogenesi arrenotoca rappresenta la modalità prevalente di determinazione sessuale nell'ordine (Heimpel e de Boer, 2008). Da un punto di vista sociale, la colonia di *Apis mellifera* è organizzata secondo un modello altamente

eusociale: le forme pre-immaginali ricevono cure alloparentali fino allo sfarfallamento, i membri adulti della colonia appartengono a due o più generazioni consecutive e la riproduzione è affidata quasi esclusivamente (Barron et al., 2001) ad alcuni individui, gli appartenenti alle caste riproduttive (Wilson e Hölldobler, 2005). Le caste sono appunto distinte in riproduttive (quella femminile della regina e maschile dei fuchi) e non riproduttiva (quella delle operaie, unicamente femminile) e sono caratterizzate da profonde differenze morfologiche, fisiologiche e comportamentali. La regina, quando feconda e fisogastrica, è di dimensioni maggiori rispetto ai rappresentanti delle altre caste (*figura 1-8*). Possiede un complesso ghiandola tipico, è priva di differenziazioni anatomiche delle zampe posteriori necessarie al trasporto del polline, ha una ligula troppo corta per nutrirsi in autonomia ed ha un pungiglione provvisto di un minor numero di dentelli-meno definiti, peraltro-rispetto alle operaie; il suo compito principale è la deposizione delle uova (Contessi, 2018). Le operaie si occupano di tutte le mansioni necessarie alla sopravvivenza della famiglia. I compiti possono essere distinti in intranidiali ed extranidiali: nella prima categoria si trovano la pulizia delle celle, l'accudimento della covata, la costruzione dei favi e la rimozione di api morte. Della seconda fanno parte la sorveglianza del nido e la raccolta di risorse. Il passaggio tra le due tipologie di compiti non è rigido, ed in una famiglia con una buona distribuzione delle età nella popolazione avviene tra i 20 e i 25 giorni dallo sfarfallamento (Contessi, 2018; Winston, 1987). La sequenza di svolgimento dei compiti, in condizioni non emergenziali, è basata sulla maturazione fisiologica degli organi delle operaie, secondo un modello di suddivisione delle attività basato sul polietismo (Free, 1977). La maturazione comportamentale avviene attraverso l'esperienza accumulata nello svolgimento dei differenti compiti che competono alle operaie, è sostenuta dall'incremento dei livelli di neotenina (JH) e collegata allo sviluppo volumetrico del neuropilo dei corpi fungiformi del cervello dell'ape (Fahrbach et al., 1998; Withers et al., 1995). Anche la muscolatura toracica deputata al volo (soprattutto i muscoli alari indiretti) subisce importanti modifiche durante la crescita delle operaie, principalmente in funzione della preparazione ai compiti extranidiali, che richiedono prolungate sessioni di volo (Correa-Fernandez e Cruz-Landim, 2010). Le operaie sono tipicamente sterili ma talvolta, in funzione di fattori genotipici, sociali e nutrizionali possono diventare fertili (Amdam et al., 2004; Amdam et al., 2006; Hoover et al., 2003; Hoover et al., 2006). Tra le operaie completamente sterili e quelle potenzialmente fertili è stata riscontrata una lieve differenza nell'espressione di alcuni geni (221) (Grozinger et al., 2007). Quest'ultime mostrano anche un tasso di sviluppo ovarico più alto, rispetto alle sorelle sterili (Barron et al., 2001). Dal momento che riescono ad ignorare i meccanismi di repressione riproduttiva (sorveglianza delle operaie:

Ridley, 1997; aggressione da parte delle operaie: Visscher e Ducas, 1995; feromoni della regina e della covata: Winston e Slessor, 1997) vigenti in una colonia comprensiva di regina feconda, sono chiamate anarchiche (Barron et al., 2001). Tra le operaie e la regina esiste una netta forma di polifenismo, fenomeno per cui da individui in possesso dello stesso genoma può risultare un'ampia varietà di differenti fenotipi (Wheeler, 1986). Le differenze riguardano, oltre a quelle morfologiche e comportamentali sopracitate, la regolazione genica (nelle regine circa 2000 geni vengono regolati in maniera diversa rispetto agli stessi nelle operaie: Grozinger et al., 2007) e la durata della vita (le regine vivono in media due anni, mentre le operaie tre o quattro mesi d'inverno e circa sei settimane d'estate: Contessi, 2018). Lo sviluppo della larva femminile in regina o operaia viene determinato già a partire dalla sua alimentazione (Haydak, 1943). Tutte le larve vengono nutrite con la secrezione delle ghiandole ipofaringee delle operaie nutrici (pappa reale), entro i primi tre giorni dalla schiusura dell'uovo. Trascorso questo periodo, le nutrici modificano il regime alimentare delle larve operaie in una mistura di secreto ghiandolare, miele e polline. Le larve delle future regine, invece, continuano ad essere nutrite di pappa reale fino alla prima metamorfosi (Contessi, 2018). L'alimentazione ricca di nutrienti provoca modifiche dei valori ormonali, insieme ad alterazioni fisiologiche ed anatomiche (Page e Peng, 2001). Le variazioni sul modello di sviluppo ancestrale-determinanti il polifenismo-sono causate da risposte a valori soglia di JH, che regola l'espressione genica coinvolta nello sviluppo di specifici organi e nella definizione generale dell'organismo (Barchuk et al., 2007). I fuchi generalmente sono di dimensioni intermedie tra un'operaia e una regina (*figura 1-8*). Il loro ciclo di sviluppo è leggermente più lungo rispetto a quello delle altre due caste e dura circa 24 giorni, a confronto con i 17 e i 21 circa della regina e dell'operaia, rispettivamente. La loro principale funzione è quella di partecipare ai voli d'accoppiamento, attraverso cui avviene la fecondazione della regina. Sono tuttavia coinvolti anche in mansioni non casta-specifiche, come il trasferimento di nettare per trofallassi ed il riscaldamento della covata (Contessi, 2018). La colonia nella sua interezza viene considerata un superorganismo. Il termine fu coniato da Wheeler (1928) per indicare che alcune società di insetti possiedono dei sistemi organizzativi analoghi ai processi fisiologici di alcuni organismi. Sarebbe anche logico supporre che se un gruppo di cellule che cooperano nella propagazione dei propri geni viene chiamato organismo, allora un gruppo di organismi che condivide lo stesso obiettivo sia definibile superorganismo (Seeley, 1989). Alcune tra le più importanti attività della colonia, in special modo la sciamatura, la scelta di un sito adatto alla costruzione di un nuovo nido ed il reclutamento di seguaci nello sfruttamento di una risorsa richiedono una suddivisione dei compiti tra gruppi interdipendenti e comunicanti

tra loro (Visscher, 2007). La comunicazione dunque, in qualsiasi forma, è indispensabile nel successo di attività spesso necessarie alla sopravvivenza della colonia.



Figura 1-8: confronto morfologico tra individui delle tre caste.
Da sinistra: operaia, fuco e regina ([fonte: https://agritech.tnau.ac.in/farm_enterprises/fe_api_castesofhoneybee.html](https://agritech.tnau.ac.in/farm_enterprises/fe_api_castesofhoneybee.html)).

Capitolo 2

LA COMUNICAZIONE NELLA SOCIETÀ DELLE API

2.1 Comunicazione olfattiva

La più antica modalità di comunicazione prevede il trasferimento di sostanze chimiche (Wyatt, 2014). La comunicazione per via olfattiva si evolve non appena un individuo diventa in grado di rilevare delle sostanze emesse da altri individui. A questo livello le sostanze chimiche hanno valore di *indizio*. Gli indizi sono delle tracce vettrici di informazioni che vengono emesse in modo non intenzionale da un individuo (l'emittente) ed utilizzate da un altro individuo (il ricettore) per ricavare informazioni riguardo all'emittente. Quando i ricettori rispondono e gli emittenti oltre a riconoscere la risposta ne ricavano un beneficio, allora gli emittenti hanno evoluto un *segnale*, più sofisticato ed affidabile. I segnali sono degli elementi che si sono coevoluti nei due soggetti comunicanti affinché avvenisse un più efficace trasferimento informazionale. In questo caso si parla di "vera comunicazione" (Dusenbery, 1992; Stevens, 2013). Negli insetti, sia gli indizi che i segnali chimici rappresentano tuttora la modalità comunicativa predominante, benché ne vengano utilizzate anche di più evolute e sofisticate (Wyatt, 2014). Negli insetti solitari la comunicazione è quasi del tutto relegata alla sfera sessuale: durante il corteggiamento viene emessa una moltitudine di segnali a scopo attrattivo ed informativo, indirizzati ai potenziali compagni d'accoppiamento. L'esempio più indicativo è quello dei feromoni sessuali, che possono presentarsi come singole sostanze o miscele di molecole volatili (Wyatt, 2014). L'aumento della complessità dei modelli sociali ha comportato una diversificazione delle informazioni scambiate, al fine di orchestrare la suddivisione dei compiti, la collaborazione nell'uso delle risorse e l'attuazione di misure di difesa collettive. Ciononostante, la complessità degli inquadramenti sociali e quella dell'architettura chimica dei segnali non sempre corrispondono. Gli idrocarburi cuticolari (CHC) sono un raggruppamento di diverse classi molecolari che rivestono l'esoscheletro degli insetti e fungono da indizi chimici. Sia le vespe parassitoidi del taxon Parassitica, solitarie da un punto di vista sociale, sia diversi taxa di formiche (tendenzialmente eusociali) producono CHC dai più complessi profili molecolari all'interno di tutto l'ordine degli Imenotteri (Kather

e Martin, 2015). In gruppi numerosi come quelli che contraddistinguono diverse società di insetti, segnali come i feromoni d'aggregazione (Torto et al., 1994), di dispersione (Bashir e Hassanali, 2010) e segnali utili al reclutamento di compagni per la raccolta di risorse di varia natura (perlopiù alimentari) (Barth et al., 2008; Czaczkes e Ratnieks, 2012) si rivelano degli utili strumenti. Nelle colonie eusociali, segnali semiochimici prodotti dalle regine indicano la loro presenza e/o fertilità alle operaie, le quali sono così indotte ad abbandonare ogni velleità riproduttiva e a cooperare nell'allevamento delle sorelle. I messaggi inviati dalla regina rassicurano le operaie sulla sua efficienza e rafforzano la segregazione dell'attività riproduttiva (Keller e Nonacs, 1993). I segnali trasmessi sono i cosiddetti *feromoni della regina*, si ritiene che siano presenti nella maggior parte delle specie eusociali e che siano localizzati sulla cuticola della regina (Monnin, 2006; Oi et al., 2015). Essi sono sufficienti nel caso di colonie composte da centinaia di individui (Hölldobler e Wilson, 1990; Richard e Hunt, 2013), mentre gruppi di migliaia o decine di migliaia richiedono dei meccanismi integrativi di trasmissione indiretta. Ad esempio in *Apis mellifera* è documentata la presenza di operaie dette messaggere, adibite alla diffusione del feromone tra le compagne (Naumann, 1991; Naumann et al., 1991). Nella specie di formiche *Camponotus floridanus*, invece, il messaggio viene veicolato per mezzo di idrocarburi che rivestono la superficie delle uova appena deposte (Endler et al., 2004). L'orfanità o la diminuzione della fertilità delle regine sono accompagnate da proporzionali cali della potenza del segnale emesso, in tal modo viene promossa l'ovideposizione delle operaie (qualora ne siano fisiologicamente capaci) (Keller e Nonacs, 1993). Studi recenti sembrano suggerire che molti importanti taxa degli Imenotteri abbiano evoluto dei CHC (usati come feromoni regali) tra loro collegati da un punto di vista strutturale, i quali molto probabilmente si sono evoluti a partire da segnali sfruttati da antenati solitari (Oi et al., 2015; Van Oystaeyen et al., 2014).

2.2 La comunicazione olfattiva in *Apis mellifera*

L'organizzazione sociale dell'ape europea prevede l'utilizzo di una vasta gamma di segnali chimici, prodotti dalla regina, dalle operaie adulte e dalla covata. Nel complesso, questi segnali vengono definiti i "feromoni della colonia" (Bortolotti e Costa, 2014). I feromoni sono delle sostanze chimiche secrete da alcune ghiandole esocrine di un animale che stimolano una reazione comportamentale e/o fisiologica in altri animali della stessa specie. Di solito il destinatario del messaggio trasmesso per via feromonale appartiene alla stessa colonia, anche se ci sono delle eccezioni (Free, 1987). I feromoni possono essere distinti in due categorie, *releaser* e *primer*. Il *releaser* provoca un'immediata risposta di natura comportamentale nel

ricettore, mentre il *primer* esercita un effetto a lungo termine che coinvolge i sistemi endocrino e riproduttore, innescando reazioni di natura comportamentale e fisiologica (Slessor et al., 2005). I feromoni sono coinvolti quasi in ogni aspetto della vita della colonia, dallo sviluppo alla riproduzione, ed in generale nell'integrazione e nel coordinamento di attività fondamentali per la sopravvivenza della famiglia quali il bottinamento e la difesa del nido. La complessità della comunicazione mediata da feromoni permette la trasmissione di informazioni tra tutte le caste, così come tra la covata ed i membri adulti (Trhlin e Rajchard, 2011).

2.2.1 I feromoni della regina

I feromoni prodotti dalla regina sono il principale mezzo di regolazione delle attività della colonia. Essi vengono prodotti da differenti ghiandole ed emessi sotto forma di una complessa miscela chimica, definita collettivamente "segnale della regina" (Bortolotti e Costa, 2014). Il segnale agisce come un feromone *primer* nella sua capacità di indurre modifiche fisiologiche e comportamentali nelle operaie adulte, che fortificano la segregazione riproduttiva e contribuiscono al mantenimento dell'omeostasi nella colonia. In pratica, rafforza la coesione tra le operaie, inibisce la riproduzione delle altre operaie e l'allevamento di nuove regine ed ha un generico effetto stimolatore sulle attività delle operaie (*figura 2-1*). Agisce anche come feromone *releaser*, in almeno due modi: i) attraverso l'attrazione esercitata sulle operaie, le quali sono indotte a nutrirla e a seguirla continuamente, formando il corteo (*retinue*) (Slessor et al., 1988); ii) attraverso l'attrazione provocata nei fuchi dalle regine vergini, che si orientano nei voli di accoppiamento secondo gradienti crescenti di concentrazione feromonale (Currie, 1987). La componente principale del segnale è il *feromone mandibolare della regina* (QMP). Viene prodotto dalle ghiandole mandibolari della regina e l'attrattivo principale risulta essere l'acido (E)-9-ossi-2-decenoico (9-ODA) (Wanner et al., 2007). La scoperta che regine private della mandibola sono in grado di provocare alcuni dei comportamenti che si credevano unicamente dipendenti dal QMP (Maisonasse et al., 2010) ha stimolato l'approfondimento nella ricerca di organi secernenti e di deposito del 9-ODA alternativi alle ghiandole mandibolari. Sembra che le secrezioni delle ghiandole tarsali, tergali, di Dufour e di Koschevnikov compongano la miscela feromonale del segnale regale assieme al 9-ODA, su cui esercitano una o più funzioni di tipo regolativo (Bortolotti e Costa, 2014).

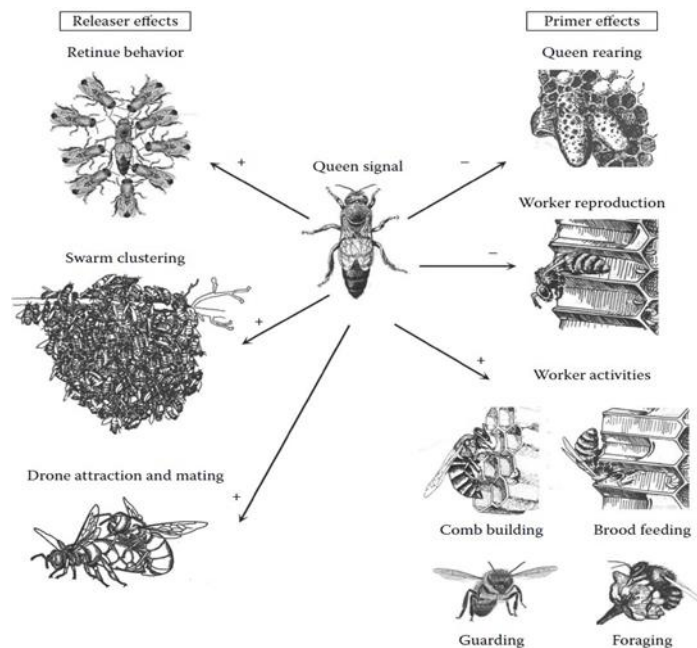


Figura 2-1: le attività promosse (+) ed inibite (-) dal segnale della regina (fonte: <https://www.scientificbeekeeping.co.uk/pheromonesQ.html>).

2.2.2 I feromoni delle operaie

Il secreto delle ghiandole mandibolari delle operaie esercita la medesima funzione di repressione della riproduzione nelle operaie e di rafforzamento della segregazione riproduttiva (e contestualmente, di incremento della coesione nella casta sterile). La differenza principale risiede nella composizione chimica del secreto: i composti predominanti nel secreto mandibolare delle operaie sono infatti acidi grassi con doppi legami agli elementi 8- e 10- della catena (Plettner et al., 1997). Colonie prive di regina portano allo sviluppo nella famiglia di operaie ovifiatrici (Contessi, 2018). Queste competono nella produzione di un secreto mandibolare il più simile possibile a quello della regina, ed alle dominanti viene permesso dalle sorelle di ovideporre proprio in funzione della concentrazione di 9-ODA percepita nel loro secreto mandibolare (Moritz et al., 2000). L'etil oleato è una sostanza prodotta dalle bottinatrici che svolge un ruolo inibitorio nella maturazione comportamentale delle operaie. Sembra che si ritrovi ad alte concentrazioni nel nettare depositato nelle celle, elevando così la trofallassi ad elemento modulatore nella transizione tra le varie attività svolte dalle operaie (Leoncini et al., 2004). Il secreto delle ghiandole di Nasonov è esclusivo della casta delle operaie. Viene emesso da ghiandole localizzate nella membrana intersegmentaria tra il quinto

ed il sesto urotergite, e durante la sua emissione l'ape assume una caratteristica postura dall'addome incurvato (*figura 2-2*) e comincia a ventilare per facilitare la dispersione del feromone nell'atmosfera circostante (Bortolotti e Costa, 2014). La funzione principale è quella aggregativa: ad esempio, viene impiegato dalle esploratrici per segnalare ai membri dello sciame la posizione di un sito designato alla costruzione di un nuovo nido (Seeley, 2010). I feromoni d'allarme sono prodotti solo dalle operaie di età compresa tra due e tre settimane (Moore et al., 1987) dalla ghiandola di Koschevnikov e dalle aree ghiandolari delle guaine del pungiglione. Il segnale è una miscela di differenti molecole volatili, tra le quali spicca l'isopentil acetato (IPA). L'IPA sembra essere il principale componente responsabile dell'induzione alla puntura nei confronti di un potenziale intruso del nido (Bortolotti e Costa, 2014). Un ultimo gruppo molecolare con funzione comunicativa è quello dei CHC. Gli idrocarburi cuticolari vengono impiegati come feromoni nel riconoscimento dei compagni di nido. Tale riconoscimento viene eseguito quando un membro di un gruppo sociale (la colonia) riesce a distinguere i compagni del gruppo dai conspecifici non appartenenti al gruppo (Bortolotti e Costa, 2014). Prove dell'implicazione dei CHC nel riconoscimento dei "familiari" sono fornite dalla somiglianza del profilo chimico cuticolare dei membri di una stessa colonia (Breed, 1998). Inoltre, sembra che le api più giovani vengano accettate con più facilità in colonie estranee, probabilmente a causa della minore presenza di CHC dovuta all'incompleto sviluppo cuticolare (Breed et al., 2004). Gli idrocarburi cuticolari si sono evoluti in primo luogo come strato impermeabilizzante dell'esoscheletro. Da questa proprietà derivano una protezione dall'essiccazione ed un'adeguata coibentazione. Negli insetti sociali si osserva un'ampissima variabilità nell'architettura molecolare dei CHC, ottenuta attraverso insaturazioni e ramificazioni delle catene idrocarburiche. Queste modifiche riducono le capacità protettive dell'esoscheletro, considerata la maggiore stabilità chimico-fisica delle catene idrocarburiche sature. È stata avanzata l'ipotesi che durante l'evoluzione degli insetti, soprattutto di quelli sociali, i CHC abbiano perso l'originale funzione tegumentaria a favore di un ruolo identificativo. Infatti la diversificazione delle catene permetta la costituzione di miscele altamente specifiche, che possono fungere da indizi chimici (Le Conte e Hefetz, 2008).



Figura 2-2: un'operaia durante l'emissione del feromone ghiandolare di Nasonov (fonte: https://adventuresinbeeland.com/2012/04/22/a-day-out-with-john/img_3461/).

2.2.3 I feromoni della covata

Alla miscela di composti chimici prodotta e secreta dalle larve di *A. mellifera* è stato dato il nome di feromone della covata (BP). Consiste in un insieme di esteri di acidi grassi, i quali agiscono sia come *primer* che come *releaser* e sono coinvolti nello sviluppo delle operaie e nella crescita della colonia (Bortolotti e Costa, 2014). In particolare, come *releaser* il BP stimola le operaie ad opercolare le celle (Le Conte et al., 2001) ed incrementa l'attività delle loro ghiandole ipofaringee, aumentando così la quota proteica della pappa reale secreta (Mohammedi et al., 1996). In veste di *primer* regola in sinergia con il QMP lo sviluppo dell'apparato riproduttivo delle operaie, in particolare inibendone lo sviluppo ovarico (Bortolotti e Costa, 2014). Induce inoltre modifiche comportamentali: è stato osservato che in colonie trattate con BP aumenta il numero di bottinatrici delegate alla raccolta del polline, così come il carico da queste trasportabile (Pankiw, 2004).

2.3 La comunicazione visiva in *Apis mellifera*

La vista riveste un ruolo primario soprattutto nella ricerca del cibo, in *Apis mellifera*. La percezione dei colori è diversa da quella umana, principalmente nello spettro di frequenze a cui l'organo visivo è sensibile. L'occhio composto dell'ape non è in grado di distinguere il rosso e radiazioni dalla lunghezza d'onda superiore, ma riesce a percepire fasci cromatici oltre il violetto, che invece rappresenta il limite dello spettro radiativo oculare umano (figura 2-3). Questa capacità permette alle bottinatrici di rilevare le *guide del nettare*, delle variegature

presenti sulla superficie dei petali di alcuni fiori che svolgono una funzione vessillare (Contessi, 2018). Questi segnali visuali si sono coevoluti con le potenzialità visive dei pronubi, nel caso specifico *Apis mellifera*: infatti, le screziature non sono distinte dall'occhio umano, ad esempio (Contessi, 2018). Comunque, per una specie che trascorre buona parte della vita in un nido buio, la vista non rappresenta uno strumento strettamente indispensabile per comunicare. *A. florea* nidifica all'aperto e tipicamente danza alla luce del giorno. Solo in alcuni casi le operaie emettono segnali acustici, peraltro neanche durante la danza, ma tra due danze consecutive (Towne, 1985). Anche *A. dorsata* e *A. laboriosa*, api giganti, nidificano all'aperto e danzano durante il giorno: in queste specie le danze sono addirittura prive di stimoli acustici (Kirchner et al., 1996; Towne, 1985). La parziale o totale mancanza di emissioni sonore viene compensata dalla componente visuale della danza. Le danzatrici si esibiscono sollevando l'addome al di sopra del piano su cui giacciono le compagne, inoltre aggiungono alla vibrazione laterale tipica della danza un movimento dorso-ventrale dell'addome (Towne, 1985). La danzatrice non viene seguita e palpata con le antenne, ma "osservata" (Towne, 1985) dalle compagne durante la sua esibizione. Le nidificatrici in cavità come *A. mellifera* e *A. cerana* vivono gran parte della loro esistenza in nidi al buio, per questo motivo gli stimoli visivi non rivestono un ruolo di spicco nella comunicazione tra i membri della colonia. Tuttavia, la vista rimane per *Apis mellifera* un importante mezzo di conoscenza dell'ambiente circostante (Esch et al., 2001; Srinivasan et al., 2000).

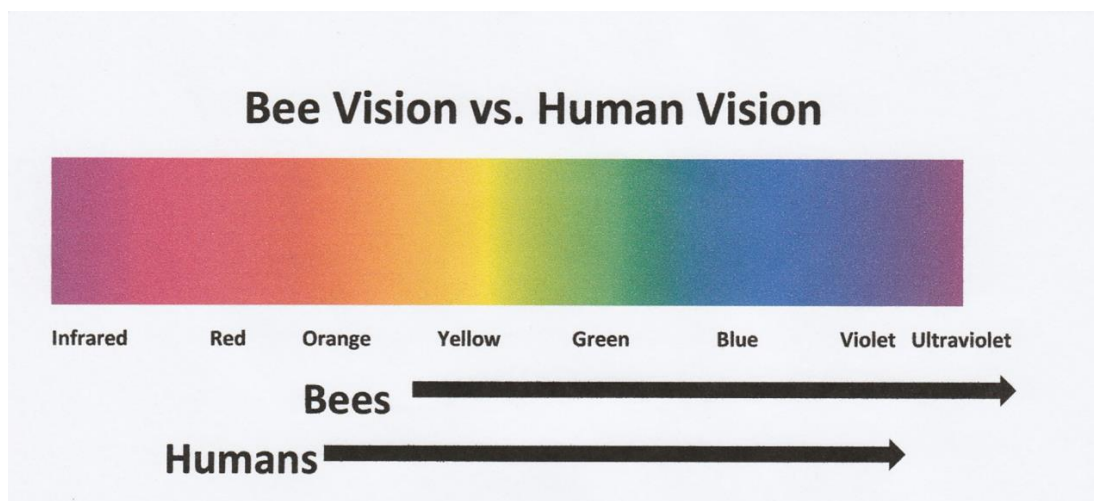


Figura 2-3: raffronto tra i campi di sensibilità visiva dell'ape e dell'uomo (fonte: <https://www.beeculture.com/bees-see-matters/>).

2.4 Cenni di comunicazione acustica negli insetti

La segnalazione acustica riveste un ruolo fondamentale nell'orientamento e nella comunicazione, nella classe degli insetti. Gli insetti solitari solitamente ricorrono a questo tipo di comunicazione solo con potenziali competitori o *partners* sessuali (Kirchner, 1997). I richiami acustici risultano particolarmente utili in quelle specie solitarie che possiedono abitudini crepuscolari o notturne. Infatti l'emissione di suoni rende più probabile il radunamento di potenziali *partners*, inoltre non richiede il consumo di tempo ed energia altrimenti necessari nella loro ricerca (Eskov, 2017). I segnali di richiamo di potenziali compagni di accoppiamento sono altamente specie-specifici e ciò favorisce l'isolamento riproduttivo, che a sua volta garantisce e consolida la distinzione tra specie (Haskell, 1961). Gli insetti sociali invece, utilizzano i suoni anche in ulteriori e diversi contesti. Ad esempio, la manifestazione di uno stato d'allarme per mezzo di richiami sonori è caratteristica di diversi taxa di formiche. Nel genere *Atta*, quando alcune operaie vengono seppellite dall'accidentale crollo di un cunicolo, esse attirano l'attenzione attraverso una forte stridulazione, che induce le loro compagne a ricercarle scavando (Markl, 1965). Un sistema simile è stato proposto anche per *Pogonomyrmex badius* (Wilson, 1971). Anche in differenti taxa di termiti l'emissione di suoni è implicata nella comunicazione di uno stato d'allarme. Nel genere *Macrotermes*, è stato dimostrato che viene sfruttata a fini comunicativi una vibrazione prodotta attraverso il tambureggiamento eseguito su un substrato solido-di solito le pareti dei cunicoli del nido-dalle segnalatrici. Questi suoni vengono emessi in risposta alla percezione di un disturbo e rappresentano un segnale d'allarme, che attraverso un'amplificazione a catena garantita dai membri della colonia può estendersi in un raggio di 20 cm e raggiungere anche le aree più remote del nido (Röhrig et al., 1999). Wilson (1971) definisce il reclutamento, nell'ambito degli insetti sociali, come una comunicazione in grado di portare alcuni membri del nido in un punto dello spazio nel quale è richiesto del lavoro. In *Vespa orientalis* ad esempio, le larve affamate sfregano le proprie mandibole contro le pareti del favo: le vibrazioni prodotte vengono recepite dalle operaie, che in questo modo vengono reclutate per sfamarle (Ishay e Landau, 1972). Infine, in *Apis mellifera* il suono riveste un ruolo comunicativo molto importante. La maggior parte della vita della colonia si svolge all'interno del nido, che essendo costruito in cavità, è avvolto nell'oscurità. La vista, indispensabile per l'orientamento al di fuori del nido, risulta inutile nelle interazioni tra le compagne al suo interno. Ed è per questo che, oltre alla comunicazione semiochimica descritta in precedenza, in *Apis mellifera* anche la comunicazione sonora riveste un ruolo determinante nel regolare le innumerevoli interazioni

tra i membri della famiglia (Kirchner, 1993a). I segnali ed i contesti in cui vengono utilizzati saranno perciò descritti in dettaglio nel capitolo successivo.

2.5 La comunicazione gustativa in *Apis mellifera*

Non sono molti gli esempi di comunicazione tra i membri della colonia che richiedono l'ausilio di segnali gustativi, se non si considera la dubbia funzione attribuita in passato allo *stop signal* (cfr. paragrafo 3.2.4). Un curioso paradigma è tuttavia offerto dal sistema di regolazione termica dell'alveare. La temperatura interna di un alveare di *Apis mellifera* in condizioni normali è mantenuta tra i 33 e i 36 °C, durante il periodo di attività: tale intervallo è funzionale al corretto sviluppo della covata (Contessi, 2018). La refrigerazione di una zona surriscaldata del nido coinvolge due soggetti: i) un numero variabile di operaie specializzate nell'evaporazione e successiva ventilazione dell'acqua, le *spruzzatrici* (Contessi, 2018); ii) le bottinatrici più esperte della famiglia. Le spruzzatrici non sono ancora abbastanza mature per procurarsi dell'acqua da sole, mentre le bottinatrici non conoscono il fabbisogno d'acqua della colonia. In caso di necessità di refrigerio e di carenza d'acqua, le spruzzatrici sono costrette a far evaporare quella contenuta nel semidigerito presente nella loro borsa melaria. In questo modo concentrano la soluzione zuccherina a loro diretta disposizione, mentre contemporaneamente accentrano la domanda di soluzioni diluite (con più acqua) verso l'area del nido da raffreddare. Questa richiesta viene mossa lambendo e palpando con le antenne le compagne, così da stimolarle a cedere per trofallassi (*figura 2-4*) il contenuto della loro ingluvie (Contessi, 2018). Di solito, alle bottinatrici che recano il nettare migliore viene concessa la precedenza sullo scarico da parte delle api "magazziniere", le operaie deputate allo stoccaggio del semidigerito ingluviale nelle celle del favo. Il nettare migliore è, *ceteris paribus*, quello più concentrato, ovvero quello che richiede meno lavoro per essere disidratato (Contessi, 2018). La maggiore necessità d'acqua comporta una rimodulazione delle priorità delle operaie, innescata in modo indiretto dalle spruzzatrici. Alle bottinatrici che trasportano nettare che sarebbe considerato di scarsa qualità (perché molto umido) in condizioni normali, viene data la precedenza sullo scarico del loro contenuto ingluviale: questo ridimensionamento delle priorità viene eseguito proprio per mezzo della trofallassi (Contessi, 2018). Si viene quindi ad istituire un sistema di *feedback* negativo dettato dall'allungamento dei tempi di scaricamento delle bottinatrici che trasportano il nettare più concentrato, che le porta infine alla comprensione della necessità contingente, l'acqua. L'intero sistema viene regolato dalla trofallassi, che permette alle spruzzatrici di giudicare il contenuto idrico del nettare e di stimolarne o inibirne in maniera indiretta la raccolta (Contessi, 2018).



Figura 2-4: tre operaie di *A. mellifera* durante uno scambio di nutrienti per trofallassi
(fonte: <https://www.michiganbees.org/trophallaxis/>).

2.6 La danza dell'addome

La danza dell'addome (in letteratura scientifica internazionale *waggle dance*) è una forma di segnalazione posseduta da tutte le specie del genere *Apis* (Beekman et al., 2015; Dyer, 2002; Oldroyd e Wongsiri, 2009). La scoperta di questa particolare modalità comunicativa valse il premio Nobel a Karl von Frisch, che per primo la descrisse come l'unica forma conosciuta di "linguaggio simbolico" tra gli invertebrati (von Frisch, 1967). In *Apis mellifera* le danze vengono eseguite in almeno due contesti conosciuti: in preparazione di una sciamatura (durante cui viene impiegata dalle esploratrici per indicare un bivacco provvisorio o per scegliere il sito di costruzione di un nuovo nido) (Seeley, 2010) e nel reclutamento di compagne del nido per lo sfruttamento di una risorsa (Couvillon, 2012). Indipendentemente dal contesto, le danze vengono eseguite dalle bottinatrici al ritorno nell'alveare seguendo uno schema di movimenti altamente stereotipato (Barron e Plath, 2017). Al ritorno da una raccolta abbondante, una bottinatrice avanza in linea retta sul favo, mentre scuote l'addome lateralmente e produce vibrazioni con le ali. Questa fase viene chiamata *waggle run*, ha una durata variabile e termina sempre con una svolta a destra o a sinistra. L'inversione comporta il ritorno della danzatrice al punto di inizio della danza, proprio per questo in letteratura prende il nome di *return phase* (Couvillon, 2012). Questo circuito viene ripetuto un numero variabile di volte, in funzione della redditività della risorsa (Seeley et al., 2000). Ad ogni ripetizione l'operaia fornisce informazioni sulla distanza e sulla direzione della risorsa (Dyer, 2002). All'epoca della sua scoperta, von Frisch evidenziò la presenza di due tipi distinti di danze: la

danza circolare (*round dance*) e la danza dell'addome (*waggle dance*) (von Frisch, 1967). La prima consiste in un rapido movimento circolare, durante la quale l'operaia inverte frequentemente direzione. La seconda è distinta nettamente dalla prima, per l'evidente traiettoria "ad 8" percorsa e per il tracciato lineare, durante la quale avviene lo scuotimento addominale che la caratterizza (*waggle run*) (Dyer, 2002). In origine, egli ipotizzò che la prima venisse utilizzata per indicare alle compagne un sito di raccolta del nettare, mentre la seconda una fonte di polline (Munz, 2005). Il fraintendimento nasceva dal diverso posizionamento dei nutritori adibiti all'addestramento delle api osservate durante i suoi esperimenti: quelli con il nettare si trovavano molto vicino agli alveari sperimentali, quelli con il polline erano più lontani (von Frisch, 1967). Compreso l'errore, concluse che le danze circolari comunicassero solo la direzione di una fonte alimentare entro i 100 m di distanza, mentre le danze addominali indicassero direzione e distanza di un sito distante più di 100 m (von Frisch, 1967). Il principio della distinzione delle danze in due tipologie rimase inalterato per decenni. Negli anni a venire, attraverso prove indirette fornite dall'analisi della componente acustica delle danze (Kirchner et al., 1988), dalla constatazione dell'esistenza di una forma di scuotimento addominale anche nelle danze circolari (Jensen et al., 1997) ed infine dalla dimostrazione della presenza di indicazioni di natura spazio-temporale in entrambe le forme di danza (Gardner et al., 2008), si è giunti ad un consenso unanime riguardo all'esistenza di un'unica forma di danza, quella dell'addome.

2.6.1 *Ipotesi evolutive*

Le avanguardistiche ricerche in tema di danze comunicative di Lindauer, allievo di von Frisch, lo portarono a formulare l'ipotesi di una progressione evolutiva-in termini di complessità-delle danze nel corso del tempo. Egli notò che le operaie di *Apis florea* utilizzano il Sole come punto di riferimento durante le loro danze (von Frisch e Lindauer, 1956). Inoltre, le api nane danzano su una superficie orizzontale o inclinata del favo (Dyer, 2002) ed orientano la propria danza verso il sito di cui comunicano la posizione (Koeniger et al., 1982). Il gruppo delle api nane comprende specie che nidificano all'aperto, costruiscono un unico favo e rappresenta il primo raggruppamento separatosi dall'antenato comune del genere *Apis* (Arias e Sheppard, 2005; Kotthoff et al., 2013). Il successivo gruppo ad essersi distaccato è quello delle api giganti. Anch'esse nidificano all'aperto, ma danzano sulle superfici verticali del favo: in questo modo è impossibile indicare direttamente la fonte di cibo (Dyer, 1985), per cui le danzatrici traslano l'angolo compreso tra il Sole e il sito d'interesse in un angolo compreso tra la direzione della *waggle run* ed il vettore della forza di gravità (Dyer, 2002). *Apis dorsata*

talvolta produce suoni durante le danze (Michelsen et al., 1986a), mentre sembra che *Apis laboriosa* esegua danze prive di suono: non è ancora chiaro se la componente acustica si sia persa in questa specie oppure se si sia evoluta indipendentemente nelle altre api giganti e nelle nidificatrici in cavità (Kirchner et al., 1996). Infine, la forma più derivata di danza dell'addome è eseguita dalle nidificatrici in cavità. Le danze sono orientate in riferimento alla gravità, vengono messe in atto su di una superficie verticale nel buio del nido e prevedono l'emissione di suoni (Michelsen et al., 1986a). L'ipotesi di Lindauer di una progressione evolutiva della complessità delle danze è sostenuta da un recente studio sulle relazioni filogenetiche dei membri del genere *Apis* (Raffiudin e Crozier, 2007). È stato inoltre suggerito da diversi autori che le danze si siano evolute in un ambiente tropicale in risposta ad una distribuzione spaziale delle risorse a macchia di leopardo, ad una loro relativamente rapida deteriorabilità e ad una grande variabilità di fonti alimentari (Dornhaus e Chittka, 2004; Dornhaus et al., 2006; Sherman e Visscher, 2002). Persiste tuttora un'incertezza sulla finalità originaria della danza, sulla quale sono state avanzate almeno tre ipotesi differenti. Alcuni autori sostengono che in origine la danza si sia evoluta per permettere la comunicazione di un sito di potenziale costruzione di un nuovo nido, e che solo in seguito sia stata adottata nella condivisione della posizione di aree di raccolta (Beekman e Lew, 2008; Oldroyd e Wongsiri, 2009). D'altro canto, le prime api in origine costruivano i loro nidi all'aperto e su supporti potenzialmente molto vicini e quindi facili da raggiungere. La capacità di raggiungere siti di raccolta di cibo prima di eventuali competitori avrebbe potuto rappresentare un vantaggio, motivo per cui altri autori sostengono l'ipotesi dell'adeguamento della danza alla comunicazione di siti di edificazione del nuovo nido (Ratnieks e Shackelton, 2015). Infine, secondo alcuni la danza potrebbe essersi evoluta contemporaneamente in entrambi i contesti. Uno studio ha dimostrato l'esistenza di alcuni neuroni cerebrali delle api deputati alla codifica ed al processamento delle informazioni legate alla sensazione di ricompensa (Hammer, 1997). Se il ritrovamento di una fonte alimentare di elevata qualità e di un sito per la costruzione di una nuova dimora di livello altrettanto alto vengono processati in modo simile nel cervello dell'ape, sembra logico supporre che la danza avrebbe potuto essere usata fin dalla sua comparsa in entrambi i contesti (l'Anson Price e Grüter, 2015).

2.6.2 Oggetto e componenti della comunicazione

Le operaie di *Apis mellifera* tipicamente danzano sulla superficie verticale dei favi, nel buio delle cavità in cui costruiscono il nido. L'angolo formato tra l'orientamento della *waggle run* e la verticale gravitazionale corrisponde all'angolo compreso tra il sito localizzato e l'azimut

solare (von Frisch, 1967) (figura 2-5). La durata della *waggle run* in termini temporali è invece correlata alla distanza della risorsa dall'alveare (Schürch et al., 2013). Secondo l'ipotesi del flusso ottico-quella maggiormente accreditata attualmente-la distanza viene stimata a partire dall'ammontare di immagini che flussano attraverso la retina delle api che esplorano l'ambiente circostante (Esch et al., 2001; Srinivasan et al., 2000). Per di più, l'ammontare di flusso ottico è altamente correlato alla distanza percorsa (Barron et al., 2005) e la relazione tra la durata della *waggle run* e la distanza dalla risorsa può essere espressa attraverso una funzione lineare (Gardner et al., 2008; Schürch et al., 2013). La velocità ed il numero di circuiti della danza eseguiti sono correlati con il valore delle risorse raccolte (Tautz, 2008). Le api che seguono le danze perlopiù si mantengono vicine all'addome dell'esecutrice (Božič e Valentinčič, 1991) e hanno bisogno di seguire più di un circuito per ottenere informazioni spazio-temporali dettagliate (Tanner e Visscher, 2008). Non è ancora chiaro, tuttavia, come le seguaci riescano a comprendere le informazioni trasmesse dalla danzatrice. La danza è composta da molteplici stimoli: tattili, come il contatto fisico che avviene tra le antenne delle seguaci ed il corpo della danzatrice (Rohrseitz e Tautz, 1999), acustici come le vibrazioni prodotte durante lo scuotimento dell'addome (Kirchner et al., 1991; Michelsen, 2003) o i getti d'aria generati durante la vibrazione alare della danzatrice (Michelsen, 2011), e non è ancora chiaro quale tra questi sia implicato nel trasferimento informativo. La componente acustica sembra essere in qualche modo responsabile della trasmissione. Mutanti dalle ali ridotte producono dei suoni dalle caratteristiche fisiche diverse rispetto al genotipo *wild* durante la *waggle run*, e questo comporta una significativa riduzione dei reclutamenti (Kirchner e Sommer, 1992). In ogni caso, seguire le *waggle runs* aumenta le possibilità di localizzare una fonte alimentare da parte delle compagne reclutate, le quali probabilmente hanno la capacità di localizzare con più precisione un sito di interesse combinando o facendo la media delle informazioni ottenute seguendo danze ripetute (Tanner e Visscher; 2008). L'importanza della componente olfattiva è stata oggetto di dibattito fin dalla scoperta della danza comunicativa (Wells e Wenner, 1973). Di sicuro gli odori floreali specifici della macchia da cui le bottinatrici provengono rappresentano un indizio aggiuntivo per aiutare le reclute a rintracciare la fonte di nutrimento. Tuttavia, da soli non sembrano essere sufficienti a fornire indicazioni sulla distanza (Couvillon, 2012; Esch, 2011; Grüter e Farina, 2009; Grüter et al., 2008).

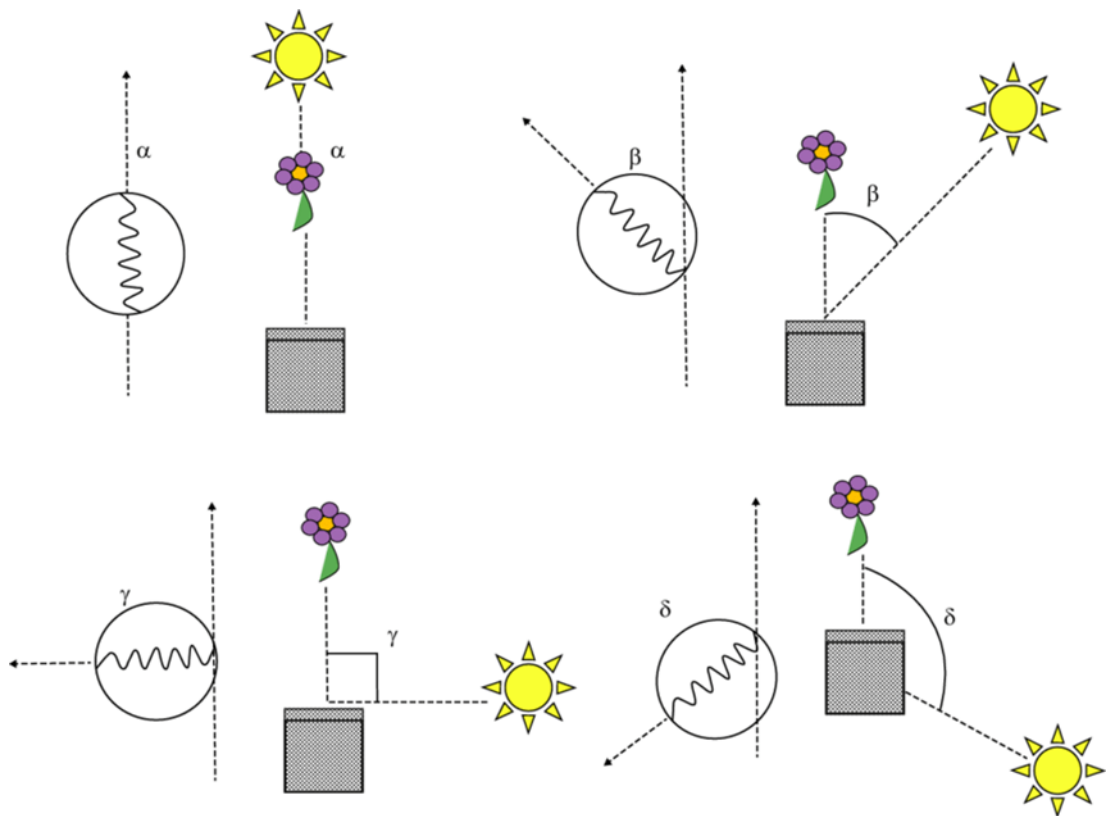


Figura 2-5: rappresentazione schematica della trasmissione di informazioni spaziali attraverso la waggle dance. L'angolo compreso tra il sito di interesse (fiore) ed il Sole viene traslato in un angolo compreso tra la verticale gravitazionale e la direzione della waggle run. Il quadrato puntinato rappresenta l'alveare, la linea a zig-zag il tracciato della waggle run (fonte: https://www.researchgate.net/figure/Dance-alignment-to-a-resource-changes-with-the-position-of-the-sun-When-a-honeybee_fig1_263283812).

Capitolo 3

LA COMUNICAZIONE ACUSTICA IN *APIS MELLIFERA*

3.1 Segnali della regina

Nelle colonie di *Apis mellifera* vengono allevate, in preparazione della sciamatura o in caso di perdita della regina, numerose regine in celle a forma di ghianda e rivolte verso il basso, chiamate celle reali (Contessi, 2018). La poliginia non è tollerata in una società altamente eusociale come quella di *Apis mellifera*, perciò la presenza contemporanea di più regine viene impedita in due modi. Nel caso in cui non siano previste sciamature aggiuntive, la vergine che per prima sfarfalla cerca le sue rivali e le combatte finché non ne sopravvive soltanto una: la monoginia è assicurata da un processo di eliminazione (Contessi, 2018; Grooters, 1987). Nel caso in cui si verifichino sciamature aggiuntive rispetto alla prima, è necessario che venga garantita la possibilità di riprodursi sia alla colonia originaria, sia agli sciami aggiuntivi. Per questo motivo alle regine vergini viene impedito dalle operaie di eliminare le rivali ancora in cella, anche tramite violente aggressioni (Grooters, 1987). Il comportamento delle operaie è volto a contrastare lo sfarfallamento di tutte le regine all'infuori di una, oltre che a mantenere un *pool* di regine di scorta: le regine rinchiuso vengono persino nutrite attraverso una fenditura sulla cella (Grooters, 1987). Dal punto di vista della colonia è un comportamento previdente. Allevare regine è un compito dispendioso in termini di tempo ed energie, perciò preservarne alcune per sciamature aggiuntive o in previsione di una perdita della prescelta (ad esempio, durante un volo d'accoppiamento) è chiaramente cautelativo (Michelsen et al., 1986b; Simpson e Cherry, 1969). In entrambi i casi, le vergini sfarfallate emettono durante la loro ricerca un suono acuto percepibile anche dall'orecchio umano, detto comunemente "canto della regina" (Contessi, 2018). In letteratura scientifica internazionale ci si riferisce a questo segnale sonoro con il termine *piping* (Kirchner, 1993a; Michelsen et al., 1986b; Simpson, 1964). Il *piping* a sua volta si compone di due diversi segnali acustici, il *tooting* ed il *quacking*. Il primo è quello emesso dalle regine vergini a partire da poco dopo lo sfarfallamento, il secondo viene prodotto dalle regine adulte ma ancora rinchiuso nelle celle reali (Kirchner, 1993a). È stato dimostrato sperimentalmente (Simpson, 1964) che il suono non viene prodotto

per immissione di aria e sua successiva espulsione attraverso gli spiracoli, bensì attraverso la rapida contrazione dei muscoli alari indiretti. Le ali non vibrano (Kirchner, 1993a). Durante l'emissione la regina preme il torace contro il favo, che diviene il substrato attraverso cui il suono viene trasmesso sotto forma di vibrazioni (Michelsen et al., 1986b). I due segnali possono essere distinti attraverso la struttura temporale (*figura 3-1*): il *tooting* comincia con una prima sillaba lunga 1 s, che all'inizio sale in ampiezza e frequenza. A questa segue un numero variabile di sillabe dalla durata di circa 0,25 s ciascuna, che mostrano lo stesso innalzamento iniziale in ampiezza. Il *quacking* è composto da un numero variabile di sillabe più brevi-di 0,2 s ciascuna-mancanti, inoltre, delle preliminari elevazioni in ampiezza e frequenza. Il *quacking* ha una frequenza perlopiù inferiore al *tooting*, anche se spesso si sovrappongono (Kirchner, 1993a; Michelsen et al., 1986b). La struttura temporale dei due segnali probabilmente è il discrimine sfruttato dalle regine vergini nel riconoscimento dei due suoni. Anche le operaie percepiscono il *piping*, e reagiscono immobilizzandosi per tutta la durata del canto (Michelsen et al., 1986a). Sono necessarie ripetute emissioni (le proprietà meccaniche dei favi permettono di effettuare solo "richiami locali") (Michelsen et al., 1986b) alle *tooters* per riuscire a localizzare le *quackers* rinchiusi nelle celle, a cui si avvicinano con intenti omicidi. Sembrerebbe quindi sconveniente alle *quackers* rispondere al segnale sonoro. Non è stato provato sperimentalmente, ma sembra che le operaie reagiscano al *quacking* ricoprendo la cella della regina rinchiusa che lo produce e scacciando le *tooters* (Kirchner, 1993a). In generale, la sciamatura è associata a frequenti emissioni di *piping* (Simpson e Cherry, 1969) e sembra che il segnale incoraggi in qualche modo la colonia a prepararsi alla scissione, anche se non è stato ancora provato un nesso causa-effetto (Michelsen et al., 1986b). L'associazione è corroborata dalla manifestazione di comportamenti simili in operaie sottoposte ad una riproduzione artificiale del segnale e in operaie che si trovano attorno alla regina nel momento dell'emissione (Simpson e Greenwood, 1974). Di sicuro, si può affermare che i *toots* sono coinvolti nel ritardo degli sfarfallamenti delle regine e che in questo processo le operaie fungono da intermediarie (Michelsen et al., 1986b).

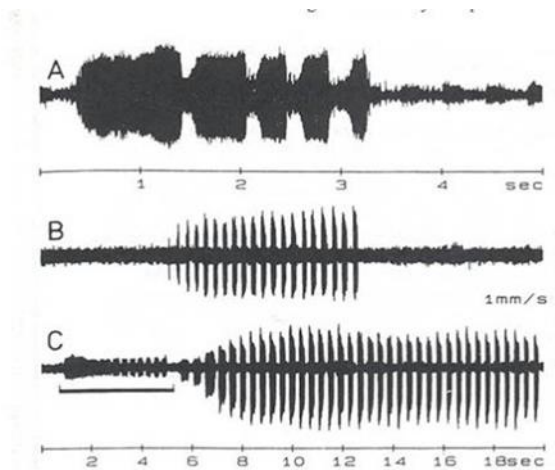


Figura 3-1: *sonogrammi delle componenti del piping. A: toot; B: quack; C: un toot a cui una regina rinchiusa risponde con un quack. La scala temporale in B e C è diversa da quella in A (fonte: <http://www.lcbaor.org/Supportfiles/piping.htm>).*

3.2 Segnali delle operaie

3.2.1 *Vibration signals*

Le attività cooperative nelle colonie di insetti sociali sono spesso regolate da decisioni collettive frutto di un sistema di controllo di tipo decentralizzato (ossia non dispotico: il peso di ciascun individuo nella decisione è egualitario) e non gerarchico (Seeley e Visscher, 2004; Seeley et al., 2006; Visscher, 2007). Di solito questi processi decisionali coinvolgono dei complessi sistemi di comunicazione, la cui funzione è quella di integrare e sincronizzare i comportamenti di differenti gruppi di lavoro. Uno dei sistemi più studiati è quello dei segnali vibrazionali nelle api. Viene eseguito dalle operaie, molto frequentemente da esperte bottinatrici oppure da seguaci di danze addominali (Biesmeijer, 2003; Nieh, 1998). L'esecutrice di solito afferra una compagna del nido attraverso le zampe anteriori, vibra dorso-ventralmente con tutto il corpo a circa 16 Hz di frequenza per una durata di 1 o 2 s, quindi rilascia la compagna e ne cerca un'altra per ripetere la stessa operazione. Può talvolta accadere che invece di una compagna operaia la vibratrice si aggrappi al favo, su cui riversa la stessa vibrazione (Seeley et al., 1998). Un'operaia può eseguirla in sequenza fino a circa 20 volte al minuto, e può proseguire per un periodo compreso tra diversi minuti a più di un'ora (Beismeyer, 2003; Schneider, 1986). In questo modo riesce a trasmettere il segnale a molteplici compagne di nido (Seeley et al., 1998). La ripetitività non è esclusiva di questo

genere di segnale, anzi, è proprio caratteristica dei gruppi sociali animali (Cao et al., 2009). Le prime ricerche sull'argomento si focalizzarono su una delle destinatarie della vibrazione: la regina. Ad esempio, le regine vergini vengono scosse in preparazione alla partenza dall'alveare, sia in occasione di una sciamatura che in favore di un volo d'accoppiamento (Allen, 1958). La constatazione della riduzione degli eventi vibratorii al ritorno dal volo nuziale portò Allen (1958) ad inferire che il segnale elicitasse la preparazione al decollo nelle giovani regine, o più genericamente le preparasse ad una "maggiore attività". In effetti è stato osservato che le regine (sia feconde che vergini) vengono vibrare il doppio quando sono inattive rispetto a quando sono impegnate in qualche attività. Rispondono alla stimolazione con un generico aumento della laboriosità, manifestato in genere con un aumento della locomozione; le reazioni specifiche comprendono un aumento dell'ispezione delle celle e dell'ovideposizione per le regine feconde, un incremento della frequenza di *piping* per le vergini (Schneider, 1991). Tuttavia, il messaggio trasferito per mezzo di questo segnale può provocare anche una reazione inibitoria nelle regine (Fletcher, 1978a; Fletcher, 1978b). Anche a causa di quest'ambivalenza funzionale, il segnale vibrazionale è un esempio di segnale modulatore. Caratteristica centrale di questa tipologia di segnali è la non specificità: il messaggio veicolato assume significato in relazione al contesto e potenzialmente è trasmissibile da qualsiasi operaia (Hölldobler e Wilson, 1990). In parallelo, ricerche analoghe vennero condotte sui destinatari più frequenti del segnale vibrazionale, le operaie. Il più generico effetto che deriva dalla ricezione del segnale è un potenziamento non specifico dell'attività, che si manifesta in un incremento della locomozione (Schneider, 1991; Schneider et al., 1986a). Le conseguenze più distintive, invece, si osservano in un miglioramento nell'acquisizione di informazioni e nell'esecuzione di determinati compiti. Tra le destinatarie, da una parte aumentano i tassi di ispezione del contenuto delle celle e di trofallassi tra compagne, attività tramite cui è possibile ottenere informazioni sulle necessità della colonia (Cao et al., 2007; Grüter et al., 2006). Dall'altra, le operaie che ricevono una vibrazione riescono ad occuparsi di più compiti, trascorrono più tempo nella cura della covata, nella pulizia del nido e nel processamento del cibo, nonché hanno una maggiore probabilità di dedicarsi al bottinaggio (Hyland et al., 2007; Schneider e Lewis, 2004). Ripetute vibrazioni innalzano in maniera lieve ma significativa i livelli emolinfatici di JH, probabilmente a causa dell'aumentato livello di attività (Schneider et al., 2004). I risultati sembrano coerenti con l'avvenuta dimostrazione che alti livelli di JH promuovono un'accelerazione del metabolismo nelle api (Sullivan et al., 2003), che a sua volta determina un potenziamento delle attività. Oltre a migliorare alcune attività, in quanto segnale modulatore viene probabilmente impiegato per inibire il bottinamento e favorire la

riallocazione delle operaie verso altre attività (Nieh, 1998). In conclusione, in *Apis mellifera* il segnale vibrazionale è associato principalmente al bottinamento (Nieh, 1998; Schneider et al., 1986a), e sembra anzi che in assenza di raccolta il tasso di esecuzione del segnale cali significativamente (Nieh, 1998; Schneider et al., 1986b). Tuttavia, sembra anche svolgere un ruolo nel coordinamento delle attività legate alla sciamatura (Donahoe et al., 2003).

3.2.2 *Worker piping*

Il *worker piping* è un segnale acustico emesso dalle operaie. Sebbene il contesto principale in cui in origine è stato studiato fosse quello di colonie irrimediabilmente orfane (Ohtani e Kamada, 1980), attualmente è certo che è impiegato durante la preparazione alla sciamatura (Seeley e Tautz, 2001). Ohtani e Kamada (1980) descrivono due tipologie di segnale, eseguiti dalle operaie in una famiglia orfana. Uno emesso dalle ovifiatrici (Contessi, 2018) alla frequenza fondamentale di 350 Hz; l'altro, emesso dalle guardiane poste all'entrata dell'alveare in concomitanza dell'aggressione da parte di un predatore, dalla frequenza di 500-700 Hz. Nella ricerca viene descritta la saltuaria aggressione delle ovifiatrici da parte delle compagne in occasione dell'emissione del segnale acustico (Ohtani e Kamada, 1980). Il paragone con il *piping* della regina non si ferma al nome: il *worker piping* delle operaie viene accostato al *quacking* per il fatto che le ovifiatrici si trovano in una situazione in cui "vengono attaccate". Al contrario, il *piping* delle aggressive compagne guardiane viene comparato al *tooting*, emesso dalla regina in cerca di rivali da eliminare (Kirchner, 1993a; Ohtani e Kamada, 1980). Ricerche più approfondite evidenziano più differenze che somiglianze tra i due *pipings*, tuttavia. Quello delle operaie dura all'incirca 1 s, è un singolo suono e non c'è modulazione di frequenza, che si assesta nell'intervallo 330-430 Hz (Pratt et al., 1996). Invece, entrambi i segnali del *piping* regale durano diversi secondi e sono spezzati in più sillabe (Michelsen et al., 1986b). La modalità di emissione è però simile: le operaie innescano la vibrazione dei muscoli toracici e premono il torace sul favo (Pratt et al., 1996) o sul dorso di una compagna (Schlegel et al., 2012), substrati solidi che trasmettono la vibrazione. Il segnale non viene emesso solo in famiglie orfane, ed in quelle in cui la regina è feconda è stato inizialmente osservato in un contesto di raccolta e deposito di risorse (Pratt et al., 1996). È stato successivamente dimostrato il suo ruolo nel processo di sciamatura (Seeley e Tautz, 2001). Le operaie che producono il segnale sono quasi sempre le esploratrici di ritorno da siti ritenuti validi per la costruzione di un nuovo nido (Seeley e Tautz, 2001; Seeley e Visscher, 2004). Solitamente queste sono anche le bottinatrici più anziane del nido (Pierce et al., 2007). Durante la preparazione alla sciamatura, le esploratrici eseguono il *piping* sulle regine. A poche ore

dalla partenza le esploratrici aumentano la frequenza dei contatti con la regina, probabilmente per stimolarla a volare (Seeley e Tautz, 2001). Il segnale viene emesso con frequenza anche sugli strati esterni dello sciame raccolto, soprattutto poco prima della partenza. In questo modo le esploratrici informano le compagne che il volo è imminente, e che è perciò necessario riscaldare i muscoli toracici fino a 35 °C, la temperatura ideale per sostenere un lungo volo (Schlegel et al., 2012; Seeley e Tautz, 2001).

3.2.3 *Tremble dance*

Una delle prime attestazioni dell'esistenza di questo comportamento risale alla monografia di von Frisch (1923). Nonostante egli ipotizzasse che fosse un segnale di comunicazione, il suo significato biologico è rimasto a lungo sconosciuto. Durante l'esecuzione, la danzatrice scuote il corpo in senso cranio-caudale e all'incirca ogni secondo ruota sul proprio asse corporeo di pressappoco 50°. La danza dura, in media, attorno ai 30 minuti e nonostante l'esecutrice si muova per tutto il nido, spesso si indirizza verso il nucleo di covata (Seeley, 1992). È appurato che le danzatrici emettono dei segnali acustici durante i loro spostamenti. La frequenza fondamentale del suono prodotto è compresa tra 350 e 450 Hz e dura tra i 50 e i 200 ms. Non è raro che le compagne incontrate dalla danzatrice lungo il suo tragitto la palpino brevemente con le antenne: questo sembrerebbe suggerire che il messaggio viene convogliato proprio per via vibrazionale (Kirchner, 1993b). Studi recenti attribuiscono a questo comportamento un ruolo regolatore dell'influsso di nettare nel nido: in effetti, viene esibito dalle bottinatrici di nettare nel caso in cui gli risulti difficile trovare delle compagne "magazziniere" a cui cedere il raccolto per trofallarsi (Kirchner e Lindauer, 1994; Seeley, 1992; Seeley et al., 1996). Inoltre, sembra avere un effetto diverso in funzione del destinatario: potrebbe esaltare le potenzialità delle magazziniere o aumentarne il numero favorendo una riallocazione della forza lavoro (Seeley et al., 1996). D'altro canto, le bottinatrici che ricevono il messaggio potrebbero essere disincantate al reclutamento delle compagne verso una fonte alimentare altamente profittevole. In quest'ottica, rappresenterebbe un sistema di *feedback* negativo contrapposto a quello positivo della danza dell'addome (Kirchner, 1993b).

3.2.4 *Stop signal*

Nelle descrizioni pubblicate in origine ci si riferisce a questo comportamento come *begging signal* (traducibile all'incirca in "segnale di richiesta"). Il termine deriva dalla constatazione che alcune danzatrici dell'addome vengono interrotte durante la loro esecuzione da alcune seguaci attraverso questo comportamento, a cui sembra rispondano con il rigurgito e

successiva elargizione di nettare alla postulante per trofallassi (Esch, 1964). La meccanica del comportamento è ormai nota: l'esecutrice colpisce la destinataria con il capo (ma si può anche arrampicare su di essa) (Thom et al., 2003) mentre emette un singolo impulso sonoro di breve durata, variabile tra 0,1 e 0,2 secondi (Pastor e Seeley, 2005). Il suono raggiunge una frequenza compresa tra 100 e 400 Hz (l'intervallo di frequenze a cui le api sono maggiormente sensibili è compreso tra 30 e 400 Hz) (Michelsen et al., 1986a), viene generato da rapide contrazioni dei muscoli toracici e trasmesso attraverso un substrato solido (un'altra operaia o anche il favo) (Nieh, 1993; Pastor e Seeley, 2005; Thom et al., 2003). La modifica del nome è dovuta, sostanzialmente, alla reinterpretazione del messaggio comunicato dal segnale. Uno studio sperimentale dimostra che il segnale viene utilizzato per interrompere le danzatrici dell'addome durante la loro esecuzione (Nieh, 1993). La constatazione che le esecutrici di *tremble dance* sono le operaie che più spesso eseguono anche lo *stop signal* (Nieh, 1993; Thom et al., 2003) sembra coerente: il ruolo di volano della *tremble dance* nella gestione dell'influsso di nettare è in effetti correlato al messaggio dello *stop signal*, e i segnali potrebbero rafforzarsi a vicenda. In ogni caso l'emittente raramente riceve nettare dalle danzatrici dell'addome (Nieh, 1993; Pastor e Seeley, 2005), perciò la modifica del nome sembra ragionevole. Studi successivi hanno portato ad un'integrazione delle funzioni di questo segnale. Le condizioni del sito di raccolta del cibo sembrano avere una notevole influenza sulla tendenza alla produzione dello *stop signal*: in condizioni sperimentali medie (che non determinano, ad esempio, elevati influssi di nettare nel nido) è stato osservato che sono soprattutto le seguaci di danze addominali ad eseguire lo *stop signal* (Pastor e Seeley, 2005). Inoltre, lo *stop signal* potrebbe essere utilizzato nella diminuzione dei reclutamenti verso fonti alimentari in via di deterioramento (Lau e Nieh, 2010). La prosecuzione delle ricerche ha portato alla constatazione che lo *stop signal* viene impiegato in forma di *feedback* negativo da parte di bottinatrici che hanno subito un'esperienza spiacevole durante la raccolta (Kietzman e Visscher, 2015; Nieh, 2010; Srinivasan, 2010). Esempi di esperienza negativa potrebbero essere l'eccessiva competizione per una stessa fonte di cibo, oppure l'aggressione da parte di predatori o conspecifici di altre famiglie (Lau e Nieh, 2010; Nieh, 2010). Le ricerche svolte finora sembrano suggerire un'estesa versatilità comunicativa del segnale, e probabilmente molti degli effetti devono tuttora essere descritti.

3.3 La ricezione del suono: organi acustici in *Apis mellifera*

3.3.1 L'organo subgenuale (SGO)

L'organo subgenuale (SGO) è l'organo di senso vibrazionale delle api (Dreller e Kirchner, 1993). Non è esclusivo di *Apis mellifera* e si ritrova in diversi ordini di insetti che sfruttano la comunicazione vibroacustica (Shaw, 1994). L'SGO permette ai membri della colonia di percepire le vibrazioni che vengono trasmesse attraverso un substrato solido, ad esempio i *pipings* di regina ed operaie e lo *stop signal* (Dreller e Kirchner, 1995). In parte anche la componente vibrazionale della danza dell'addome sembrerebbe essere recepita attraverso l'SGO: le seguaci delle danze si posizionano con le zampe a massimo una cella di distanza dalle danzatrici, se non esattamente sul tracciato della *waggle run* (Sandeman et al., 1996). L'SGO è un organo cordotonale (tipologia di meccanolettore negli insetti), ha all'incirca la forma di un cono e si rinviene nel tratto prossimale della tibia di ciascuna zampa (*figura 3-2*), sospeso all'interno di un canale emolinfatico. L'SGO occlude quasi completamente il canale ed il nervo di sua competenza fuoriesce dal suo apice (Kilpinen e Storm, 1997; Storm e Kilpinen, 1998). Non c'è ancora chiarezza sul funzionamento dell'organo. Il modello fisiologico più recente prevede che l'organo oscilli alla stessa frequenza delle vibrazioni recepite, subendo un dislocamento all'interno del canale emolinfatico. Rilevazioni elettrofisiologiche suggeriscono che gli scolopidi (organelli sensitivi negli insetti) di cui è costituito vengano stimolati dallo spostamento dell'organo all'interno del canale (Kilpinen e Storm, 1997; Storm e Kilpinen, 1998). Sembrerebbe che il dislocamento massimo, corrispondente secondo il modello alla più elevata sensibilità dell'organo, si osservi tra i 300 e i 600 Hz (Sandeman et al., 1996).

3.3.2 L'organo di Johnston (JO)

Il suono è una sensazione generata dal rilevamento di onde sonore che vengono generate da gradienti di pressione e provocano lo spostamento delle particelle del mezzo attraverso cui si propagano. La maggior parte dei vertebrati percepisce il suono attraverso la detezione di variazioni pressorie, mentre alcuni invertebrati-tra cui *Apis mellifera*-recepiscono le onde sonore attraverso gli spostamenti delle particelle d'aria da esse causati (Towne e Kirchner, 1989). Parte della comunicazione acustica in *Apis mellifera* è basata proprio su oscillazioni delle particelle aeree: ad esempio, durante la danza dell'addome la danzatrice produce getti d'aria facendo vibrare le ali (Michelsen et al., 1987; Michelsen, 2011) dorso-ventralmente. La vibrazione genera un suono alla frequenza fondamentale di circa 260 Hz (Michelsen et al.,

1987), che non produce vibrazioni nei substrati solidi ed è veicolato per via aerea (Michelsen et al., 1986a). Vibrazioni a bassa frequenza (10-15 Hz) vengono generate dallo scuotimento addominale della *waggle run*, e le seguaci sono in grado di separare le due componenti (Kirchner, 1993a). Le oscillazioni provocano spostamenti d'aria nell'ordine dei millimetri, per questo le seguaci delle danze rimangono a contatto con la danzatrice durante la *waggle run*, palpanola anche con le antenne (Michelsen et al., 1987; Towne e Kirchner, 1989). Esperimenti eseguiti sfruttando un robot capace di emulare la danza addominale hanno dimostrato l'indispensabilità dei segnali acustici in un'efficace trasmissione delle informazioni spazio-temporali (Michelsen et al., 1989; Michelsen et al., 1992). Dunque, le seguaci per ottenere informazioni devono essere capaci di percepire oscillazioni aeree a brevissima distanza. Un esperimento condotto da Dreller e Kirchner (1993) ha dimostrato che nelle api è l'organo di Johnston (JO) a percepire tali stimoli. JO è un organo cordotonale situato nel pedicello dell'antenna (*figura 3-2*). È costituito da circa 300-320 scolopidi vincolati alla cuticola della circonferenza interna del pedicello attraverso delle connessioni interarticolari dipanate tra il pedicello ed il primo flagellomero (Dreller e Kirchner, 1995; Tsujiuchi et al., 2007). All'epoca della scoperta della relazione funzionale non era sconosciuto ed era stato già oggetto di ricerche analoghe in altri insetti, tra cui alcuni Culicidi (Belton, 1989). L'intervallo di frequenze nel quale i neuroni scolopidiali manifestano la maggiore responsività è compreso tra 250 e 300 Hz, all'incirca lo stesso intervallo di frequenze delle oscillazioni aeree prodotte durante la *waggle run* (Ai e Itoh, 2011). Non solo, anche il flagello antennale ha una frequenza di risonanza compresa tra i 260 e i 280 Hz (Tsujiuchi et al., 2007). La risonanza è un collegamento fondamentale nella fisiologia della trasmissione. Quando il flagello viene fatto oscillare non si piega, bensì vibra alla stessa frequenza dell'oscillazione aerea percepita (risuona). Le connessioni interarticolari di JO recepiscono la vibrazione, che stimola i neuroni scolopidiali. L'eccitazione provoca l'innescò di potenziali elettrici d'azione, che favoriscono la trasmissione dello stimolo per via nervosa fino all'area cerebrale deputata al processamento del segnale acustico (Dreller e Kirchner, 1995). La percezione è coadiuvata anche da elementi propriocettivi: la bilateralità delle antenne permette alla seguace di confrontare la posizione del suo corpo rispetto a quella della danzatrice. In questo modo comprende la direzione di esecuzione della *waggle run*, informazione necessaria per localizzare con precisione il sito di foraggiamento (Kirchner e Towne, 1994).

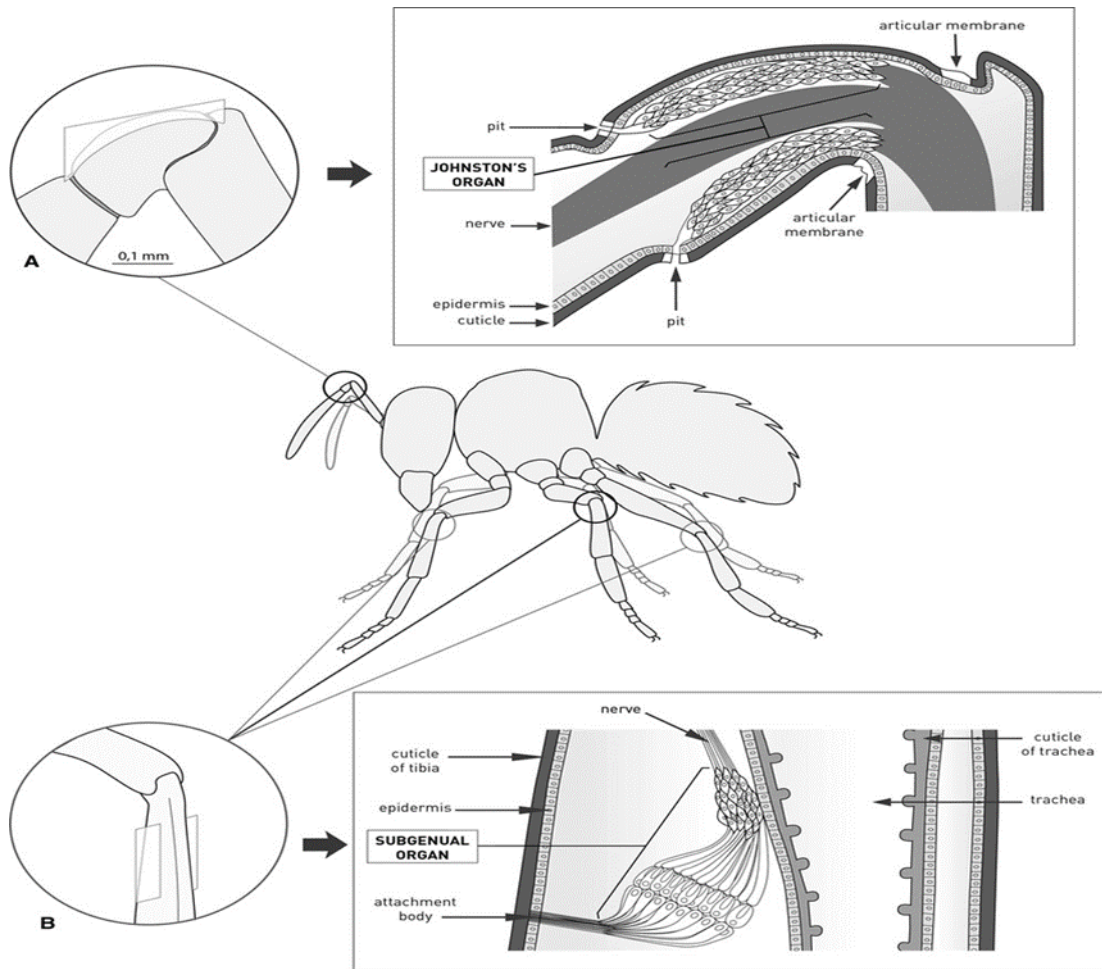


Figura 3-2: rappresentazione schematica dell'organo di Johnston (in alto) e dell'organo subgenuale (in basso) ([fonte: https://www.researchgate.net/figure/The-Johnstons-organ-a-and-subgenual-organ-b-are-the-primary-receptors-for_fig1_258157835](https://www.researchgate.net/figure/The-Johnstons-organ-a-and-subgenual-organ-b-are-the-primary-receptors-for_fig1_258157835)).

CONCLUSIONI

Si potrebbe concludere dicendo che la comunicazione è contemporaneamente il punto di partenza ed il tramite di un'organizzazione lavorativa efficace. Abbiamo constatato che *Apis mellifera* è in grado di sfruttare tutti i sensi nelle interazioni che avvengono tra i membri della colonia, e che alcune modalità comunicative si sono sviluppate più di altre in virtù di un percorso evolutivo specifico. Oltre ad alcuni mezzi di comunicazione ben sviluppati tra gli insetti ed in particolare tra gli Imenotteri, in *A. mellifera* è stata oggetto di studio, attenzione e curiosità (anche da parte dei profani) la danza dell'addome. In un interessante e recente articolo (Crist, 2004) viene posta una domanda semplice, quanto mai intrigante: le api parlano? Il concetto di "linguaggio" è caratterizzato da notevole fluidità. La rigidità riscontrata nel paragonare un sistema linguistico non umano a quello umano sembra proprio dovuta al fatto che il termine è strettamente riferito alla specie umana. Così come per il concetto originario di eusocialità si dispone di pietre miliari, punti di riferimento nella certificazione di un sistema comunicativo come tale: la presenza di un sistema di regole, la rigidità nella struttura unita all'adattabilità contestuale, l'uso di simboli nella rappresentazione di oggetti o situazioni distanti nel tempo e nello spazio (Crist, 2004). L'ipotesi viene argomentata in modo accurato e brillante, e si conclude con la presa d'atto delle molteplici affinità tra il linguaggio delle api e quello umano, seppure "nessuno sia in grado di affermare che i due linguaggi condividano la stessa complessità" (Crist, 2004). In ogni caso, benché alcuni punti siano stati fissati e divenuti dei trampolini di lancio per ulteriori tuffi nell'ignoto, l'unica cosa che sembra possibile affermare con certezza è che ciò che non è certo è passibile di revisione.

BIBLIOGRAFIA

- Ai H., Itoh T., 2011. The auditory system of the honey bee. In: Galizia G., Eisenhardt D., Giurfa M., *Honeybee neurobiology and behavior. A tribute to Randolph Menzel*. Springer Netherlands, pp. 512.
- Allen M.D., 1958. Shaking of honeybee queens prior to flight. *Nature*, 181, pp. 68.
- Amdam G.V., Norberg K., Fondrk M.K., Page R.E. Jr., 2004. Reproductive ground plan may mediate colony-level selection effects on individual foraging behavior in honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(31), pp. 11350-11355.
- Amdam G.V., Csondes A., Fondrk M.K., Page R.E. Jr., 2006. Complex social behaviour derived from maternal reproductive traits. *Nature*, 439(5), pp. 76-78.
- Arias M.C., Sheppard W.S., 2005. Phylogenetic relationships of honey bees (Hymenoptera:Apinae:Apini) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, pp. 25-35.
- Arnold G., Quenet B., Masson C., 2000. Influence of social environment on genetically based subfamily signature in the honeybee. *Journal of Chemical Ecology*, 26(10), pp. 2321-2333.
- Barchuk A.R., Cristino A.S., Kucharski R., Costa L.F., Simões Z.L.P., Maleszka R., 2007. Molecular determinants of caste differentiation in the highly eusocial honeybee *Apis mellifera*. *BMC Developmental Biology*, 7(70), pp. 1-19.
- Barron A.B., Oldroyd B.P., Ratnieks F.L.W., 2001. Worker reproduction in honey-bees (*Apis*) and the anarchic syndrome: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50, pp. 199-208.
- Barron A.B., Zhu H., Robinson G.E., Srinivasan M.V., 2005. Influence of flight time and flight environment on distance communication by dancing honey bees. *Insectes Sociaux*, 52, pp. 402-407.
- Barron A.B., Plath J.A., 2017. The evolution of honey bee dance communication: a mechanistic perspective. *Journal of Experimental Biology*, 220, pp. 4339-4346.

- Barth F.G., Hrncir M., Jarau S., 2008. Signals and cues in the recruitment behavior of stingless bees (Meliponini). *Journal of Comparative Physiology A*, 194, pp. 313-327.
- Bashir M.O., Hassanali A., 2010. Novel cross-stage solitarising effect of gregarious-phase adult desert locust (*Schistocerca gregaria* (Forskål)) pheromone on hoppers. *Journal of Insect Physiology*, 56, pp. 640-645.
- Batra S.W.T., 1966. Nests and social behavior of Halictine bees of India (Hymenoptera: Halictidae). *The Indian Journal of Entomology*, 28, pp. 375-393.
- Beekman M., Lew J.B., 2007. Foraging in honeybees—when does it pay to dance?. *Behavioral Ecology*, 19, pp. 255-262.
- Beekman M., Makinson J.C., Couvillon M.J., Preece K., Schaerf T.M., 2015. Honeybee linguistics—a comparative analysis of the waggle dance among species of *Apis*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3(11), pp. 1-11.
- Belton P., 1989. The structure and probable function of the internal cuticular parts of Johnston's organ in mosquitoes (*Aedes aegypti*). *Canadian Journal of Zoology*, 67(11), pp. 2625-2632.
- Biesmeijer J.C., 2003. The occurrence and context of the shaking signal in honey bees (*Apis mellifera*) exploiting natural food sources. *Ethology*, 109, pp. 1009-1020.
- Bortolotti L., Costa C., 2014. Chemical communication in the honey bee society. In: Mucignat-Caretta C., a cura di *Neurobiology of chemical communication*. CRC Press, pp. 612.
- Božič J., Valentinčič T., 1991. Attendants and followers of honey bee waggle dances. *Journal of Apicultural Research*, 30(3/4), pp. 125-131.
- Breed M.D., 1998. Recognition pheromones of the honey bee. *BioScience*, 48(6), pp. 463-470.
- Breed M.D., Perry S., Bjostad L.B., 2004. Testing the blank slate hypothesis: why honey bee colonies accept young bees. *Insectes Sociaux*, 51, pp. 12-16.
- Cao T.T., Hyland K.M., Malechuk A., Lewis L.A., Schneider S.S., 2007. The influence of the vibration signal on worker interactions with the nest and nest mates in established and newly founded colonies of the honey bee, *Apis mellifera*. *Insectes Sociaux*, 54, pp. 144-149.

- Cao T.T., Hyland K.M., Malechuk A., Lewis L.A., Schneider S.S., 2009. The effect of repeated vibration signals on worker behavior in established and newly founded colonies of the honey bee, *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, pp. 521-529.
- Chen C., Liu Z., Pan Q., Chen X., Wang H., Guo H., Liu S., Lu H., Tian S., Li R., Shi W., 2016. Genomic analyses reveal demographic history and temperate adaptation of the newly discovered honey bee subspecies *Apis mellifera sinisxinyuan* n. ssp. *Molecular Biology and Evolution*, 33(5), pp. 1337-1348.
- Contessi A., 3^a ristampa, 4^a edizione, 2018. *Le api. Biologia, allevamento, prodotti*. Bologna: Edagricole, pp. 570.
- Correa-Fernandez F., Cruz-Landim C., 2010. Differential flight muscle development in workers, queens and males of the eusocial bees, *Apis mellifera* and *Scaptotrigona postica*. *Journal of Insect Science*, 10(85), pp. 1-9.
- Costa J.T., Fitzgerald T.D., 2005. Social terminology revisited: where are we ten years later?. *Annales Zoologici Fennici*, 42(6), pp. 559-564.
- Couvillon M.J., 2012. The dance legacy of Karl von Frisch. *Insectes Sociaux*, 59, pp. 297-306.
- Crespi B.J., 1992. Eusociality in Australian gall thrips. *Nature*, 359, pp. 724-726.
- Crespi B.J., Yanega D., 1995. The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, 6(1), pp. 109-115.
- Crist E., 2004. Can an insect speak? The case of the honeybee dance language. *Social Studies of Science*, 34(7), pp. 7-43.
- Currie R.W., 1987. The biology and behaviour of drones. *Bee World*, 68(3), pp. 129-143.
- Czaczkes T.J., Ratnieks F.L.W., 2012. Pheromone trails in the Brazilian ant *Pheidole oxyops*: extreme properties and dual recruitment action. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66, pp. 1149-1156.
- Danforth B.N., 2002. Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(1), pp. 286-290.
- Danforth B.N., Sipes S., Fang J., Brady S.G., 2006. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(41), pp. 15118-15123.

- Donahoe K., Lewis L.A., Schneider S.S., 2003. The role of the vibration signal in the house-hunting process of honey bee (*Apis mellifera*) swarms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54, pp. 593-600.
- Dornhaus A., Chittka L., 2004. Why do honey bees dance?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, pp. 395-401.
- Dornhaus A., Klügl F., Oechslein C., Puppe F., Chittka L., 2006. Benefits of recruitment in honey bees: effects of ecology and colony size in an individual-based model. *Behavioral Ecology*, 17, pp. 336-344.
- Dreller C., Kirchner W.H., 1993. Hearing in honeybees: localization of the auditory sense organ. *Journal of Comparative Physiology A*, 173, pp. 275-279.
- Dreller C., Kirchner W.H., 1995. The sense of hearing in honey bees. *Bee World*, 76(1), pp. 6-17.
- Duffy J.E., Morrison C.L., Rios R., 2000. Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution*, 54(2), pp. 503-516.
- Dusenbery D.B., 1992. *Sensory ecology. How organisms acquire and respond to information*. W. H. Freeman & Co., pp. 558.
- Dyer F.C., 1985. Nocturnal orientation by the Asian honey bee, *Apis dorsata*. *Animal Behaviour*, 33(3), pp. 769-774.
- Dyer F.C., 2002. The biology of the dance language. *Annual Review of Entomology*, 47, pp. 917-949.
- Endler A., Liebig J., Schmitt T., Parker J.E., Jones G.R., Schreier P., Hölldobler B., 2004. Surface hydrocarbons of queen eggs regulate worker reproduction in a social insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(9), pp. 2945-2950.
- Engel M.S., 1999. The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae; *Apis*). *Journal of Hymenoptera Research*, 8(2), pp. 165-196.
- Engel M.S., 2000. A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates*, 3296, pp. 1-11.
- Engel M.S., 2001. A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, pp. 1-192.

- Esch H.E., 2011. Foraging honey bees: how foragers determine and transmit information about feeding site locations. In: Galizia G., Eisenhardt D., Giurfa M., a cura di *Honeybee neurobiology and behavior. A tribute to Randolph Menzel*. Springer Netherlands, pp. 512.
- Esch H.E., 1964. Beiträge zum problem der entfernungsweisung in den schwänzeltänzen der honigbiene. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 48, pp. 534-546.
- Esch H.E., Zhang S., Srinivasan M.V., Tautz J., 2001. Honeybee dances communicate distances measured by optic flow. *Nature*, 411(31), pp. 581-583.
- Eskov E.K., 2017. The diversity of ethological and physiological mechanisms of acoustic communication in insects. *Biophysics*, 62(3), pp. 466-478.
- Fahrbach S.E., Moore D., Capaldi E.A., Farris S.M., Robinson G.E., 1998. Experience-expectant plasticity in the mushroom bodies of the honeybee. *Learning & Memory*, 5, pp. 115-123.
- Fletcher D.J.C., 1978a. The influence of vibratory dances by worker honeybees on the activity of virgin queens. *Journal of Apicultural Research*, 17(1), pp. 3-13.
- Fletcher D.J.C., 1978b. Vibration of queen cells by worker honeybees and its relation to the issue of swarms with virgin queens. *Journal of Apicultural Research*, 17(1), pp. 14-26.
- Franck P., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.-M., 1998. The origin of West European subspecies of honeybees (*Apis mellifera*): new insights from microsatellite and mitochondrial data. *Evolution*, 52(4), pp. 1119-1134.
- Free J.B., 1977. *The social organization of honeybees*. Edward Arnold Publishers Ltd, pp. 66.
- Free J.B., 1987. *Pheromones of social bees*. Chapman and Hall, pp. 236.
- Gadau J., Fewell J., 2009. *Organization of insect societies. From genome to sociocomplexity*. Harvard University Press, pp. 617.
- Gardner K.E., Seeley T.D., Calderone N.W., 2008. Do honeybees have two discrete dances to advertise food sources?. *Animal Behaviour*, 75(4), pp. 1291-1300.
- Grimaldi D.A., 1999. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86(2), pp. 373-406.
- Grooters H.J., 1987. Influences of queen piping and worker behaviour on the timing of emergence of honey bee queens. *Insectes Sociaux*, 34(3), pp. 181-193.

- Grozinger C.M., Fan Y., Hoover S.E.R., Winston M.L., 2007. Genome-wide analysis reveals differences in brain gene expression patterns associated with caste and reproductive status in honey bees (*Apis mellifera*). *Molecular Ecology*, 16, pp. 4837-4848.
- Grüter C., Acosta L.E., Farina W.M., 2006. Propagation of olfactory information within the honeybee hive. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, pp. 707-715.
- Grüter C., Balbuena M.S., Farina W.M., 2008. Informational conflicts created by the waggle dance. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, pp. 1321-1327.
- Grüter C., Farina W.M., 2009. The honeybee waggle dance: can we follow the steps?. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(5), pp. 242-247.
- Hammer M., 1997. The neural basis of associative reward learning in honeybees. *Trends in Neurosciences*, 20, pp. 245-252.
- Han F., Wallberg A., Webster M.T., 2012. From where did the Western honeybee (*Apis mellifera*) originate?. *Ecology and Evolution*, 2(8), pp. 1949-1957.
- Haskell P.T., 1961. *Insect sounds. Aspects of zoology series*. Quadrangle Books, pp. 189.
- Haydak M.H., 1943. Larval food and development of castes in the honeybee. *Journal of Economic Entomology*, 36(5), pp. 778-792.
- Heimpel G.E., de Boer J.G., 2008. Sex determination in the Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 53, pp. 209-230.
- Hepburn H.R., Radloff S.E., 2011. *Honeybees of Asia*. Berlino: Springer Science & Business Media, pp. 669.
- Hepburn H.R., Radloff S.E., Otis G.W., Fuchs S., Verma L.R., Ken T., Chaiyawong T., Tahmasebi G., Ebadi R., Wongsiri S., 2005. *Apis florea*: morphometrics, classification and biogeography. *Apidologie*, 36, pp. 359-376.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1990. *The ants*. Harvard University Press, pp. 732.
- Hoover S.E.R., Keeling C.I., Winston M.L., Slessor K.N., 2003. The effect of queen pheromones on worker honey bee ovary development. *Naturwissenschaften*, 90, pp. 477-480.
- Hoover S.E.R., Higo H.A., Winston M.L., 2006. Worker honey bee ovary development: seasonal variation and the influence of larval and adult nutrition. *Journal of Comparative Physiology B*, 176, pp. 55-63.

- Hyland K.M., Cao T.T., Malechuk A.M., Lewis L.A., Schneider S.S., 2007. Vibration signal behaviour and the use of modulatory communication in established and newly founded honeybee colonies. *Animal Behaviour*, 73(3), pp. 541-551.
- Ishay J., Landau E.M., 1972. *Vespa* larvae send out rhythmic hunger signals. *Nature*, 237, pp. 286-287.
- Jensen I.L., Michelsen A., 1997. On the directional indications in the round dances of honeybees. *Naturwissenschaften*, 84, pp. 452-454.
- Kandemir İ, Kence M., Sheppard W.S., Kence A., 2006. Mitochondrial DNA variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations from Turkey. *Journal of Apicultural Research*, 45(1), pp. 33-38.
- Kandemir İ, Özkan A., Fuchs S., 2011. Reevaluation of honeybee (*Apis mellifera*) microtaxonomy: a geometric morphometric approach. *Apidologie*, 42, pp. 618-627.
- Kather R., Martin S.J., 2015. Evolution of cuticular hydrocarbons in the Hymenoptera: a meta-analysis. *Journal of Chemical Ecology*, 41, pp. 871-883.
- Keller L., Nonacs P., 1993. The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal?. *Animal Behaviour*, 45(4), pp. 787-794.
- Kent D.S., Simpson J.A., 1992. Eusociality in the beetle *Austroplatypus incomptus* (Coleoptera: Curculionidae). *Naturwissenschaften*, 79(2), pp. 86-87.
- Kietzman P.M., Visscher P.K., 2015. The anti-waggle dance: use of the stop signal as negative feedback. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3(14), pp. 1-5.
- Kilpinen O., Storm J., 1997. Biophysics of the subgenual organ of the honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology A*, 181, pp. 309-318.
- Kirchner W.H., 1993a. Acoustical communication in honeybees. *Apidologie*, 24, pp. 297-307.
- Kirchner W.H., 1993b. Vibrational signals in the tremble dance of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33, pp. 169-172.
- Kirchner W.H., 1997. Acoustical communication in social insects. In: Lehrer M., a cura di *Orientation and communication in arthropods*. Basilea; Boston; Berlino: Birkhäuser, pp. 273-300.
- Kirchner W.H., Lindauer M., Michelsen A., 1988. Honeybee dance communication: acoustical indication of direction in round dances. *Naturwissenschaften*, 75(12), pp. 629-630.

- Kirchner W.H., Dreller C., Towne W.F., 1991. Hearing in honeybees: operant conditioning and spontaneous reactions to airborne sound. *Journal of Comparative Physiology A*, 168, pp- 85-89.
- Kirchner W.H., Sommer K., 1992. The dance language of the honeybee mutant *diminutive wings*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30, pp. 181-184.
- Kirchner W.H., Lindauer M., 1994. The causes of the tremble dance of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35, pp. 303-308.
- Kirchner W.H., Towne W.F., 1994. The sensory basis of the honeybee's dance language. *Scientific American*, 270(6), pp. 74-80.
- Kirchner W.H., Dreller C., Grasser A., Baidya D., 1996. The silent dances of the Himalayan honeybee, *Apis laboriosa*. *Apidologie*, 27, pp. 331-339.
- Kitnya N., Prabhudev M.V., Bhatta C.P., Pham T.H., Nidup T., Megu K., Chakravorty J., Brockmann A., Otis G.W., 2020. Geographical distribution of the giant honey bee *Apis laboriosa* Smith, 1871 (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, 951, pp. 67-81.
- Koeniger N., Koeniger G., Punchedewa R.K.W., Fabritius Mo., Fabritius Mi., 1982. Observations and experiments on dance communication in *Apis florea* in Sri Lanka. *Journal of Apicultural Research*, 21(1), pp. 45-52.
- Koetz A.H., 2013. Ecology, behaviour and control of *Apis cerana* with a focus on relevance to the Australian incursion. *Insects*, 4, pp. 558-592.
- Kotthoff U., Wappler T., Engel M.S., 2013. Greater past disparity and diversity hints at ancient migrations of European honey bee lineages into Africa and Asia. *Journal of Biogeography*, 40, pp. 1832-1838.
- l'Anson Price R., Grüter C., 2015. Why, when and where did honey bee dance communication evolve?. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3(125), pp. 1-7.
- Lacey E.A., Sherman P.W., 2005. Redefining eusociality: concepts, goals and levels of analysis. *Annales Zoologici Fennici*, 42(6), pp. 573-577.
- Lau C.W., Nieh J.C., 2010. Honey bee stop-signal production: temporal distribution and effect of feeder crowding. *Apidologie*, 41, pp. 87-95.
- Le Conte Y., Mohammedi A., Robinson G.E., 2001. Primer effects of a brood pheromone on honeybee behavioural development. *Proceedings of the Royal Society B*, 268, pp. 163-168.

- Le Conte Y., Hefetz A., 2008. Primer pheromones in social Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 53, pp. 523-542.
- Leoncini I., Le Conte Y., Costagliola G., Plettner E., Toth A.L., Wang M., Huang Z., Bécard J.-M., Crauser D., Slessor K.N., Robinson G.E., 2004. Regulation of behavioral maturation by a primer pheromone produced by adult worker honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(50), pp. 17559-17564.
- Maisonnasse A., Alaux C., Beslay D., Crauser D., Gines C., Plettner E., Le Conte Y., 2010. New insights into honey bee (*Apis mellifera*) pheromone communication. Is the queen mandibular pheromone alone in colony regulation?. *Frontiers in Zoology*, 7(1), pp. 1-8.
- Markl H., 1965. Stridulation in leaf-cutting ants. *Science*, 149, pp. 1392-1393.
- Meixner M.D., Leta M.A., Koeniger N., Fuchs S., 2011. The honey bees of Ethiopia represent a new subspecies of *Apis mellifera*—*Apis mellifera simensis* n. ssp. *Apidologie*, 42, pp. 425-437.
- Meixner M.D., Pinto M.A., Bouga M., Kryger P., Ivanova E., Fuchs S., 2013. Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*. *Journal of Apicultural Research*, 52(4), pp. 1-28.
- Michelsen A., 2003. Signals and flexibility in the dance communication of honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*, 189, pp. 165-174.
- Michelsen A., 2011. How do honey bees obtain information about direction by following dances?. In: Galizia G., Eisenhardt D., Giurfa M., *Honeybee neurobiology and behavior. A tribute to Randolph Menzel*. Springer Netherlands, pp. 512.
- Michelsen A., Kirchner W.H., Lindauer M., 1986a. Sound and vibrational signals in the dance language of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18, pp. 207-212.
- Michelsen A., Kirchner W.H., Andersen B.B., Lindauer M., 1986b. The tooting and quacking vibration signals of honeybee queens: a quantitative analysis. *Journal of Comparative Physiology A*, 158, pp. 605-611.
- Michelsen A., Towne W.F., Kirchner W.H., Kryger P., 1987. The acoustic near field of a dancing honeybee. *Journal of Comparative Physiology A*, 161, pp. 633-643.
- Michelsen A., Andersen B.B., Kirchner W.H., Lindauer M., 1989. Honeybees can be recruited by a mechanical model of a dancing bee. *Naturwissenschaften*, 76, pp. 277-280.

- Michelsen A., Andersen B.B., Storm J., Kirchner W.H., Lindauer M., 1992. How honeybees perceive communication dances, studied by means of a mechanical model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30, pp. 143-150.
- Michener C.D., 1974. *The social behavior of the bees. A comparative study*. Harvard University Press, pp. 404.
- Michener C.D., Grimaldi D.A., 1988. A *Trigona* from Late Cretaceous amber of New Jersey (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *American Museum Novitates*, 2917, pp. 1-10.
- Mogga J., Ruttner F., 1988. *Apis florea* in Africa: source of the founder population. *Bee World*, 69(3), pp. 100-103.
- Mohammedi A., Crauser D., Paris A., Le Conte Y., 1996. Effect of a brood pheromone on honeybee hypopharyngeal glands. *Comptes Rendus de L'academie des sciences. Serie III, Sciences de la vie*, 319(9), pp. 769-772.
- Monnin T., 2006. Chemical recognition of reproductive status in social insects. *Annales Zoologici Fennici*, 43(5/6), pp. 515-530.
- Moore A.J., Breed M.D., Moor M.J., 1987. The guard honey bee: ontogeny and behavioural variability of workers performing a specialized task. *Animal Behaviour*, 35(4), pp. 1159-1167.
- Moritz R.F.A., Simon U.E., Crewe R.M., 2000. Pheromonal contest between honeybee workers (*Apis mellifera capensis*). *Naturwissenschaften*, 87, pp. 395-397.
- Munz T., 2005. The bee battles: Karl von Frisch, Adrian Wenner and the honey bee dance language controversy. *Journal of the History of Biology*, 38, pp. 535-570.
- Naumann K., 1991. Grooming behaviors and the translocation of queen mandibular gland pheromone on worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, 22, pp. 523-531.
- Naumann K., Winston M.L., Slessor K.N., Prestwich G.D., Webster F.X., 1991. Production and transmission of honey bee queen (*Apis mellifera* L.) mandibular gland pheromone. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29, pp. 321-332.
- Nieh J.C., 1993. The stop signal of honey bees: reconsidering its message. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33, pp. 51-56.
- Nieh J.C., 1998. The honey bee shaking signal: function and design of a modulatory communication signal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, pp. 23-36.

- Nieh J.C., 2010. A negative feedback signal that is triggered by peril curbs honey bee recruitment. *Current Biology*, 20, pp. 310-315.
- Ohtani T., Kamada T., 1980. 'Worker piping': the piping sounds produced by laying and guarding worker honeybees. *Journal of Apicultural Research*, 19(3), pp. 154-163.
- Oi C.A., van Zweden J.S., Oliveira R.C., Van Oystaeyen A., Nascimento F.S., Wenseleers T., 2015. The origin and evolution of social insect queen pheromones: novel hypotheses and outstanding problems. *Bioessays*, 37, pp. 808-821.
- Oldroyd B.P., Wongsiri S., 2009. *Asian honey bees. Biology, conservation and human interactions*. Cambridge (Massachusetts): Harvard University Press, pp. 360.
- Otis G.W., 1996. Distributions of recently recognized species of honey bees (Hymenoptera: Apidae; *Apis*) in Asia. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 69(4), pp. 311-333.
- Page R.E. Jr., Peng C.Y.-S., 2001. Aging and development in social insects with emphasis on the honey bee, *Apis mellifera* L.. *Experimental Gerontology*, 36, pp. 695-711.
- Pankiw T., 2004. Brood pheromone regulates foraging activity of honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology*, 97(3), pp. 748-751.
- Pastor K.A., Seeley T.D., 2005. The brief piping signal of the honey bee: begging call or stop signal?. *Ethology*, 111, pp. 775-784.
- Pierce A.L., Lewis L.A., Schneider S.S., 2007. The use of the vibration signal and worker piping to influence queen behavior during swarming in honey bees, *Apis mellifera*. *Ethology*, 113, pp. 267-275.
- Plant J.D., Paulus H.F., 2016. *Evolution and phylogeny of bees. Review and cladistic analysis in light of morphological evidence (Hymenoptera, Apoidea)*. Schweizerbart Science Publishers, pp. 364.
- Plettner E., Otis G.W., Wimalaratne P.D.C., Winston M.L., Slessor K.N., Pankiw T., Punchedhewa P.W.K., 1997. Species- and caste-determined mandibular gland signals in honeybees (*Apis*). *Journal of Chemical Ecology*, 23(2), pp. 363-377.
- Pratt S.C., Kühnholz S., Seeley T.D., Weidenmüller A., 1996. Worker piping associated with foraging in undisturbed queenright colonies of honey bees. *Apidologie*, 27, pp. 13-20.
- Radloff S.E., Hepburn C., Hepburn H.R., Fuchs S., Hadisoesilo S., Tan K., Engel M.S., Kuznetsov V., 2010. Population structure and classification of *Apis cerana*. *Apidologie*, 41, pp. 589-601.

- Raffiudin R., Crozier R.H., 2007. Phylogenetic analysis of honey bee behavioral evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, pp. 543-552.
- Rasnitsyn A.P., Michener C.D., 1991. Miocene fossil bumble bee from the Soviet Far East with comments on the chronology and distribution of fossil bees (Hymenoptera: Apidae). *Entomological Society of America*, 84(6), pp. 583-589.
- Ratnieks F.L.W., Shackleton K., 2015. Does the waggle dance help honey bees to forage at greater distances than expected for their body size?. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3(31), pp. 1-7.
- Richard F.-J., Hunt J.H., 2013. Intracolony chemical communication in social insects. *Insectes Sociaux*, 60, pp. 275-291.
- Ridley M., 1997. *The Origins of Virtue*. Penguin, pp. 304.
- Röhrig A., Kirchner W.H., Leuthold R.H., 1999. Vibrational alarm communication in the African fungus-growing termite genus *Macrotermes* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 46, pp. 71-77.
- Rohrseitz K., Tautz J., 1999. Honey bee dance communication: waggle run direction coded in antennal contacts?. *Journal of Comparative Physiology*, 184, pp. 463-470.
- Roubik D.W., Sakagami S.F., Kudo I., 1985. A note on distribution and nesting of the Himalayan honey bee *Apis laboriosa* Smith (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 58(4), pp.746-749.
- Rubenstein D.R., Abbot P., 2017. *Comparative social evolution*. Cambridge University Press, pp. 476.
- Ruttner F., 1^a edizione, 1988. *Biogeography and taxonomy of honeybees*. Wemding: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 284.
- Sakagami S.F., Matsumura T., Ito K., 1980. *Apis laboriosa* in Himalaya, the little known world largest honeybee (Hymenoptera, Apidae). *Insecta matsumurana. New series: journal of the Faculty of Agriculture Hokkaido University, series entomology*, 19, pp. 47-77.
- Sandeman D.C., Tautz J., Lindauer M., 1996. Transmission of vibration across honeycombs and its detection by bee leg receptors. *The Journal of Experimental Biology*, 199, pp. 2585-2594.

- Schlegel T., Visscher P.K., Seeley T.D., 2012. Beeping and piping: characterization of two mechano-acoustic signals used by honey bees in swarming. *Naturwissenschaften*, 99, pp. 1067-1071.
- Schneider S.S., 1986. The vibration dance activity of successful foragers of the honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59(4), pp. 699-705.
- Schneider S.S., 1991. Modulation of queen activity by the vibration dance in swarming colonies of the African honey bee, *Apis mellifera scutellata* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 64(3), pp. 269-278.
- Schneider S.S., Stamps J.A., Gary N.E., 1986a. The vibration dance of the honey bee. I. Communication regulating foraging on two time scales. *Animal Behaviour*, 34(2), pp. 377-385.
- Schneider S.S., Stamps J.A., Gary N.E., 1986b. The vibration dance of the honey bee. II. The effects of foraging success on daily patterns of vibration activity. *Animal Behaviour*, 34(2), pp. 386-391.
- Schneider S.S., Lewis L.A., 2004. The vibration signal, modulatory communication and the organization of labor in honey bees, *Apis mellifera*. *Apidologie*, 35, pp. 117-131.
- Schneider S.S., Lewis L.A., Huang Z.Y., 2004. The vibration signal and juvenile hormone titers in worker honeybees, *Apis mellifera*. *Ethology*, 110, pp. 977-985.
- Schürch R., Couvillon M.J., Burns D.D.R., Tasman K., Waxman D., Ratnieks F.L.W., 2013. Incorporating variability in honey bee waggle dance decoding improves the mapping of communicated resource locations. *Journal of Comparative Physiology A*, 199, pp. 1143-1152.
- Seeley T.D., 1989. The honey bee colony as a superorganism. *American Scientist*. 77(6), pp. 546-553.
- Seeley T.D., 1992. The tremble dance of the honey bee: message and meanings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31, pp. 375-383.
- Seeley T.D., 2010. *Honeybee democracy*. Princeton University Press, pp. 283.
- Seeley T.D., Kühnholz S., Weidenmüller A., 1996. The honey bee's tremble dance stimulates additional bees to function as nectar receivers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39, pp. 419-427.

- Seeley T.D., Weidenmüller A., Kühnholz S., 1998. The shaking signal of the honey bee informs workers to prepare for greater activity. *Ethology*, 104, pp. 10-26.
- Seeley T.D., Mikheyev A.S., Pagano G.J., 2000. Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability. *Journal of Comparative Physiology A*, 186, pp. 813-819.
- Seeley T.D., Tautz J., 2001. Worker piping in honey bee swarms and its role in preparing for liftoff. *Journal of Comparative Physiology A*, 187, pp. 667-676.
- Seeley T.D., Visscher P.K., 2004. Group decision making in nest-site selection by honey bees. *Apidologie*, 35, pp. 101-116.
- Seeley T.D., Visscher P.K., Passino K.M., 2006. Group decision making in honey bee swarms. *American Scientist*, 94(3), pp. 220-229.
- Shaw S., 1994. Detection of airborne sound by a cockroach 'vibration detector': a possible missing link in insect auditory evolution. *Journal of Experimental Biology*, 193, pp. 13-47.
- Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Braude S.H., 1992. Naked mole rats. *Scientific American*, 267(2), pp. 72-79.
- Sherman P.W., Lacey E.A., Reeve H.K., Keller L., 1995. The eusociality continuum. *Behavioral Ecology*, 6(1), pp. 102-108.
- Sherman P.W., Visscher P.K., 2002. Honeybee colonies achieve fitness through dancing. *Nature*, 419, pp. 920-922.
- Simpson J., 1964. The mechanism of honey-bee queen piping. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 48, pp. 277-282.
- Simpson J., Cherry S.M., 1969. Queen confinement, queen piping and swarming in *Apis mellifera* colonies. *Animal Behaviour*, 17(2), pp. 271-278.
- Simpson J., Greenwood S.P., 1974. Influence of artificial queen-piping sound on the tendency of honeybee, *Apis mellifera*, colonies to swarm. *Insectes Sociaux*, 21(3), pp. 283-288.
- Slessor K.N., Kaminski L.-A., King G.G.S., Borden J.H., Winston M.L., 1988. Semiochemical basis of the retinue response to queen honey bees. *Nature*, 332, pp. 354-356.
- Slessor K.N., Winston M.L., Le Conte Y., 2005. Pheromone communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Journal of Chemical Ecology*, 31(11), pp. 2731-2745.

- Srinivasan M.V., 2010. Honeybee communication: a signal for danger. *Current Biology*, 20(8), pp. 366-368.
- Srinivasan M.V., Zhang S., Altwein A., Tautz J., 2000. Honeybee navigation: nature and calibration of the "odometer". *Science*, 287, pp. 851-853.
- Stern D.L., Foster W.A., 1996. The evolution of soldiers in Aphids. *Biological Reviews*, 71, pp. 27-79.
- Stevens M., 2013. *Sensory ecology, behaviour and evolution*. OUP Oxford, pp. 264.
- Storm J., Kilpinen O., 1998. Modelling the subgenual organ of the honeybee, *Apis mellifera*. *Biological Cybernetics*, 78, pp. 175-182.
- Sullivan J.P., Fahrbach S.E., Harrison J.F., Capaldi E.A., Fewell J.H., Robinson G.E., 2003. Juvenile hormone and division of labor in honey bee colonies: effects of allatectomy on flight behavior and metabolism. *The Journal of Experimental Biology*, 206, pp. 2287-2296.
- Tanner D.A., Visscher P.K., 2008. Do honey bees average directions in the waggle dance to determine a flight direction?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, pp. 1891-1898.
- Tautz J., 2008. *The buzz about bees. Biology of a superorganism*. Springer Nature, pp. 284.
- Theisen-Jones H., Bienefeld K., 2016. The Asian honey bee (*Apis cerana*) is significantly in decline. *Bee World*, 93(4), pp. 90-97.
- Thom C., Gilley D.C., Tautz J., 2003. Worker piping in honey bees (*Apis mellifera*): the behavior of piping nectar foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53, pp. 199-205.
- Tihelka E., Cai C., Pisani D., Donoghue P.C.J., 2020. Mitochondrial genomes illuminate the evolutionary history of the Western honey bee (*Apis mellifera*). *Scientific Reports*, 10(14515). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71393-0>.
- Torto B., Obeng-Ofori D., Njagi P.G.N., Hassanali A., Amiani H., 1994. Aggregation pheromone system of adult gregarious desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål). *Journal of Chemical Ecology*, 20(7), pp. 1749-1762.
- Towne W.F., 1985. Acoustic and visual cues in the dances of four honey bee species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16, pp. 185-187.
- Towne W.F., Kirchner W.H., 1989. Hearing in honey bees: detection of air-particle oscillations. *Science*, 244, pp. 686-688.

- Trhlin M., Rajchard J., 2011. Chemical communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.): a review. *Veterinarni Medicina*, 56(6), pp. 265-273.
- Tsujiuchi S., Sivan-Loukianova E., Eberl D.F., Kitagawa Y., Kadowaki T., 2007. Dynamic range compression in the honey bee auditory system toward waggle dance sounds. *PLoS ONE*, 2(2), e234. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000234>.
- Van Oystaeyen A., Caliori Oliveira R., Holman L., van Zweden J.L., Romero C., Oi C.A., d'Ettorre P., Khalesi M., Billen J., Wäckers F., Millar J.G., Wenseleers T., 2014. Conserved class of queen pheromones stops social insect workers from reproducing. *Science*, 343, pp. 287-290.
- Vehrencamp S.L., 1983. Optimal degree of skew in cooperative societies. *American Zoologist*, 23, pp. 327-335.
- Visscher P.K., 2007. Group decision making in nest-site selection among social insects. *Annual Review of Entomology*, 52, pp. 255-275.
- Visscher P.K., Dukas R., 1995. Honey bees recognize development of nestmates' ovaries. *Animal Behaviour*, 49(2), pp. 542-544.
- von Frisch K., 1923. Über die 'sprache' der bienen. *Zoologische Jahrbucher Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, 40, pp. 1-186.
- von Frisch K., 1967. *The dance language and orientation of bees*. The Belknap Press, pp. 592.
- von Frisch K., Lindauer M., 1956. The "language" and orientation of the honey bee. *Annual Review of Entomology*, 1, pp. 45-58.
- Wallberg A., Han F., Wellhagen G., Dahle B., Kawata M., Haddad N., Simões Z.L.P., Allsopp M.H., Kandemir I., De la Rúa P., Pirk C.W., Webster M.T., 2014. A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature Genetics*, 46(10), pp. 1081-1090.
- Wanner K.W., Nichols A.S., Walden K.K.O., Brockmann A., Luetje C.W., Robertson H.M., 2007. A honey bee odorant receptor for the queen substance 9-oxo-2-decenoic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(36), pp. 14383-14388.
- Wells P.H., Wenner A.M., 1973. Do honey bees have a language?. *Nature*, 241, pp. 171-175.
- Wheeler D.E., 1986. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications. *The American Naturalist*, 128(1), pp. 13-34.

- Wheeler W.M., 1928. *The social insects. Their origin and evolution*. Kegan Paul, Trench, Trubner & Co. Ltd., pp. 426.
- Whitfield C.W., Behura S.K., Berlocher S.H., Clark A.G., Johnston J.S., Sheppard W.S., Smith D.R., Suarez A.W., Weaver D., Tsutsui N.D., 2006. Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*. *Science*, 314, pp. 642-645.
- Wilson E.O., 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, pp. 548.
- Wilson E.O., Hölldobler B., 2005. Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(38), pp. 13367-13371.
- Winston M.L., 1987. *The biology of the honey bee*. Harvard University Press, pp. 281.
- Winston M.L., Slessor K.N., 1998. Honey bee primer pheromones and colony organization: gaps in our knowledge. *Apidologie*, 29, pp. 81-95.
- Withers G.S., Fahrback S.E., Robinson G.E., 1995. Effects of experience and juvenile hormone on the organization of the mushroom bodies of honey bees. *Journal of Neurobiology*, 6(1), pp. 130-144.
- Wongsiri S., Lekprayoon C., Thapa R., Thirakupt K., Rinderer T.E., Sylvester H.A., Oldroyd B.P., Booncham U., 1997. Comparative biology of *Apis andreniformis* and *Apis florea* in Thailand. *Bee World*, 78(1), pp. 23-35.
- Wyatt T.D., 2^a edizione, 2014. *Pheromones and animal behavior. Chemical Signals and signatures*. Cambridge University Press, pp. 424.