

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE  
D'UNE ABEILLE DU MEXIQUE  
*MELIPONA BEECHEII* B. (HYMENOPTÈRE : APIDE).**

LE DÉTERMINISME DES CASTES CHEZ LES MÉLIPONES

*Beitrag zum Studium einer mexikanischen Biene Melipona beecheii B.  
(Hymenoptera : Apidae). Der Kastendeterminismus bei den Meliponen*

Roger DARCHEN et Bernadette DELAGE-DARCHEN

*Station Biologique.  
24620. Les Fyzies.*

**SUMMARY**

**BIOLOGY OF *Melipona Beecheii* B. (Hymenoptera : Meliponini.)  
AN EXPERIMENTAL STUDY ON CASTE DETERMINATION**

This paper shows that caste determination in *Melipona beecheii* does not differ fundamentally from that of the honeybee and other social bees. Female eggs are bipotent and can develop either into a queen or a worker, depending on the nature of the food provisions the larva receives.

Experimental underfeeding of female larvae of *M. beecheii* resulted in a 50 % drop in the number of queens emerging, whereas overfeeding of larvae caused a doubling of the number of queens when compared to the normal queen to worker ratio for these hives. Quantity of the food available to the larvae was obviously a factor in the caste determination, although the quality of the provisions, including the glandular secretions, must have played a most important role.

A trophogenic control of female castes in *M. beecheii* explains our results best. We found no support for a genetic hypothesis previously proposed for this genus. Moreover, no morphological differences were found in the nervous system of the two castes in *M. beecheii* and it is reassuring that at least this species fits into a general evolutionary line together with all the other eusocial bees.

## RÉSUMÉ

Ce travail sur une espèce de Mélipone du Mexique, *Melipona beecheii* B., tente de démontrer que le déterminisme des castes de ce groupe d'abeilles sociales s'insère dans une suite évolutive normale ne présentant aucun hiatus fondamental avec les autres insectes de ce groupe : toutes les larves femelles auraient le même stock génique dont l'expression serait modulée par l'alimentation.

Le problème a été abordé *expérimentalement* par deux voies complémentaires. D'une part quel est le devenir des larves sous-alimentées? D'autre part que vont donner les larves soumises inversement à une suralimentation?

Nos résultats sont les suivants : 1) les larves sous-alimentées en grande majorité se transforment en ouvrière; 2) la suralimentation augmente d'une façon significative le nombre de reines au détriment des ouvrières.

Que faut-il conclure de ces résultats? 1) Que la nourriture contenue dans les cellules d'élevage influence indéniablement le devenir des individus, mais ne joue pas simplement par un facteur d'ordre quantitatif, 2) que la caste ne peut plus être considérée chez ces abeilles comme génétiquement déterminée comme c'était le cas jusqu'alors.

Une étude approfondie de la chaîne nerveuse des 2 castes de *Melipona beecheii* ne nous a fourni aucune preuve étayant la théorie du déterminisme des castes. Au contraire!

Des observations sur les larves nous ont permis de savoir que 1) tous nos animaux expérimentaux n'ont été obtenus qu'à partir de larves du cinquième stade, 2) la différenciation des castes femelles s'effectue par voie alimentaire au cours de ce dernier stade.

Enfin une importante discussion essaie d'interpréter la totalité de nos résultats et, en particulier, les reines miniatures, les ouvrières géantes et les intercastes par comparaison avec ce qui est connu chez *Apis mellifica*.

## INTRODUCTION

Les informations obtenues par voie expérimentale que nous avons à l'heure actuelle au sujet du déterminisme des castes chez les Insectes sociaux montrent qu'il s'agit essentiellement d'un phénomène épigénétique. L'œuf qui éclôt possède différentes potentialités mais l'une d'entre elles, seulement, aura la chance de se manifester, le plus souvent grâce à l'action de la nourriture reçue par la larve indifférenciée, la différenciation pouvant d'ailleurs être parfois extrêmement précoce.

Pour ne parler ici que des Apinés sociaux disons que chez *Apis mellifica* il est depuis longtemps acquis que c'est la gelée royale secrétée par les ouvrières qui oriente le devenir de la larve en reine. Chez les Trigones d'Afrique que nous avons étudiées, nous avons démontré que là aussi le déterminisme des castes est à base trophique. De CAMARGO (1972) reprenant nos expériences sur des Trigones du Brésil est arrivé de son côté aux mêmes conclusions.

Restent les Mélipones. Ces Abeilles, si voisines des Trigones qu'elles furent longtemps classées ensemble, faisaient jusqu'ici l'objet d'une exception quant au mécanisme de la production des reines et des ouvrières. Les informations

que nous possédons sur ce sujet proviennent essentiellement des travaux de KERR au Brésil, aucun autre auteur n'ayant jusqu'ici abordé ce problème. Rappelons très brièvement la théorie de KERR d'après laquelle le déterminisme des castes chez les Mélipones serait à base génétique.

Lorsqu'on fait l'inventaire des nymphes contenues dans les rayons de couvain d'une ruche de Mélipones, on trouve, presque toujours, à la fois des mâles, des ouvrières et des reines. Souvent, le nombre de reines à naître représente approximativement le quart de la population des femelles (reines + ouvrières). D'où, l'idée qui est venue à KERR d'expliquer ce rapport par une loi génétique.

Cependant, il existe de nombreux cas où, dans une couvée, les proportions 1/4 de reines pour 3/4 d'ouvrières sont modifiées. Le plus souvent, cela se traduit par une nette diminution du nombre des reines produites. L'auteur explique alors ce phénomène par l'intervention d'un facteur alimentaire. Les larves, génétiquement reines, auraient à leur disposition une alimentation telle, que le phénotype reine ne pourrait se manifester. Il apparaîtrait alors un phénotype ouvrière cachant le génotype reine, dans l'insecte parvenu à son état imaginal. Ces déductions sont, il faut le reconnaître, purement spéculatives. A aucun moment l'auteur ne fait état d'expériences d'alimentation menées sur les larves et qui auraient pu étayer ou infirmer ces théories qu'il vaudrait mieux considérer comme des hypothèses de travail.

Compte tenu de l'homogénéité générale du groupe des Apinés sociaux et surtout de l'étroite parenté qui lie Trigones et Mélipones on ne peut manquer d'être étonné d'une exception biologique aussi importante que celle concernant le mécanisme du déterminisme des castes. Aussi, nous nous sommes posés la question de savoir si, véritablement, le déterminisme des castes ne serait pas, chez les Mélipones aussi, un phénomène épigénétique apparaissant chez des larves toutes identiques à la naissance ? Une larve posséderait les deux potentialités reine et ouvrière, et seules les conditions alimentaires lors de sa croissance interviendraient dans la manifestation du phénotype, le génotype restant fondamentalement le même.

Afin de mesurer la valeur de notre hypothèse nous avons élevé « in vitro » des larves de Mélipones. Les résultats de nos expériences démontrent la complexité du problème chez ces Hyménoptères, mais ils indiquent aussi d'une façon indubitable que le mécanisme de la détermination des castes n'est pas, ici non plus, différent de ce que l'on sait chez les autres Abeilles.

#### MATÉRIEL

Les animaux qui ont servi aux expériences sont des mélipones de l'espèce *Melipona beecheyi* B.. Ces insectes sont encore élevés au Mexique, on en trouve dans la province du Yucatan où les indiens continuent de les traiter selon les méthodes ancestrales. Ces abeilles

sont actuellement largement concurrencées par l'abeille domestique mellifère car leur production de miel est moindre et leur élevage nécessite quelques petites précautions. En effet, les ruches d'*Apis mellifica* supportent toutes les intempéries en plein champ; en revanche, il est nécessaire d'abriter le rucher de mélipones par un toit de chaume sinon les abeilles quitteraient leur demeure. Il est vraisemblable que cela est dû à une mauvaise capacité de régulation thermique dans ces ruches. Si la méliponiculture tombe malheureusement en désuétude, le miel de ces abeilles est toujours considéré par les indiens comme un produit précieux, médicamenteux même, alors que le miel d'*Apis mellifica* jouit d'une moins grande faveur.

Dans le Yucatan, les mélipones (toutes de l'espèce *Melipona beecheii*) sont élevées depuis un temps immémorial dans des ruches d'un type unique appelé « corcho » (= liège, bouchon). Il s'agit de morceaux de troncs d'arbres évidés et fermés aux deux bouts par des bouchons amovibles de bois ou de pierre. L'étanchéité au niveau des bouchons est assurée par de la terre glaise rouge qui est posée humide après les interventions dans la ruche. Les « corchos » sont maintenus horizontaux. L'entrée du nid se situe au milieu du tronc, c'est un simple trou rond foré dans l'épaisseur du bois par l'apiculteur. Les abeilles ne font pas de construction cirreuse extérieure, à l'entrée du nid, comme c'est le cas souvent chez les Trigones.



FIG. 1. — Un « corcho », tronc évidé contenant une ruche de *Melipone*. La croix évidée marque le trou d'entrée des abeilles, c'est le symbole maya du miel. Cette croix permet d'orienter la ruche pour la replacer correctement après la récolte.

ABB. 1. — Ein ausgehöhlter « Corcho » - Stamm mit einem Volk von *MELIPONA BEECHEII*. Das eingekerbte, Kreuz bezeichnet das Flugloch der Bienen; es ist das Maya-Symbol für Honig. Das Kreuz ermöglicht es, den Stock nach der Honigentnahme wieder richtig an seinen Platz zu stellen.

A l'intérieur de la ruche on trouve des gâteaux horizontaux de couvain et les réserves en amas. Les cellules de cire qui contiennent pollen et miel ont un diamètre de 2 ou 3 centimètres environ, elles sont agglomérées en une masse compacte où voisinent cellules à pollen et autres à miel. Pour nos expériences il était nécessaire souvent de crever les réserves pour atteindre les gâteaux de couvain. Dans la région de Mérida, les apiculteurs considèrent qu'une bonne ruche peut fournir, à chaque récolte, 1 litre de miel et il y a 4 récoltes par an. La multiplication des ruches se fait très facilement par division de la population et des gâteaux de couvain car chez les Mélipones il y a toujours de nombreuses reines disponibles.

Nous n'avons pas rencontré de nids de Mélipones dans la nature. Tous les animaux que nous avons utilisés pour nos expériences proviennent d'élevage apicole. Le fait de travailler sur une espèce unique et en quantité non limitée présente un certain avantage du point de vue de la comparaison des résultats.

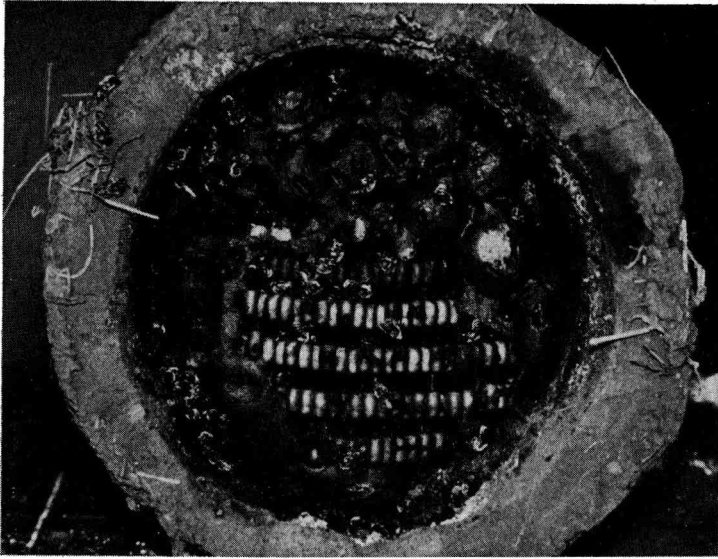


FIG. 2. — Un « corcho » venant d'être ouvert à l'une de ses extrémités. On aperçoit 5 gâteaux de cellules à couvain et les autres de cire contenant miel et pollen.

ABB. 2. — Ein am einen Ende geöffneter « Corcho ». Man sieht 5 Waben mit Brutzellen und die Honig und Pollen enthaltenden Wachsschläuche.

### MÉTHODE DE TRAVAIL

Notre propos étant d'éclairer le problème du déterminisme des castes chez ces abeilles, nous avons envisagé de pratiquer des élevages de larves « in vitro ». Rappelons que les *Melipones* construisent des cellules d'élevage agglomérées en rayons, un rayon de couvain ayant au maximum de son développement la taille de la main, environ. Chaque cellule est remplie aux 3/4 d'une pâte liquide contenant du miel et du pollen en suspension, et, très certainement, comme nous le verrons plus loin, des sécrétions glandulaires. Sur cette nourriture, la reine pond un œuf qui reste en surface grâce aux phénomènes de tension superficielle. Une fois l'œuf pondu, la cellule est fermée par les soins des ouvrières. L'œuf, au bout de quelques jours, donne naissance à une petite larve qui, disposant d'une réserve de nourriture préparée à son intention, se met à manger sans discontinuer jusqu'à ce que *tout* soit absorbé. La nourriture varie fort peu en quantité d'une cellule à l'autre et rien n'indique à l'observateur le sexe ou la caste de l'imago qui se prépare. Afin de définir quelle est l'importance éventuelle des facteurs alimentaires sur le devenir des individus nous avons opéré de deux façons complémentaires.

1) d'abord nous avons mis un certain nombre de larves à jeun et attendu, dans ces conditions, les mues nymphales et imaginales, qui nous permettraient de voir quelle sorte d'individu allait apparaître,

2) ensuite, nous avons utilisé des larves d'âges variés, généralement assez grosses, mais n'ayant point encore terminé leur nourriture et nous les avons suralimentées. Pour ce faire, nous avons ouvert les cellules contenant ces larves, et injecté vers le fond des cellules à l'aide d'une seringue adéquate, une partie du contenu alimentaire prélevé dans des cellules d'élevage fraîches où l'œuf n'était pas encore éclos.

Lorsqu'une jeune larve commence à s'alimenter, la première nourriture qu'elle absorbe est essentiellement liquide, il s'ensuit qu'au fur et à mesure que le temps passe, la pâte alimentaire devient de plus en plus épaisse, le pollen étant l'élément qui sera absorbé en dernier. En aspirant le contenu alimentaire des cellules fraîches, le pollen était en parfaite suspension

dans la phase liquide et de ce point de vue là, la nourriture donnée en supplément aux larves d'expériences pouvait être considérée comme comparable. Toutes les cellules d'élevage étant identiques de forme, et remplies d'une nourriture quasiment égale en quantité et en qualités macroscopiques, il n'était point possible de discriminer d'éventuelles différences dans la qualité réelle de la nourriture prélevée et répartie; il faudra tenir compte de ce facteur de hasard dans l'analyse des résultats.

La suralimentation des larves est une expérience délicate à réussir. Le fait d'ouvrir le haut des cellules, provoque chez les larves ainsi perturbées, de nombreuses contorsions qui les amènent souvent à quitter leurs cellules et se trouver ainsi à jeun. Pour limiter ces causes d'échec nous avons recouvert les parties désoperculées par des petits fragments de voile synthétique en fibres « non tissées », laissant passer l'air. Cette précaution a entraîné une amélioration des résultats. Toutefois, un certain nombre de larves a réussi à se nymphoser sans avoir absorbé toute la nourriture disponible; nous avons eu de cette façon des animaux pour lesquels il n'était alors pas possible de dire s'ils étaient véritablement suralimentés ou non. Le score de nos résultats serait certainement meilleur si nous pouvions en toute certitude éliminer de nos expériences les animaux qui en, fait, ne se sont pas suralimentés et que nous avons, pourtant, dénombrés comme tels.

### LES LARVES DE MELIPONA BEECHEII

Nous avons dit qu'il était possible d'extraire les larves de Mélipones de leurs cellules d'élevage, de les mettre à jeun et d'obtenir malgré ces conditions alimentaires déficitaires des imagos normalement constitués. Suivant la taille de la larve mise à jeun, l'abeille adulte qui en provient est, comme cela se conçoit, plus ou moins grosse. Les larves « trop petites » meurent sans pouvoir métamorphoser, bien que les réductions de taille obtenues puissent atteindre des proportions considérables. Nous nous sommes posés la question de savoir s'il y avait un stade larvaire particulier, à partir duquel la mise à jeun permettrait d'obtenir quand même la métamorphose. L'observation des larves dans les cellules permet de définir 3 positions remarquables au cours de leur développement.

Tout d'abord, lorsque l'œuf est pondu il est généralement placé sur la surface des aliments (mais il est parfois collé sur le côté de la cellule) en position verticale (fig. 3, 1).

1) Lors de l'éclosion, la jeune larve se couche sur sa nourriture et se met à manger. Grâce aux phénomènes de tension superficielle elle reste en surface mais s'accroît de façon continue (fig. 3, 2).

2) Lorsque la nourriture commence à prendre une certaine consistance (car le liquide de la pâtee est absorbé avant le pollen) la larve, arrivée à un certain état de développement va changer de position dans la cellule. Elle opère une rotation de 90°; à ce moment là, le plan sagittal de son corps devient donc perpendiculaire à la surface alimentaire. A ce stade ci, il y a encore beaucoup d'aliments à ingérer, la larve garde la tête enfouie dans la nourriture, l'anus aussi plonge dans les réserves, tandis que le milieu du corps, seul, émerge des aliments. Ainsi, la larve incurvée dans sa cellule a donc le dos tourné vers le plafond de celle-ci (fig. 3, 3).

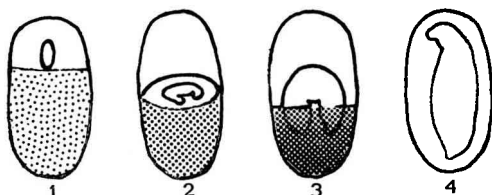


FIG. 3. — Différentes positions du couvain de MELIPONA BEECHEII dans la cellule d'élevage au cours de sa croissance.

Au fur et à mesure que la larve croît, on voit la nourriture diminuer et devenir de plus en plus épaisse, la phase liquide étant absorbée d'abord, la proportion de pollen augmente dans la nourriture des larves âgées.

1) position de l'œuf sur la nourriture.

2) la larve est couchée à plat sur le côté et flotte sur la nourriture de l'éclosion jusqu'au stade 5, inclus.

3) au cours du stade 5 la larve se redresse perpendiculairement à la posture jusqu'ici adoptée. Le filage du cocon débute pendant cette période.

4) Lorsque toute la nourriture est absorbée, la larve se redresse dans sa cellule et attend la nymphose après que le cocon soit fini de filer.

ABB. 3. — Verschiedene Lagen der Brut von MELIPONA BEECHEII in den Brutzellen während ihrer Entwicklungszeit. Je nachdem die Made wächst, sieht man das Futter abnehmen und dicker werden, da die flüssige Schicht zuerst abgesaugt wird.

Im Futter der älteren Maden nimmt der Pollenanteil zu.

1) Lage des Eies auf dem Futter

2) die Made liegt flach auf der Seite und schwimmt auf dem Futter bis zum vollendeten 5. Stadium.

3) während des 5. Stadiums richtet die Made sich auf, bis sie senkrecht zur seitherigen Lage steht. Während dieser Periode beginnt das Spinnen des Kokons.

4) wenn das ganze Futter verzehrt ist, richtet sich die Made wieder in der Zelle auf und erwartet, nachdem der Kokon fertig gesponnen ist, die Verpuppung.

3) La larve ayant enfin terminé sa ration alimentaire va se relever, filer son cocon, déféquer puis se nymphoser. Le plan sagittal de son corps garde la même direction que précédemment mais la larve est droite, tête et anus sont à l'opposé dans la cellule (fig. 3, 4). Toutes les larves se nymphosent dans la même position à savoir; la tête tournée vers le plafond des cellules et l'anus vers le fond, là où était la nourriture.

A partir de quel moment une larve peut-elle supporter le jeûne et donner un imago miniature ?

L'expérience montre qu'une larve couchée à plat sur la nourriture peut se nymphoser, mais à condition qu'elle ait acquis dans cette position son développement maximum. A partir de ce moment là, toute larve mise à jeun est susceptible de donner un imago.

Peut-on mettre en relation ces observations avec la chronologie des différents stades larvaires ? Oui.

Nous avons eu la possibilité d'identifier les stades larvaires successifs grâce à l'étude morphologique des mandibules. Nous avons pu compter 5 stades séparés par 4 mues que l'on peut décrire comme suit :

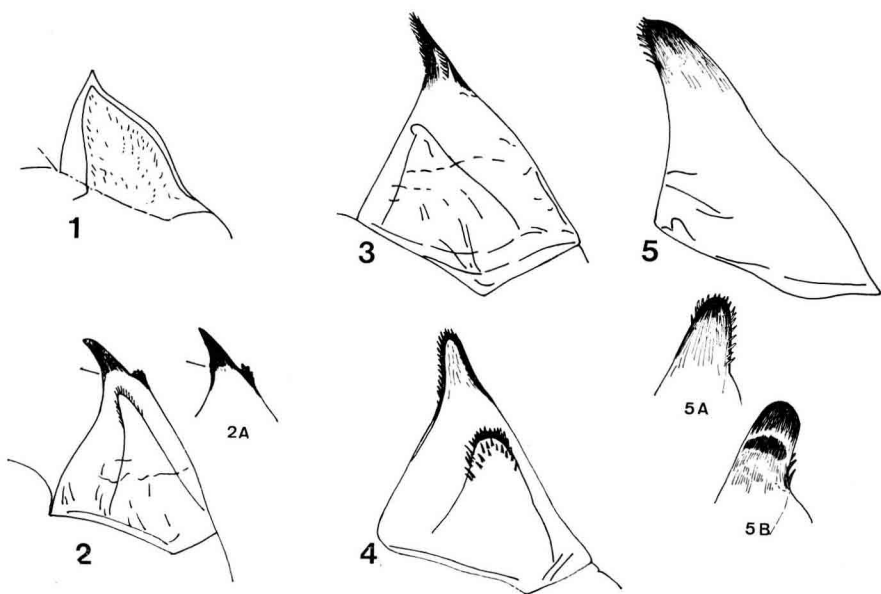


FIG. 4. — *Vue au microscope des mandibules de Melipona beecheii à chacun des 5 stades larvaires.* 1. Stade I. 2. Forme générale de la mandibule au stade II. A. Sclérisation plus accentuée et indentations légères sur le bord latéro-interne près du sommet de la mandibule chez quelques individus. 3. Stade III, l'apex de la mandibule est acéré et pileux. 4. Stade IV, même forme générale qu'au stade III mais apex nettement plus élargi. 5. Stade V, l'élargissement de la dent apicale est encore plus accentué. A. Vue de face, côté externe de la dent apicale chez une larve jeune; B. Même vue chez une larve âgée, la dent devient glabre par usure des poils et sa sclérisation est renforcée vers le milieu. Notons qu'au cours des 4 premiers stades on voit fréquemment par transparence la forme de la mandibule du stade qui va suivre.

ABB. 4. — *Mikroskopische Ansicht der Mandibeln von Melipona beecheii in den fünf Larvenstadien.* 1. I. Stadium. 2. Allgemeine Mandibelform des II. Stadiums A. ausgeprägtere Versteifung und leichte Einkerbungen am inneren Rand nahe der Mandibelspitze (bei einigen Individuen). 3. III. Stadium; das Mandibelende ist scharf zugespitzt und behaart. 4. IV. Stadium; die gleiche allgemeine Form wie im III. Stadium, jedoch ist die Spitze deutlich verbreitert. 5. V. Stadium; die Verbreiterung der Mandibelspitze ist noch ausgeprägter. A. Seitenansicht: Aussenseite des spitzen Mandibelendes bei einer jungen Made; B. desgl. bei einer älteren Made; die Spitze wird durch die Abnutzung der Haare kahl und die Versteifung ist nach der Mitte zu verstärkt. Es ist zu beachten, dass man im Verlauf der ersten vier Stadien die Mandibelform des jeweils nächsten Stadiums durchscheinend erkennen kann.

*Stade I* (fig. 4, 1) : au sortir de l'œuf la larve est minuscule, glabre, les mandibules sont très simples, entièrement blanches, légèrement pointues au sommet et non pileuses, comme le reste de l'animal.

Mue 1.

*Stade II* (fig. 4, 2) : à ce stade nous voyons apparaître une nette différence par rapport au stade précédent. La mandibule présente ici une pointe légèrement colorée en blond, marque d'une sclérisation indubitable. Sur le bord externe de l'appendice, à la base de la sclérisation, on note une petite excroissance tégumentaire sclérisée, elle aussi, et qui n'existe qu'à ce stade. Parfois, chez quelques individus, on remarque que la marge interne de la mandibule

présente de légères indentations et une plus forte sclérisation (fig. 4, 2 A) mais il ne nous a pas été possible de rapporter cela à une différence de sexes par exemple.

#### Mue 2.

*Stade III* (fig. 4, 3) : la mandibule grandit par rapport au stade II mais change aussi de forme. L'excroissance latéro-externe subterminale du stade II disparaît, en revanche la partie sclérisée de l'organe est revêtue de poils et constitue une dent bien acérée.

#### Mue 3.

*Stade IV* (fig. 4, 4) : au stade suivant, la taille générale de la mandibule est du même ordre qu'au stade III mais la pointe s'émousse, s'élargit nettement. La sclérisation est toujours visible et la pilosité très nette.

#### Mue 4.

*Stade V* (fig. 4, 5) : nous assistons à une nouvelle accentuation de l'élargissement du sommet de la mandibule. La dent de l'organe est toujours sclérisée et très pileuse chez les larves encore jeunes dans ce stade (fig. 4, 5 A). Le 5<sup>e</sup> stade est un stade long comparé aux précédents, si bien que chez les larves âgées les poils des mandibules se cassent et leur apex devient secondairement glabre; en même temps, on assiste à une nouvelle sclérisation subterminale des mandibules si bien que toutes les vieilles larves présentent un anneau brun foncé au milieu de la partie déjà sclérisée brun clair (fig. 4, 5 B). Les 4 premiers stades ont une durée assez brève aussi est-il fréquent de rencontrer des larves dont les mandibules montrent par transparence celles de l'individu à venir. Et cela aide beaucoup à établir la filiation des stades. En revanche, lorsque nous arrivons au stade V, il n'est plus possible de distinguer d'autre mue quel que soit le nombre d'individus inspectés. Force est donc de conclure que chez *Melipona becheii* il y a 5 stades larvaires en tout.

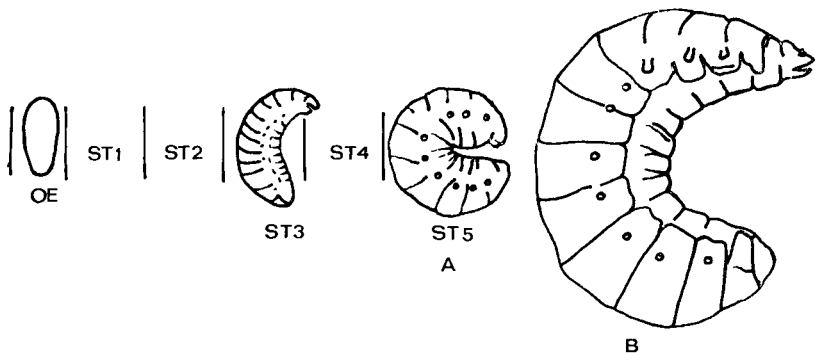


FIG. 5. — Représentation à l'échelle, de l'œuf de MELIPONA BEECHEII, d'une larve de stade 3 sur le point de muer en stade 4 et enfin, de deux larves de stade 5, l'une venant juste d'entrer dans le stade (ST 5 A) et l'autre, au contraire, ayant fini de grossir. On peut voir ainsi le fort accroissement de la larve au cours de ce dernier stade.

ABB. 5. — Masstabgerechte Abbildung : eines Eies von MELIPONA BEECHEII, einer Made des 3. Stadiums, die sich gerade zum 4. Stadium häutet und schliesslich zweier Maden des 5. Stadiums, von denen die eine dieses Stadium gerade erreicht hat (St 5A), während die andere soeben zu wachsen aufgehört hat. Man kann so das starke Wachstum während dieses letzten Stadiums erkennen.

*L'étude de ces stades larvaires nous apprend qu'ils se déroulent tous pendant que la larve est couchée à plat sur la nourriture. Il s'ensuit, que les plus petites larves chez lesquelles on peut obtenir des métamorphoses, sont donc toujours des larves de stade V. Les 4 mues larvaires sont ainsi très précoces et l'accroissement spectaculaire du couvain a lieu à un moment où, paradoxalement, l'individu n'a plus la possibilité de muer. Pour illustrer notre propos, nous avons dessiné à la chambre claire quelques larves de stade connu, sur le point de muer, nous pouvons ainsi vérifier qu'au cours du stade V la larve subit une croissance remarquable.*

#### INVENTAIRE DE LA POPULATION DES NIDS DE MELIPONA BEECHEII

Nous venons de définir le stade larvaire sur lequel nous avons finalement travaillé. Qu'il s'agisse de mise à jeun ou de suralimentation, dans tous les cas nous avons opéré avec des animaux au 5<sup>e</sup> stade, mais plus ou moins gros. Avant d'exposer nos résultats, nous croyons utile de donner un aperçu de l'état de la population des ruches qui nous ont servi pour ces expériences.

La population adulte d'une ruche de mélipones est sensiblement différente du contenu réel des rayons de couvain. Pour s'en rendre compte il suffit de dénombrer les ouvrières, les mâles et les reines en désoperculant les parties âgées des rayons et de les comparer aux animaux ailés présents dans la ruche.

TABL. I. — Ruche  $T_1$

TAB. I. — Volk  $T_1$

	Nombre de mâles	Nombre d'ouvrières	Nombre de reines	Nbre de mâles par rapport à la totalité des femelles	% d'ouvrières par rapport à l'en- semble des femelles	% de reines par rapport à l'ensem- ble des fe- melles
	Zahl der Drohnen	Zahl der Arbeiterinnen	Zahl der Königinnen	Zahl der Drohnen im Verhältnis zur Gesamtzahl d. Weibchen	% Arbeit- rinnen im Verhältnis zur Gesamtzahl d. Weibchen	% Königinnen im Verhältnis zur Gesamt- zahl Weibchen
Population adulte Adulte	159	524	8	1/3,3	98,5	1,5
Rayon 1 ..... Wabe 1	25	77	21	1/4	77	23
Rayon 2 ..... Wabe 2	108	80	27	1/1	74	26
Rayon 3 ..... Wabe 3	82	109	33	1/1,7	76	24
Rayon 4 ..... Wabe 4	42	170	43	1/5	79	21

Nous pouvons résumer sous forme de tableaux cet inventaire établi sur 3 ruches, T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub>, provenant du même rucher et analysées toutes 3 au mois de novembre, c'est-à-dire en saison sèche.

Ruche T<sub>1</sub>. Cette ruche possédait 4 grands rayons de couvain et un total de 691 adultes capables de voler.

Ruche T<sub>2</sub>. On a dénombré dans cette ruche 820 adultes et analysé 4 grands rayons de couvain.

TABL. 2. — Ruche T<sub>2</sub>TAB. 2. — Volk T<sub>2</sub>

	Nombre de mâles	Nombre d'ouvrières	Nombre de reines	Nbre de mâles par rapport à la totalité des femelles  Zahl der Drohnen in Ver- hältnis zur Gesamtzahl der Weibchen	% d'ouvrières par rapport à l'en- semble des femelles  % Arbeiterinnen in Ver- hältnis zur Gesamtzahl der Weibchen	% de reines par rapport à l'ensem- ble des fe- melles  % Königinnen im Verhält- nis zur Gesamtzahl der Weibchen
Population adulte .. Adulte	208	609	3	1/3	99	1
Rayon 1..... Wabe 1	40	148	32	1/5	82	18
Rayon 2..... Wabe 2	133	165	49	1/2	77	23
Rayon 3..... Wabe 3	124	109	48	1/1	71	29
Rayon 4..... Wabe 4	57	141	40	1/3	77	23

Ruche T<sub>3</sub>. Cette ruche possédait une grosse population d'adultes, on a compté en effet 1 273 individus, mais tous étaient des ouvrières, il n'y avait aucun mâle, ni aucune jeune reine vierge. Le couvain était réparti en 2 séries de rayons disposés en deux points différents de la ruche (donc 2 gâteaux). Un premier gâteau de 5 rayons ne contenait que du vieux couvain, en revanche l'autre gâteau montrait du couvain de tous âges. Ce dernier couvain n'a pas été étudié comme les gâteaux précédents. En effet, on s'est aperçu ici que le centre des gâteaux était nettement plus âgé que les parties périphériques. On a donc dénombré à part le centre car, comme on peut le constater sur le tableau 3, la population dans les deux cas n'a pas la même composition, les séries (a) de ce deuxième lot de rayons correspondent au couvain le plus âgé et se rapprochent de la composition du premier gâteau, les séries (b) sont les parties périphériques, plus jeunes.

TABLE 3. — Ruche  $T_3$   
 TAB. 3. — Volk  $T_3$

	Nombre de mâles Zahl der Drohnen	Nombre d'ouvrières Zahl der Arbeiterinnen	Nombre de reines Zahl der Königinnen	Nombre de mâles par rapport à la totalité des femelles Zahl der Drohnen im Verhältnis zur Gesamtzahl der Weibchen	% d'ouvrières par rapport à l'ensemble des femelles % Arbeiterinnen im Verhältnis zur Gesamtzahl der Weibchen	% de reines par rapport à l'ensemble des femelles % Königinnen im Verhältnis zur Gesamtzahl der Weibchen
Population adulte Adulte	0	1273	0	0	100	0
Reihe no 1 Série no 1						
Rayon 1 Wabe 1	1	100	15	1/116	86	14
Rayon 2 Wabe 2	0	65	5	0	92	8
Rayon 3 Wabe 3	0	92	13	0	87	13
Rayon 4 Wabe 4	0	89	13	0	87	13
Reihe no 2 Série no 2						
Rayon 1 Wabe 1	0 50	80 147	9 49	0 1/4	89 79	11 25
Rayon 2 Wabe 2	0 43	96 58	18 15	0 1/1,5	84 79	16 21
Reihe no 3 Série no 3						
Rayon 3 Wabe 3	0 16	96 164	18 42	0 1/12	84 79	16 21

L'inventaire de ces populations de mélipones nécessite quelques remarques.

1) Tout d'abord, il faut noter la différence évidente entre le pourcentage de reines dans le couvain et dans la population adulte. Dans la ruche  $T_1$  il y a 1,5 % de reines vierges adultes, contre 25 % dans le couvain. Dans la ruche  $T_2$  il y a 0,5 % de jeunes reines adultes contre 23 % dans les rayons. Ces écarts sont dûs au fait que ces membres de la société, sans emploi, sont éliminés par les ouvrières dans les quelques jours qui suivent l'éclosion. On peut voir, en effet, les mélipones jeter hors de la ruche ces bouches inutiles. Ainsi, le fait de produire d'une manière constante des reines aurait pu être considéré comme un aspect bénéfique pour le maintien de l'espèce, mais cela est contrebalancé par un tel gâchis d'individus, qu'on se demande s'il faut voir là véritablement un fait évolutif comme c'est l'opinion de KERR ? Nous pensons pour notre part qu'il s'agit plutôt de traits biologiques mal coordonnés; dans le cas de ces ruches, en effet, il y aura quasiment le quart de la population femelle à naître qui va être massacrée dès l'éclosion des imagos, cela ne représente vraiment pas à notre avis une performance intéressante. Avec de telles destructions à chaque couvée, sans parler de la production de mâles, généralement abondante, on peut comprendre que les ruches de mélipones ne comptent jamais de grosses populations d'ouvrières.

2) Le pourcentage de reines produit à chaque couvée est souvent de l'ordre de 25 %. En l'absence d'observations précises sur le mode de remplissage des cellules par les ouvrières, il est difficile d'émettre une hypothèse pour expliquer ce fait. Mais il faut bien constater aussi que cette proportion de reines est sujette à des fluctuations importantes. Dans la ruche  $T_3$ , par exemple, nous n'avons que 12 % de reines pour les gâteaux âgés et, dans les rayons plus jeunes, nous comptons respectivement 14,3 % et 22,3 % de reines à naître. Nous nous sommes posés la question de savoir si les cellules contenant des reines étaient réparties au hasard dans le couvain, ou, au contraire, correspondaient à des îlots particuliers. Actuellement, nous ne pouvons répondre. Il faudrait pour cela avoir la possibilité de suivre les différentes phases de croissance des rayons. Un rayon de couvain s'accroît par sa périphérie mais rien ne peut indiquer, lorsque la construction est achevée, la chronologie de l'apparition des différentes cellules d'autant plus que la construction s'effectue simultanément sur plusieurs rayons. Il faudrait pouvoir se livrer à une observation directe et à un marquage des cellules au fur et à mesure de leur établissement.

3) Le fait qu'il y ait chez les mélipones une telle production de reines n'implique pas pour autant l'existence d'essaimage fréquents. Les apiculteurs mayas que nous avons interrogés à ce sujet paraissent tous ignorer d'éventuels départs d'Abeilles de leur ruche. Mais, dans la pratique la multiplication de ces ruches est très aisée à accomplir; étant donné la présence constante de reines potentielles en surnombre, il suffit de diviser la population et le couvain sans précautions spéciales pour augmenter le nombre d'essaims.

## RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX CONCERNANT LE DÉTERMINISME DES CASTES

Maintenant que nous connaissons certains traits essentiels de la biologie de *Melipona beecheii* nous allons pouvoir exposer nos résultats expérimentaux.

*Expériences sur la ruche T<sub>1</sub>*

L'inventaire des nymphes contenues dans les rayons nous a appris, qu'au moment de l'expérience, la ruche produisait 23 % de reines et 72 % d'ouvrières. Nous avons opéré sur les parties les plus jeunes des 4 rayons constituant le gâteau de couvain et nous avons obtenu deux sortes de résultats à mettre en parallèle, suivant que les larves ont été suralimentées selon la méthode indiquée plus haut, ou bien sous-alimentées, c'est-à-dire retirées de leurs cellules avant qu'elles aient pu ingérer toute la nourriture mise à leur disposition.

Résumons ces résultats en un tableau qui nous permette de comparer les pourcentages de reines et d'ouvrières issus de ces expériences en regard de ce que l'on était en droit d'attendre et qui est indiqué dans la colonne « couvain normal ».

TABL. 4. — *Expérience sur la ruche T<sub>1</sub>*TAB. 4. — *Versuch im Volk T<sub>1</sub>*

Couvain normal Normale Brut		Larves suralimentées Überernährte Maden		Larves sous-alimentées Unterernährte Maden	
% Reines % Königinnen	% ouvrières % Arbeiterinnen	% Reines % Königinnen	% ouvrières % Arbeiterinnen	% Reines % Königinnen	% ouvrières % Arbeiterinnen
23	72	50	50	20	80
		40	60	0	100
		42,8	57,2	14,5	85,5
		36	64	0	100

Nous voyons que les larves suralimentées montrent dans tous les cas une notable augmentation du nombre des reines alors que c'est exactement l'inverse dans le cas des larves sous-alimentées.

Si l'on fait le calcul du  $\chi^2$  pour ces résultats expérimentaux nous obtenons :

1) pour le cas des larves suralimentées : Reines = 68,6539 < 5 %

Ouvrières = 12,6533 < 5 %

- 2) pour le cas des larves sous-alimentées : Reines = 49,5326 < 5 %  
 Ouvrières = 25,1978 < 5 %

Ces résultats sont donc dans tous les cas significatifs.

### *Expériences sur la ruche T<sub>2</sub>*

Présentons les résultats sous la même forme, nous obtenons ainsi le tableau 5. Là encore les résultats vont dans le même sens que précédemment, on peut même dire que les scores sont améliorés; les résultats du test sont les suivants :

- 1) Larves suralimentées : Reines = 35,7672 < 5 %  
 Ouvrières = 14,6092 < 5 %
- 2) Larves sous-alimentées : Reines = 69,1724 < 5 %  
 Ouvrières = 28,2535 < 5 %

TABL. 5. — *Expérience sur la ruche T<sub>2</sub>*

TAB. 5. — *Versuch Volk T<sub>2</sub>*

Couvain normal Normale Brut		Larves suralimentées Überernährte Maden		Larves sous-alimentées Unterernährte Maden	
% Reines % Königinnen	% ouvrières % Arbeiterinnen	% Reines % Königinnen	% ouvrières % Arbeiterinnen	% Reines % Königinnen	% ouvrières % Arbeiterinnen
29	71	57,5	42,5	11	89
		44	56	0	100
				0	100

### *Expériences sur la ruche T<sub>3</sub>*

Résultats là-aussi très significatifs.

Dans cette expérience on s'est surtout appliqué à pratiquer des essais de suralimentation. Les expériences dont les résultats sont consignés dans le tableau 6 vont exactement dans le même sens que les précédentes. On va même jusqu'à inverser les proportions de reines et d'ouvrières dans la 2<sup>e</sup> expérience de suralimentation.

Le test du  $\chi^2$  appliqué aux larves suralimentées donne : Reines = 240,7372 < 5 %, Ouvrières = 69,0919 < 5 %. Ces résultats sont très hautement significatifs.

Nous pouvons représenter schématiquement ces résultats de manière à faire apparaître les modifications apportées par nos expériences à la structure

normale de la population telle qu'elle aurait dû être dans les conditions naturelles.

TABL. 6. — *Expérience sur la Ruche T<sub>3</sub>*TAB. 6. — *Versuch Volk T<sub>3</sub>*

Couvain normal Normale Brut		Larves suralimentées Überernährte Maden		Larves sous-alimentées Unterernährte Maden	
% Reines % Königinnen	% ouvrières % Arbeiterinnen	% Reines % Königinnen	% ouvrières % Arbeiterinnen	% Reines % Königinnen	% ouvrières % Arbeiterinnen
22,3	77,7	56	44	14	86
Si l'on considère seulement les résultats fournis par les nymphes les plus jeunes, le couvain plus âgé étant moins riche en reines (16 %).		71,4	28,6		
Wenn man nur die Ergebnisse der jüngsten Puppen in Betracht zieht, sind unter der älteren Brut weniger Königinnen (16 %).		46	54		
		57,8	42,2		

Nous plaçons sur chaque diagramme le taux normal de reines et d'ouvrières tel qu'il aurait dû être normalement et, de part et d'autre, les résultats obtenus avec les larves suralimentées et les larves sous-alimentées. En grisé nous signalons l'augmentation du pourcentage des individus obtenus par rapport à la normale et en pointillé la diminution de ce même pourcentage. Cette façon de présenter nos résultats montre au premier coup d'œil que l'influence de l'alimentation s'avère comme très importante dans tous les cas en effet.

1) La sous-alimentation des larves provoque une diminution du nombre des reines, allant même jusqu'à leur disparition totale dans certaines expériences (Ruches T<sub>2</sub> et T<sub>1</sub>).

FIG. 6. — *Diagramme représentant le pourcentage de reines et d'ouvrières obtenues respectivement dans les expériences de suralimentation et de sous-alimentation des larves de MELIPONA BEECHEII.*

En grisé, pourcentage de reines (R) et d'ouvrières (O) qu'on était en droit d'attendre au moment de l'expérience. A gauche de cette indication, larves suralimentées. On voit que dans chaque expérience le pourcentage de reines (R) est supérieur à la normale, tandis que le pourcentage d'ouvrières (O) est inférieur. A droite du pourcentage témoin (histogramme en grisé) les expériences concernent des larves sous-alimentées. Dans ce cas, on peut voir que le nombre des ouvrières (O) est toujours supérieur à la normale tandis qu'inversement, celui des reines (R) est inférieur.

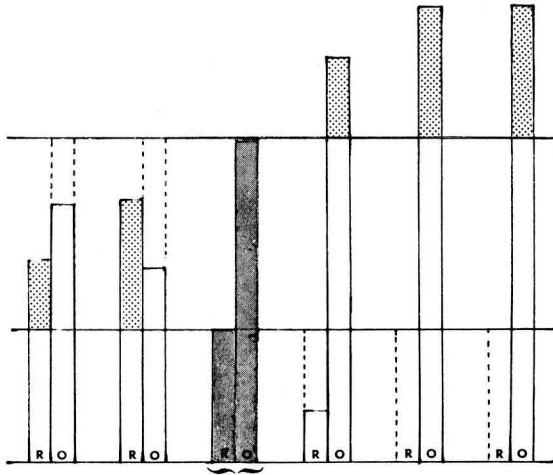
A) Ruche T<sub>1</sub> B) Ruche T<sub>2</sub> C) Ruche T<sub>3</sub>

ABB. 6. — *Diagramm des in den Unter- und Überernährungsversuchen mit Maden von MELIPONA BEECHEII erhaltenen Prozentsatzes von Königinnen und Arbeiterinnen.*

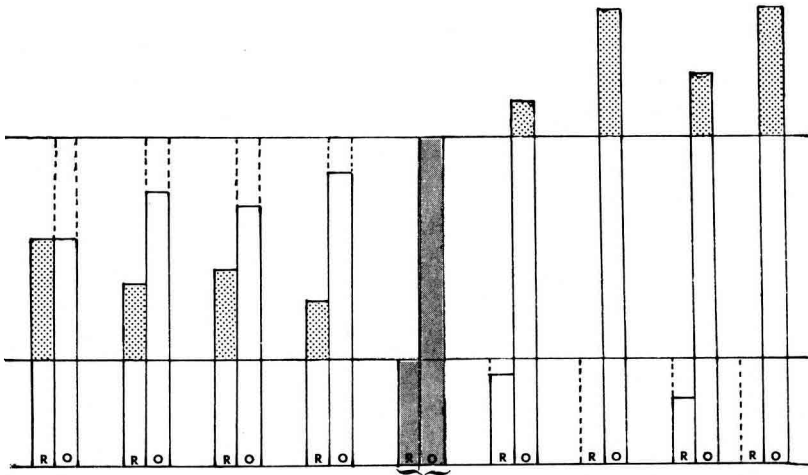
Schraffiert = Prozentsatz an Königinnen (R) und Arbeiterinnen (O), den man zur Zeit des Versuches im Stock T<sub>3</sub> hätte erwarten dürfen. Links überernährte Maden. Man sieht, dass in jedem Versuch der Prozentsatz der Königinnen (R) höher als normal ist, der der Arbeiterinnen (O) dagegen niedriger. Rechts vom Prozentsatz der Kontrolle (Histogramm schraffiert) die Versuche mit unterernährten Maden. Hier zeigt sich, dass die Zahl der Arbeiterinnen (O) stets höher als normal ist, die der Königinnen (R) immer niedriger.

A) Volk T<sub>1</sub> B) Volk T<sub>2</sub> C) Volk T<sub>3</sub>

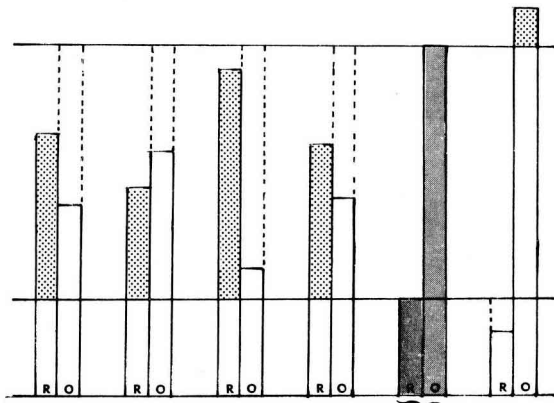
A



B



C



2) La suralimentation des larves, au contraire, induit un net accroissement du pourcentage des reines, allant presque jusqu'à inverser le rapport reine/ouvrière dans la 2<sup>e</sup> expérience sur la ruche T<sub>3</sub>

(  $\frac{71,4 \% \text{ de reines}}{28,6 \% \text{ d'ouvrières}}$  contre  $\frac{22,3 \% \text{ de reines}}{77,7 \% \text{ d'ouvrières}}$  dans les conditions normales. )

Il faut revenir un instant sur notre protocole expérimental pour essayer de comprendre la signification de ces résultats.

#### a) Larves sous-alimentées

Lorsque le jeûne a été très sévère, les ouvrières obtenues sont minuscules et le nombre de reines inexistant. Lorsque, au contraire, les larves mises à jeun avaient presque atteint leur taille normale, le pourcentage de reines augmente, et dans ces cas là, nous obtenons de véritables reines miniatures. *Nous devons insister sur le fait que les plus petits individus susceptibles de se nymphoser donnent soit des mâles, soit des ouvrières, mais jamais des reines.* Pour que la larve du 5<sup>e</sup> stade puisse se métamorphoser en reine il est nécessaire qu'elle ait atteint au moins un certain degré de développement. (Il nous est difficile d'être plus précis dans cette évaluation, nous ne disposons pas de balance sensible lors de ces expériences).

#### b) Larves suralimentées

Les larves qui sont suralimentées ont un supplément de nourriture provenant de cellules fraîches mais l'on ne connaît pas ce qu'aurait donné la larve que ces cellules devaient protéger. Si la cause du déterminisme des castes est à rechercher dans la nourriture il faut bien voir que c'est là un handicap pour nos expériences car *on a d'autant plus de chances de suralimenter des larves avec de l'aliment d'ouvrières, que celles-ci sont plus nombreuses et c'est le cas, dans toutes les ruches utilisées.* S'il était possible de suralimenter les larves avec le contenu de cellules de reines exclusivement, les résultats auraient été peut-être bien meilleurs, quoiqu'il ne fasse aucun doute, d'après nos expériences, que la suralimentation joue un rôle décisif.

Et nous voyons que, *si la nourriture est primordiale, elle n'intervient pas par sa seule quantité,* comme le témoigne en particulier, l'obtention de reines à partir de larves mises à jeun.

Par ailleurs, nous avons évoqué la difficulté qu'il y a à suralimenter véritablement les larves. Dès que les cellules sont désoperculées le couvain perd sa quiétude et très souvent s'arrête de manger. S'il est facile d'obtenir des imagos miniatures, il est en revanche beaucoup plus malaisé de produire des imagos géants dépassant fortement la taille optimum de l'espèce. Les causes pratiques que nous invoquons ci-dessus ne sont d'ailleurs pas les seules à intervenir; on peut comprendre que, malgré une pléthore alimentaire, une espèce a des normes de taille assez précises qu'elle ne peut outrepasser quelles

que soient les conditions trophiques. Il est donc difficile en définitive de s'assurer qu'une larve a été suffisamment suralimentée, mais ce que l'on peut dire c'est que, si nos résultats sont entachés d'erreur, c'est toujours par défaut. Le pourcentage de reines obtenu dans nos élevages est déjà en augmentation très significative par rapport à la normale, il le serait peut-être encore plus si nous pouvions départager les animaux à exclure.

Nous avons représenté à la chambre claire les profils des nymphes de taille extrême dans les différentes catégories d'individus et en comparaison, le profil d'une nymphe de taille normale. Cela nous permet de comparer entre autres, la différence qui existe entre les tailles minimum d'une ouvrière et d'une reine possibles expérimentalement.

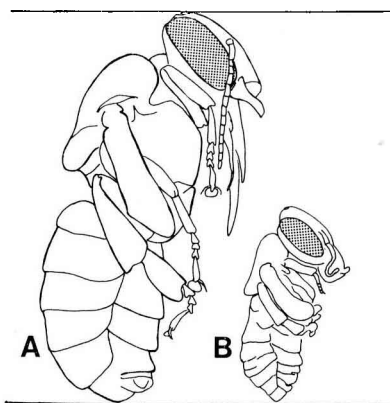


FIG. 7. — Nymphes de mâles de *MELIPONA BEECHEII*. A) nymphe de taille normale, B) nymphe miniature obtenue en mettant une larve à jeun. Cette taille de nymphe est la plus petite que nous ayons pu obtenir.

ABB. 7. — *Drohnenpuppen* von *MELIPONA BEECHEII*. A) normal grosse Puppe B) Zwergpuppe, durch Fastenlassen der Made erreicht. Dies ist die kleinste Puppengröße, die wir erzielen konnten.

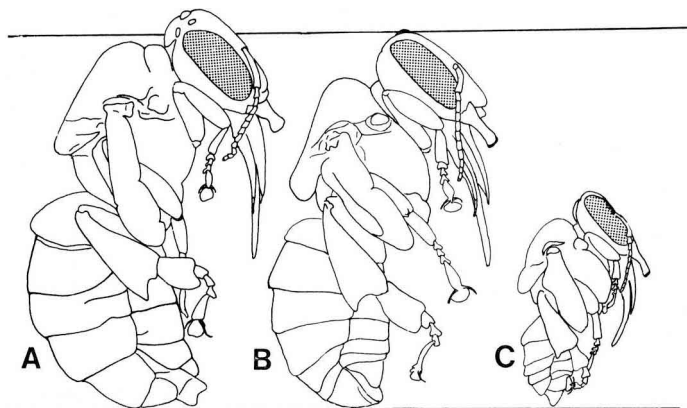


FIG. 8. — Nymphes d'ouvrière de *MELIPONA BEECHEII*. A) nymphe géante obtenue en suralimentant une larve, B) nymphe normale, C) nymphe miniature. Cette taille représente un des plus petits individus qu'il soit possible d'obtenir en mettant une larve à jeun.

ABB. 8. — *Arbeiterinnenpuppen* von *MELIPONA BEECHEII*. A) durch Überernährung einer Made erzielte Riesenspuppe B) normale Puppe C) Zwergpuppe. Dies ist eines der kleinsten Individuen, die durch Fastenlassen der Maden erreicht werden können.

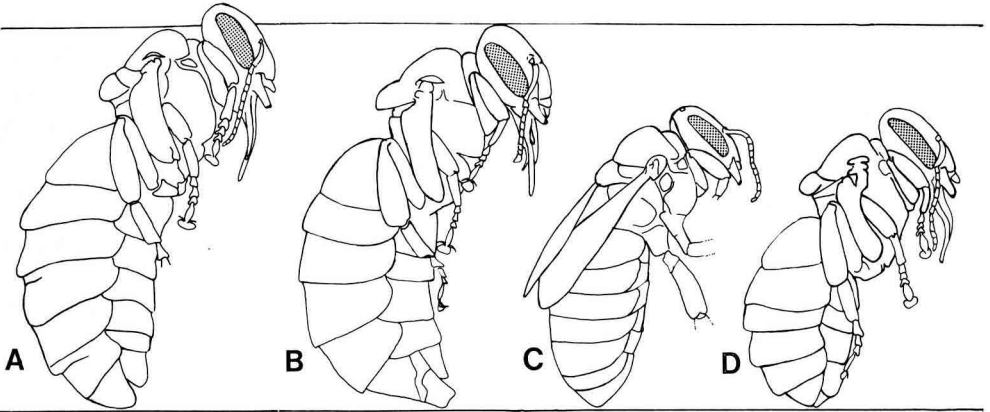


FIG. 9. — *Nymphes de reines de MELIPONA BEECHEII*. A) nymphe géante obtenue à partir d'une larve suralimentée, B) nymphe normale, C) reine miniature, la plus petite que nous ayons pu obtenir. Noter qu'elle est beaucoup plus grande que l'ouvrière miniature au maximum de sa réduction. La diminution de taille que l'on obtient plus chez les reines est toujours nettement moindre que celle que l'on obtient chez l'ouvrière. D) reine à caractère d'intercaste. La taille de ces individus est très variable, on peut en avoir, comme ici, de taille réduite.

ABB. 9. — *Königinnenpuppen von MELIPONA BEECHEII*. A) Aus einer überernährten Made entstandene Riesenpuppe B) normale Puppe C) Zwergpuppe; die kleinste, die wir erzielen konnten. Man beachte, dass sie viel grösser ist als die kleinste Zwergarbeiterin. Die zu erreichende Reduktion der Körpergrösse ist bei Königinnen immer geringer als sie bei Arbeiterinnen zu erzielen ist. D) Zwischenform. Die Taille dieser Tiere ist sehr variabel. Sie kann, wie im vorliegenden Fall, reduziert sein.

Les animaux que nous avons obtenus lors de nos expériences se classent pour les femelles d'emblée, sans ambiguïté en reines ou ouvrières. Nous pouvons dire que nous avons les catégories suivantes, selon que les animaux ont été mis à jeun ou suralimentés.

1) mâles, ouvrières, reines :

miniatures, c'est-à-dire plus petits que la normale. Les mâles et les ouvrières seuls, pouvant être de taille extrêmement réduite. Les reines les plus petites sont toujours très nettement moins réduites que les ouvrières, mais tous ces individus sont issus du 5<sup>e</sup> stade larvaire.

2) mâles, ouvrières, reines :

de taille très proche de la normale, ces individus proviennent d'animaux « suralimentés ». Nous venons d'évoquer la difficulté qu'il y a à produire des animaux géants.

3) mâles, ouvrières, reines :

géantes, bien que ce cas soit peu fréquent il existe néanmoins, et cela montre dans le cas des femelles, l'indépendance réelle qui existe entre l'appartenance à une caste et la taille de l'individu. Ces 2 caractères ne sont pas obligés d'évoluer parallèlement dans le même sens,

loin de là; les ouvrières géantes par exemple, sont incomparablement plus grosses que les reines miniatures sous-alimentées.

Cependant, malgré un classement initial aisé des femelles en une caste donnée, si nous observons attentivement les animaux issus de nos expériences nous nous rendons compte que certaines ne présentent pas toutes exactement la même morphologie et il va être utile de nous attarder à leur étude.

### *Morphologie comparée de la reine et de l'ouvrière de Mélipone*

Avant de décrire la morphologie des animaux obtenus lors de nos expériences nous devons rappeler quelques traits essentiels du dimorphisme de caste chez *Mélipones*.

1) Tout d'abord rappelons que si, en général, les reines sont légèrement plus grosses que les ouvrières, il y a de très nombreux cas où les reines ont des poids identiques aux ouvrières, sinon inférieurs. Dans les conditions naturelles, les cellules devant donner des reines ne reçoivent ni plus ni moins d'aliment que les cellules de mâles ou d'ouvrières (KERR, 1966).

2) Mais, si pondéralement, reines et ouvrières sont comparables, les animaux diffèrent tant du point de vue morphologique qu'on ne sait quel caractère choisir comme élément de référence, pour comparer ces deux sortes d'individus.

#### a) *la tête*

Chez l'ouvrière elle est très grosse, les yeux sont volumineux. Chez la reine elle est beaucoup plus petite et la dimension des yeux est, elle aussi, réduite.

Les mandibules sont plus petites chez la reine, mais aussi de forme différente. La langue de la reine est plus courte etc...

#### b) *le thorax*

Volumineux chez l'ouvrière qui est un bon voilier. Plus réduit chez la reine.

#### c) *l'abdomen*

Réduit chez l'ouvrière. Beaucoup plus développé chez la reine, dès la mue nymphale, cela est visible par suite d'un grand développement du tissu apideux. Chez la reine fécondée il y aura même physogastrie. Cela est dû à d'abondantes réserves lipidiques mais aussi à un très fort allongement des ovarioles dont le nombre reste peu élevé.

#### d) *les pattes*

La 3<sup>e</sup> paire de patte de l'ouvrière est différenciée en un organe complexe pour la récolte du pollen. La 3<sup>e</sup> paire de patte de la reine est simple.

Ainsi, à cause de ces disparités entre les différents éléments du corps, il devient très difficile de comparer caste à caste nos animaux expérimentaux dont les tailles sont très variables. Un même caractère de dimension identique chez une reine et une ouvrière aurait en effet une signification toute différente, dans l'un et l'autre cas, qui plus est, dans le cas des insectes élevés *in vitro*, il y a, d'une caste à l'autre, non seulement des différences de proportions pour un même organe, mais souvent aussi des *modifications très significatives dans le détail de la forme* et que les mesures telles que nous pouvons les prendre n'ont pas la possibilité de refléter.

Nous avons essayé pourtant d'établir quelques rapports significatifs chez la reine et l'ouvrière de manière à comparer ces deux castes. Nous avons calculé :

$$1) \text{ l'indice céphalique} = \frac{\text{largeur de la tête}}{\text{Longueur de la tête}} (\text{entre les yeux}) \times 100,$$

et

$$2) \text{ l'indice tibial} = \frac{\text{largeur du tibia 3}}{\text{Longueur du tibia 3}} \times 100,$$

nous avons mesuré ces indices chez les animaux normaux des 3 colonies et chez les individus expérimentaux.

Il nous suffit de donner un exemple de nos résultats, ils vont tous dans le même sens. Pour plus de clarté, nous avons porté en histogramme les logarithmes des indices mesurés.

Nous voyons que les indices céphaliques et les indices tibiaux des reines et des ouvrières se répartissent chacun en deux lots distincts correspondant aux deux castes.

Si maintenant on essaie de placer sur l'histogramme les ouvrières issues de larves sous-alimentées on se rend compte qu'elles se trouvent du côté le plus éloigné des reines tant pour l'indice céphalique que pour l'indice tibial. Ces petits individus auraient donc tendance à devenir des « super-ouvrières » par accentuation des caractères de caste.

Pour les reines issues d'expériences le statut est différent. On a, soit des individus correspondant aux normes, soit des individus dont les caractères se rapprochent des ouvrières, soit au contraire quelques rares animaux dont les caractères en feraient des « super-reines » en les éloignant au maximum des ouvrières.

Nous interprétons ces derniers individus comme des larves de reines ayant accepté un supplément de nourriture qui s'est trouvée être une nourriture de reine.

Les reines dont les indices sont décalés du côté des ouvrières sont en général de petites reines. Ce sont des animaux qui d'une manière ou d'une

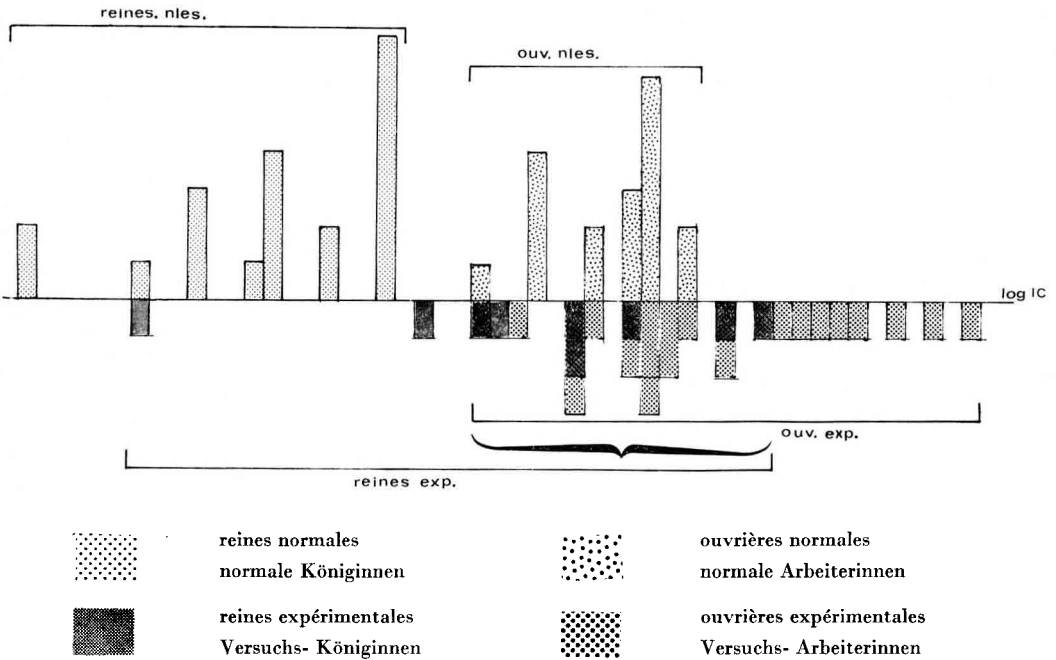


FIG. 10. — Histogramme représentant le log. de l'indice céphalique  $\left(\frac{\text{largeur de la tête}}{\text{longueur de la tête}} \times 100\right)$  d'un lot d'ouvrières et de reines témoins, comparé au même rapport obtenu chez des animaux d'expérience. Pour plus de clarté, le graphique situé au-dessus de la ligne des abscisses a trait aux animaux normaux, et le graphique situé en dessous de cette même ligne représente les insectes élevés *in vitro*.

On voit de la sorte :

que 1) les ouvrières expérimentales ont une tête dont l'indice céphalique s'éloigne de la normale en se déplaçant vers la droite. Il s'agit d'ouvrières sous-alimentées, elles montrent une tendance à devenir des « super-ouvrières ».

que 2) les reines expérimentales aussi ont un indice céphalique qui a tendance à se décaler vers la droite, si bien que leurs mesures chevauchent largement celles des ouvrières. Ces reines étaient plutôt de petites reines, de taille normale ou légèrement inférieure. Certaines d'entre elles étaient donc en partie carencées. La mesure des indices céphaliques indique que ces reines ont tendance à perdre leur caractère reine pour se rapprocher des ouvrières, on pourrait sans doute les considérer comme des intercastes bien que ce caractère soit mineur comparé à la morphologie générale de l'animal.

ABB. 10. — Histogramm des log. des Kopf-Indexes  $\left(\frac{\text{Breite des Kopfes}}{\text{Länge des Kopfes}} \times 100\right)$  einer Gruppe von Kontroll-Arbeiterinnen und -Königinnen, verglichen mit den bei den Versuchstieren erhaltenen Ergebnissen. Der besseren Übersichtlichkeit wegen bezieht sich die graphische Darstellung über der Abszisse auf normale Tiere, die unter ihr auf *in vitro* gezogene Individuen.

Auf diese Weise sieht man, dass 1.) die Arbeiterinnen der Versuchsreihe einen Kopf besitzen, dessen Index sich vom normalen entfernt, indem er sich nach rechts verlagert. Es handelt sich um unterernährte Arbeiterinnen; bei ihnen besteht die Tendenz, « Superarbeiterinnen » zu werden und 2.) dass bei den Königinnen der Versuchsreihe der Kopf-Index sich ebenfalls nach rechts neigt, und zwar so sehr, dass ihre Masse sich weitgehend mit denen der Arbeiterinnen decken. Es handelt sich hier um kleine Königinnen von normaler oder geringfügig kleinerer Gestalt. Folglich waren einige von ihnen unterernährt. Die Messung der Kopf-Indexes zeigt, dass die Königinnen die Neigung haben, ihren Königinnen-Charakter zu verlieren und sich den Arbeiterinnen zu nähern; man könnte sie ohne weiteres als Zwischenformen bezeichnen, obwohl diese Eigenschaft weniger bedeutend ist verglichen mit der allgemeinen Morphologie der Tiere.

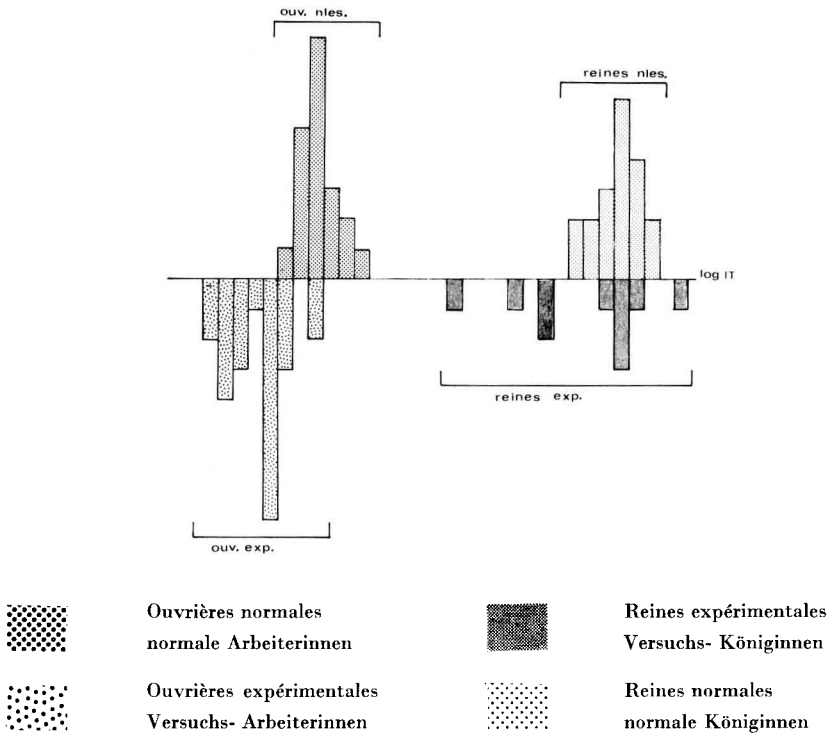


FIG. 11. — Histogramme représentant le log. des indices tibiaux  $\left( \frac{\text{largeur du tibia}}{\text{longueur du tibia}} \times 100 \right)$  des mêmes individus dont on a précédemment mesuré l'indice céphalique

On peut voir que les ouvrières expérimentales ont un indice tibial s'éloignant généralement de celui des ouvrières normales en se décalant vers la gauche, c'est-à-dire vers les « super-ouvrières ». Cette information correspond aux données de l'indice céphalique. De même, chez les reines, nous voyons des individus dont l'indice tibial se déplace dans le sens ouvrière, ce serait là aussi des intercastes. Mais il faut noter qu'il n'y a pas de corrélation étroite entre l'indice céphalique et l'indice tibial pour un même individu. Ainsi, la reine qui a l'indice céphalique le plus proche de celui d'une ouvrière n'est pas forcément la même que celle dont l'indice tibial rejoint de plus près celui des ouvrières.

Ainsi, par exemple, nous n'avons pas trouvé de reine dont l'indice céphalique soit décalé vers la gauche, c'est-à-dire dans le sens « super-reine ». En revanche, l'indice tibial nous donne une reine expérimentale, comme telle.

ABB. 11. — Histogramm des log. der Tibia-Messungen

$\left( \frac{\text{Breite der Tibia}}{\text{Länge der Tibia}} \times 100 \right)$  der gleichen Individuen, von denen

zuvor die Messungen des Kopfes gemacht wurden. Man sieht, dass bei den Versuchsarbeiterinnen der Tibia-Index sich allgemein von dem der normalen Arbeiterinnen entfernt, indem er sich nach links neigt, d.h. in Richtung « Superarbeiterin ». Diese Aussage entspricht den Gegebenheiten des Kopfindexes. So sehen wir auch bei den Königinnen Individuen, deren Tibia-Index sich in Richtung Arbeiterin neigt, dabei handelte es sich dann auch um Zwischenformen.

Aber man muss bedenken, dass es keine enge Korrelation zwischen Kopf-Index und Tibia-Index beim selben Individuum gibt. Daher muss eine Königin, deren Kopf-Index dem einer Arbeiterin am nächsten kommt, nicht unbedingt die gleiche sein wie die, deren Tibia-Index dem der Arbeiterin am nächsten kommt.

So haben wir z.B. keine Königin gefunden, deren Kopf-Index sich nach links geneigt hätte, d.h. im Sinne « Superkönigin ». Umgekehrt gibt uns der Tibia-Index eine solche Versuchs-Königin.

autre n'ont pas reçu tout à fait assez de l'aliment différenciateur de la caste, si bien que leurs indices reflètent cette carence. Ces individus pourraient être considérés comme des intercastes.

L'étude biométrique de ces variations morphologiques est difficile à mener car chez les animaux expérimentaux on note souvent de légères modifications dans les contours des structures ce qui rend illusoire la prise de mesures en des points comparables. D'autre part, nous avons remarqué que les caractères portés par exemple par les pattes et la tête, n'évoluent pas concomitamment. Si les pattes montrent des caractères intercastes chez un individu la tête du même individu peut être normale, dans d'autres cas c'est l'inverse qui se produit. Cela empêche donc de pousser très loin les analyses et les comparaisons.

Pour illustrer la difficulté que nous avons rencontrée à représenter nos animaux par de simples mesures, nous donnons quelques dessins pris à la

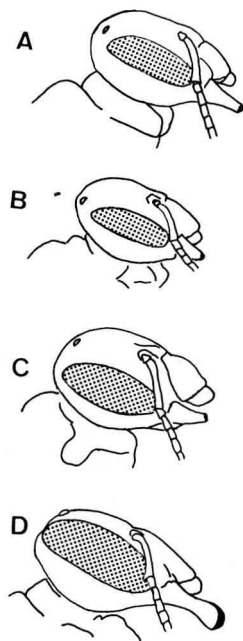


FIG. 12. — Dessinées à la chambre claire, têtes de MELIPONA BEECHEII. A) reine normale, B) reine miniature, C) reine à caractères d'intercastes, D) ouvrière miniature.

On a choisi de comparer une ouvrière miniature dont la tête n'est pas plus grosse que celle d'une reine normale, pour montrer comment la reine à caractère intercaste, s'insère entre les deux extrêmes. La mandibule est bien celle d'une reine, mais l'œil est intermédiaire. En revanche, une reine peut être miniaturisée (B) et garder en tous points des proportions de reine.

ABB. 12. — In der Hellkammer gezeichnete Köpfe von MELIPONA BEECHEII A) normale Königin B) Zwergkönigin C) Königinnen-Zwischenform D) Zwergarbeiterin. Zum Vergleich wurde eine Zwergarbeiterin ausgewählt, deren Kopf nicht grösser als der einer normalen Königin ist, um zu zeigen, wie die Königinnen-Zwischenform sich zwischen die beiden Extreme schiebt. Die Mandibel ist deutlich die einer Königin, das Auge hingegen ist intermediär. Umgekehrt kann eine Königin kleiner sein und doch in allen Punkten die Proportionen einer Königin besitzen.

chambre claire, de pattes et de têtes d'animaux d'expérience. L'évolution de la pilosité des pattes ou la présence plus ou moins marquée du creux de la corbeille de récolte sont des caractères impossibles à chiffrer mais combien suggestifs! Nous avons ainsi obtenu avec nos animaux élevés *in vitro*, toute une gamme d'intercastes attestant l'importance du rôle différenciateur de la nourriture.

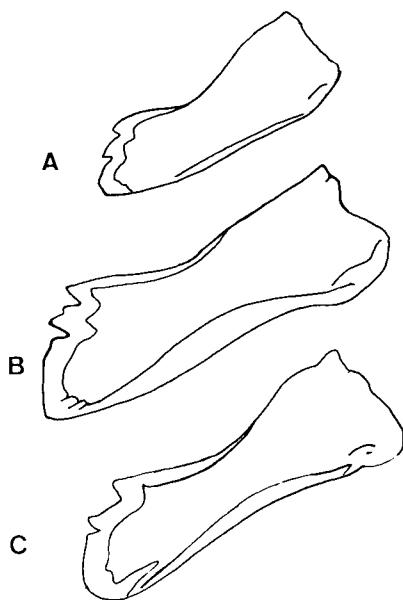


FIG. 13. — Dessinés à la même échelle, mandibules de MELIPONA BEECHEII. A) reine normale, B) ouvrière normale, C) ouvrière à caractères intercastes.

ABB. 13. — In gleichem Masstab gezeichnete Mandibeln von MELIPONA BEECHEII : A) normale Königin B) normale Arbeiterin C) Arbeiterinnen-Zwischenform.

#### *Comparaison des chaînes nerveuses de Melipona beecheii, Melipona quadrifasciata et Melipona marginata*

Pour étayer sa théorie du déterminisme des castes chez les Mélipones KERR a recherché chez ces Abeilles un caractère morphologique qui pourrait en démontrer la validité. Finalement, l'étude de la chaîne nerveuse s'est montrée intéressante chez deux espèces, *M. quadrifasciata* Lepelletier et *M. marginata* Lepelletier. L'auteur s'est appliqué à observer le dernier ganglion de la chaîne nerveuse abdominale. Chez l'adulte, ce ganglion provient de la fusion de plusieurs ganglions abdominaux présents chez la larve et l'on peut suivre partiellement l'évolution de cette fusion. L'adulte de *Melipona*, reine ou ouvrière, compte en tout 4 ganglions situés dans le gastre.

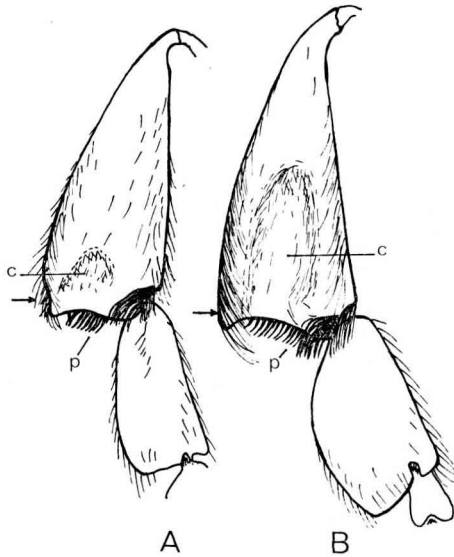


FIG. 14. — Comparaison entre deux pattes postérieures d'ouvrières. A) ouvrière à caractères d'intercaste, obtenue expérimentalement B) ouvrière normale.

On peut remarquer que la forme générale du tibia et du premier article du tarse diffèrent dans leur contour (en particulier noter sur la marge externe du tibia une petite indentation chez l'intercaste). Cet aspect du tibia est fréquent chez les intercastes. Les comparaisons des mesures des largeurs de cet organe avec les animaux normaux sont rendues difficiles à cause de cette particularité. Noter aussi la pilosité de l'intercaste, moins longue et ne formant pas un organe de récolte réussi. Le peigne (P) comporte 12 dents chez l'ouvrière normale, 9 chez l'intercaste.

La corbeille (C) occupe une grande partie du tibia chez l'ouvrière normale, elle est à peine esquissée chez l'intercaste.

ABB. 14. — Vergleich zweier Hinterbeine von Arbeiterinnen. A) Arbeiterin mit Zwischenform-Eigenschaften experimentell gezogen B) normale Arbeiterin.

Man kann feststellen, dass die allgemeine Form der Tibia und des 1. Tarsengliedes sich in ihrem Umriss unterscheiden (man beachte besonders bei der Zwischenform die kleine Einkerbung auf dem inneren Rand der Tibia). Bei Zwischenformen sieht die Tibia oft so aus. Dieser Besonderheit wegen gestalteten sich die vergleichenden Breitemessungen mit denen normaler Tiere besonders schwierig. Man beachte auch die Behaarung bei den Zwischenformen, die weniger lang ist und kein erfolgreiches Eintragen gewährleistet. Der Kamm (P) hat bei der normalen Arbeiterin 12 Zähne, bei der Zwischenform 9.

Bei der normalen Arbeiterin nimmt das Körbchen (C) einen grossen Teil der Tibia ein, bei der Zwischenform ist es kaum angedeutet.

Chez *Melipona marginata* il existerait encore chez l'ouvrière adulte une trace de séparation au niveau du dernier ganglion abdominal tandis qu'elle aurait disparu chez la reine. En disséquant un échantillon de population (adultes et nymphes) de cette espèce, on a pu dénombrer 35 ouvrières à 5 ganglions abdominaux et 6 reines et 6 ouvrières à 4 ganglions. Pour KERR, les ouvrières à 4 ganglions sont des individus au génotype reine.

Chez *Melipona quadrifasciata anthidioides* tous les adultes ont 4 ganglions dans le gastre mais on peut observer chez la jeune nymphe aux yeux blancs une fusion progressive toujours au niveau du dernier ganglion. La vitesse de fusion serait commandée par une paire de gènes. Grâce à cette interprétation,

on peut expliquer encore une fois les proportions des jeunes nymphes comptant 4 ou 5 ganglions en termes génétiques et défendre l'hypothèse du déterminisme des castes.

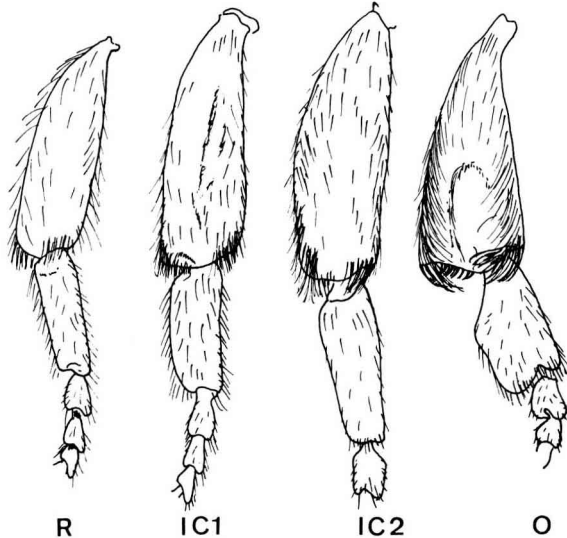


FIG. 15. — *Tibia et 1<sup>er</sup> article de tarse de :*

R) reine miniature normalement constituée.

IC<sub>1</sub>) Reine à tendance intercaste. Sur la partie médiane du tibia on aperçoit un léger creux, préfigurant la corbeille de l'ouvrière, d'autre part la pilosité du bas de l'article est plus dense que celle de la reine.

IC<sub>2</sub>) Reine à tendance intercaste. Ici, le tibia a la forme générale d'un tibia de reine, mais la pilosité du bas de l'article est plus longue et plus dense que la normale et rappelle un peu l'ouvrière.

O) Ouvrière miniature normalement constituée, cet animal ainsi que la reine miniature ont été choisis car leurs dimensions générales les rapprochent des intercastes qui étaient petites.

ABB. 15. — *Tibia und 1. Tarsenglied von :*

R) normal gebauter Königin

IC<sub>1</sub>) Königin mit Tendenz zur Zwischenform. Auf dem Mittelteil der Tibia bemerkt man eine leichte Vertiefung, die das Körbchen der Arbeiterin andeutet, zudem ist die Behaarung auf der Unterseite des Tarsengliedes dichter als bei einer Königin.

IC<sub>2</sub>) Königin mit Tendenz zur Zwischenform; hier hat die Tibia die allgemeine Form der einer Königin, nur die Behaarung des Tarsengliedes ist länger und dichter als normal.

(O) Normal gebaute Zwergarbeiterin, dieses Tier sowie die Zwergkönigin wurden ausgewählt, weil sie sich in ihren allgemeinen Körpermassen den kleinen Zwischenformen nähern.

A notre tour, nous avons recherché chez *Melipona beecheii* un soutien à la théorie génétique. Malheureusement, ce matériel ne nous a rien révélé de particulièrement probant. Les jeunes nymphes aux yeux blancs ont 5<sup>o</sup> ganglions abdominaux identifiables, mais, très rapidement, la fusion s'opère au niveau des deux derniers et tous les imagos, reines et ouvrières n'ont plus que 4 ganglions. D'après les observations que nous avons pu faire sur cette espèce, nous avons noté que la fusion, pour rapide qu'elle soit, présente toutefois un aspect progressif, si bien qu'à certains moments il est difficile de dire si l'on a

encore 5 ganglions, ou déjà 4. Ce caractère mineur est en définitive de lecture assez délicate. Par ailleurs, nous sommes très étonnés en ce qui concerne l'étude de *M. quadrifasciata* qu'un gène de « vitesse d'agrégation » n'ait pas donné lieu à des expériences rigoureusement chronométrées sur des animaux dont l'âge serait connu avec précision. Cela semblerait pourtant indispensable, d'autant plus que là aussi, au dire de l'auteur, cette fusion s'effectue en un temps relativement court.

Nous venons d'évoquer le caractère « mineur » et souvent difficile à identifier de cette suture plus ou moins permanente entre les 2 derniers ganglions de la chaîne nerveuse. Nous ne prétendons pas pour autant qu'il soit à négliger mais nous devons quand même préciser la disposition anatomique générale d'une chaîne nerveuse abdominale chez la reine et l'ouvrière de mélipone car nous nous trouvons en réalité devant des schémas assez différents et qu'à aucun moment l'auteur brésilien ne souligne.

Chez les 3 espèces de mélipones que nous comparons il y a, avons nous dit, 4 ganglions à la chaîne nerveuse abdominale correspondant respectivement aux paires métamériques 4, 5, 6 et 7. (Le 7<sup>e</sup> ganglion provenant, pour être exact, de la fusion des ultimes ganglions abdominaux en une pièce unique). Ces ganglions sont disposés dans l'abdomen d'une façon caractéristique et particulière chez la reine et l'ouvrière. L'ouvrière présente du point de vue évolutif, une forme plus récente que la reine, cette dernière montrera donc, en comparaison des caractères plus archaïques. C'est le cas en particulier pour ce qui concerne la chaîne nerveuse dont les ganglions s'étendent sur un plus grand nombre de segments. Chez l'ouvrière, au contraire, on perçoit l'indice d'une céphalisation de cette chaîne nerveuse, entraînant les ganglions vers les segments antérieurs de l'abdomen.

Il faut rappeler que chez la reine et l'ouvrière de Mélipone le 1<sup>er</sup> segment de l'abdomen est accolé au thorax et s'appelle le propodeum, le 1<sup>er</sup> segment du gastre est donc, en fait, le 2<sup>e</sup> segment abdominal.

Chez l'ouvrière adulte de *Melipona beecheii*, ce segment héberge dans sa partie antérieure le ganglion abdominal n° 4.

Le segment suivant (3<sup>e</sup> segment abdominal) contient le ganglion n° 5 et en totalité, ou en partie, le ganglion n° 6.

Le dernier ganglion abdominal (n° 7) est situé dans la partie antérieure du segment 4 ou parfois à cheval sur les segments 3 et 4.

Chez la reine adulte de la même espèce la disposition est sensiblement différente. En effet, le premier ganglion du gastre que nous rencontrons (n° 4) est situé dans le segment 3, soit un segment plus bas que chez l'ouvrière.

Le ganglion n° 5 est dans le bas du segment 4.

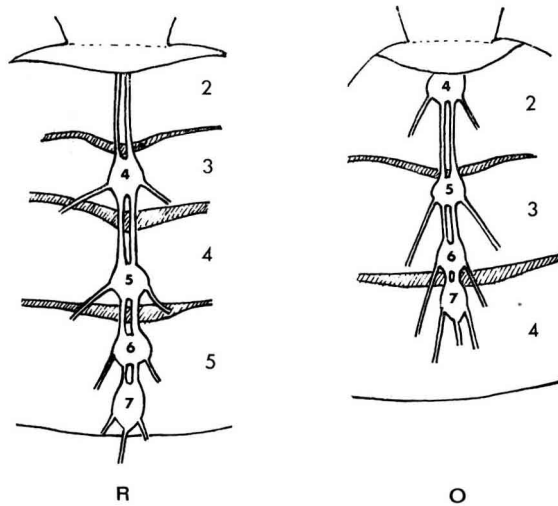


FIG. 16. — Chaînes nerveuses abdominales de reine et d'ouvrière adultes de *MELIPONA BEECHEII*, emplacement dans le gastre. Chez la reine (R) le ganglion 4 est situé dans le 3<sup>e</sup> segment abdominal, le ganglion 5 dans le 4<sup>e</sup> segment et les ganglions 6 et 7 dans le 5<sup>e</sup>. Chez l'ouvrière (O), la disposition est très différente : le 4<sup>e</sup> ganglion est dans le haut du 2<sup>e</sup> segment, les 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> ganglions dans le 3<sup>e</sup> segment et le 7<sup>e</sup> ganglion dans le haut du 4<sup>e</sup> segment.

ABB. 16. — Abdominale Nervenstränge von Königin und Arbeiterin bei *MELIPONA BEECHEII*, Anordnung im Abdomen.

Bei der Königin (R) befindet sich das 4. Ganglion im 3. abdominalen Segment, das 5. im 4. Segment und die Ganglien 6 und 7 im 5. Segment. Bei der Arbeiterin (O) ist die Anordnung ganz anders : das 4. Ganglion befindet sich in Höhe des 2. Segments, 5. und 6. Ganglion im 3. Segment und das 7. Ganglion in Höhe des 4. Segments.

Les ganglions n° 6 et n° 7 dans le segment 5. Ainsi le dernier ganglion est situé un segment et demi plus bas que son homologue chez l'ouvrière.

Les ganglions de la reine sont plus gros que ceux de l'ouvrière et surtout, les connectifs sont beaucoup plus longs.

Cette disparité dans les proportions de la chaîne nerveuse abdominale se révèlent dès la mue nymphale. Nous avons dessiné à la chambre claire une chaîne nerveuse abdominale de pré-nymphé et de très jeunes nymphes (aux yeux blancs) de reine et d'ouvrière. Nous pouvons voir que les différences générales sont du même ordre que chez les adultes; on ne peut se tromper sur leur identité.

Nous n'avons pas disséqué les espèces étudiées par KERR, mais les travaux de DIAS (1957) et de WILLE (1961) nous apprennent que les disproportions entre les chaînes nerveuses des ouvrières et des reines sont comparables chez ces abeilles à ce que nous venons de voir chez *Melipona beecheii*. Donc, là aussi, dès la mue imaginale il doit être impossible de confondre une chaîne nerveuse de reine et d'ouvrière. On peut se demander, si la petite membrane

relicte, que l'on note parfois dans le ganglion 7 chez l'adulte de *Melipona marginata* est véritablement un bon caractère à considérer et si son hérédité est à mettre en rapport avec un problème de caste ? Rien ne prouvant qu'il y ait une liaison entre les gènes qui gouvernent la persistance de cette membrane et les gènes qui, éventuellement, commanderaient la caste, l'adhésion à cette thèse est rendue encore plus difficile lorsqu'on considère les schémas généraux des chaînes nerveuses si différents chez la reine et l'ouvrière. La disposition reine apparaît chez toutes les reines, il en est de même pour la disposition ouvrière, ces schémas sont caractéristiques d'un certain état évolutif de ces deux catégories d'individus. Rien ne milite en faveur de l'idée que la présence (temporaire, dans la majorité des cas) d'une petite membrane au niveau du ganglion 7 soit à lier en quelque façon avec le problème du déterminisme des castes. Et nous ne voyons d'ailleurs pas la raison qui permette de supposer comment ce très petit caractère puisse être lié aux gènes déterminant la caste. Les animaux qu'il désignerait comme reines cryptiques, ne sont reines que par pure hypothèse.

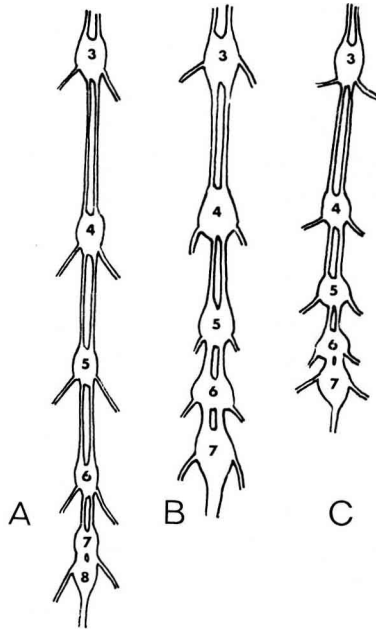


FIG. 17. — *Chaînes nerveuses abdominales de MELIPONA BEECHEII*. A) pré-nymphe, B) nymphe aux yeux blancs de reine, C) nymphe aux yeux blancs d'ouvrière.

La pré-nymphe a une chaîne nerveuse encore très longue et à 8 ganglions. Dès la mue nymphale les ganglions 7 et 8 ont fusionné et l'on peut noter que la chaîne nerveuse de l'ouvrière est déjà nettement plus courte que celle de la reine (dessins effectués à la chambre claire).

ABB. 17. — *Abdominale Nervenstränge von MELIPONA BEECHEII*. A) Streckmade B) Puppe mit weissen Königinnenaugen. C) Puppe mit weissen Arbeiterinnenaugen.

Die Streckmade besitzt noch einen sehr langen Nervenstrang mit 8 Ganglien. Nach der Puppenhäutung sind die Ganglien 7 und 8 verschmolzen, und man kann feststellen, dass der Nervenstrang der Arbeiterin bereits viel kürzer ist als der der Königin (Hellkammer-Zeichnung).

## DISCUSSION

Avant de chercher à expliquer les processus qui interviennent lors de la différenciation du couvain de *Melipona beecheii* résumons brièvement les résultats de nos expériences.

1) La sous-alimentation des larves du stade V en cours de croissance entraîne une augmentation spectaculaire du pourcentage d'ouvrières produites; toutefois, il y a des cas rebelles où des larves n'ayant pas fini de grossir, fournissent quand même des reines (« reines miniatures »).

2) La suralimentation des larves entraîne inversement une augmentation du nombre des reines au détriment du pourcentage normal d'ouvrières. Lors de ces expériences on a pu élever aussi des larves qui se sont métamorphosées en *ouvrières géantes*.

Dans ces deux types d'expériences complémentaires, les larves de sexe mâle ne sont développées dans de bonnes conditions, témoignant ainsi de la plasticité de ce sexe au regard des conditions alimentaires (nous avons obtenu des mâles miniatures et des mâles géants).

3) Si les animaux expérimentaux obtenus se classent aisément en reines ou ouvrières, une observation plus soignée de leur morphologie permet cependant de déceler des individus à caractère d'intercastes. Les traits qui nous ont semblé les plus nets portent sur les pattes (3<sup>e</sup> paire) et la tête (taille de l'œil principalement).

Que faut-il conclure de ces résultats complexes ?

1) *Que la nourriture contenue dans les cellules d'élevage, si elle influence indéniablement le devenir des individus, ne joue pas simplement par un facteur d'ordre quantitatif.*

2) *Que, malgré les interprétations de KERR, (cf. Introduction), la caste ne peut plus être considérée chez ces Abeilles comme génétiquement déterminée.* En effet, comment expliquer les reines miniatures dont le génotype ne serait pas caché par le phénotype à la suite d'une sous-alimentation sévère ? Et surtout, comment, dans les expériences de suralimentation, expliquer l'augmentation du pourcentage des reines ? Faut-il dans ce cas, dire que la suralimentation développe un phénotype reine, cachant un génotype ouvrière ? L'hypothèse que l'un de nous a déjà énoncée dans une publication antérieure (DARCHEN, 1973) semble mieux s'accorder avec les résultats actuels. Nous pensons, en effet, que chez les Mélipones, comme chez les autres Abeilles, la caste n'est pas déterminée génétiquement mais uniquement par voie trophique. Toutes les larves de sexe femelle portent en elles la possibilité de donner une reine et c'est au cours de la vie larvaire que s'établit la différenciation par le truche-

ment de la nourriture mise à leur disposition. *Toutes les larves auraient le même stock génique dont l'expression serait modulée par l'alimentation.*

Mais comment interpréter la totalité de nos résultats et, en particulier, les reines miniatures et les ouvrières géantes ? Il faut considérer ici la nature du contenu des cellules d'élevage de ces larves. Pour l'instant, nous ne savons encore rien sur la composition chimique de la nourriture larvaire, toutefois nous sommes en droit de supposer, et nos expériences le montrent, que, outre le miel et le pollen, une (ou des) substance (s) de nature sécrétoire doit (ou doivent) être ajoutée(s) par les ouvrières nourrices lors du dégorgement de la nourriture dans les cellules. Les ouvrières de *Mélipones* sont nanties de glandes hypopharyngiennes bien développées et nous savons que ces mêmes glandes chez *Apis mellifica* produisent la gelée royale. Rien n'interdit de penser que leur rôle est identique ici. L'ensemble de ces faits laisse à penser qu'un certain facteur de différenciation — comparable, sinon identique, à la gelée royale — est distribué d'une manière inégale dans la nourriture. Lorsqu'une cellule est riche en cette substance, une sous-alimentation de la larve n'entraînera pas pour autant sa régression en forme d'ouvrière, mais laissera apparaître une reine miniaturisée. A l'inverse, une cellule contenant une nourriture trop pauvre en substance différenciatrice et surchargée expérimentalement de nourriture elle-même pauvre, ne produira pas une reine mais une ouvrière géante. Enfin, dans les cas intermédiaires des individus ayant à leur disposition une nourriture à teneur moyenne en substance différenciatrice, verront leur devenir modifié ou non, suivant qu'on les sous-alimente ou qu'on les suralimente et que le taux de cette substance clé franchit, ou non, le seuil d'équilibre à la faveur de l'artifice expérimental. Ainsi peut-on expliquer l'ensemble de nos résultats, aussi bien la présence de reines miniatures et d'ouvrières géantes, que l'augmentation du nombre d'ouvrières dans les cas de sous-alimentation et celle des reines dans l'expérience inverse de suralimentation. Nos résultats s'intègrent parfaitement bien dans le cadre de cette hypothèse et confirment l'idée d'un déterminisme des castes à base trophique.

Par ailleurs, l'obtention d'intercastes vient aussi à l'appui de notre hypothèse. La présence d'animaux à caractères intermédiaires entre reine et ouvrière s'explique, en effet, aisément par l'intervention de facteurs alimentaires jouant sur le modelé de l'individu à venir. On peut même dire que l'existence de ces intercastes exclut d'elle-même l'hypothèse d'un déterminisme génétique.

Les intercastes que nous avons obtenues dans nos expériences sont relativement nombreuses alors que dans la nature nous n'en n'avons point rencontré. Cela peut s'expliquer sans doute par la technique expérimentale choisie. Rappelons, en effet, que nous avons nourri des larves au devenir inconnu avec des aliments provenant de cellules fraîches mais à la destinée également inconnue. Le résultat est que nous avons dû mélanger des nourritures différemment équilibrées et créé dans ces cas-là des conditions d'élevage

anormales, inconnues dans la nature. Mais ces résultats imprévisibles viennent confirmer notre hypothèse d'une façon insoupçonnée, puisque cette nourriture, de toute évidence hétérogène, a conduit à produire des individus mal équilibrés dans leur caste prouvant une fois de plus l'influence essentielle et déterminante des conditions trophiques sur le devenir des individus. Le seuil d'action de la substance différenciatrice contenue dans les aliments larvaires, est semble-t-il très étroit. Cela se conçoit lorsqu'on observe que dans la nature il n'y a pas de chevauchement entre reines et ouvrières et que dans nos expériences les intercastes obtenues, pour incontestables qu'elles soient, s'apparentent toujours nettement à une catégorie précise, reine ou ouvrière.

#### *Le déterminisme des castes chez *Apis mellifica**

Il est banal de rappeler que le déterminisme des castes chez *Apis mellifica* est à base trophique et a pour cause une distribution plus ou moins prolongée de gelée royale. Toutes les larves d'*Apis* sont nourries pendant les 3 premiers jours de leur vie avec de la gelée royale, ensuite la nourriture diffère selon que les nourrices élèvent une reine ou une ouvrière. Or, les 4 mues larvaires se déroulent en 3 jours, ce sont donc, là aussi, des larves de 5<sup>e</sup> stade qui auront à se différencier en reine ou ouvrière, comme chez *Melipona*.

De nombreux essais d'élevage expérimental de larves d'*Apis* par différents auteurs ont donné des résultats qu'il est intéressant de rapporter ici.

1) Des ouvrières de taille supérieure à la normale ont été obtenues en faisant pondre des reines dans des cellules d'ouvrières agrandies. Pareillement des reines « géantes » ont été obtenues par ce même artifice, c'est-à-dire en agrandissant des cellules royales. (KOSTELKOV et BLASHKIN, 1957), les auteurs de ce travail pensent que les animaux ainsi obtenus proviennent de larves mieux alimentées.

2) (VON RHEIN, 1933) obtint des reines naines en mettant à jeun des larves de reines et les laissant se nymphoser. Il fit éclore ainsi des animaux pesant 91 mg alors qu'une reine normale atteint 200 mg.

Inversement, le même auteur, suralimentant des larves d'ouvrières fit naître des ouvrières géantes pesant 183 mg au lieu de 125 mg, poids d'une ouvrière normale.

3) (GÖTZE, 1926) en faisant produire à une ruche des couvées de reines répétées, obtint au 5<sup>e</sup> élevage royal consécutif, des reines pesant 109 mg (contre 200 mg normalement).

4) (DIETZ, 1966) élevant des larves avec de la gelée royale obtint non plus des reines, mais des ouvrières géantes, par suite d'une administration particulière de cette substance si fragile (teneur en eau modifiée).

5) Enfin on connaît aussi chez *Apis mellifica* des intercastes différenciées, soit à partir de larves de reines mal alimentées, soit à partir de larves d'ouvrières transplantées dans des cellules de reines, (GÖETZE, 1924-1925), (ECKERT, 1934), (GONTARS, 1941), (WEAVER, 1958), (SMITH, 1959), (NAULLEAU, 1960), (DIETZ, 1967), (REMBOLT, 1967) etc.

La récapitulation de tous ces travaux serait fort longue. Ce qu'il faut en retenir c'est qu'ils recourent étroitement les résultats de nos expériences et montrent que *l'élément différenciateur de la caste reine contenu dans la gelée royale agit indépendamment de la quantité globale d'aliment reçue par la larve et par conséquent, il n'y a pas forcément corrélation entre poids de l'individu et la caste.* Comme le signale PAIN, page 56, in CHAUVIN *Traité de Biologie de l'Abeille*, T. 1 : « Il arrive donc au facteur trophique d'agir, pour la détermination d'un caractère, exactement à la manière du facteur génétique ».

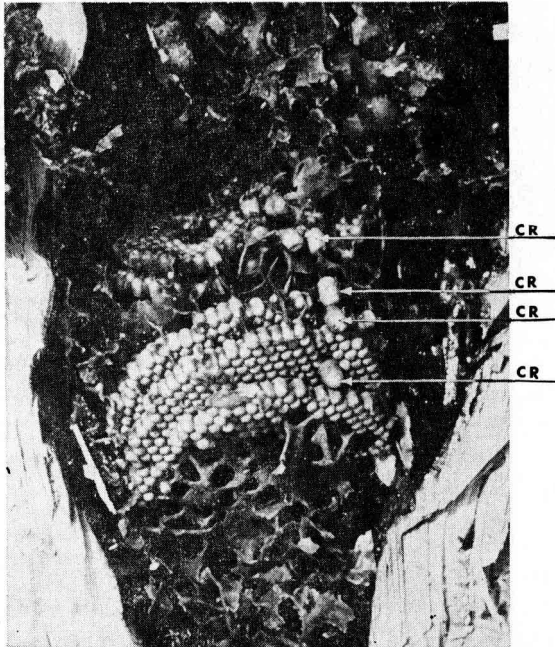


FIG. 18. — Intérieur d'un nid de Trigone (*Axestotrigones*). On peut voir les gâteaux de cellules d'élevage toutes de même taille et où naissent ouvrières et mâles. Les cellules royales (C.R.) beaucoup plus grosses, sont toujours à la périphérie des gâteaux de couvain, et nettement plus grosses.

ABB. 18. — Inneres eines Trigonen-Nestes. (*Axestotrigonen*). Man kann die Waben mit Brutzellen erkennen. Die Brutzellen, aus denen Arbeiterinnen und Drohnen schlüpfen, haben alle die gleiche Grösse. Die viel grösseren Weiselzellen (C.R.) liegen immer am Rand der Brutwabe und sind durchweg grösser.

*Comparaison des résultats obtenus chez Melipona et Trigona*

Lors d'un travail précédent, (DARCHEN et DELAGE-DARCHEN, 1970), nous avons montré que le déterminisme des castes chez les Trigones est essentiellement d'ordre trophique. Plusieurs espèces africaines ont servi pour ces expériences et toutes nous ont donné des résultats identiques.

Rappelons pour mémoire que les Trigones présentent sur les Mélipones un très gros avantage pour ces recherches. En effet, il y a une importante différence de taille entre reine et ouvrière se traduisant déjà dans la dimension des cellules d'élevage, contrairement aux Mélipones.

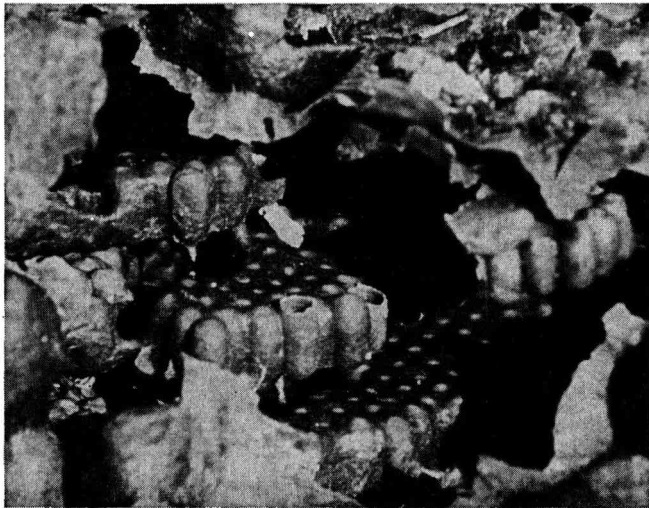


FIG. 19. — Intérieur d'un nid de *Mélipone*. Les cellules d'élevage, ici très jeunes, sont toutes identiques. Il n'y a pas de cellules royales individualisées sur le pourtour des gâteaux. Au centre de la photo on aperçoit deux cellules jeunes en cours de remplissage et encore ouvertes.

ABB. 19. — Inneres eines *Meliponen*-Nestes. Die hier noch sehr frischen Brutzellen sind alle gleich. Es gibt keine ausgesprochenen Königinnenzellen auf den Waben. In der Bildmitte bemerkt man zwei frische Zellen, die gerade gefüllt werden und noch offen sind.

Avec les Trigones il est donc possible d'expérimenter sur des larves dont le devenir est connu d'avance. Ainsi, nous avons pu montrer en toute certitude que n'importe quelle larve destinée à donner une ouvrière donnera une reine si elle est suralimentée. L'aliment donné provenant de *cellules d'ouvrières* de la même espèce ou d'espèces différentes. Les ouvrières de Trigones possèdent elles aussi des glandes hypopharyngiennes développées et très turgescentes chez les jeunes imagos. Leur sécrétion sert peut-être comme chez *Apis mellifica* à l'alimentation du couvain.

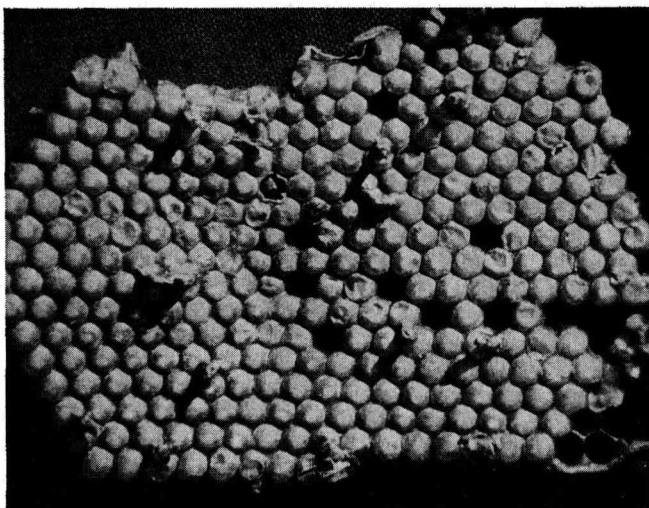


FIG. 20. — *Gâteau de couvain de MELIPONA BEECHEII*. Toutes les cellules sont identiques mais il en naîtra des mâles, des ouvrières et des reines.

ABB. 20. — *Brutwabe von MELIPONA beechèii*. Alle Zellen sind gleich, doch es entstehen in ihnen Drohnen, Arbeiterinnen und Königinnen.

A l'aide d'un schéma on peut essayer de comparer l'alimentation et le déterminisme des castes chez Trigones et Mélipones.

Chez les Trigones, la quantité d'aliment est très différente selon qu'il s'agit d'une reine ou d'une ouvrière (représenté par deux rectangles inégaux) mais dans les cellules d'ouvrières, la teneur en élément différenciateur est importante et très voisine du seuil (pointillé). Il s'ensuit qu'une légère suralimentation d'une larve d'ouvrière donne une reine miniature. La taille de la reine obtenue dans ces expériences, sera d'autant plus proche de la normale que la larve d'ouvrière aura reçu plus d'aliment.

Chez les Mélipones, au contraire, ouvrières et reines reçoivent des *quantités* d'aliment comparables (rectangles égaux) mais à teneur inégale en élément différenciateur. La concentration en cet élément est telle, dans les cellules à vocation royale, qu'elle dépasse nettement le seuil nécessaire, si bien qu'une sous-alimentation partielle d'une larve de cette catégorie, produit encore une reine, mais miniaturisée. En revanche, en deçà du seuil, on a irrévocablement une ouvrière. On aboutit donc à un phénomène comparable à celui de la différenciation des larves d'ouvrières de Trigones mais l'expérience est conduite en sens inverse. Chez les Trigones nous n'avons pas obtenu d'ouvrières géantes et d'après notre schéma, cela se comprend. Chez les Mélipones, au contraire, on peut en obtenir si une larve d'ouvrière est suralimentée en aliment pauvre

en élément différenciateur quoique l'on fasse, dans ce cas, on reste en dessous du seuil indispensable pour obtenir une reine.

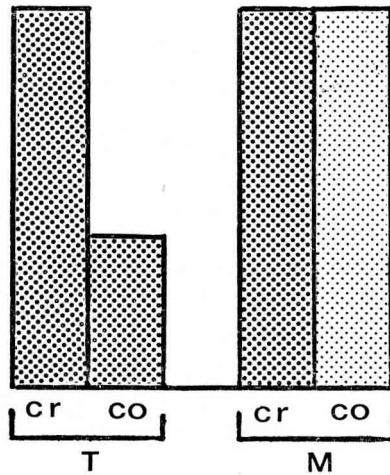


FIG. 21. — Schéma montrant la différence entre les cellules d'élevage chez les Trigones et chez les *Mélipones*.

- 1) Chez les Trigones (T) les cellules royales (CR) sont plus grandes que les cellules d'ouvrières (CO) mais la teneur en substance différenciatrice est forte dans les 2 cas.
- 2) Chez les *Mélipones* (M) les cellules royales (CR) et les cellules d'ouvrières (CO) ont même contenance, mais la teneur en substance différenciatrice est très différente.

ABB. 21. — Schema, das den Unterschied zwischen den Brutzellen der Trigonen und Meliponen aufzeigt.

- 1.) Bei den Trigonen (T) sind die Königinnenzellen (CR) grösser als die Arbeiterinnenzellen (CO), aber beide enthalten viel determinierende Substanz.
- 2.) Bei den Meliponen (M) haben Königinnen- und Arbeiterinnenzelle die gleiche Grösse, bei ihnen ist aber der Gehalt an determinierender Substanz sehr verschieden.

Si au contraire la suralimentation amène une élévation suffisante du taux d'élément différenciateur on aura une reine. Il n'y a pas de différence fondamentale entre tous ces mécanismes, en ce sens qu'il s'agit à chaque fois, pour expliquer le déterminisme des castes, d'invoquer l'intervention d'un élément différenciateur dont la concentration est indépendante de la quantité totale de nourriture et dont l'action se manifeste à partir d'un certain seuil à marge étroite.

Si l'interprétation que nous proposons est bonne, la différence essentielle entre Trigones et *Mélipones* réside dans le mode de distribution de cette substance. Chez les premières, les cellules d'ouvrières en contiennent toujours beaucoup, de telle sorte que la moindre suralimentation fait franchir le seuil. Pour obtenir des ouvrières, il est donc indispensable que les Trigones construisent de très petites cellules, peu chargées en nourriture. En revanche, chez les *Mélipones* l'élément différenciateur est réparti très inégalement entre les cellules d'élevage et l'on a, dans les conditions naturelles, suivant le taux rencontré, des reines ou des ouvrières de tailles identiques.

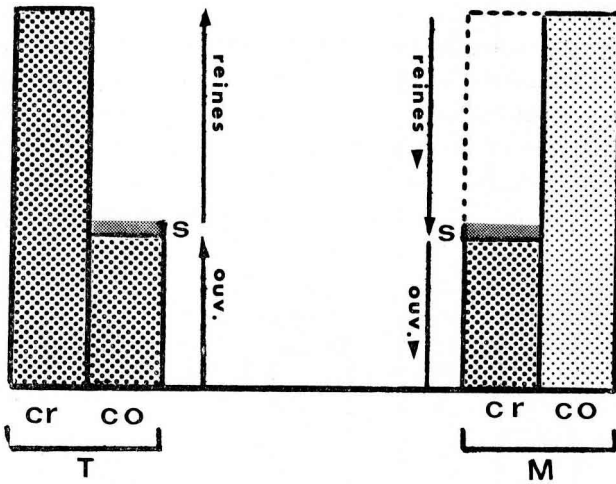


FIG. 22. — Schéma montrant comment chez les Trigones (T) on peut obtenir des reines de taille croissante en suralimentant des larves d'ouvrières. Une légère suralimentation entraîne aussitôt la différenciation en reine car le taux de substance différenciatrice atteint quasiment le seuil (S) dans les cellules d'ouvrières (CO.).

Inversement, chez les Mélipones (M) en sous-alimentant des larves contenues dans les cellules royales (CR.) on obtient des reines de tailles décroissantes tant que le taux de substance différenciatrice est supérieur au seuil (S).

En dessous de ce seuil les individus obtenus sont des ouvrières car les métamorphoses sont encore possibles. Il résulte de cela que les plus petites reines obtenues sont nécessairement plus grosses que les plus petits individus possibles, qui sont toujours des ouvrières.

ABB. 22. — Schema, das zeigt, wie man bei Trigonen (T) durch Überernährung von Arbeiterinnenmaden grössere Königinnen erzielen kann. Schon eine geringe Überernährung bewirkt die Differenzierung zur Königin; denn der Gehalt an determinierender Substanz erreicht gleichsam die Schwelle (S) in den Arbeiterinnenzellen (CO). Umgekehrt erhält man bei den Meliponen (M) durch Unterernährung der Maden in den Königinnenzellen (CR) Königinnen von kleinerer Gestalt, so lange der Gehalt an determinierender Substanz die Schwelle überschreitet (S). Unterhalb dieser Schwelle erhält man Arbeiterinnen; denn die Metamorphosen sind noch möglich. Daraus ergibt sich, dass die kleinsten erzielten Königinnen notwendigerweise grösser sind als die kleinstmöglichen Individuen, die stets Arbeiterinnen sind.

A notre sens, le mécanisme de régulation sociale rencontré chez les Trigones nous semble plus économique et mieux évolué que le mécanisme développé chez les Mélipones. Ce dernier en effet conduit à la fabrication de grosses ouvrières et empêche le contrôle de la production des reines, d'où il en résulte une moins bonne économie des substances alimentaires récoltées et sécrétées. Il y a même un fort gaspillage, puisque les reines vierges en surnombre seront impitoyablement éliminées après l'éclosion. Ce gaspillage énergétique *continu* ne contrebalance guère à notre idée, l'avantage de posséder en permanence des reines vierges disponibles au cas où la reine pondreuse viendrait à disparaître.

Pour avoir la confirmation des hypothèses que nous avançons, il faudrait pouvoir doser cet élément différenciateur dont nous évoquons l'existence. Jusqu'à présent nous n'avons pu envisager ce problème car nous avons toujours travaillé pour des temps assez brefs dans des pays tropicaux et avec un équi-

pement de fortune. La seule indication plaidant en notre faveur, que nous puissions signaler est le travail de STEJSKAL, (1974) qui pense avoir démontré la présence de gelée royale dans les glandes de *Melipona fasciata merillae* Cockr. Cependant, malgré cette preuve directe qui nous manque, l'ensemble cohérent de nos résultats recoupe parfaitement les données acquises chez les Trigones et surtout chez *Apis mellifica*. Le déterminisme des castes chez les Mélipones vu à la lumière de nos expériences, s'explique très bien par un processus *trophique* analogue à celui rencontré chez les hyménoptères sociaux.

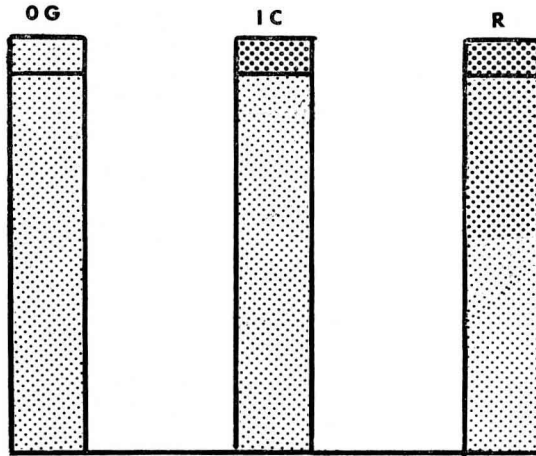


FIG. 23. — Schéma montrant comment, à partir de cellules d'ouvrières de *Melipones* on peut obtenir différentes catégories d'individus par suralimentation. O.G. ouvrière géante; la suralimentation d'une larve devant donner une ouvrière avec de l'aliment d'ouvrière, donnera une ouvrière géante, car le taux d'élément différenciateur reçu est trop faible (pointillé clair).

I.C. Intercaste. La suralimentation d'une larve devant donner une ouvrière ayant été faite avec le contenu d'une cellule de reine on aura une intercaste si la quantité d'élément différenciateur ajoutée n'est pas tout à fait suffisante.

R. Reine, une larve devant donner une ouvrière donnera en fait une reine lorsque la suralimentation apporte un taux suffisant de substance différenciatrice (matérialisé en pointillés plus sombres).

ABB. 23. — Schema, das zeigt, wie man bei *Meliponen* in Arbeiterinnenzellen durch Überernährung verschiedene Kategorien von Individuen erzielen kann.

O.G. = Riesenarbeiterin; die Überernährung einer Made, bevor sie durch den Verzehr von Arbeiterinnenmaden-Futter zur Arbeiterin determiniert ist, ergibt eine Riesenarbeiterin, weil die Menge an determinierender Substanz, die sie erhalten hat, zu gering ist (hell punktiert) I.C. = Zwischenform; wenn die Überernährung einer Made, bevor sie zur Arbeiterin determiniert ist, durch Verabreichung des Inhalts einer Königinnenzelle erfolgt, wird man eine Zwischenform erhalten, sofern die Menge an determinierender Substanz nicht absolut ausreichend war. R. = Königin; wird mit der Überernährung genügend determinierende Substanz geboten, wird aus der Made eine Königin (dunkler punktiert).

## CONCLUSION

Les résultats expérimentaux que nous avons obtenus sur l'espèce *Melipona beecheii* permettent ainsi de conclure que chez cette espèce d'Abeille le mécanisme du déterminisme des castes est fondamentalement le même que chez *Apis mellifica* où il ne fait plus de doute qu'il est à base trophique. Nos recher-

ches, conduites selon une technique particulière adaptée au matériel, aboutissent aux mêmes résultats que les recherches entreprises par divers auteurs mus par des mobiles variés et travaillant sur l'Abeille domestique.

Nous avons expérimenté sur une seule espèce, *Melipona beecheii*, mais vu l'homogénéité du genre (et des Abeilles sociales en général) il y a de fortes chances qu'il en soit de même chez les autres Mélipones. Ainsi, la conclusion qui s'impose à la fin de cette étude est que *les Apinés sociaux relèvent tous du même principe en ce qui concerne le déterminisme des castes. Qu'il s'agisse du genre Apis, Trigona ou Melipona, le facteur essentiel qui commande le devenir de l'individu est un facteur trophique agissant sur des larves génétiquement semblables.*

Reçu pour publication en décembre 1974.

Eingegangen im Dezember 1974.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Meliponen sind tropische Bienen der neuen Welt, deren Eigenart es ist, ihre Brut in geschlossenen, mit Futter versehenen Wachszellen aufzuziehen. Die Made ist daher vom Schlüpfen ab mit aller Nahrung versehen, die sie vor der Metamorphose zu sich nehmen muss. Aber weder an der Form der Zellen noch an der in ihnen enthaltenen Futtermenge lässt sich das künftige Schicksal der Made, d.h. ob Königin, Arbeiterin oder Drohne aus ihr wird, vorherbestimmen. Ist die Periode der Futterraufnahme abgeschlossen, unterscheiden sich die Maden nur wenig in ihrer Körperform. Im allgemeinen sind die Königinnen grösser als die Arbeiterinnen, aber dies ist nicht unbedingt die Regel; und man kann im gleichen Volk Königinnen finden, die leichter als manche Arbeiterinnen sind. Daraus folgt, dass die Menge des von der Made aufgenommenen Futters nicht allein die Kastendetermination beeinflusst. KERR dachte beim Feststellen dieser Tatsache daran, dass bei den Meliponen die Kastendetermination genetischen Ursprungs sei. Und um die zahlreichen Fälle zu erklären, in denen die Entstehung von Arbeiterinnen das vorgesehene genetische Verhältnis (1/4 Königinnen, 3/4 Arbeiterinnen) bei weitem überschreitet, macht der Autor einen Nahrungsmangel geltend, der in der Folge einen Phänotypus Arbeiterin einführt, der den Genotypus Königin verdeckt.

Die Meliponen unterschieden sich so durchaus von den übrigen Apinen, und das erscheint morphologisch umso erstaunlicher, als bei allen anderen morphologischen, biologischen oder ethologischen Merkmalen, die in Betracht kommen, diese Bienen sich in eine normale Entwicklungsreihe einfügen und keinen Hiatus zu den anderen Insekten dieser Gruppe darstellen. Daher sind wir von einer anderen Arbeitshypothese ausgegangen und versuchten zu analysieren, welches der tatsächliche Einfluss der Nahrung auf die Maden ist. Wir haben das Problem auf zwei sich ergänzenden Wegen in Angriff genommen. *Auf der einen Seite steht die Frage, wie ist der Werdegang der unterernährten Made? Auf der anderen Seite die Frage, was wird aus den Maden, die gewaltsam einer Überernährung unterworfen werden?*

Dies unsere Ergebnisse :

I. In Bezug auf die unterernährten Maden zeigen die Versuche, dass durch die Unterernährung der Brut eine grössere Anzahl von Arbeiterinnen entsteht, die Entstehung von Königinnen aber nicht vollständig ausgeschlossen ist. Es gelang sogar, winzige Königinnen schlüpfen zu lassen, die viel kleiner waren als die kleinsten, unter normalen Bedingungen geschlüpfen Arbeiterinnen des gleichen Volkes.

II. Die Versuche mit der Überernährung brachten sehr interessante Ergebnisse. Um die Versuche gut durchzuführen, wurden die Maden gezwungen, mehr als ihre vorbestimmte Futterration aufzunehmen, indem wir auf dem Boden ihrer Zellen Futter ablegten, das aus frischen, nur mit Eiern bestückten Zellen stammte. Die aus dieser Überernährung hervorgegangenen Maden waren allgemein grösser als normal. Eine gewisse Anzahl von Individuen war indessen in der Körpergrösse normalen ausgewachsenen Maden ähnlich. Bei diesen Tieren war es schwierig, die Überernährung mit Sicherheit als das wirksame Agens zu erkennen. Die Arbeiterinnen, die sich aus diesen Maden entwickelten, wären vielleicht nicht für unsere Ergebnisse in Betracht zu ziehen. Wie dem auch sei, und trotz des verhältnismässigen Anteils an Maden, die nicht oder zu wenig überernährt wurden, können wir bestätigen, dass die Anzahl der erhaltenen Königinnen in signifikanter Weise grösser war.

Aus der homogenen Serie unserer nummerierten Ergebnisse können wir zwei wahllos herausgegriffene Beispiele anführen :

a) Volk T<sub>1</sub> liefert unter normalen Bedingungen zur Versuchszeit 23 % Königinnen und 72 % Arbeiterinnen (Unterernährungsversuch = 14,5 % Königinnen, 85,5 % Arbeiterinnen; Überernährungsversuch = 50 % Königinnen, 50 % Arbeiterinnen).

b) Volk T<sub>2</sub> liefert unter normalen Bedingungen 29 % Königinnen und 71 % Arbeiterinnen (Unterernährungsversuch = 11 % Königinnen, 89 % Arbeiterinnen; Überernährungsversuch = 57,5 % Königinnen, 42,5 % Arbeiterinnen).

Was man an diesen Versuchen festhalten muss, ist die Tatsache, dass die Überernährung der *Meliponen-Maden* tatsächlich eine zahlenmässige Zunahme an entstehenden Königinnen zur Folge hat. Die Aussage unserer Versuche wäre unvollständig, wollten wir verschweigen, dass wir zur Zeit der Überernährungsversuche ausser normal grossen Arbeiterinnen auch Riesearbeiterinnen erhielten. Sie waren deutlich grösser als normale Arbeiterinnen, übertrafen sogar die grössten und sind nicht mit den vorerwähnten Zwergköniginnen zu vergleichen.

Was ist aus diesen komplexen Ergebnissen zu schliessen ?

I. Das in den Brutzellen vorhandene Futter, das zweifellos die Entwicklung der Individuen beeinflusst, wirkt nicht einfach als quantitativer Faktor.

II. Bei diesen Bienen kann die Kaste nicht mehr als genetisch determiniert angesehen werden. Wie soll man tatsächlich — wenn man sich dabei auf die Interpretation von KERR beruft — die Zwergköniginnen erklären, deren Genotypus nicht als Folge einer schwerwiegenden Unterernährung vom Phänotypus verdeckt wäre? Und wie, vor allem, soll man bei den Versuchen mit Überernährung die prozentuale Zunahme der Königinnen erklären? Muss man in diesem Falle sagen, dass durch Überernährung ein Phänotypus Königin entsteht, der den Genotypus Arbeiterin verdeckt? Die Hypothese, die wir in einer früheren Arbeit dargelegt haben (DARCHEN), scheint mit den jetzigen Ergebnissen besser übereinzustimmen. Tatsächlich sind wir der Ansicht, dass bei den *Meliponen*, wie bei den übrigen Bienen, die Kastendetermination nicht genetisch bedingt ist, sondern allein auf trophischem Wege erfolgt. Alle weiblichen Maden tragen in sich die Möglichkeit, eine Königin oder eine Arbeiterin zu werden. Und im Verlauf der Larvenentwicklung erfolgt die Differenzierung durch Vermittlung der zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge. Alle Maden hatten den gleichen Gen-Grundstock, dessen Erscheinungsbild durch die Ernährung geformt wird.

Ausserdem hat uns eine eingehende Untersuchung des Nervenstrangs beider Kasten von *Melipona beecheii* keinen Beweis für eine Stützung der genetischen Theorie der Kastendetermination, wie sie KERR und NIELSEN aufgestellt haben, geliefert. Nach diesen Autoren würde ein nach der Verschmelzung der letzten Ganglien des Nervenstrangs im Verlauf der Metamorphose sichtbarer Membranrest es gestatten, bei zwei *Meliponenarten* gewisse Individuen des Phänotyps Arbeiterin als genetisch festgelegte Königinnen zu definieren. Unserer Ansicht nach ist der nach dem Zusammenschluss der Endganglien sichtbare Membranrest

nur ein unwesentliches Merkmal, verglichen mit dem grossen morphologischen Unterschied, der zwischen der abdominalen Nervenketten bei Arbeiterin und Königin besteht, und das von der nymphalen Häutung an. Wenn KERR und NIELSEN beschreiben, dass bei *Melipona quadrifasciata* die Geschwindigkeit der Verschmelzung der beiden letzten Ganglien bei Arbeiterin und Königin verschieden ist, und dass die Vereinigung sich in sehr kurzer Zeit vollzieht, erstaunt es sehr, dass diese Autoren für ihre Beweisführung nicht Tiere genau bekannten Alters verwandt haben, was immerhin unerlässlich scheint. Ausserdem ist es unverständlich, wieso man bei *Melipona marginata*, bei der einige erwachsene Individuen noch einen Nahtrest in Höhe der letzten Ganglien besitzen, einige Arbeiterinnen als genetische Königinnen bezeichnet kann. Es gibt keinen über jeden Zweifel erhabenen Beweis dafür, dass das Vorhandensein oder Fehlen dieser Restmembran ein an Gene gebundenes Merkmal wäre, das gegebenenfalls kastendeterminierend wäre. Die von KERR und NIELSEN als verdeckte Königinnen definierten Tiere sind nur rein hypothetisch Königinnen.

Eine sehr genaue Beobachtung der Maden erlaubt uns, die fünf Larvenstadien zu beschreiben, die durchlaufen werden, so lange das Insekt flach auf dem Futter aufliegt. Das heisst, dass die vier ersten Häutungen frühzeitig und dicht aufeinander erfolgen, und dass die Made nach der ersten Häutung sehr stark wächst. Also, 1. alle unsere Versuchstiere wurden erst nach dem 5. Larvenstadium entnommen (selbst bei den stark unterernährten Tieren); 2. die Differenzierung der weiblichen Kasten (Königin und Arbeiterin) erfolgt im Verlauf dieses letzten Stadiums über die Ernährung.

Wie soll man aber unsere Gesamtergebnisse und im besonderen Zwergköniginnen und Riesenarbeiterinnen erklären? Hier muss die Beschaffenheit des Brutzelleninhaltes dieser Maden in Betracht gezogen werden. Zur Zeit wissen wir noch nichts über die chemische Zusammensetzung des Madenfutters, auf alle Fälle können wir vermuten, — und unsere Versuche deuten daraufhin — dass ausser Honig und Pollen eine oder mehrere Substanzen sekretorischer Natur von den Ammenbienen beim Auswürgen dem Futter hinzugefügt werden. Die Meliponenarbeiterinnen besitzen sehr gut entwickelte Hypopharynxdrüsen; und wir wissen, dass die gleichen Drüsen bei *Apis mellifica* den Königinnenfuttersaft liefern. Nichts verbietet den Gedanken daran, dass es sich hier um den gleichen Vorgang handelt (STEJSKAL). Die Beobachtung der Zellenfüllung durch die Ammenbienen und die Analyse der räumlichen Verteilung der schlüpfenden Arbeiterinnen und Königinnen auf der Wabe erlauben ausserdem die Annahme, dass der Zelleninhalt quantitativ, besonders aber qualitativ verschieden ist je nach der Zahl der Arbeiterinnen, die zu einem gegebenen Zeitpunkt an einem bestimmten Ort arbeiten. Diese Tatsachen zusammengekommen lassen vermuten, dass eine gewisse determinierende Substanz, die dem Königinnenfuttersaft ähnlich, wenn nicht mit ihm identisch ist, ungleichmässig im Futter verteilt wird. Enthält eine Zelle viel von dieser Substanz, wird eine Unterernährung der Made nicht deswegen ihre Regression zur Arbeiterin sondern die Entstehung einer Miniaturkönigin zur Folge haben. Im umgekehrten Falle wird in einer Zelle, die an determinierender Substanz arm, sonst aber experimentell überreich mit Futter versorgt ist, keine Königin entstehen sondern eine Riesenarbeiterin. Und schliesslich werden in den Zwischenstufen die Individuen, denen ein Futter mit durchschnittlichem Gehalt an determinierender Substanz zur Verfügung stand, modifiziert sein oder auch nicht, je nachdem ob sie unter- oder überernährt wurden und ob der Gehalt an jener Schlüsselsubstanz, begünstigt durch die Versuchsanordnung die Schwelle des Gleichgewichts überschreitet. So lassen sich unsere Gesamtergebnisse erklären, ebenso das Auftreten von Zwergköniginnen und Riesenarbeiterinnen, wie die zahlenmässige Zunahme von Arbeiterinnen im Falle der Unterernährung und die der Königinnen im umgekehrten Fall der Überernährung. Unsere Ergebnisse fügen sich vollkommen in den Rahmen dieser Hypothese ein und bestätigen die Annahme einer Kastendetermination auf Ernährungsbasis. Dennoch wird das tatsächliche Vorhandensein dieser determinierenden Substanz — auch wenn sie wahrscheinlich ist — deswegen nicht direkt bewiesen, und das Auftreten von Miniaturköniginnen und Riesenarbeiterinnen kann

weiterhin beunruhigend sein. Hier müssen wir sicherlich Ergebnisse, die aus der künstlichen Aufzucht von *Apis mellifica* gewonnen wurden, in Betracht ziehen (DIETZ). Die Maden dieser Biene haben bekanntlich einen Kastendeterminismus, der an die mehr oder weniger frühzeitige und reichliche Aufnahme von Königinnenfuttersaft gebunden ist. DIETZ hat indessen bewiesen, dass die Maden, die experimentell nur mit Futtersaft ernährt wurden — und also Königinnen werden müssten — unter bestimmten Labor-Bedingungen zu Riesenarbeiterinnen wurden. Auf anderem Weg hat GOETZE, indem er ein Volk veranlasste, auf intensive, wiederholte Art Königinnen zu ziehen, am Ende der 5. aufeinanderfolgenden Königinnenaufzucht Individuen von Zwergwuchs erhalten. Diese Ergebnisse bestätigen die unseren in erstaunlicher Weise und beweisen, dass der determinierende Faktor im Königinnenfuttersaft von *Apis mellifica*, wenn er auch allgemein grössere Individuen verursacht, nicht unbedingt die Entstehung von Königinnen mit sich bringt, die schwerer als Arbeiterinnen sind. Andererseits entsteht bei ausschliesslichem Verzehr von Königinnenfuttersaft nicht automatisch aus dieser Made eine Königin. Man muss daher annehmen, dass die Qualität des Königinnenfuttersafts sich unter experimentellen Bedingungen verändert, aber auch — und das ist wahrscheinlicher — dass die Zusammensetzung des Königinnenfuttersaftes, vermutlich infolge des Zustandes der ihn produzierenden Arbeiterinnen, verschieden ist. So zeigen diese Erfahrungen enge Beziehungen in der Biologie der Maden von *Apis mellifica* und *Melipona beecheii* auf. Wie nicht mehr angenommen werden kann, dass die Kastendetermination bei *Apis mellifica* genetischer Art ist, so denken wir beim Vergleich der von *Apis mellifica* berichteten Tatsachen mit unseren Versuchsergebnissen bei *Melipona beecheii*, dass einzig das Mitwirken eines Ernährungsfaktors die verschiedenen Modalitäten der Kastendetermination bei den weiblichen Maden dieser Biene erklären kann. Hier wird der Weg zu neuen Untersuchungen eröffnet und im besonderen Vergleiche mit Trigonon angeregt, bei denen die Verteilung des Futters nicht in der gleichen Weise erfolgt.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DARCHEN R., 1973. Essai d'interprétation du déterminisme des castes chez les Trigones et les Mélipones. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **276**; 607-609.
- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1970. Facteur déterminant les castes chez les Trigones (*Hyménoptères, Apidés*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **270**; 1372-1373.
- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1971. Le déterminisme des castes chez les Trigones (*Hyménoptères, Apidés*). *Ins. Soc.*, **18** (2); 121-134.
- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1974. Nouvelles expériences concernant le déterminisme des castes chez les Mélipones (*Hyménoptères, Apidés*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **278**; 907-910.
- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1974. Les stades larvaires de *Melipona beecheii* (*Hyménoptères, Apidés*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **278**; 3115-3118.
- DE CAMARGO C.A., 1972. Produção « in vitro » de intercastas em *Scaptotrigona postica* Latreille (*Hym : Apidae*). In *Homenagem à W.E. Kerr, Rio Claro, Brésil*; 37-46.
- DE CAMARGO, C.A., 1972. I. Aspectos da reprodução dos Apídeos sociais. *Thèse de la faculté des Sciences de Ribeira Preto. Université de São Paulo*. 63 p.
- DIAS D., 1957. Comparative notes on the ventral nerve cord of certain Apinae Bees. *Rev. Agricultura, Pirocicaba (Brésil)*. **32** (4); 279-289.
- DIETZ A., 1966. The influence of environmental and nutritional factors on growth and caste determination of female Honey Bees. *Thèse de la faculté des Sciences. Université du Minnesota (U.S.A.)*, 134 p.
- ECKERT J.E., 1934. Studies in the number of ovarioles in queen Honeybees in relation to body size. *J. Econ. Entomol.*, **27** (3); 629-635.
- GOETZE G. 1926. Zur Züchtungsbiologie, Variabilitätsstudien an der Honigbiene. *Preussische Bienen Zeitung*, **9**; 276-283.

- GONTARSKI H., 1941. Über Zwischenformen von Königin und Arbeiterin in Staat der Honigbienen (*Apis mellifica*). *Z. Wiss. Zool.*; **15** (3); 345-356.
- KERR W.E., 1969. Some Aspects of the Evolution of social Bees (*Apidae*). In *Evolutionary Biology de T. Dobzhansky, M.K. Hecht, W. C. Steere. Appleton - century - Crofts, New York*; 119-175.
- KERR W.E., NIELSEN R.A., 1966. Evidences that genetically determined *Melipona* queens can become workers. *Genetics*, **54** (3); 859-866.
- KERR W.E., STORT A.C., MONTENEGRO M.J., 1966. Importância de alguns Factores Ambientais na determinação das castas do Gênero *Melipona*. *Anais Acad. Brasil Ciências*, **38** (1); 149-168.
- KOSMIN N.P., KOMAROV P.M., 1932. Über das Invertierungsvermögen der Speicheldrüsen und des Mitteldarmes von Bienen verschiedenen Alters. *Z. Vergl. Physiol.*, **17** (1); 267-279.
- KOSTELKOV N.Z., BLASHKIN V.I., 1957. Experiment on rearing worker bees and queens in enlarged cells. *Pchelovodstvo.*, **34** (2); 33-36 (en Russe). (*Bee World*, Août 1959, 212).
- NAULLEAU G., 1960. Sur les conséquences de diverses perturbations apportées au couvain dans la ruche : la désoperculation - les transpositions. *Ins. Soc.*, **7**; 333-343.
- PAIN J., 1968. Le facteur trophique dans le déterminisme des castes. In *Traité de Biologie de l'Abeille, Masson, Paris*; 45-67.
- REMBOLD H., 1967. Das determinierende Prinzip im Futter der Bienenköniginnenlarve. *Umschau*, (14); 454-455.
- SMITH M.V., 1959. Queen differentiation and the biological testing of royal jelly. *Memoir 356, Cornell University, New York, State of Agriculture, Ithaca, New York*, 56 p.
- STEJSKAL M. 1974. Le déterminisme de la formation des reines chez *Melipona fasciata merillae* Cocker. (*Hym. Apidé*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **273**; 2647-2648.
- VON RHEIN W., 1933. Über die Entstehung des weiblichen Dimorphismus in Bienenstaaten. *Roux'Archiv. Entwicklungsmechanik*, **129**; 601-665.
- WEAVER N., 1958. Experiments on dimorphism in the female Honey Bee. *J. Econ. Entomol. Washington*, **50**; 759-761.
- WILLE A., 1961. Evolutionary trends in the ventral nerve cord of the Stingless Bees (*Meliponini*). *Rev. Biol. Trop.*, **9** (1); 117-129.