

**NEUE ASPEKTE DER PHYLOGENIE INNERHALB DER  
GATTUNG *APIS* \***

*Aspects nouveaux de la phylogénèse du genre Apis*

Nikolaus KOENIGER

*Institut für Bienenkunde an der Universität Frankfurt/Main, Oberursel/Ts., Im Rothkopf 5*

**SUMMARY**

**NEW PHYLOGENETIC ASPECTS OF THE GENUS *APIS***

Comparing the four rezent species of the genus *Apis* it is commonly supposed that *Apis florea* shows the greatest number of ancestral characterists of all four honeybee species. But some new results do not support this opinion and indicate that another phylogenetic hypothesis is more probable.

For the basic form of the genus *Apis* nesting in caves is assumed, because all primitive Meliponini and Bombinae build nests in caves too.

Under tropical conditions these ancestral bees can increase their colony division and the swarms can survive for a longer period outside. The passover to free nesting forms means a great increase of fitness because the number of location suitable for nests becomes nearly unlimited. It is known that the number of nesting sites is the factor which limits the population in many species of Apoidea.

In a colder climate with strict, regular seasons the colony division of the ancestral Apini can only be successful with big swarms during a short period of the year. Swarms are forced to find a cave as soon as possible under these conditions. For the survival during winter the bees have to collect a reasonable honey storage. *Apis mellifera* and *Apis cerana* are the living representatives of this development.

The comparison of tropical with northern races of *Apis mellifera* proves such selection according to climatic conditions for the presence. Furtheron the dominance of migratory forms, which are able to follow the seasonal nectarflow in the tropics is clearly demonstrated by the rapid spreading of « afrikanized » bees in South America.

\* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Gattung *Apis* soll nach der allgemein herrschenden Auffassung aus einer freibrütenden Basisform hervorgegangen sein, die der rezenten *Apis florea* ähnlich gewesen sein soll. Neuere Ergebnisse stützen diese Auffassung jedoch nicht und ermöglichen eine andere phylogenetische Hypothese. Ausgehend von einer *Urapis*, die wie alle ursprünglichen Meliponini und Bombini in Höhlen brütet, werden zwei unterschiedliche Entwicklungsrichtungen angenommen:

1. Unter tropischen Bedingungen werden Formen begünstigt, die saisonale Unterschiede im Nektarangebot durch Wanderungen ausnutzen. Nach dem Übergang zum Freibrüten stehen den Schwärmen eine nahezu unbegrenzte Anzahl von Nistplätzen zur Verfügung. Es ist bekannt, daß die Anzahl der Nistplätze für höhlenbrütende Apoidea oft der die Populationsdichte limitierende Faktor ist.

2. Unter kälteren, jahreszeitlich streng gegliederten Klimabedingungen werden sich solche Tendenzen nicht durchsetzen. Die Kolonievermehrung kann nur während einer kurzen Periode erfolgen. Ein längeres Verbleiben der Schwärme im Freien ist nicht möglich. Das Überdauern der kalten Jahreszeit erfordert die Anlage großer Wintervorräte.

Für die Gegenwart werden diese Entwicklungsrichtungen bei einem Vergleich der tropischen Rassen von *Apis mellifica* mit den nördlichen Populationen deutlich. Auch die Überlegenheit der « afrikanisierten » Bienen über die nördlichen Populationen in Südamerika spricht für die Richtigkeit dieser Hypothese.

*Apis mellifica*, die « westliche » Honigbiene, gehört sicher zu einem der am meisten untersuchten Objekte der Biologie. Über die asiatischen *Apis*-arten dagegen liegen weit weniger Arbeiten vor. Immerhin wurden gerade in den letzten Jahren eine beachtliche Anzahl vergleichender Untersuchungen publiziert. Aufgrund dieser Ergebnisse soll versucht werden, einige neue Aspekte über die Evolution innerhalb der Gattung *Apis* aufzuzeigen.

Die Gattung *Apis* muß nach allen vorliegenden Ergebnissen sicher als monophyletische Gruppe betrachtet werden (MICHENER 1974). Es konnte gezeigt werden, daß neben gleicher Anordnung der Wabenzellen, gleicher Form der Königinnenzellen und vieler morphologischer Merkmale ein großer Teil der bisher bekannten Pheromone bei allen Apisarten vorhanden ist. So ist die Queen Substance (9-O-D-Säure, BUTLER 1967) und das Alarmpheromon Isopentylacetat (MORSE 1967) bei allen Apisarten nachgewiesen. Als weiteres gemeinsames gattungsspezifisches Merkmal kann das Polypeptid Melittin (KREIL 1975), das im Gift auftritt, gelten.

Innerhalb der Familie Apidae, die nach MICHENER (1974) ebenfalls als monophyletische Einheit aufzufassen ist, werden die Apini mit den Meliponini als Subfamilie « Apinae » zusammengefaßt. Die andere Subfamilie, die Bombinae, setzt sich aus den Euglossini und den Bombini zusammen. In den Grundzügen kann diese systematische Gliederung als gesichert betrachtet werden.

Die Gattung *Apis* wird heute allgemein in vier Arten unterteilt (s. Abb. 1). MAA (1953) vertritt dagegen eine abweichende Auffassung. Er unterteilt die

Honigbienen in drei verschiedene Gattungen und in mehr als zwanzig verschiedene Arten. Zu diesen Ergebnissen kommt MAA aufgrund morphologischer Unterschiede. Diese Unterschiede jedoch können nach heutiger Auffassung nur als Abweichungen verschiedener Rassen aufgefaßt werden und somit konnte sich das von MAA entwickelte System nicht durchsetzen.

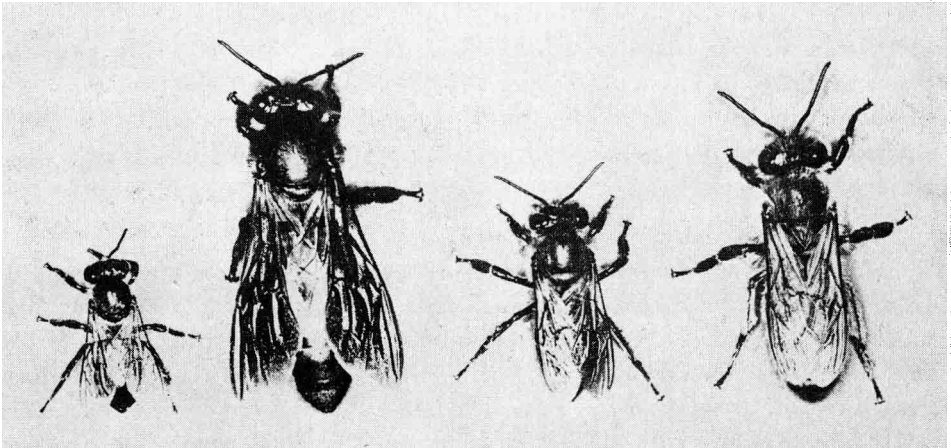


ABB. 1. —

Die asiatischen Bienen stammen aus Sri Lanka (Ceylon), die *mellifica*- Arbeiterin gehört der Rasse *Apis mellifica carnica* an.

Arbeiterinnen der vier Apisarten von links nach rechts :  
*Apis florea*, *Apis dorsata*, *Apis cerana*, *Apis mellifica*.

FIG. 1. — Les ouvrières des 4 espèces d'*Apis*.

De gauche à droite : *Apis florea*, *Apis dorsata*, *Apis cerana*, *Apis mellifica*. Les abeilles asiatiques proviennent de Sri Lanka (Ceylan). L'ouvrière *mellifica* appartient à la race *Apis mellifica carnica*.

Ein weiterer Punkt, der lange ungeklärt blieb, ist die Frage, ob es sich bei *Apis cerana* und *Apis mellifica* um zwei echte Arten handelt. RUTNER + MAUL (1969) gelang es zu zeigen, daß *cerana* und *mellifica* nicht nur aufgrund unterschiedlicher Morphologie der männlichen Begattungsorgane getrennt sind, sondern daß darüber hinaus eine genetische Inkompatibilität zwischen beiden Arten besteht. Damit kann die Einteilung der Gattung *Apis*

in die vier Arten *florea*, *dorsata*, *cerana* und *mellifica* als gesichert betrachtet werden.

Die beiden Arten *cerana* und *mellifica* zeigen sehr große Übereinstimmungen. Beide brüten in Höhlen und haben parallel nebeneinander angeordnete Waben. Nach LINDAUER (1956) gibt es keine prinzipiellen Unterschiede in der Tanzform. Auch weist das Melittin (KREIL 1975) beider Arten die gleiche Aminosäuresequenz auf. Die Morphologie der Chromosomen (MAUL 1969) zeigt große Übereinstimmung. Unterschiedliche Merkmale sind im Verteidigungsverhalten und in der Stellung beim Fächeln ausgeprägt. So zeigt *Apis mellifica* beim Fächeln mit dem Kopf zum Flugloch, während *Apis cerana* wie auch ein großer Teil der Hummeln und Meliponen nach rückwärts zum Flugloch hin fächelt. Die Kolonieverteidigung von *Apis cerana* enthält spezielle Verhaltensmuster wie Zischverhalten (KOENIGER + FUCHS 1973) und Körperschütteln (KOENIGER + FUCHS 1975), die bei *Apis mellifica* fehlen, und die in gleicher Form auch bei *Apis florea* und *Apis dorsata* auftreten. Daher scheint *Apis cerana* zwischen den freibrütenden Arten und *Apis mellifica* zu stehen.

*Apis dorsata* baut wie *Apis florea* eine einzelne Wabe im Freien. In der Tanzform (LINDAUER 1956) zeigt *Apis dorsata* Übereinstimmung mit den höhlenbrütenden Formen. So tanzen diese Bienen auf der vertikalen Wabe und transponieren den Sonnenwinkel ins Schwerefeld. Ein prinzipieller Unterschied zu den höhlenbrütenden Formen besteht darin, daß die Bienen während des Tanzes die Sonne oder den blauen Himmel wahrnehmen müssen. Weiter weist die Aminosäuresequenz des *dorsata*-Melittins, verglichen mit dem *mellifica-cerana*-Melittin, drei Änderungen auf (KREIL 1975).

Die Zwerghonigbiene *Apis florea* ist wie *dorsata* eine freibrütende Art. Die Tanzform von *Apis florea* dagegen weicht stark von den drei anderen Arten ab. So tanzt *Apis florea* auf der horizontalen, verbreiterten Oberseite ihrer Wabe und zeigt in der gerichteten Schwänzelpfase direkt auf das Ziel. Eine Transponierung findet demnach bei *Apis florea* nicht statt, und nach JANDER (1970) zeigt *Apis florea* im Gegensatz zu den drei anderen Apisarten eine Progeotaxis\*. Wie bei *Apis dorsata* ist auch bei *Apis florea* die freie Sicht auf den blauen Himmel für das Auftreten von gerichteten Tänzen notwendig. In der Melittinstruktur zeigt *Apis florea* im Vergleich mit *Apis dorsata* vier geänderte Aminosäuren und, bezogen auf das *mellifica-cerana*-Melittin, sechs Abweichungen (KREIL 1975).

\* Progeotaxis : Insekten halten auf einer schiefen Ebene einen Laufwinkel zu einer Lichtquelle ein, der mit steigender Steilheit der Ebene kleiner wird.

Metageotaxis : Der Winkel bleibt bei Veränderungen der Steilheit der Lafebene konstant.

Aufgrund der oben angeführten Ergebnisse, sowie vieler hier nicht besprochenen Arbeiten, repräsentiert die folgende lineare Anordnung der vier *Apis*-arten die Verwandtschaftsbeziehungen :

*florea*            *dorsata*            *cerana*            *mellifica*

Um die Phylogenie, als deren Ergebnis diese Anordnung zu verstehen ist, zu klären, sind jedoch weitere Kriterien notwendig. So müssen die beschriebenen Merkmale als ursprünglich bzw. abgeleitet eingeordnet werden.

Nach der bisher allgemein vertretenen Ansicht gilt *Apis florea* als diejenige Art, die der gemeinsamen Urform der Gattung *Apis* am nächsten steht. Ein wichtiges Argument, das für die « ursprüngliche » Stellung von *Apis florea* angeführt wird, bezieht sich auf die Anzahl der Chromosomen. Nach DEODIKAR et al. (1959) beträgt der Chromosomensatz bei *Apis florea*  $n = 8$ , während *Apis cerana* und *Apis mellifica* einen Satz von  $n = 16$  haben. Die Untersuchungen von FAHRENHORST (1975) jedoch widerlegen DEODIKAR und zeigen mit Hilfe eindeutiger histologischer Befunde, daß alle vier *Apis*-arten einen Chromosomensatz von  $n = 16$  haben. Damit läßt sich aufgrund der Anzahl der Chromosomen keine Aussage über die Phylogenie innerhalb der Gattung *Apis* machen.

Bei seinen vergleichenden Untersuchungen über die Tänze der vier *Apis*-arten kommt LINDAUER (1956) zu der Auffassung, daß der Tanz von *Apis florea* eine Vorstufe für die Tanzform der anderen *Apis*-arten darstellt. Die Transponierung des Sonnenwinkels ins Schwerfeld ist nämlich bei *Apis florea* noch nicht vorhanden. Gestützt wird diese Ansicht durch JANDER (1970), der die geotaktische Orientierung der *Apis*-arten sowie verschiedene repräsentativ ausgewählte Apoidea vergleichend untersucht. So zeigt *Apis florea* wie die anderen Apoidea eine Progeotaxis\*, während die drei *Apis*-arten *mellifica*, *cerana* und *dorsata* sich metageotaktisch\* orientieren. Mit der Progeotaxis von *Apis florea* weist JANDER damit ein plesiomorphes Verhalten nach.

Nach HORN (1975) erfolgt die Schwerewahrnehmung bei *Apis florea* jedoch nicht mit Hilfe von pedalen Rezeptoren, wie z.B. bei *Bombus terrestris*. Vielmehr wird die Schwerkraft von *Apis florea* mit dem Petiolusorgan perzipiert. Damit entspricht die geotaktische Orientierung von *Apis florea* nicht der Progeotaxis der anderen Apoidea. Es erscheint wahrscheinlicher, daß die Geotaxis von *Apis florea* aus der Metageotaxis (dem Orientierung der drei anderen *Apis*-arten) abgeleitet ist, da auch an diesem Orientierungstyp wie bei *Apis florea* das Petiolusorgan entscheidend beteiligt ist. Diese Überlegungen sprächen dafür, auch die Tanzform von *Apis florea* als eine sekundäre Vereinfachung des Tanzes der anderen *Apis*-arten aufzufassen.

\* siehe Fußnote S. 360.

Die vergleichende Untersuchung von RUTTNER (1975) über das metatarsale Haftorgan der *Apis*-Drohnen widerspricht nicht dieser Auffassung. *Apis florea*-Drohnen weisen ein kompliziertes « Greiforgan » auf, während Drohnen von *Apis mellifica* einfacher gebaute Haftpolster besitzen (Abb. 2). Bei mehreren Arten der Gattung *Bombus* findet sich am Metatarsus der Drohnen lediglich eine « normale » Behaarung. Bei den Meliponini sind noch keine entsprechenden Untersuchungen durchgeführt worden.

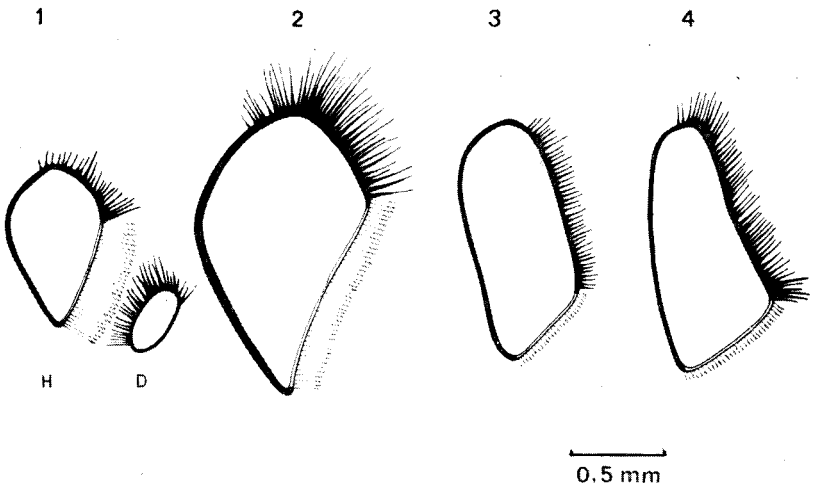


ABB. 2 (aus : RUTTNER 1975). — Querschnitte durch die Metatarsi der Pedes — III der Drohnen von vier *Apis*-arten :

1 *A. florea*, H Hand, D Daumen; 2 *A. dorsata*; 3 *A. cerana*; 4 *A. mellifica*

FIG. 2 (RUTTNER 1975). — Coupes transversales à travers les métatarses des « pieds » des mâles d'*Apis* : 1 : *A. florea*, H = « main », D = « pouce »; 2 : *Apis dorsata*; 3 : *Apis cerana*; 4 : *Apis mellifica*

Der tiefgreifendste Unterschied zwischen den vier *Apis*-arten ist der Nistort sowie die Anlage des Nestes. Demnach ist es wichtig zu klären, ob das Freibrüten oder die Anlage eines Nestes in Höhlen abgeleitet ist.

Sowohl die Bombini als auch die Euglossini sind Höhlenbrüter. Sie legen ihre Nester (ausgenommen die parasitischen Arten) in Erdlöchern, hohlen Baumstämmen oder lockeren Substratanhäufungen an. Es ist keine Art bekannt, die ihre Nester frei in Bäumen baut.

Auch die meisten Meliponini nisten in hohlen Baumstämmen, in Bodenlöchern oder in den unterirdischen Bauten der Ameisen und Termiten. Die

Nester werden von einer Hülle aus einem Gemisch von Wachs und Propolis umgeben. Diese Nestwand wird an Stellen besonders verstärkt, an denen die Wand der Höhle sehr dünn ist. Nach MICHENER (1974) legen einige amerikanische Arten der Gattung *Trigona* große Nester an, die frei in Bäumen oder im Gesträuch hängen. Diese Nester sind vollständig von einer vielschichtigen Nestwand umkleidet, die z.B. bei *Trigona corvina* bis zu 24 cm stark sein kann. Diese Art des Nestbaues scheint jedoch abgeleitet zu sein; alle ursprünglichen Meliponini sind Höhlenbrüter.

Die Meliponini und die Apini gehen auf eine gemeinsame Stammform zurück, die in ihren Grundzügen den ursprünglichen Bombinae ähnlich gewesen sein muß. Damit erscheint es wahrscheinlich, daß auch an der Basis der Apini höhlenbrütende Bienen stehen.

Ausgehend von dieser höhlenbrütenden Basisform können nun zwei unterschiedliche Selektionsrichtungen angenommen werden. Zunächst können diese höhlenbrütenden Bienen ihr Verbreitungsgebiet weiter in kältere Klimazonen verlegen, in denen eine strenge jahreszeitliche Einteilung herrscht. Dabei würden Formen begünstigt, die eine relativ große Koloniegröße erreichen und damit die ökonomischen Voraussetzungen für die Anlage ausreichender Honigreserven für eine lange Winterperiode sowie für eine entsprechende Thermoregulation erfüllen. Die Volksvermehrung wäre nur über relativ große Schwärme während einer eng begrenzten jahreszeitlichen Periode möglich. Tendenzen, die einmal ausgebaute Nisthöhle und die Vorräte zu verlassen, können sich unter diesen Verhältnissen nicht durchsetzen. Ferner wird ein längeres Verbleiben als Schwarm im Freien nicht möglich sein.

Einen nahezu entgegengesetzten Selektionsdruck finden wir dagegen in tropischen Gebieten. Die höhlenbrütenden Populationen der *Urapis* können ihre Volksstärke zugunsten einer höheren Teilungsaktivität reduzieren. Das Überleben selbst kleinerer Schwärme ist bei diesen Klimaverhältnissen gewährleistet. Insgesamt wird die Anlage großer Wintervorräte keinen Vorteil bedeuten, vielmehr werden Formen begünstigt, die saisonale Unterschiede im Nektarangebot durch Wanderungen ausnutzen. An dieser Stelle kann der Übergang zu freibrütenden Formen erfolgt sein: Die Schwärme, die nun nicht mehr auf Höhlen angewiesen sind, haben nahezu unbegrenzte Auswahl an Nistmöglichkeiten. Die Anzahl der Nistplätze ist für die höhlenbrütenden Apoidea oft der die Populationsdichte limitierende Faktor. Für Meliponen zeigen MOURE et al. (1958), daß durch Darbietung zusätzlicher Nisthöhlen eine Populationszunahme erreicht wird.

Diese beiden entgegengesetzten Entwicklungsrichtungen lassen sich für die Gegenwart nachweisen. Die Art *Apis mellifica* ist in allen Klimatypen zwischen Norwegen und dem Äquator verbreitet. In den tropischen Gebieten von Afrika sind nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand fünf Rassen von

*Apis mellifica* verbreitet : *Apis mellifica adansonii*, *Apis mellifica littorea*, *Apis mellifica monticola*, *Apis mellifica nubica* und *Apis mellifica scutellata* (F. RUTTNER 1975). Diese Bienen zeigen, verglichen mit nördlichen Rassen wie *Apis mellifica carnica* oder *Apis mellifica mellifica*, eine wesentlich größere Teilungsaktivität. Auch weiß man von *Apis mellifica adansonii*, daß sie Wanderschwärme bildet.

In Südamerika waren bis vor kurzer Zeit nur Bienen verbreitet, die von nördlichen bzw. mediterranen Rassen von *Apis mellifica* abstammten. Erst im Jahre 1956 wurden von KERR einige *mellifica adansonii* - Völker importiert. Diese Bienen vermischten sich mit der vorhandenen *Apis mellifica* - Population und es zeigte sich in sehr eindrucksvoller Weise, wie groß die Überlegenheit von Merkmalen, wie gesteigerte Schwarmlust sowie die Bildung von Wanderschwärmen, unter tropischen Klimaverhältnissen ist. So breiteten sich in 19 Jahren diese Bastardbienen mit tropischen Merkmalen nahezu über den ganzen Kontinent gegen die vorhandene Population europäischer Rassen aus. KERR et al. (1974) geben als Ausbreitungsgeschwindigkeit ca. 320 km pro Jahr an. Das ist eine der größten Ausbreitungsgeschwindigkeiten, die wir kennen.

Abschließend muß festgestellt werden, daß die Phylogenie der *Apisarten* auch weiterhin nicht ausreichend geklärt ist. Die Auffassung, daß sich die rezenten *Apisarten* aus freibrütenden « *florea*-ähnlichen » Formen entwickelt haben, wird durch die neueren, oben angeführten Ergebnisse nicht gestützt. Dagegen stützen diese Befunde die hier vorgelegte phylogenetische Hypothese, nach der die Gattung *Apis* von höhlenbrütenden Vorläufern abstammt. Diese Auffassung, die sich auch bei v. BUTTEL-REEPEN (1906) findet, muß jedoch durch weitere Ergebnisse gesichert werden. Für eine Klärung sind vorrangig Untersuchungen über solche Merkmale der *Apisarten* notwendig, die mit homologen Merkmalen der anderen Gruppen der Apinae verglichen werden können.

Eingegangen im Mai 1976.

Reçu pour publication en mai 1976.

#### DANKSAGUNG

Für die kritische Durchsicht dieser Arbeit danke ich Prof. Dr. R. Jander, Frau Dr. G. Koeniger, Prof. Dr. M. Lindauer, Prof. Dr. U. Maschwitz und Prof. Dr. F. Ruttner.

#### RÉSUMÉ

Selon la conception généralement admise, les espèces récentes du genre *Apis* dérivent de formes semblables à *Apis florea* qui nidifient à l'air libre. Ce point de vue est largement fondé sur les arguments suivants :



1. — Selon DEODIKAR et al. (1959) *Apis florea* et *Apis dorsata* possèdent un jeu de  $n = 8$  chromosomes. Chez *Apis mellifica* et *Apis cerana* il est de  $n = 16$  chromosomes.

2. — Dans sa danse frétilante, contrairement aux autres espèces d'*Apis*, *Apis florea* ne transpose pas l'angle par rapport au soleil dans le champ de la pesanteur. C'est pourquoi cette danse est considérée comme primitive.

3. — A l'instar de nombreux autres Apoïdes, *Apis florea* présente une géotaxie positive, tandis que les 3 autres espèces montrent une métagéotaxie. Ces différences concordent bien avec l'absence de transposition dans la danse d'*Apis florea*.

Sur la base de nouvelles recherches ces arguments sont néanmoins partiellement réfutés ou devenus invraisemblables. Ainsi FAHRENHORST (1975) prouve que les 4 espèces d'*Apis* ont un jeu de chromosomes de  $n = 16$ . De plus un travail de physiologie sensorielle (HORN, 1975) montre que la géotaxie positive d'*Apis florea* ne peut pas être directement comparée à l'orientation géotaxique de *Bombus*. Dans les processus fondamentaux de perception *Bombus* utilise essentiellement des récepteurs situés sur les pattes, tandis qu'*Apis florea* ne perçoit la pesanteur qu'à l'aide du pétiole.

Il est par conséquent vraisemblable que le type d'orientation d'*Apis florea* dérive de la métagéotaxie des autres espèces d'*Apis*. La métagéotaxie d'*Apis mellifica* repose sur la combinaison des récepteurs des pattes et du pétiole. Les recherches comparées de RUTNER (1975) sur l'organe préhenseur du métatarse des mâles d'*Apis* appuient cette hypothèse. Les mâles d'*Apis florea* possèdent un organe préhenseur élaboré tandis que les mâles d'*Apis mellifica* et d'*Apis cerana* possèdent un simple coussinet de crochets.

La différence la plus saisissante entre les espèces récentes d'*Apis* concerne le lieu de nidification et la construction du nid. En premier lieu il est important de savoir si un nid dans une cavité, ou une nidification en plein air, est primitif ou dérivé d'une forme moins évoluée. Puisque tous les Meliponini primitifs ainsi que les Bombinae nidifient dans des cavités, il est vraisemblable que des abeilles nidifiant à l'air libre sont à l'origine des Apini.

A partir d'une forme souche qui nidifie à l'air libre on peut admettre deux directions de sélections différentes. Sous des conditions climatiques tempérées et plus froides seraient favorisées les formes qui à l'aide de colonies relativement fortes satisfont les conditions économiques pour passer la saison froide. L'accroissement de la colonie ne serait possible que pendant une courte période et seuls de gros essaims pourraient survivre. Des tendances à l'abandon de la construction et des provisions ne pourraient pas voir jour dans de telles conditions.

Sous les conditions climatiques tropicales règnent des conditions de sélection opposées. Les abeilles peuvent réduire la force de leur colonie en faveur d'une plus grande activité diversifiée. La survie même d'essaims plus petits est garantie. La disposition d'importantes réserves d'hiver ne présente aucun avantage; au contraire des formes, qui exploitent les variations saisonnières de la sécrétion nectarifère par des migrations, sont favorisées. Il peut s'ensuivre à ce moment-là des formes nidifiant à l'air libre. Les essaims qui n'en sont plus réduits aux cavités ont un choix illimité d'emplacements pour nidifier. Le nombre de ceux-ci est souvent le facteur limitant de la densité de population chez les Apoïdes qui nidifient dans des cavités.

Pour l'époque actuelle on peut mettre en évidence ces deux directions opposées de sélection en comparant les races des populations d'*Apis mellifica* des zones tropicales et des zones tempérées. L'extension en Amérique du Sud des abeilles « africanisées » atteste la supériorité des caractéristiques tropicales.

L'interprétation exposée ici doit néanmoins être consolidée par d'autres résultats. Pour éclaircir le problème, des recherches prioritaires sur de telles caractéristiques des espèces d'abeilles sont nécessaires, qui pourront être comparées avec des caractéristiques homologues d'autres groupes d'Apinae.

## LITERATURNACHWEIS

- BUTLER C. G., CALAM D. H., CALLOW R. K., Attraction of *Apis mellifera* Drones by the Odours of the Queens of Two Other Species of Honeybees. *Nature* **213** (5074) : 423-424, (1967).
- BUTTEL-REEPEN H. v., Apistica, Beiträge zur systematischen Biologie sowie zur geschichtlichen und geographischen Verbreitung der Honigbiene, ihrer Varietäten und der übrigen *Apis*-Arten. *Mitteilungen des Zoologischen Museums* **3** : 119-201, (1906).
- DEODIKAR G. B., THAKAR C. V., SHAH P. N., Cyto-genetic studies in Indian honey-bees. I. Somatic chromosome complement in *Apis indica* and its bearing on evolution and phylogeny. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences* **49** : 196-207, (1959).
- FAHRENHORST H., Nachweis übereinstimmender Chromosomenzahlen bei allen vier *Apis* arten. Ber. XXV. Congr. Apimondia : 111, (1975).
- HORN E. P., Mechanisms of gravity processing by leg and abdominal gravity receptors in bees. *J. Insect Physiol.* **21** : 673-679, (1975).
- JANDER R., JANDER U., Über die Phylogenie der Geotaxis innerhalb der Bienen (Apoidea). *Z. Vergl. Physiologie* **66** : 355-368, (1970).
- KERR W. E., CONCALVES L. S., NETTO J. CH., STORT A. C., Some Comments on the « Final Report of the Committee on African Honey Bee — National Research Council — N.A.S. 1972 », (1974).
- KOENIGER N., FUCHS S., Sound Production as Colony Defence in *Apis cerana* FABR. Proc. VII. Congr. IUSSI, London 1973, S. 199-203.
- KOENIGER N., FUCHS S., Zur Kolonievverteidigung der asiatischen Honigbiene. *Z. Tierpsychologie* **37** : 99-106, (1975).
- KREIL G., The Structure of *Apis dorsata* Melittin : Phylogenetic Relationships Between Honey Bees as Deduced from Sequence Data. *FEBS Letters* **54** (1) : 100-102, (1975).
- LINDAUER M., Über die Verständigung bei indischen Bienen. *Z. vergl. Physiologie* **38** : 521-557, (1956).
- MAA T., An inquiry into the systematics of the tribus Apidini or honey bees (Hymenoptera). *Treubia* **21** (3) : 525-640, (1953).
- MAUL V., Die Ursache der Kreuzungsbarriere zwischen *Apis mellifica* L. und *Apis cerana* Fabr. (= Syn. *A. indica* FABR.) 2. Eibefruchtung und Embryonalentwicklung. XXII. Congr. Apimondia : 515-516, (1969).
- MICHENER Ch., D., The Social Behavior of The Bees. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, (1974).
- MORSE R. A., SHEARER D. A., BOCH R., BENTON A. W., Observations on Alarm Substances in the Genus *Apis*. *J. Apicultural Res.* **6** (2) : 113-118, (1957).
- MOURE J. S., NOGUEIRA-NETO P., KERR W. E., Evolutionary problems among meliponinae. Proc. X Int. Congr. Entomol. **2** : 481-493, (1958).
- RUTTNER F., Die Ursache der Kreuzungsbarriere zwischen *Apis mellifica* L. und *Apis cerana* Fabr. (= Syn. *A. indica* Fabr.) 1. Versuche mit natürlicher und künstlicher Besamung, XXII. Congr. Apimondia : 561, (1969).
- RUTTNER F., Ein metatarsaler Haftapparat bei den Drohnen der Gattung *Apis* (Hymenoptera : Apidae). *Entomologica Germanica* **2** (1) : 22-29, (1975).
- RUTTNER F., Die Bienenrassen Afrikas. 25. Internationaler Bienenzüchterkongress, Grenoble : 197-199, (1975).