

INTERNATIONAL UNION FOR THE STUDY OF SOCIAL INSECTS

VI CONGRESS

BERN 15-20 SEPTEMBER 1969



PROCEEDINGS

INTERNATIONAL UNION FOR THE STUDY OF SOCIAL INSECTS

VI CONGRESS

BERN 15-20 SEPTEMBER 1969



PROCEEDINGS

Donors

A congress such as ours must depend on the generosity of others. We have been generously supported by government authorities as well as by the private enterprises named below. Others have given their time and skills.

To all of these, government agencies, industrial organizations and to all others we give our sincere thanks. Without their help there would have been no congress in Bern.

Swiss Federal Government
Cantonal Government of Bern
City Council of Bern
Town's Guild of Bern
F. Hoffmann-La Roche AG., Basel
J.R. Geigy AG., Basel
Interpharma AG., Basel
Wild AG., Heerbrugg
Merkur AG., Bern
Haco AG., Gümligen-Bern
Schweiz. Bankgesellschaft, Zürich
Ursina AG., Konolfingen

International Union for the Study
of Social Insects (IUSSI)

Union Internationale pour l'Etude
des Insectes Sociaux (UIEIS)

Internationale Union zum Studium
der sozialen Insekten (IUSSI)

VI CONGRESS

BERN

15 - 20 September 1969

Honorary President

P.P. Grassé

Local President

M. Lüscher

Organizing Committee

E. Ernst	R. Leuthold
L. Frauchiger	A. Maurizio
E. Hauschteck-Jungen	E. Ruppli
H. Jungen	P. Tschumi

Secretary and Treasurer

L. Freiburghaus

Zoological Institute
University of Bern
Sahlistrasse 8
Bern, Switzerland

Preface

The organizing committee herewith presents to the members of the congress the Proceedings.

The committee is thankful to the authors who have prepared their manuscripts so that they could be directly reproduced. Editorial work was consequently reduced to a minimum.

We regret that some papers arrived too late to be included in the Proceedings. A list of these papers appears at the end of this volume.

For the sake of convenience we have arranged the papers in alphabetical order.

This volume is not covered by copyright. There are no legal restrictions on reproduction of any of its contents. It is requested, however, that the permission of individual authors be secured.

Bern, August 10, 1969

M. Lüscher

Conférence d'ouverture par P.P. Grassé, président d'honneur
du congrès

Mesdames, Messieurs,

C'est à la fois un plaisir et un grand honneur que d'ouvrir la présente session de l'Union internationale pour l'Etude des insectes sociaux.

En effet, la réunion d'aujourd'hui apporte la preuve que le projet fait en 1952 au Congrès d'entomologie d'Amsterdam, par quelques biologistes, dont le professeur Gösswald fut l'un des plus agissants, n'était point chimérique et répondait à un besoin de cette biologie que nous aimons et cultivons.

La Science de par ses dimensions échappe de plus en plus à l'individu, capable seulement d'en détenir une parcelle. L'Encyclopédisme n'est plus de notre temps; on peut le déplorer, mais les regrets ne changent rien à un état de choses que les progrès mêmes de la science ne cessent d'aggraver. Nous devons donc accepter d'être des spécialistes, mais gardons les yeux ouverts sur ce que nos collègues entreprennent, dans des champs de recherche différents du nôtre, soyons attentifs aux résultats qu'ils obtiennent, nous souvenant que les progrès accomplis par les uns favorisent ceux que réalisent les autres.

Sans doute, les Insectes sociaux constituent, en dépit de ce que peut croire le vulgaire, un sujet d'étude hétérogène et même disparate. Au sein d'un même ordre, les différences de comportement, d'organisation sont très grandes d'une famille à une autre. Et lorsque l'on passe d'un ordre à un autre, le fossé se creuse, s'élargit: ainsi la biologie sociale des Isoptères s'éloigne beaucoup de celle des Hyménoptères. On peut en dire autant des Abeilles et des Guêpes. C'est que la sociabilité exprime un ensemble de propriétés qui, chose étrange, échappe à l'évolution générale du groupe zoologique, d'où son caractère sporadique au sein d'un même ordre, par exemple chez les Hyménoptères, trois grandes lignées ont atteint le degré extrême de la sociabilité, alors que les autres continuaient à vivre solitairement. On ne dira jamais assez combien particulier est le cas des Apiaires avec les Apis, les Bourdons et les Halictes socialisés, alors que tous les autres, qui comptent des milliers d'espèces et des centaines de genres, restent solitaires ou montent, et cela très rarement, quelques tentatives timides, vers l'état social.

La sociabilité résulte de particularités du comportement, dont la plus fondamentale est l'attraction mutuelle. Cette constatation est d'importance, car elle nous fait comprendre que les animaux sociaux possèdent des dons que n'ont pas les espèces solitaires. Une société n'est pas qu'une collection d'individus d'une même espèce rassemblés dans un espace restreint; cette collection a tout au plus la valeur d'une foule dont les membres sont étrangers les uns aux autres: ni cohésion, ni corrélation, ni coordination ne se manifestent entre eux.

Il est regrettable qu'une notion, qui pour beaucoup est devenue une banalité, soit ignorée de certains biologistes qui croient parler de phénomènes sociaux alors qu'ils traitent de tout autre chose, de manifestations sexuelles, de taxies par exemple.

Le fait que la sociabilité apparaît sporadiquement aux divers degrés de l'échelle zoologique et ne suit pas une courbe évolutive continue, doit inciter les biologistes à ne pas étendre trop rapidement les théories qu'ils édifient pour un groupe à d'autres groupes. Ils risquent commettre ce faisant une erreur d'appréciation; nous devons dans notre domaine nous méfier des généralisations hâtives. Ce qui vaut pour les Abeilles se montrent inapplicable aux Guêpes et plus encore aux Termites.

D'ailleurs, en fait de comportement animal, on peut affirmer que toute théorie le réduisant à un mécanisme unique, à un seul type de réactions a toute chance de conduire à des erreurs d'interprétation.

Ces réflexions qu'inspirent le bon sens sont, me semble-t-il, de circonstances à un moment où la sociologie animale et surtout celle qui traite des Insectes s'engage dans des voies nouvelles: endocrinologie, action de stimuli chimiques proprement sociaux..... La complexité de tous les phénomènes biologiques est très grande; mais elle atteint son summum dans les phénomènes sociaux, dont le déterminisme dépend de causes nombreuses, que nous ne connaissons probablement pas dans leur totalité. Ne l'oublions pas.

Je n'ai pas l'impression qu'il soit actuellement possible d'intégrer dans un système cohérent l'ensemble de nos connaissances sur les Insectes sociaux. L'oeuvre d'analyse est loin, bien loin, d'être achevée: des interprétations partielles sont permises plus en tant qu'hypothèses de travail que d'explications tenues pour définitives.

Notre tâche, Mesdames et Messieurs, consiste donc me semble-t-il, d'abord à poursuivre, avec patience l'analyse des comportements sociaux et à démêler, autant que faire se peut, leur causalité.

Notre époque tout entière se consacre à la Science, sa déesse inavouée mais réelle. Ses conquêtes nous plongent dans l'admiration. Voici l'homme qui s'arrache à l'attraction terrestre et met le pied sur ces astres, objets de cultes, morts comme les civilisations qu'ils inspiraient, mais n'est-il pas moins exaltant de comprendre les oeuvres capitales de la vie et d'en découvrir les mécanismes? La ruche, le guêpier, la termitière, fruits d'une évolution biologique qui a duré des dizaines sinon des centaines de millions d'années, mettent en jeu des ressorts d'une précision, d'une subtilité qui confondent notre raison. Les découvertes, au cours des trente dernières années, se sont accumulées; voici les principales: l'interattraction sociale, l'effet de groupe, la régulation sociale, les phénomènes agent de l'automatisme, les sémantiques (le terme de langage est à proscrire étant inadéquat) gestuelles, chimiques voire auditives, les cycles d'activité,

Et pourtant, il reste beaucoup à trouver. Sans gravir les sommets métaphysiques, nous sentons confusément que nos trouvailles ne résolvent point tout et suscitent de nouveaux problèmes. Si tout recours à une intervention mystique paraît à jamais proscrit, il n'en reste pas moins que l'intelligence spécifique, l'origine de l'ordre présidant à la vie sociale des Insectes, problèmes qui ne paraissent pas être de faux problèmes, nous restent inaccessibles.

La frange de mystère qui entoure encore la vie sociale loin de rebuter le chercheur, avive sa curiosité et l'incite à pousser plus avant son investigation. Plus que nous-mêmes, nos successeurs connaissons les joies de la découverte, probablement les plus fortes et les plus pures qui soient données à l'homme de ressentir.

Dans le présent, le programme de notre Réunion atteste la vitalité de l'Union et le succès de ses membres dans la voie de la recherche.

Merci à tous et à toutes qui ont bien voulu se joindre à nous, et maintenant au travail.

Contents

C.E. Atwood and G. Knerer: Polymorphism and speciation in the sub-social sawfly <i>Neodiprion abietis</i> (Harris)	9
C. Baroni Urbani: Trail sharing between <i>Camponotus</i> and <i>Cremastogaster</i> : Some comments and ideas	11
C.G. Butler: Some Pheromones Controlling Honeybee Behaviour	19
P. Cassier: Etat phasaire et destinée post-imaginale des glandes ventrales chez <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (R. et F.)	33
M. Fabritius: Beitrag zur Biologie der Wespen	39
S. Flanders: Social Aspects of Facultative Gravidity and Agravidity in Hymenoptera	47
J. Hättenschwiler: Lachniden und Lecanien als Honigtauerzeuger auf Koniferen	55
F. Hebrant: Rythme journalier d'activité respiratoire chez les colonies entières de <i>Cubitermes exiguus</i> Mathot (Isoptera; Termitinae)	57
P.E. Howse and J.L.D. Williams: The Brains of Social Insects in Relation to Behaviour	59
I. Hrdý, J. Křeček and J. Vrkoč: Interesting response of termites to some toxicants	65
J. Jentsch: A Procedure for Purification of <i>Myrmica</i> Venom: The Isolation of the Convulsive Component	69
P.B. Kannoowski: Daily and Seasonal Periodicities in the Nuptial Flights of Neotropical Ants. I. <i>Dorylinae</i>	77
S. Kelner-Pillault: Abeilles fossiles ancêtres des apides sociaux	85
G. Kneitz: Temperaturprofile in Waldameisen-nestern	95
G. Knerer: Sozialstruktur und ihre Rolle in der Populationsdynamik von Furchenbienen (<i>Apoidea</i> : <i>Halictinae</i>)	101

G. Koeniger: Zur Physiologie der Spermatheka der Bienenkönigin (<i>Apis mellifica</i>)	109
N. Koeniger: Ueber die Eiablage bei der Honigbiene	115
C. da Cruz Landim and R. Hadek: Ultrastructure of <i>Apis mellifera</i> hypopharyngeal gland	121
D. Lebrun: Glandes endocrines et biologie de <i>Calotermes flavicollis</i>	131
G. Le Masne et A. Bonavita: La fondation des sociétés selon le "type <i>Myrmecia</i> " chez la Fourmi <i>Manica rubida</i> Latr.	137
R.H. Leuthold: Trail-laying from the Tibial Gland in <i>Crematogaster ashmeadi</i> Mayr and <i>Crematogaster scutellaris</i> Olivier (Formicidae: Myrmicinae)	149
M. Lindauer: Lernen und Vergessen bei der Honigbiene	153
J. Louveaux: Le cycle biologique annuel de la colonie d'abeilles	159
F. Lukoschus: Pollenkonservierung bei der Honigbiene (<i>Apis mellifica</i> L.)	163
M. Lüscher: Die Bedeutung des Juvenilhormons für die Differenzierung der Soldaten bei der Termite <i>Kalotermes flavicollis</i>	165
C. Masson: Etudes anatomique et électrophysiologique du Deutocérébron de <i>Camponotus ligniperda</i> Latr. (Hyménoptère - Formicidae)	171
H. Montagner: Essai de synthèse: L'originalité et la valeur informative des différents types de signaux utilisés par les Hyménoptères sociaux dans leurs fonctions de communication	181
R.A. Morse: The Biology of <i>Apis dorsata</i> in the Philippines	185
P. Mosconi Bernardini: Propriétés histochimiques de la sécrétion salivaire des Blattes	189
V. Neese: Zum Verhalten der Augenmutante char- treuse von <i>Apis mellifica</i> L.	195

Y. Ofer: Biology of a Weaver Ant - <i>Polyrachis Simplex</i>	201
J. Pain et B. Roger: Au cours d'une année, dosages de l'acide hydroxy-10-décène-2 oïque dans les têtes des ouvrières d'abeilles	207
M. Papillon: Viabilité des larves nouveau-nées du Criquet pèlerin, <i>Schistocerca gregaria</i> (Forsk.)	213
D. Paraschivescu: Geographische Verbreitung der Formiciden in Rumänien (Hymenoptera)	221
L. Passera: Contribution à l'étude du déterminisme de la caste chez une Fourmi: <i>Plagiolepis pygmaea</i> Latr.	233
H. Rembold: Biochemie der Kastenentstehung bei der Honigbiene	239
P.-F. Röseler: Unterschiede in der Kastendetermination zwischen den beiden Hummelarten <i>Bombus hypnorum</i> und <i>Bombus terrestris</i>	247
J.E. Ruelle: Répartition des principales espèces de <i>Macrotermes</i> (Isoptera, Termitidae) de la faune éthiopienne	249
E. Ruppli: Die Elimination überzähliger Ersatzgeschlechtstiere bei der Termiten <i>Kaloterme flavicollis</i>	255
G.H. Schmidt: Photoaktive Substanzen in verschiedenen prädisponierten Eiern und Junglarven von <i>Formica polyctena</i> Foerst	257
P.K. Sen-Sarma: Effect of relative humidity on the longevity of starving workers and soldiers of <i>Heterotermes indicola</i> (Wasm.) (Insecta: Isoptera)	263
A. Springhetti: Influenza dei reali sulla differenziazione dei soldati di <i>Kaloterme flavicollis</i> Fabr. (Isoptera)	267
R. Stumper und H. Kutter: Hermann Appel, ein leidgeadelter Entomologe (1892-1966)	275
J.H. Sudd: Excavation of nests by ants	281

- G. Thomé: Essaimage et premiers stades du développement du *Messor ebeninus* (Forel) (Hym. - Formicoidea - Myrmecidae) 287
- M. Wall: Untersuchungen über die Tergaldrüse der Termiten *Kaloterms flavicollis* (Fabr.) (Isoptera) 295
- N.A. Weber: A Comparative Study of the Nests, Gardens and Fungi of the Fungusgrowing Ants, Attini 299

Polymorphism and speciation in the sub-social sawfly *Neodiprion abietis* (Harris).

C.E. Atwood and G. Knerer (Department of Zoology, University of Toronto, Canada)

Summary

Sawflies of the family Diprionidae show a scale of gregarity ranging from species in which the larvae feed in a solitary manner to those in which they form groups of various sizes. The survival value of the "co-operation" of larvae in the highly gregarious forms was pointed out in a paper of the senior author at the IUSSI-Congress, at Pavia 1961. Recent studies of the species (or complex) which has gone under the name *Neodiprion abietis* (Harris) for many years (described in 1840) show that several units can be distinguished. These differ in the following ways:

1. Morphological features of larvae.
2. Feeding habits of larvae.
3. Survival of larvae on various trees.
4. Length of larval development under both natural and constant temperature conditions.
5. Duration of period spent in cocoon.
6. Hatching period of eggs under natural and constant temperature conditions.
7. Morphological features of adult females.
8. Selection of oviposition sites by females, a) Host tree, b) position on tree.

In combination these features form an apparently efficient isolating mechanism in spite of which hybrids can be produced.

The significance of this plasticity is discussed in relation to the evolution and the social habit in Hymenoptera.

TRAIL SHARING BETWEEN CAMPONOTUS AND CREMASTOGASTER: SOME COMMENTS AND IDEAS

C. Baroni Urbani (Zoological Institute of the University of Siena, Italy)

The earliest report on the relationship between *Camponotus lateralis* Ol. and *Cremastogaster scutellaris* Ol. is given by Gené (1842). According to this author, the colonies of these two species are sometimes contiguous and the trails that connect the nests with the sources of food are held in common. Later Emery (1886, 1915) described the situation in greater detail and stated that the nests of the two species are always separate, but suggested that *Camponotus*, which chromatically mimics *Cremastogaster*, uses the trails of the latter in order to protect itself from myrmecophilous animals that are repelled by the characteristically unpleasant odour of *Cremastogaster*. The subsequent literature contains scattered observations on the relationship between these two species and also indicates the possibility of analogous relationships between other species of these two genera. Zimmermann (1934) implies that the relationship between *Camponotus truncatus* Spin. and *Cr. scutellaris* is sometimes like that between *C. lateralis* and *Cr. scutellaris*. Analogous situations have been postulated between *Camponotus sicheli* var. *guancha* Sant. and *Cremastogaster nouallieri* Em. on the island of Tenerife by Santschi (1919) and between *Camponotus vitreus* var. *angustula* Em. and *Cremastogaster vandermeer-mohri* Men. in Sumatra by Menozzi (1930). The case of *Camponotus femoratus* F. and *Cremastogaster parabiatica* For. cited by Wheeler (1921) is much more complex. These two species, which nest together in 90% of the ant gardens of British Guiana, forage together and regurgitate food reciprocally. More recently Goetsch (1942, 1951, 1953) and Kaudewitz (1955) have redescribed the relationships of *C. lateralis* and *C. truncatus* with *Cr. scutellaris* as a new type of social parasitism. By inducing *Camponotus* to follow false trails marked by 4% formol or HCOOH, Goetsch demonstrates that *Camponotus* is attracted to *Cremastogaster* by essentially olfactive releasers. Furthermore, both authors describe a kind of heterospecific dominance order in the initial stages of the relationship between two species, with *Cremastogaster* hostile towards *Camponotus*. The manifestations of hostility are accepted by *Camponotus* in the typi-

cally dominated position which these authors call "Demutstellung" or "Wartestellung". After *Cremastogaster*'s initial phase of hostility, the two species seem to get used to each other and continue to forage together.

Since I have had ample opportunity to make field and laboratory observations on these three species and since my conclusions differ somewhat from what has hitherto been written, it seems useful to state my principal observations and conclusions. For simplicity's sake, I shall refer only to *C. lateralis*, the more common species, in the text, but, as far as I could see, the behaviour of *C. truncatus* is identical.

A. The nests of *C. lateralis* and *Cr. scutellaris*, though always separate, are often close together, and their boundaries may even interdigitate. This would seem to indicate that although the two species can certainly live independently, *Cremastogaster* holds a strong attraction over the founding females of *Camponotus*. When the latter select the site of a colony, they clearly take into account the location of *Cremastogaster* nests whenever possible. This is further confirmed by my observation near Sirolo (Ancona) the 17th of August, 1956 of a wingless female of *C. truncatus* following a trail of *Cr. scutellaris* for a good stretch. In nature the closeness of some nests and degree of interpenetration of boundaries in some cases would lead us to consider them as a single nest held in common if it were not that when the nests are broken, the two species attack each other violently. Furthermore, in artificial nests, I have neither succeeded in getting *Cremastogaster* to adopt newly fertilized females of *Camponotus* nor in obtaining the fusion of colonies of the two species at various degrees of development. In both cases fighting seems inevitable and, in the latter, it ends only with the extermination of one of the two species.

B. *Cremastogaster* and *Camponotus* forage together, and members of the latter species are usually tolerated if they are not too numerous. I devised a simple experiment in nature to cast a further light on the relationship between these two species. It consisted in placing large quantities of sweetened water on trails of *Cremastogaster* at spots near trophoporic field of other nectarivorous species. As soon as the third species arrived at the spot in sufficient numbers, fighting inevitably ensued between it and *Cremastogaster*, while *Camponotus* kept well out of the way and did not return to that portion of the trail until calm had been regained.

C. Unquestionably *Camponotus* follows the olfactive trails of

Cremastogaster to reach the same sources of food. This is easily demonstrated by Bonnet's simple experiment and confirmed in nature by the fact that *Camponotus* continues to use *Cremastogaster* trails even in the coldest nights or after the warm weather has ended, when *Cremastogaster* no longer leaves the nest, whereas *Camponotus* is never seen before *Cremastogaster*, even on trails that are used year after year. Nevertheless I was never able to induce *Camponotus* to follow false trails traced with 4% formol or HCOOH as Goetsch (l.c.) claims to have done. On the contrary, when I traced a curved trail from the *Camponotus* nest to a deposit of sweetened water, *Camponotus*, ignoring the false trail, consistently followed a straight line to the new source of food by photomenotactic orientation (demonstrated by the mirror experiment). This result is not unexpected if one reflect that all our present knowledge of trail substances indicates that they are highly specific. If *Camponotus* had such a broad releasing capacity, it would be highly exceptional and would permit it to follow trails made by other species of ants.

D. The relationship between *Cremastogaster* and *Camponotus* is generally characterized by remarkable tolerance or even indifference. I witnessed manifestations of hostility only occasionally, in particular near the nest or the source of food or when *Camponotus* was present in large numbers. The reaction of *Camponotus* to contact with *Cremastogaster* is almost always one of hasty escape, soon followed by a return to the trail at a nearby point. This behaviour is graphically represented in fig. 1.



Fig. 1. Track of a *Camponotus* upon meeting a *Cremastogaster* on an olfactory trail.

I have never observed *Camponotus* in the exact position described by Goetsch and by Kaudewitz as "Demutstellung" and "Wartestellung". However, when the temperature is rather low, *Camponotus* sometimes reacts to contact with its hosts by immobilizing itself in a tanatotic position rather than by escaping.

E. Thus we see that *Cremastogaster* has a double and antithetical effect on *Camponotus*. On the one hand a larger number of the former on a trail will leave a stronger odour more easily recognizable by *Camponotus*, and, on the other, larger numbers of *Cremastogaster* will further delay each *Camponotus* on the trail. At this point we can ask what the optimum situation for *Camponotus* may be, and how their possibility of using the trail is af-

affected by the variation in number of the Cremastogaster. Let us pose:

L = length of the trail

$2n$ = number of Camponotus

$2m$ = number of Cremastogaster

V = speed of Camponotus

v = speed of Cremastogaster

d = delay of a Camponotus upon meeting a Cremastogaster

Since it has been shown experimentally that the relation $V > v$ always holds, it is taken that the Camponotus will be delayed only by meeting Cremastogaster coming from the opposite direction.

We shall suppose that the ants are distributed uniformly over a trail traversed in both directions so that n Camponotus meet the m Cremastogaster coming from the opposite direction.

First let us consider only the negative effect of the Cremastogaster that delay the Camponotus with each encounter, and let us choose as a first hypothesis the case of a single Cremastogaster on the trail. In the interval of time d the single Cremastogaster will cover the portion of the trail $\lambda = dv$, on which $\frac{ndv}{L}$ Camponotus will be found. In this period, however, it will not only meet the $\frac{ndv}{L}$ Camponotus that are on tract λ , but also all those that are on the tract $\lambda_1 = dV$ that are able to reach tract λ in a period of time $\leq d$. The number of these will be $\frac{ndV}{L}$. Thus the total number of Camponotus encountered by the single Cremastogaster in time d will be $\frac{nd}{L}(v+V)$.

After a certain amount of time, the number of Camponotus off the trail because of encounters with Cremastogaster will remain constant because each new encounter will correspond to the return of another Camponotus previously put off the trail. Therefore at any moment the number n_1 of Camponotus on the trail is given by

$$n_1 = n - \frac{nd}{L}(v+V) = n \left(1 - \frac{d}{L}(v+V)\right) = n(1-h)$$

where $h = \frac{d}{L}(v+V)$. h is a constant of the model that satisfies the relation $0 < h < 1$. In fact, from $n_1 < n$ it follows that $h > 0$, and from $n_1 > 0$ it follows that $h < 1$. Note that $h < 1$ implies that $\frac{d}{L}(v+V) < 1$ and therefore $d(v+V) < L$. In other words, the length of the trail must always be greater than the product $d(v+V)$.

Now let us consider the case in which m Cremastogaster travelling in the same direction are uniformly distributed over a trail of length L at a given moment of time. The whole trail L can be subdivided into k tracts, each one having the length dv . Thus $k = \frac{L}{dv}$. If m , the number of Cremastogaster, is greater than k , on a

single tract dv there will be more than one Cremastogaster. The first of these meets a Camponotus which leaves the trail and return after time d and therefore after all the Cremastogaster that follow the first at a distance of less than dv have gone by. Therefore of all the Cremastogaster on a single tract dv , only the first has any effect on the Camponotus and therefore on the problem in question. From this it follows that whenever $m \geq k$, the number of Cremastogaster encountering Camponotus at any moment will always be k .

Now let us examine the situation over a period of time d . The first Cremastogaster leaves $n_1 = n(1-h)$ Camponotus on the trail for the first Cremastogaster of the following group to meet. This Cremastogaster in turn will leave $n_2 = n_1(1-h) = n(1-h)^2$ Camponotus on the trail. Since when $m \geq k$, the total number of Cremastogaster that interact are k , the Camponotus remaining on the trail will be $n_k = n(1-h)^k$. [1]

Instead, when $m < k$ we have $n_m = n(1-h)^m$. [2]

Both functions of n are represented graphically in figure 2.

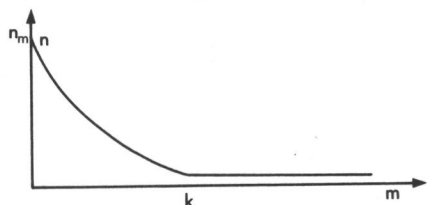


Fig. 2. Variation of the number of Camponotus (n) with the variation of the number of Cremastogaster (m) on a trail, considering only the negative effect of the latter.

Since $1-h < 1$, then $n(1-h)^m$ is a function that tends towards 0 for $m \rightarrow \infty$. However when $m \leq k$, the function n_k no longer depends on m and will therefore be represented by a straight line parallel to the abscissa axis.

Wilson (1962) has already demonstrated that the number of ants attracted to a trail is in direct proportion to the amount of trail substance emitted and therefore to the number of marker ants present on the trail. In our case we can therefore write that $n = \alpha m$, in which α is a proportionality coefficient. Making the proper substitutions in [1] and [2] we set

$$n_k = \alpha m (1-h)^k \quad \text{when } m \geq k$$

$$n_m = \alpha m (1-h)^m \quad \text{when } m < k.$$

Let us study the two functions separately, $n_k = \alpha m$ and $n_k = c m$, in which $c = \alpha(1-h)^k$ is a constant in relation to m , with $c < \alpha$. These functions are represented in fig. 3. Instead, in the second case, we shall have the equation $n_m = \alpha m b^m$, in which α and b are constants in relation to m and $b < 1$. The corresponding curve is given in figure 4.

In fact when $m=0$, $n_m=0$, and when $m \rightarrow \infty$, $n_m \rightarrow 0$. The maximum point of

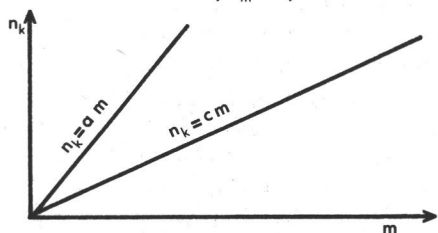


Fig. 3. Variation of the number of Camponotus on a trail as an effect of the variation of the number of Cremastogaster considering only the olfactory attraction and according to the equation $n_k = c m$.

the function has the abscissa $\bar{m} = -\frac{1}{\log(1-h)}$, and its value will be

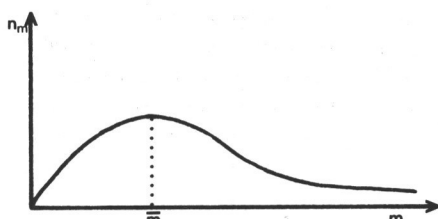


Fig. 4. Variation of the number of Camponotus in function of the number of Cremastogaster according to the equation $n_m = a m b^m$

$n_m = -\frac{a}{e \log(1-h)}$. By superimposing the two curves we obtain the two possible graphs shown in figure 5.

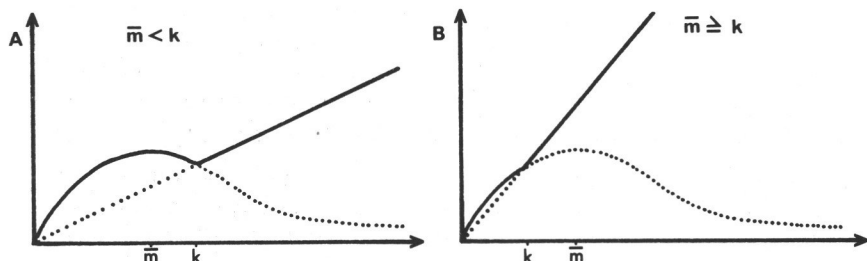
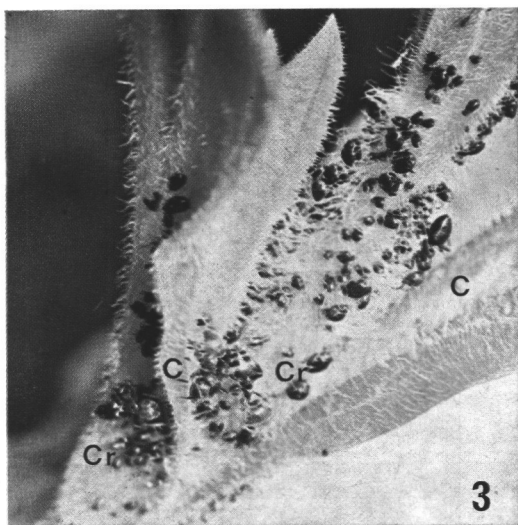
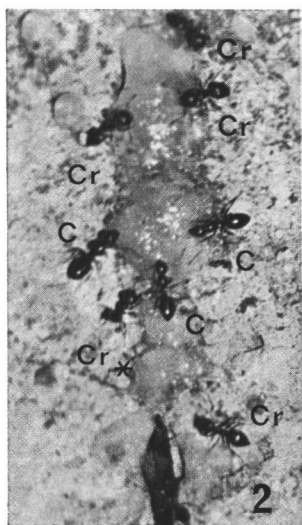
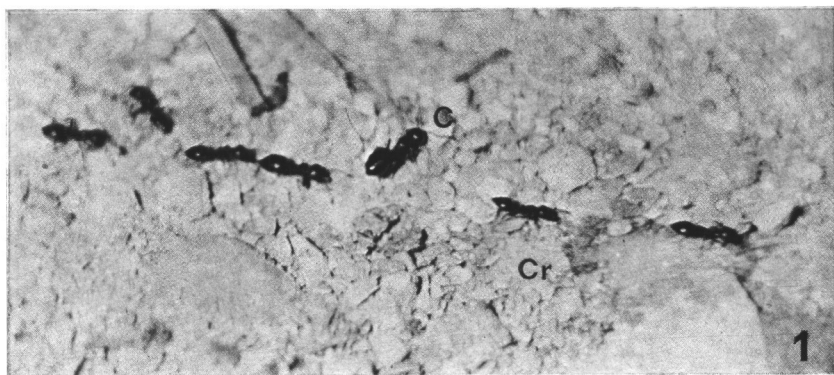


Fig. 5. Graphic representation of the two possible models expressing the variation in number of Camponotus on an olfactory trail of Cremastogaster, taking into account both the positive and negative effect of the latter.

A mathematical study of the rank relation between m and k shows that the relation $\bar{m} < k$ always holds. In fact, from $-\frac{1}{\log(1-h)} < k$ it follows that $h > 1 - e^{-\frac{1}{k}}$. On the other hand $h = \frac{dv + dV}{L} = \frac{1 + \frac{1}{k'}}{\frac{1}{k}}$ in which $\frac{1}{k'} > \frac{1}{k}$ since $v > v'$. Since it has already been stated that $\frac{1}{k} > 1 - e^{-\frac{1}{k}}$, it is clear that $\frac{1}{k} + \frac{1}{k'} > 1 - e^{-\frac{1}{k}}$. Therefore model A of figure 5 is the only valid one.

C. BARONI URBANI: Trail sharing etc.



References

- Emery C. , 1886. -Mimetismo e costumi parassitari del *Camponotus lateralis* Ol. -Bull. Soc. Ent. Ital. , XVIII, pp. 412-413.
- Emery C. , 1915. -La vita delle Formiche. -Ed. Bocca, Torino, 254 pp.
- Gené G. , 1842. -Memoria per servire alla storia naturale di alcuni Imenotteri. -Tip. della R. D. Camera, Modena, 33 pp.
- Goetsch W. , 1942. -Ein neues Gastverhältnis zwischen Ameisen-Staaten. -Sammelheft z. 114 Jb. Schlesis. Ges. , 1941/42 (quoted by Goetsch, 1951).
- Goetsch W. , 1951. -Ameisen- und Termiten-Studien in Ischia, Capri und Neapel. -Zool. Jb. Syst. , Oekol. u. Geogr. d. Tiere, 80, pp. 64-98.
- Goetsch W. , 1953. -Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten. -Akad. Verlagsgesell. , Leipzig, VII+482 pp.
- Kaudewitz F. , 1955. -Zum Gastverhältnis zwischen *Cremastogaster scutellaris* Ol. mit *Camponotus lateralis* bicol. -Biol. Zentralbl. , 74, pp. 69-87.
- Menozzi C. , 1930. -Formiche di Sumatra raccolte dal Prof. J. C. van der Meer Mohr. -Misc. Zool. Sumatrana, XLVII, pp. 1-5.
- Santschi F. , 1919. -Fourmis d'Espagne et des Canaries. -Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. , XIX, pp. 241-248.
- Wheeler W. M. , 1921. -A new case of parabiosis and the "ant gardens" of British Guiana. -Ecology, II, pp. 89-103.
- Wilson E. O. , 1962. -Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organization of mass-foraging. -Anim. Behav. , 10, pp. 134-147, 1 plate.
- Zimmermann S. , 1934. -Beitrag zur Kenntnis der Ameisenfauna Süddalmatiens. -Verh. zool. bot. Ges. Wien, LXXXIV, pp. 1-65.

Explanation of plate

1. A *Camponotus lateralis* worker (C) off a *Cremastogaster scutellaris* trail after encounter with the *Cremastogaster* Cr.
2. *Camponotus lateralis* (C) and *Cremastogaster scutellaris* (Cr) foraging together on a sweetened water deposit near the *Cremastogaster* nest. Note the *Cremastogaster* marked with an asterisk clearly in alarm position and biting the leg of a *Camponotus*.
3. Some *Camponotus lateralis* (C) and *Cremastogaster scutellaris* (Cr) workers together attending an aphid colony on *Silene alba* (Miller).

Some Pheromones Controlling Honeybee Behaviour.

C. G. Butler (Rothamsted Experimental Station, Harpenden,
Hertfordshire, England)

During the last twenty years, the control of honeybee behaviour by pheromones has received much attention. This is, perhaps, a good time to review and try to co-ordinate some of the discoveries and to consider whether any general conclusions can be drawn about the ways in which pheromones operate.

Nassanoff pheromone

One of the first honeybee pheromones to be discovered was the scent produced in the Nassanoff gland of the worker.¹ When a worker finds a source of sucrose syrup, or even drinking water,² or (very occasionally by Apis mellifera) a source of floral nectar,^{3,4} she distributes scent from this gland merely by exposing its surface, so attracting other bees to exploit her discovery. Again, in what appears to be a completely different context, an individual worker bee who has been foraging or has for some reason been separated from other workers or her queen often exposes her Nassanoff gland when she rediscovers them.⁵ However, distribution of the scent is then often, but not always, encouraged by the bee using her wings to fan a current of air over the exposed gland. It is interesting that both Apis cerana ssp. indica and A. florea workers, unlike those of A. mellifera, frequently expose their scent glands when visiting flowers.⁶

¹Sladen, F.W.L. 1902, Ent. mon. Mag. 38, 208-211.

²Free, J.B. 1969, Personal communication.

³Frisch, K. von and Rösch, G.A. 1926, Z. vergl. Physiol. 4, 1-21.

⁴Free, J.B. and Racey, P.A. 1966, J. apicult. Res. 5, 177-182.

⁵Renner, M. 1960, Z. vergl. Physiol. 43, 411-468.

⁶Butler, C.G. 1954, The World of the Honeybee, London. Collins.

The Nassanoff pheromone, as many from the honeybee, seems to operate over a short range only, probably not more than 100 mm.⁷ It is not colony specific,⁵ and it will be interesting to find out whether it is even species-specific or is common to some, or all, of the four species of Apis.

The composition of this olfactory pheromone has been the subject of some controversy^{8,9,10,11} but the biologically active principle has now been shown to be a mixture of citral and geraniol, of which citral is by far the more important component although much less abundant than geraniol.^{12,13} Recent electrophysiological work shows that one type of olfactory receptor cell on the honeybee antenna responds, not only to the Nassanoff scent, but also to citral, geraniol, geranic acid, and citronellol.¹⁴

'Footprint' pheromones

When homecoming bees first succeed in finding the entrance to their hive when it has been displaced during their absence (for example, by turning the hive through 90°), they distribute Nassanoff scent both with and without wing fanning. Another pheromone, which we have called the 'footprint' pheromone, also assists such bees to find the entrance. It is distributed on the hive, around the entrance, by the bees that crawl there, and it attracts other

⁷Butler, C.G. In preparation.

⁸Boch, R. and Shearer, D.A. 1962, Nature, Lond. 194, 704-706.

⁹Boch, R. and Shearer, D.A. 1964, Nature, Lond. 202, 320-321.

¹⁰Free, J.B. 1962, J. apicult. Res. 1, 52-54.

¹¹Shearer, D.A. and Boch, R. 1966, J. Insect. Physiol. 12, 1513-1521.

¹²Weaver, N., Weaver, E.C. and Law, J.H. 1964, Prog. Rep. 2324, Texas A & M University.

¹³Butler, C.G. and Calam, D.H. 1969, J. Insect Physiol. 15, 237-244.

¹⁴Kaissling, K.-E. and Renner, M. 1968, Z. vergl. Physiol. 59, 357-361.

workers and stimulates them to enter the hive.¹⁵ The homecoming bees are also attracted by an odour in the hive atmosphere, which may be that of the 'footprint' substance and is certainly perceived olfactorily and possibly also chemotactically. This pheromone is persistent but probably not colony, perhaps not even species, specific. Although deposited by the workers' feet, and possibly to some extent by the tip of the abdomen, as we have recently discovered by making bees leaving and entering their hives crawl over smoked glass plates,¹⁶ it is probably produced in glands on most parts of a bee's body.¹⁵ It is soluble in, and recoverable from, ethanol and methanol but not ether.¹⁵ It has not yet been identified.

A similar, but chemically distinct, 'footprint' pheromone, which also assists homecomers to find their way, is deposited, probably involuntarily, around the nest entrance by the wasp, Vespula vulgaris, and probably by many other social insects and some solitary ones also.¹⁵

Worker honeybee 'footprint' pheromone persists for at least 4 hours at 23°C and over twenty times as long at 5°C,¹⁵ many times longer than Nassanoff pheromone,¹⁷ with which dishes of food are seldom, if ever, contaminated because the feeding bees disseminate the pheromone in the air rather than on the food or substrate. For example, bees that were feeding at a glass Petri dish and disseminating Nassanoff pheromone were made to stand on, and feed through, large mesh wire-gauze that completely covered the dish. After removing the wire-gauze, through which some of the Nassanoff scent in the atmosphere could be expected to have passed and reached

¹⁵Butler, C.G., Fletcher, D.J.C. and Watler, D. 1969, Anim. Behav. 17, 142-147.

¹⁶Butler, C.G. and Watler, D. Unpublished.

¹⁷Butler, C.G. 1970. In preparation.

the dish and its contents, these were found to be no more attractive to bees than a clean dish. However, the wire-gauze on which the feeding bees had stood attracted other bees and in this respect was comparable to a similar piece of wire-gauze on which about the same number of bees had stood for a similar length of time without exposing their Nassanoff glands.¹⁷

Worker honeybees seem not to use their mouthparts to deposit a pheromone at a feeding-place, because when bees were allowed to lick a dish of sugar syrup clean by thrusting their tongues through wire-gauze on which they were standing, no attractive substances were subsequently demonstrable on the dish. The salivary glands are not, therefore, the source of an attractive pheromone.¹⁸

Nassanoff pheromone that has just been released by bees flying around, or feeding at, a dish of syrup, apparently attracts other bees from a short distance away, but it is the 'footprint' pheromone deposited on a dish by bees that makes such a dish more attractive than a clean one. This is a point requiring consideration both when planning experiments and interpreting the results.

Both drone and queen honeybees deposit attractive 'footprint' pheromones on surfaces on which they crawl, and their pheromones are indistinguishable from those of worker honeybees when tested on food-seeking bees in the field. Also, those of the queen and drone are, like that of the worker, found on the surface of all parts of the body, but especially on the thorax.¹⁷ However, when tested in a different context, namely in the hive, as an attractant for workers with or without a queen, it became clear that a queen's 'footprint' pheromone differs from, and in this situation was much more attractive than, those of worker or drone.¹⁷ Presumably, the worker, drone, and queen honeybee share a common 'footprint'

¹⁸ Simpson, J. Personal communication.

pheromone, but the queen has an additional substance that strongly attracts bees in the hive. This special, additional, 'footprint' pheromone of the queen occurs on all parts of her body and is produced mainly, if not exclusively, in her mandibular glands.^{17,19} It is at least as persistent as worker honeybee 'footprint' pheromone, probably very much more so when mixed with such 'fixatives' as the fatty acids in her mandibular gland secretion. However, it is readily removed and destroyed by worker bees who would otherwise remain unaware of the loss of their queen for a considerable time after she had gone, instead of realising her absence within 30 minutes or sooner after her removal from the hive.⁶ It operates over a short range of perhaps as much as 20 mm and is soluble in ethanol and some other organic solvents.¹⁷ It plays a very important part in the hive in attracting workers to the queen, the source of the "queen substance" which, when available to the workers of a colony in sufficient quantity, inhibits queen rearing and development of workers' ovaries.^{20,21,22,23} We now know that this honeybee "queen substance" is a mixture of at least two biologically active substances, 9-oxodec-trans-2-enoic acid and another that we originally called "inhibitory scent"^{24,25} and now think to be the

¹⁹Gary, H.E. 1961, *Science* 133, 1479-1480.

²⁰Butler, C.G. 1954, *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 105, 11-29.

²¹Butler, C.G. 1959, *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 34, 137-138.

²²Pain, J. 1961, *Ann. Abeille* 4, 73-158.

²³Voogd, S. 1955, *Experientia* 11, 181-182.

²⁴Butler, C.G., Callow, R.K. and Johnston, N.C. 1961, *Proc. R. Soc. B*, 155, 417-432.

²⁵Butler, C.G. 1961, *J. Insect Physiol.* 7, 258-264.

odour of 9-hydroxydec-trans-2-enoic acid,²⁶ which is probably the "pheromone II" of Pain.²²

Swarm attraction and stabilization

The odour of 9-oxodecenoic acid seems not to attract worker honeybees in the hive,^{22,27} nor does that of 9-hydroxydecenoic acid,²⁶ although that of a mixture of the two sometimes does outside the hive.²⁸ Indeed, in 1964 Velthuis and van Es reported that swarming worker honeybees that had lost their queen could be attracted by the odour of her 9-oxodecenoic acid.²⁹ We were able to confirm this with experiments in which the queens of swarms in large, open fields were removed and the queenless bees flew 100 m upwind to a source of synthetic 9-oxodecenoic acid hidden in a wire-gauze cage attached to a cane and about 1.3 m above the ground.²⁸ Worker honeybees paid no obvious attention to the odour of this acid when it was offered at the same site but 4 m above the ground, although many drones did so as the odour of this acid is the queen's olfactory sex attractant.^{30,31} Although the workers seeking their lost queens were attracted by the odour of 9-oxodecenoic acid and some alighted on the cages containing it, they did not form quiet, persistent clusters. When, however, we added 9-hydroxydecenoic

²⁶Butler, C.G. and Callow, R.K. 1968, Proc. R. ent. Soc. Lond. (B), 43, 62-65.

²⁷Butler, C.G. 1960, *Experientia* 16, 424-426.

²⁸Butler, C.G. and Simpson, J. 1967, Proc. R. ent. Soc. Lond. (B), 42, 149-154.

²⁹Velthuis, H.H.W. and Es, J. van. 1964, J. apicult. Res. 3, 11-16.

³⁰Gary, N.E. 1962, Science, N.Y. 136, 773-774.

³¹Butler, C.G. and Fairey, E.M. 1964, J. apicult. Res. 3, 65-76.

acid (another pheromone from the queen's mandibular glands that has been shown to be responsible for stabilizing the swarm cluster³²) to the 9-oxodecenoic acid in the cages 1.3 m above the ground, the combined odours of these acids attracted the bees and caused them to form compact, stable, queenless clusters on the wire-gauze cages containing them.²⁸

Sex attraction

Virgin queen and drone honeybees (A. mellifera) pay no attention to one another either in the hive, or at or near its entrance when leaving on their nuptial flights, in spite of the fact that at least from the time she becomes nubile onwards throughout her life a virgin (or mated) queen has on the surface of her body, and is therefore continuously releasing into the atmosphere, olfactory sex attractant, 9-oxodec-trans-2-enoic acid, produced in her mandibular glands.^{30,31} This must impinge on and, presumably, stimulate sense cells on the drones' antennae that are tuned to respond even to a very few molecules of this acid.³³ Not until a queen reaches a minimum height above the ground do the drones pay attention to her. This height depends on the speed of the wind at any given time and so tends to vary considerably.³¹ It ranges from about 4 m to 25 m or more.^{31,34} The stronger the wind the nearer the ground drones and, presumably, queens fly.³¹ The heights at which drones and queens are making their nuptial flights at given times are usually, perhaps always, greater than those at which the worker bees are flying at these times and, indeed, when passing through the workers' flight zones, queens are liable to be attacked by them.³⁴

³²Butler, C.G., Callow, R.K. and Chapman, J.R. 1964, Nature, Lond. 201, 733 only.

³³Kaissling, K.-E. and Renner, M. 1968, Z. vergl. Physiol. 59, 357-361.

³⁴Ruttner, F. 1966, Bee World 47, 93-100.

On reaching the altitude appropriate to the wind speed, a drone probably flies about at random until he perceives the odour of 9-oxodecenoic acid, the queen's sex attractant, whereupon he turns and flies directly upwind for about 9 m looking for her. Because of his small visual acuity, he must fly within about 1 m of a queen to see her. If he fails to see her, or to obtain a further scent stimulus, he stops flying directly upwind and casts around for her scent. On finding it he flies directly upwind once more, looking for her. This sequence of events continues until the drone gets near enough to a queen to see her and chase her, or until he loses her scent altogether, or becomes fatigued or short of food, and returns home.³¹ The biological significance of this system is apparent when one realises that, in whatever direction a queen flies, a drone will be more likely to find her if he flies upwind whenever he smells her than if he flies about at random. This is because a queen always starts and finishes her flight at the same point. Therefore, whatever she does during her flight, the sum of the distances she moves in various directions is zero relative to the ground. This means that her upwind air distances are longer than her downwind ones, so that she leaves longer scent trails when travelling upwind than when travelling downwind. Therefore, when a drone smells a queen she is more likely to be upwind than downwind of him and he is more likely to get nearer to her by turning upwind than by flying about at random.³⁵

In some mountainous parts of Austria and Germany,^{34,36} and in similar terrain in some other countries,³⁷ flying drones from

³⁵Butler, C.G. 1967, Biol. Rev. 42, 42-87.

³⁶Ruttner, F. and Ruttner, H. 1968, Z. Bienenforsch. 9, 259-265.

³⁷Lecomte, J. Personal communication.

apiaries as far as 8 km away³⁴ aggregate in the same restricted areas year after year. Attempts to find similar drone aggregation places in various parts of England, including fenland, moorland, woodland, arable and grass areas, have failed.³⁸ At the places regularly surveyed in England during the summer of 1967, the number of drones visiting on consecutive days when drones were flying very strongly ranged from about ten to many thousands.³⁸ The presence of one or more queens at an observation place on a few occasions could, it is thought, have explained the variation in the number of drones observed at different times. Further, the regular occurrence of aggregation places in some areas and their apparent absence in others, may not be as contradictory as it appears if one assumes that in those areas where drones seem to be widely distributed there are many, ecologically suitable aggregation places; so many, in fact, that aggregation is not apparent. By contrast in those areas where aggregations regularly occur, suitable sites may be few so that aggregation becomes obvious.

9-Oxodecenoic acid is very persistent, and only a few molecules are necessary to stimulate a flying drone to turn upwind. For example, in the summer of 1962 I dipped a glass rod into a dilute solution of 9-oxodecenoic acid in ethanol. Since then it has been kept unprotected on an open shelf in my room. In June 1969 it still attracted drones when suspended 5 m above the ground on a sunny afternoon.

In 1966 we found that ethanol extracts of queens of Apis cerana ssp. indica and of A. florea attracted drones of A. mellifera, and were able to show that each queen contained about 10 µg 9-oxodec-trans-2-enoic acid.³⁹ Unfortunately, we had no A. dorsata queens.

³⁸ Butler, C.G. 1968, Rep. Rothamsted exp. Stn. for 1967, 212-213.

³⁹ Butler, C.G., Calam, D.H. and Callow, R.K. 1966, Nature, Lond. 213, 423-424.

We suggested that all four species of Apis may share the same, or similar, olfactory sex attractant and pointed out that, although inter-specific attraction may perhaps occur in regions where two or more of these species co-exist, inter-specific matings are unlikely because of disparity in size and anatomical differences between the drones. It has since been demonstrated that Apis cerana drones can be stimulated by the odour of A. mellifera queens.⁴⁰

A drone of A. mellifera can be attracted from a distance as great as 60 m downwind by the odour of the sex attractant of a queen.³¹ On seeing the queen he darts towards her and, keeping to leeward of her, examines her very closely, often touching her with his antennae and sometimes also with his front-legs.⁴⁰ Experiments show that he will rarely mount her unless her sting-chamber is open^{40,41} and, further, that the odour of the 9-oxodecenoic acid on her body is also an important stimulus to mounting.⁴⁰ It seems, therefore, that, on her mating flight, a virgin queen's 9-oxodecenoic acid serves both as an olfactory sex attractant stimulating a distant drone to turn upwind and fly towards her and, when he sees her and approaches her closely, as an aphrodisiac stimulating him to mount her. The results of these experiments led me to conclude that the odour of 9-oxodecenoic acid was probably the only aphrodisiac produced by a queen.⁴⁰ But it seems possible that an olfactory, or perhaps gustatory, substance that is produced in gland pockets of tergites 2, 3 and 4 of the queen, and which are most active when she is ready to mate,⁴² also acts as an aphrodisiac that is, perhaps, perceived by a drone when he touches the queen's body with his antennae or front-legs.⁴⁰

⁴⁰Butler, C.G. 1967, Proc. R. ent. Soc. Lond. (B), 42, 71-76.

⁴¹Gary, N.E. 1963, J. apicult. Res. 2, 3-13.

⁴²Renner, M. and Baumann, M. 1964, Naturwissenschaften 51, 68-69.

Alerting pheromones

As worker honeybees reach foraging age, a substance with a strong odour accumulates in their mandibular glands and eventually becomes abundant in those of older foragers.^{43,44} It has been identified as 2-heptanone,⁴⁵ shown to alert guard bees when presented at the hive entrance^{45,46,47,48} and to act as a repellent when presented to foraging honeybees at a feeding place,^{43,49,50} although its function then is not, as might be supposed, to divert bees away from exhausted food sources, as these proved more attractive than unexhausted ones.⁴⁹

The mandibular gland pheromone of worker honeybees is several times less potent as an alerting substance than the odour of their crushed sting apparatus⁴⁸ which contains isoamyl acetate,⁵¹ a powerful alerting substance for honeybees.^{46,51} However, although the odour of isoamyl acetate is probably the principal alerting component of the secretion of the sting complex of the worker honeybee, it is not the only one.⁴⁶

The biological function of the mandibular gland pheromone, 2-heptanone, of the older worker honeybee remains a matter for conjecture, as it seems doubtful whether it serves as an alerting pheromone at, or near, the hive in the way that isoamyl acetate from the sting complex does. Perhaps it acts as a warning substance, enabling would-be robber bees to avoid strongly guarded colonies,⁴⁹

⁴³Simpson, J. 1961, Rep. Rothamsted exp. Stn. for 1960, 172-173.

⁴⁴Boch, R. and Shearer, D.A. 1967, Z. vergl. Physiol. 54, 1-11.

⁴⁵Shearer, D.A. and Boch, R. 1965, Nature, Lond. 206, 530 only.

⁴⁶Free, J.B. and Simpson, J. 1968, Z. vergl. Physiol. 61, 361-365.

⁴⁷Maschwitz, U.W. 1964, Nature, Lond. 204, 324-327.

⁴⁸Maschwitz, U.W. 1964, Z. vergl. Physiol. 47, 596-655.

⁴⁹Simpson, J. 1966, Nature, Lond. 209, 531-532.

⁵⁰Butler, C.G. 1966, Nature, Lond. 212, 530 only.

⁵¹Boch, R., Shearer, D.A. and Stone, B.C. 1962, Nature, Lond. 195, 1018-1020.

or is used by bees that have entered the nest of another colony and are stealing its carbohydrate stores to deter the colony's defenders from attacking them. Another possibility is that it plays a part in regulating brood feeding, its presence near a larva informing nurse bees that approach it that this larva has just been fed. Against this last hypothesis must be set the fact that 2-heptanone is more abundant in the mandibular glands of field bees than in those of nurse bees, but perhaps this is just fortuitous.

Control of development of sexual maturity and queen rearing

Experimental work leading to isolation and identification of the pheromones inhibiting ovary development in adult worker honeybees and the rearing of superfluous queens by them has been thoroughly reviewed by several workers,^{22,35,52} and need only be summarized.

Both oogenesis in worker honeybees (A. mellifera) and queen rearing by them are, except under the special circumstances mentioned later, inhibited by pheromones^{21,23,53} produced in the queen's mandibular glands.^{54,55} Butler²⁰ called the mixture of these pheromones together with other substances that are soluble in ethanol and some other organic solvents, 'queen substance'. The pheromones concerned have since been identified as 9-oxodec-trans-2-enoic acid²⁴ and 9-hydroxydec-trans-2-enoic acid.²⁶ They, together with the other substances in the secretion of the queen's mandibular glands, are spread by the queen over her body when grooming,⁵⁶ so becoming available to those of her workers who are

⁵²Verheijen-Voogd, C. 1959, Z. vergl. Physiol. 41, 527-582.

⁵³Butler, C.G. 1957, Experientia 13, 256-257.

⁵⁴Butler, C.G. and Simpson, J. 1958, Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 33, 120-122.

⁵⁵Butler, C.G. 1959, Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 34, 137-138.

⁵⁶Butler, C.G. 1956, Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 31, 12-16.

attracted to her by an unidentified pheromone also present in her mandibular gland secretion.^{17,19} Workers attracted by a queen's odour lick the inhibitory pheromones from her body and share them widely in regurgitated food with other members of their colony.^{20,56} In this way all the workers remain inhibited until the supply of inhibitory material either fails (e.g. the queen becomes lost or dies) or diminishes (e.g. before supersedure of a failing queen⁵⁷), or there is serious interference with its collection and distribution (e.g. when overcrowding of the hive leads to swarming⁵⁸).

Some general conclusions

Several important conclusions, which probably apply to pheromones in general, can be drawn from studying those of honeybees.

First, it is essential to present any given pheromone in the right context, and often at about the right concentration, for a normal biological result to be obtained (e.g. although 9-oxodecenoic acid is very important both in inhibiting workers from rearing superfluous queens and in preventing unnecessary development of their ovaries, it does not attract workers in the hive.^{22,23,24}

However, in the field its odour assists swarming workers to find their queen, provided it is presented in the height zone in which they are flying²⁸). Second, it must be realised that a given pheromone may have several distinct functions and produce different results in different situations (e.g. 9-oxodecenoic acid not only inhibits queen rearing and helps attract swarming bees, but also serves as a sex attractant for drones helping them to find a nubile, flying queen,³¹ and as an aphrodisiac when a drone finds such a queen.⁴⁰ It must, however, be presented in the correct height zone³¹). Third, some pheromones consist of mixtures of at least two substances of which some, but not all, act synergistically (e.g. the olfactory pheromone that assists swarming workers to find

⁵⁷Butler, C.G. 1957, Insectes soc. 4, 211-223.

⁵⁸Butler, C.G. 1960, Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 35, 129-132.

their queen consists of a mixture of the odours of 9-oxodecenoic acid and 9-hydroxydecenoic acid acting additatively, not synergistically.²⁸ However, when inhibiting queen rearing by workers these substances act synergistically²⁶). Fourth, a mixture of two, perhaps more, pheromones, each controlling different, distinct phenomena, is sometimes released (e.g. a queen's scent, attracting workers in the hive to her, is released together with her inhibitory 9-oxodecenoic and 9-hydroxydecenoic acids and with her 'footprint' pheromone^{17,19}). Fifth, pheromones are not necessarily species-specific (e.g. queens of Apis mellifera, A. cerana and A. florea share a common olfactory sex attractant, 9-oxodecenoic acid³⁹).

Etat phasaire et destinée post-imaginale des glandes ventrales chez

Locusta migratoria migratorioides (R. et F.).

P. Cassier (Laboratoire d'Evolution des Etres organisés et Laboratoire de Microscopie électronique appliquée à la Biologie, C.N.R.S., 105, boulevard Raspail, 75-Paris, 6^e -France.

Il est classiquement admis depuis les observations de Carlisle et Ellis (1959)¹⁾ que les glandes de mue ou glandes ventrales persistent chez les Acridiens solitaires (Locusta migratoria migratorioides R. et F., Schistocerca gregaria Forsk.) et dégénèrent, après la mue imaginale, chez les individus grégaires. Mais cette notion doit désormais être amendée ainsi qu'en témoignent des faits d'observation, des données expérimentales et infrastructurales. En fait la destinée post-imaginale des glandes ventrales comme la réalisation des caractères phasaires ne dépendent pas exclusivement de la densité des populations; leur déterminisme est pluri-factoriel. La persistance ou la dégénérescence des glandes ventrales après la mue imaginale dépendent en particulier de l'action périphérique, sensorielle, de facteurs écologiques aussi divers que la photopériode, l'hygrométrie ou la température.

De plus, la mise en évidence d'une action prothoracotrope des corpora allata et des extraits riches en hormone juvénile (cf. revue générale P. Joly, 1968)²⁾ suggère que l'action de ces facteurs résulte, après intégration cérébrale, d'une modification bénéfique ou défavorable de l'activité des corpora allata. Conformément à cette hypothèse que nous proposons de vérifier les facteurs qui déterminent une augmentation de l'activité des corpora allata doivent assurer le maintien des glandes ventrales après la mue imaginale et favoriser la réalisation des caractères propres à la phase solitaire; inversement ceux qui entraînent une réduction de l'activité des corpora allata doivent induire l'involution des glandes ventrales et assurer la réalisation du phénotype grégaire.

I.- Persistance des glandes ventrales, évolution vers le type solitaire et hyperactivité des corpora allata.

A.- Faits d'observation. Chez les Criquets solitaires les glandes de mue ne persistent après la métamorphose que chez les individus maintenus toute leur vie à forte hygrométrie ⁽³⁾; ces conditions d'élevage déterminent une activité précoce ⁽⁴⁾ et intense ⁽⁵⁾ des corpora allata comme le suggèrent le maintien de la livrée verte lors de la mue imaginale et l'augmentation du volume de ces glandes.

Les Criquets groupés soumis aux conditions photopériodiques hivernales conservent également leurs glandes ventrales après la mue imaginale et parallèlement, l'accroissement du dimorphisme lié au sexe, l'accélération de la maturation sexuelle et du rythme de ponte, l'augmentation de la fécondité, etc... témoignent d'une activité respectivement précoce et intense des corpora allata.

Enfin, chez les imagos de L. migratoria migratoria (souche "Kazalinsk") qui, même en élevage à forte densité conservent des caractères juvéniles propres à la phase solitaire, gage d'une grande activité des corpora allata, les glandes ventrales persistent et présentent des caractères infrastructuraux identiques à ceux des glandes de mue des solitaires verts de L. migratoria migratorioides.

B.- Preuves expérimentales. L'implantation de corpora allata actifs (1 paire par individu) dans la cavité abdominale de larves grégaires du 5ème stade élevés dans des conditions qui déterminent la dégénérescence des glandes ventrales (densité élevée, jours longs, basse hygrométrie) en assure la pérennité quel que soit le phénotype et le sexe des récepteurs après la mue qui suit l'implantation. Ainsi, l'implantation précoce chez des larves du 5ème stade en cours d'exuviation ou âgées de moins de 2 jours raccourcit la durée de ce stade, perturbe le déroulement de la mue imaginale et induit, conformément aux données de L. Joly ⁽⁴⁾ l'apparition d'un fort pourcentage d'adultoïdes. Ces animaux peuvent être assimilés à des larves géantes du 6^e stade puisque leurs glandes de mue persistent et restent fonctionnelles; leur activité se manifeste par la réalisation d'une mue supplémentaire, léthale,

les animaux ne parvenant pas à se dégager de leur exuvie. L'implantation de corpora allata chez des larves du 5ème stade âgées de 2 à 4 jours n'influe que modérément sur la mue imaginale: apparition de "pseudo-imagos" ou adultes imparfaits. Chez ces animaux généralement solitaricolore, l'activité sexuelle est précoce (accouplement, développement ovarien) et les glandes de mue persistent alors que celles des Criquets "témoins" disparaissent immédiatement après la mue imaginale. Enfin, l'implantation tardive de corpora allata (moins de trois jours avant la mue imaginale) n'affecte que la pigmentation post-imaginale des récepteurs et induit chez ces adultes parfaits, grégaires par leurs caractères morphométriques, l'apparition de la livrée verte caractéristique de la phase solitaire, une activité sexuelle précoce et la persistance des glandes ventrales.

En conclusion, l'augmentation du taux de l'hormone juvénile dans l'hémolymphe et sa présence au moment de la mue imaginale suffisent à assurer, de manière directe ou indirecte, la pérennité des glandes de mue.

C.- Données infrastructurales. L'étude infrastructurale des glandes ventrales pérennes des adultes solitaires verts, des Criquets grégaires élevés en jours courts, des "grégaires verts" obtenus expérimentalement et des imagos de L. migratoria (souche "Kazalinsk") révèle l'existence d'un synchronisme entre l'activité ovarienne contrôlée par les corpora allata et les aspects morphologiques qui témoignent de l'activité cyclique des glandes de mue ⁽⁷⁾. Ainsi, l'abondance des ribosomes isolés ou groupés ("cellules sombres") marque le jour de chaque ponte comme au début de chaque stade larvaire ⁽⁸⁾ le départ d'un cycle sécrétoire; à leurs dépens s'édifient d'étroits saccules ergastoplasmiques dont la fragmentation engendre de petites vésicules; au milieu du cycle les vésicules isolées ou engrenées dont la taille a régulièrement augmenté occupent la majeure partie des cellules ("cellules claires"); la substitution à cet ergastoplasme de cavités irrégulières de reticulum endoplasmique agranulaire marque, lors de la ponte suivante, la

fin de l'évolution de cet organite dans des cellules où la présence de nombreux ribosomes annonce le départ d'un nouveau cycle.

Cette étude témoigne donc de l'intégrité morphologique des glandes ventrales pérennantes et, du fait de l'évolution cyclique des éléments du reticulum endoplasmique, de la persistance de leur aptitude fonctionnelle. Enfin, cette étude qui permet d'observer un synchronisme entre l'activité cyclique des corpora allata et celle des glandes ventrales accrédite l'hypothèse de l'existence d'une relation fonctionnelle entre ces deux glandes endocrines.

II.- Dégénérescence des glandes ventrales, évolution vers le type grégaire et hypoactivité des corpora allata.

A.- Faits d'observation. Dans nos conditions d'élevage, les glandes de mue ne dégèrent que chez les Criquets soumis aux conditions photopériodiques estivales ⁽⁶⁾⁽⁹⁾. Or le groupement ⁽⁴⁾⁽⁵⁾ comme les jours longs ⁽¹⁰⁾ détermine une réduction de la taille des corpora allata et de leur activité ainsi qu'en témoignent le retard de la maturation sexuelle, la réduction de la fécondité et le ralentissement du rythme de ponte. Les glandes ventrales dégèrent également chez les adultes solitaires à condition qu'ils soient maintenus dès l'éclosion à bas degré hygrométrique ⁽⁹⁾, condition qui entraîne la persistance de la livrée beige et la réduction de l'activité des corpora allata ⁽⁵⁾

B.- Preuves expérimentales. L'ablation précoce des corpora allata pratiquée moins de trois jours après la mue imaginale inhibe la maturation sexuelle et détermine chez les solitaires verts de Locusta la dégénérescence des glandes de mue alors que chez les témoins elles persistent toute la vie de l'animal. L'ablation tardive des corpora allata de femelles mûres détermine à brève échéance l'arrêt des cycles ovariens et, parallèlement, l'atrophie des glandes ventrales.

C.- Données infrastructurales. L'étude infrastructurale des glandes ventrales qui régressent après la mue imaginale chez les Criquets groupés maintenus en jours longs ou chez les solitaires élevés à bas degré hygrométrique révèle une participation précoce et prépondérante

de l'appareil de Golgi à l'élaboration des structures lytiques impliquées dans cette dégénérescence, sites d'une intense activité phosphatasique acide. Les premières étapes de cette dégénérescence sont marquées par la formation de volumineux "corps vacuolaires" (cytosomes) et vacuoles autophagiques dans lesquels, quel que soit le degré d'autolyse l'activité phosphatasique acide peut être mise en évidence à la périphérie de chaque vacuole golgoenne constitutive. Les étapes ultimes de la dégénérescence sont caractérisées par l'autolyse des cytosomes et des vacuoles autophagiques, par une fragmentation cellulaire et par une pycnose nucléaire⁽⁹⁾⁽³⁾.

Les premiers symptômes de la dégénérescence ne se manifestent qu'au terme d'une période de latence pendant laquelle glandes pérennes et glandes abortives présentent les mêmes caractères cytologiques; cette période couvre les 2 à 3 premiers jours de la vie imaginale.

Conclusions.

Chez Locusta migratoria migratorioides (R. et F.) la destinée post-imaginale des glandes ventrales, comme les caractères phasaires, est directement conditionnée par le taux de l'hormone juvénile présente dans l'hémolymphe.

1.- La présence d'hormone juvénile dans l'hémolymphe au moment de la métamorphose et l'hyperactivité des corpora allata suffisent à assurer la pérennité post-imaginale des glandes ventrales. Ces conditions physiologiques sont assurées par l'action de facteurs écologiques (forte hygrométrie, photopériodes hivernales), biotiques (isolement) ou expérimentalement, par l'implantation de corpora allata surnuméraires actifs; ces conditions déterminent parallèlement l'expression du phénotype solitaire.

2.- L'absence d'hormone juvénile au moment de la métamorphose et pendant les 3 premiers jours de la vie imaginale entraîne la dégénérescence des glandes ventrales. L'absence d'hormone juvénile traduit l'inactivité temporaire des corpora allata (grégaires élevés en jours longs; solitaires maintenus toute leur vie à basse hygrométrie); elle peut

être obtenue expérimentalement par ablation précoce des corpora allata. Parallèlement l'expression des caractères propres à la phase grégaire est renforcée.

Auteurs cités.

- (¹) D.B. Carlisle et P.E. Ellis (1959). C.R. Acad. Sci., 249, 1059-60.
- (²) P. Joly (1968). Endocrinologie des Insectes. Edit. Masson, 344 p.
- (³) P. Cassier et M.-A. Fain-Maurel, Arch. Zool. exp. et gén, 110, 2, sous presse. (1969).
- (⁴) L. Joly (1960). Thèse Strasbourg, 103 p.
- (⁵) G.B. Staal (1961). Thèse, Wageningen, 125 pages.
- (⁶) P. Cassier et M.-A. Fain-Maurel (1968). C.R. Acad. Sci., 267, 2477-9.
- (⁷) P. Cassier et M.-A. Fain-Maurel (1969). Arch. Zool. exp. et gén., 110, 2, sous presse.
- (⁸) M.A. Fain-Maurel et P. Cassier (1968). Arch. Zool. exp. et gén., 109, 3, 445-476.
- (⁹) M.-A. Fain-Maurel et P. Cassier (1969). Arch. Zool. exp. et gén., 110, 1, 91-124.
- (¹⁰) P. Cassier (1966). Bull. biol. Fr. et Belg., 100, 1, 135-179.

+ +
+
+

Beitrag zur Biologie der Wespen

M. Fabritius (Zoolog. Institut der Universität Frankfurt/Main,
Abteilung: Institut für Bienenkunde)

Das Bieneninstitut in Oberursel hatte im Sommer 1968 ein Wesparium (Ishay) aufgestellt; dadurch wurden Beobachtungen zur Biologie von *Vespa crabro* ermöglicht. Unter anderem wurde das Verhalten von *Vespa crabro* beim Beutefang und bei der Gewinnung und Verarbeitung von Baumaterial untersucht. Daneben gelangen einige allgemeine Beobachtungen zum Verhalten der Hornissen im Nest.

1. Der Beutefang bei *Vespa crabro*

Hornissen jagen gerne Bienen. Sie erbeuten aber auch Gattungsgenossen, die Wespen (Schremmer, 1962).

Im geschlossenen Flugraum des Wespariums wurden den Hornissen zunächst frisch getötete Bienen geboten. Später stellten wir einfach Waben, die noch mit vielen Bienen besetzt waren, zu dem Futterplatz, wo sich neben Honig auch Wasser und Baumaterial befand. Auch einige Nester von *Dolichovespula saxonica* wurden als Futter geboten. Die Hornissen erlernten schnell den Standort des Futterplatzes und jagten eifrig die Bienen und auch Wespen, die im Wesparium flogen.

Die Beobachtungen zum Fangverhalten wurden mit Hilfe eines Tonbandgerätes aufgezeichnet und außerdem wurden die Hornissen photographiert, während sie die Beutetiere zerschnitten.

Die Hornissenarbeiterin geht mit vorgestreckten Antennen auf das Beutetier los. Sie packt die Beute und hält deren Abdomen mit einem ihrer Hinterbeine in sichere Entfernung von ihrem Körper. Daraufhin wird die sich heftig wehrende Beute so gedreht, daß die Hornisse diese mit ihren

Mandibeln in den Nacken beißen kann. (siehe Diaserie). Diesen Biß beobachtet man auch, wenn Hornissen schon getötete Beute ergreifen. Nur einmal bei weit über hundert Beobachtungen wurde gesehen, daß die Hornisse vor dem Zerlegen der Beute einen Stich anbringt. Man muß daher annehmen, daß die Hornisse ihre Beute durch einen Biß und nicht durch einen Stich tötet.

Nach dem tötlichen Biß beginnt die Hornisse mit dem Abnagen des Kopfes. Manchmal beginnt sie damit schon am Fangort, im Normalfall aber erst nach einem kurzen Zwischenflug, wobei das Beutetier mit den beiden Vorderbeinen gehalten wird. Sobald der Kopf der Beute abgefallen ist, werden nacheinander Beine, Abdomen und Flügel abgebissen. Diese Reihenfolge ist allerdings nicht starr festgelegt, sondern wird oft verändert.

Typisch ist aber die Haltung der Hornisse, die sie beim Zerlegen der Beute einnimmt. Die Tiere hängen mit dem Kopf nach unten, nur mit einem oder beiden Hinterbeinen an der Decke des Wespariums oder an einem Zweig festgekrallt. Die Ventralseite des Beutetieres steht dabei der Ventralseite der Hornisse gegenüber, während das Abdomen des Beutetieres dem Kopf der Hornisse zugewandt ist. Durch diese Haltung kann der Jägerin der Stachelapparat des Beutetieres nicht gefährlich werden.

Der noch übriggebliebene Teil der Beute, der Thorax, wird zwischen den Vorderbeinen so gedreht, bis die beste Ansatzstelle gefunden ist, um den Chitinpanzer aufzuschneiden und die allein begehrte Flugmuskulatur herauszuschälen. Das Fleischkugeln wird am Ort gründlich durchgekauert, wobei es auch hier mit den Vorderbeinen festgehalten und fortwährend gedreht wird. Die Hornissenarbeiterin läuft nun mit dem Futterpaket unruhig umher und fliegt nach einiger Zeit zum Nest ab. Dort wird das Fleisch an die Larven verfüttert.

2. Gewinnung und Verarbeitung von Baumaterial

Das Baumaterial eines Hornissennestes unterscheidet sich von dem des Wespennestes durch die gröbere Beschaffenheit.

In dem Wesparium wurde den Hornissen neben Futter auch Baumaterial in Form von vermoderter Birke geboten. Beobachtet man nun eine Hornisse bei der Gewinnung von Baustoff, so sieht man das Tier auf der Unterlage sitzen und mit den Kiefern Holzteile abnagen. Dabei dienen die Vorderbeine als Stütze gegen das Holzpaket, das bereits abgenagt wurde (siehe Diaserie).

Der Kopf bewegt sich schabend und nagend von vorne nach hinten in Richtung auf die Vorderbeine zu, die das Baustoffpaket festhalten. Während dieses Vorganges betastet das Tier das abzunagende Material so wie das erbeutete Holzpaket fortwährend mit den beiden Antennen. Diese bewegen sich gleichzeitig von den beiden Seiten nach innen zur Körpermitte hin auf den Gegenstand zu. Dabei bleibt der Scapus in der Ruhelage. Nur die Glieder der Fühlergeißel üben diese Bewegung aus. Diese Tastbewegungen der Antennen erfolgen 3 - 5 mal pro Sekunde.

Im Nest wird das Baustoffpaket mit klebrigem Speichel durchfeuchtet und an die noch unfertige Zellwand angeheftet. Die Hornisse hält dabei den Baustoff mit den Vorderbeinen fest, während sie zur gleichen Zeit mit ihren Antennenspitzen die Zellwandstärke abtastet. Dieser Vorgang entspricht demjenigen, der auch bei der Baustoffgewinnung zu beobachten ist.

Man muß annehmen, daß mit dieser Antennenbewegung einmal die Wandstärke der Zelle gemessen wird, zum anderen die Größe des abgenagten Baupaketes. Sie dient damit als Information für die zu bauende Zellwandstärke, zumal Lindauer und Martin (1966) bei der Honigbiene eine solche Funktion der Antennenspitzen beweisen konnten.

Die Hornissenarbeiterin kehrt bei der Bautätigkeit noch mehrmals

an den Ausgangspunkt zurück und bearbeitet den neu angefügten Streifen unter lebhaftem Antennenspiel solange, bis er der Stärke der alten Zellwand entspricht. Die Hornisse, die mit dem Bau einer bestimmten Stelle des Nestes beginnt, kann von anderen Arbeiterinnen abgelöst werden. Die nachfolgenden Tiere führen die Arbeit der ersten fort und bauen die Zell- bez. Umhüllungswand mit der gleichen Präzision weiter wie das Tier, das mit dem Bau begann.

3. Allgemeine Beobachtungen zum Verhalten der Hornissen im Nest

Frisch geschlüpfte Hornissen zeigen ein auffälliges Verhalten. Sie sind leicht an ihren noch ungefalteten Flügeln als frisch geschlüpfte Tiere zu erkennen. Sie laufen entweder sofort auf die Königin zu und belecken den Körper derselben oder sie erbetteln Futter von einer älteren Arbeiterin, die es bereitwillig abgibt. (Dias).

Auch im Hornissennest wurde eine Arbeitsteilung beobachtet. Die Jungtiere haben die Aufgabe, das herbeigebrachte Futter an die noch kleinen Larven zu verfüttern. Man sieht daher fast immer junge Tiere, die mit ihrem Vorderkörper in den Zellen stecken und die Larven füttern.

Ein Volk nimmt frisch geschlüpfte Hornissen an, sofern diese nicht älter als 6 Stunden sind. Danach werden sie angegriffen. Offenbar nehmen die Hornissen in dieser Zeit den charakteristische Stockgeruch an. Da aber auch andererseits ältere Arbeiterinnen von einem Volk akzeptiert werden, vermute ich, daß die Nahrung beim Entstehen eines Stockgeruches eine große Rolle spielt. Da alle Völker im Wesparium die gleiche Nahrung und das gleiche Baumaterial hatten, könnte durch die ähnliche Nahrung eine ähnliche Zusammensetzung des Larvensekretes erreicht werden, was indirekt den gleichen "Stockgeruch" bedingen könnte.

Folgende Beobachtungen liegen meinen Ausführungen zugrunde:

In dem Wesparium hatte ich die Arbeiterinnen eines Volkes rot markiert. Wenige Stunden, nachdem die Hornissen in dem Wesparium frei fliegen konnten, beobachtete ich zwei dieser markierten Tiere in einem fremden Nest. Dies war um so erstaunlicher, da in diesem 2. Nest der Wächterdienst funktionierte. Jede zurückkehrende Arbeiterin wurde von den Wächtern am Eingang abgefangen und mit heftigen Bewegungen der Antennen und mit weit geöffneten Mandibeln offenbar in Aggressionsstimmung um Futter oder Speichel angegangen. Dieses Prüfverhalten der ankommenden Arbeiterinnen von seitens der Wächterinnen unterscheidet sich in seiner Heftigkeit deutlich von dem gegenseitigen Füttern der Tiere. Es sieht so aus, als könnten die Wächterinnen in jedem Moment in einen Kampf übergehen.

Trotz dieser Kontrolle waren die fremden Arbeiterinnen in das Nest gelangt. Später gelang es mir, das Verhalten der Stockinsassen gegenüber stockfremden Hornissen zu beobachten. Manchmal verpaßt der Wächterdienst die fremde Arbeiterin, so daß diese bis zum Nest gelangen kann. Dort wird sie aber sofort von den Arbeiterinnen angegriffen, wobei aber nicht versucht wird, sie tot zu stechen. Die angegriffenen fremde Hornisse wehrt sich nicht, sondern nimmt eine charakteristische Haltung ein. Sie krümmt sich ringförmig zusammen, so daß der Kopf fast das Abdomen erreicht. Sie zieht alle Extremitäten eng an sich und begegnet den Angreiferinnen ausgesprochen passiv. Die Angreiferinnen versuchen zunächst wie die Wächterin eine Kontrollfütterung zu erreichen. Sehr auffallend dabei ist das lebhaftes Antennenspiel. Beide Parteien betriellern sich mit ihren Antennen. Wahrscheinlich liegt hierin eine Aufforderung zur Futter- oder Speichelabgabe, wie es Montagner (1966) bei Wespen beobachtete. Dieses Verhalten dauert bis zu 20 Minuten. Ich konnte während dieser Zeit keine Futter- oder Speichel-

übergabe beobachten. Erst jetzt läßt das Interesse der Arbeiterinnen an der fremden Hornisse nach, die nun ihrerseits die Nestinsassen um Futter angeht. Erhält sie Futter, kann kein weiteres Aggressionsverhalten beobachtet werden.

Nach verschiedenen Beobachtungen Ishays an der verwandten Art *Vespa orientalis* schien es unmöglich, daß Arbeiterinnen von einem fremden Volk angenommen werden. Da auch keine diesbezüglichen Angaben über *Vespa crabro* bekannt sind, glaube ich, daß durch die gleichen Umweltbedingungen im Wesparium das Erkennen fremder Arbeiterinnen erschwert wurde. Das Aggressionsverhalten fremden Tieren gegenüber wurde dadurch so herabgesetzt, daß diese von dem fremden Volk angenommen wurden, Interessant war, daß der Übergang von Arbeiterinnen immer sich vom schwächeren Volk zum sich am besten entwickelnden Volk vollzog. Niemals wurde der umgekehrte Vorgang beobachtet.

Literatur:

- Berland, L. et Grassé 1951 : Super-famille des Vespoidea, in
Grassé et P. Pierre, Traité de Zoologie, 10 fasc. 11 p.
Freisling, J., 1937/39: Die Bauinstinkte der Wespen
Z. Tierpsychol. 2, 81 - 98
Ishay, J., 1964 : Observations sur la Biologie de la Guêpe orientale
Vespa orientalis F. Insectes Sociaux Xi, 3
" 1965 : Entwicklung und Aktivität im Nest v. *V. orientalis*
Dsch. Entom. Z. Neue Folge Bd. 12, Heft 4/5
" 1965 : The presence of the Pheromones in the oriental
hornet, *Vespa orientalis* .J. Insect Physiol. Vol 11
Kemper u. Döhring, 1967: Die sozialen Faltenwespen Mittel-
europas, Verlag Paul Parey
Knaak, K., 1962 : Aus dem Leben der Hornissen. Kosmos 58
Martin, H und Lindauer, M., 1966: Sinnesphysiol. Leistungen im

- Wabenbau der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 53
- Maschwitz, U., 1966: Das Speichelsekret der Wespenlarven und
seine biol. Bedeutung. Z. verg. Physiol. 53
- Montagner, H., 1966: Le Mécanisme et les conséquences des
comportements Trophallactiques chez les Guêpes
du genre *Vespa*. Bull. Biol. France C, 189 -323
- Shaw, F.R., Weichhaas, 1956: Distribution and Habits of the
gigant Hornet in North America. J. econ. Ent. 49
- Schremmer, F., 1962: Wespen und Hornissen. Neue Brehm- Bücherei
- Wachs, H., 1953: Beobachtungen am Hornissennest und über dessen
Bauweise
Verh. d. Dtsch. Zoolog. Ges. 28
- Fabritius, M., 1969: Beitrag zur Biologie und zum Formensehen
der Wespenarbeiterinnen
Staatsexamensarbeit des Zoolog. Institutes der
Universität Frankfurt/Main.

Social Aspects of Facultative Gravidity and Agravidity in Hymenoptera.

S. Flanders (Division of Biological Control, Department of Entomology, University of California Riverside, U.S.A.)

This presentation is concerned with the environmental initiation of (1) gravidity and of agravidity in the normal, well-nourished female of certain ectoparasitic and social Hymenoptera and (2) the distinctive behavior pattern that accompanies each state.

Gravidity is characterized by ovigenesis, the ovaries containing viable oocytes and/or eggs; agravidity is characterized by the absence of ovigenesis, the ovaries lacking viable oocytes and eggs. Agravidity is synonymous with "phasic castration"¹ but not with "cessation of ovigenesis" such as occurs in the endoparasite, Metaphycus helvolus (Compere); a superficially similar condition not involving differential behavior but the mere cessation and resumption of ovigenesis effected by the absence and presence of hosts^{2,3}.

The facultative realization of gravidity and agravidity is effected either by a delayed (ontogenetic) response or an immediate (imaginal) response to environmental conditions. The ability of the female adult to change alternately from a gravidic to an agravidic state with each state characterized by a distinctive behavior pattern is presumably an adaptation to biotic environmental conditions that alternate in suitability and unsuitability for the successful development of the female's progeny. It is an adaptation apparent in many ectoparasitic and in most, if not all, social Hymenoptera.

The critical physiological mechanism involved in this adaptation is the egg-resorption process⁴. It is this process which, on one hand exhausts the female adult of oocytes as an immediate response to environmental conditions and on the other hand early in the ontogeny of the female supposedly precludes the presence of oocytes in her ovaries when newly-emerged.

The fact of ovisorption as a regular and integral process in the economy of many species of Hymenoptera whose females when newly emerged are always gravidic was noted by the writer² in his study of ovigenesis in the Encyrtidae. Portions of the egg chorions of many encyrtids are not resorbed, remaining for the life of the female as identifiable remnants within the ovarioles. Since such remnants do not interfere with either ovigenesis or ovulation, they attest to the normality of the ovisorption process.

The role of this phenomenon in the ecology of a hymenopterous parasite was reported by Schneider⁵. He observed that the chalcidid Brachymeria euploeae Westwood, a parasite of the pupa of the gambir

moth, Oreta carnea Butler, when reproducing at the rate of 2 generations to 1 host generation tends to cause the host population to be so even-brooded that there occurred, periodically, a scarcity of host pupae. This scarcity, in turn, initiated ovisorption and cessation of ovigenesis in the parasite regardless of her age, this being a form of phasic castration as an immediate response. Eggs were resorbed despite the female's fat-body being fully developed.

Apparently, Schneider⁵ was first to point out that this ovigenic condition in parasitic Hymenoptera is comparable to that characterizing the worker caste of social species. He noted that in both groups the vigor of the female tended to increase with the cessation of ovigenesis.

For many years circumstantial evidence has indicated that in a number of species the delayed ovulation of the ripe egg and its consequent exposure to incipient resorption extracts sufficient nutrients to give that egg an agravidic (caste) bias. Generally, this bias is subject to counteraction after the female becomes adult. However, in the high social species in which morphological differentiation of the female adult prevents mating, this bias is subject to counteraction by special feeding during the late larval stages.

In all such Hymenoptera, reproduction is usually biparental; the adult life of the reproductive female is at least twice the length of her minimum developmental period and the deposition of her eggs is largely, if not entirely, restricted to sites (positions) suitable for progeny development. Agravidic bias as a resorptive effect can be realized only if the amount of nutrient material remaining in the egg at the moment of its deposition is sufficient for the development of a healthy embryo. It is significant that the entire complement of eggs deposited by an apparently healthy queen honeybee with normal hive relations may fail to hatch⁶. This failure, presumably, is an effect of delayed ovulation being genetically so prolonged that the resorptive process extracts from each egg the amount of yolk needed for the complete development of the embryo.

The process by which the female Hymenoptera attains an agravidic state either as a delayed response ("alimentary castration" of the embryo) or as an immediate response ("nutritional castration" of the adult) has been discussed, in part, by Wheeler¹ under "phasic castration". Castration, broadly speaking, is any process that interferes with or inhibits the production of "ripe" ova or "ripe" spermatozoa.

Phasic castration, as a delayed and as an immediate response, was observed in 1933 and 1934 by the writer⁷ in 4 species of pteromalids; Dibrachoides sp., a pupal parasite and Eutelus sp., Peridesmia sp., and Spintherus sp., egg-predators of the alfalfa weevil, Hypera postica (Gyllenhal).

The material available for study consisted of about two thousand parasite adults, males and females, obtained as immature individuals from southern Europe through the cooperation of the U.S.D.A. Mating occurred soon after emergence. All adults were held at room temperature (15-28° C) and fed bee honey. Those not used for reproduction and study were released in California alfalfa fields. Most of the newly emerged females of each species received from Europe were in an agravidic condition (as a delayed response).

However, about one-third of the Dibrachoides received in July 1933 were gravidic upon emergence and so could immediately reproduce. Nevertheless, all the newly emerged female progeny of these were agravidic, presumably because parental ovulation was delayed and permitted incipient ovisorption to occur.

During February 1934, one female of this agravidic group after 7 months in the laboratory at room temperature began to host-feed and soon became gravidic. After being permitted to deposit 1 egg on each of 10 host pupae, an examination of her ovaries revealed that ovi-genesis had occurred in only one ovary, the other having remained in an agravidic state. At the moment of dissection, the gravidic ovary contained 8 yolk-replete eggs and 3 in the process of resorption⁸.

Nine of the 10 deposited eggs became adult females but, of these, upon emergence, only the first and last were gravidic, the other 7 being agravidic. Evidently, the ripe eggs within an ovary are differentially influenced by environmental factors, possibly by host availability relative to the rate of ovigenesis.

In the spring of 1934 another shipment of immature parasites from Europe yielded 250 female Peridesmia. During an emergence period of 21 days, the percentage of females in a gravidic state gradually decreased from 90 to 25. Correspondingly, of course, the females that emerged in an agravidic state increased from 10 to 75 percent. The food consumed by the larval instars of the various Peridesmia females was probably uniform in quality since the food supply of each larva consisted of a single cluster of host eggs.

In the imported populations of the pteromalid species the proportions of gravidic and agravidic females presumably reflected the phenotypic conditions under which their parents oviposited, as the season advanced, ovulation being more and more delayed.

Dissections were not needed to determine the presence of the two types of females, studies in 1933 having demonstrated that the female's host-feeding responses were completely adequate for this purpose. The cessation of host-feeding proved to be an accurate indication of the cessation of ovigenesis and the lack of developing oocytes. Conversely, host-feeding is an accurate indication of ovi-

genesis. When an agravidic female becomes gravidic, host-feeding commences when the largest oocyte attains a size equal to or larger than the mass of its attendant nurse cells. The fact that the germaria in all the agravidic females examined appeared viable and healthy indicated a capacity to resume ovigenesis.

The study of these 4 species of Hymenoptera show that females which possess the capacity for phasic castration are characterized by short developmental periods (life-cycles) and long adult lives. The larval feeding period of Spintherus, for example, is only 1 week, but 1 agravidic female that emerged from the European shipments in July 1933 was held at room temperature until February 1934. Subsequently, this female became gravidic and deposited 27 eggs during an 18-day period.

It seems significant that the ectoparasitic ichneumonid Hymenoptera, supposedly representative of the ancestral forms of the aculeates⁹, exhibit similar but primitive behavior patterns. The gravidic female parasite searching for egg-deposition sites frequents host habitats and utilizes the sting for host-feeding and host mutilation as well as for oviposition. The agravidic female on the contrary may frequent flowering plants feeding on nectar and in some cases give her progeny maternal care.

Experimental evidence that the condition of the ovaries of a hymenopterous female directly determines the patterns of her behavior other than that of mere oviposition was reported by Thorpe and Caudle¹⁰. They found that the female ichneumonid Pimpla ruficollis Gravenhorst, a solitary parasite of the pine shoot moth, Rhyacionia buoliana (Schifferrmüller), when agravidic frequented flowering plants, being repelled by the odor of Pinus sp., whereas, when gravidic, being attracted by this odor, it frequented the foliage of pine trees.

In the braconid Cedria paradoxa Wilkenson, a gregarious ectoparasite, the differential behavior patterns of the female have been observed to change according to her gravidic and agravidic states. As reported by Beeson and Chatterjee¹¹, and J. Chu¹², the female has an adult life of 23 days when the prevailing temperatures vary between 25° C and 30° C. During this period, a female produced in succession 2 distinctive broods of progeny with each brood subsisting on 1 host individual and attaining adulthood in 11 days. Between oviposition periods, however, the parental female exercises maternal care of her developing offspring. In this case also it was noted that host-feeding occurred only during the period of oviposition. A circumstance indicating that ovisorption was involved was the fact that when the female's host relations were so manipulated that she deposited a 3rd brood of eggs all such eggs were non-viable, presumably because of embryonic starvation¹³.

In the evolution of highly social Hymenoptera the requirements of social life and population control in colonies consisting of great numbers of workers (agravidic females) per queen (a gravidic female), all being derived from eggs having an agravidic bias, apparently made necessary a morphological differentiation of the female adult to prevent mating and thus, in effect, to fixate the female's agravidic state.

This fixation appears to have been accomplished as in the army ant and the honeybee by extrinsically enforced inanition of the late larval instars and the more or less synchronous imposition of morphological differentiation; a differentiation realized in the adult by reduced reproductive organs and the loss and acquisition of secondary sexual characters. Species reproduction, being biparental, required that this fixation be subject to preclusion, a preclusion accomplished nutritionally by the agravidic females themselves according to the needs of the colony. Queen production based on larvae which lack agravidic bias was replaced by queen production based on nutritional counteraction of larval agravidic bias.

This phenomenon may have evolved from colony conditions now represented by the stingless honeybees of the genus Melipona in which caste is obviously determined in the egg, the brood cells of the queens (gravidic females) and of the workers (agravidic females) being identical, intermixed, and mass provisioned with equal amounts of food¹⁴. Unlike the higher social species there is no "under-nutrition" of the agravidic larvae to bring about distinctive structures in the adult.

In normal colonies under optimum conditions the ratio of queen cells to worker cells may be as high as 1 to 4. However, when conditions are not optimum a high proportion of queens are replaced by workers, a circumstance that indicated to Michener¹⁵ that in Melipona trophic conditions play a role in caste determination. Apparently, the proportion of workers reflects the proportion of deposited eggs which have an agravidic bias as an effect of delayed ovulation and the consequent ovisorption, a proportion that increases as colony conditions deteriorate. In Melipona, therefore, queen production is not based on nutritional counteraction of agravidic bias but on eggs that escape incipient resorption.

It is probable that in the social species more highly evolved than Melipona most, if not all, the ovulated eggs are thus biased. However, observations by Fyg¹⁶ indicate that in the honeybee a few ovarian eggs may escape the resorptive process and retain their gravidic bias so that when underfed as larvae they become the "dwarf" queens. Agravidic ontogenies in species without structurally distinctive females yield agravidic adults regardless of either the quantity or quality of the food consumed as larvae.

Despite the fact that Melipona larvae are mass-provisioned, Kerr and Nielson¹⁷ "suspected" that the queen became irrevocably different from the worker during her late larval instars. However, the only trophogenic hypothesis that appears to adequately account for the situation in Melipona is (1) the embryonic undernutrition (alimentary castration) of a portion of the brood predisposing the diploid individual to become when newly emerged an agravidic adult, and (2) the absence of embryonic undernutrition in a portion of the brood so that some diploid individuals are gravidic soon after emergence. Although gravidic when newly emerged the Melipona queen possesses few developing oocytes, presumably because of the relatively small amount of food consumed during her larval instars.

In the semi-social bee Augochloropsis sparsilis (Vachal), the fixation of worker structure by larval nutrition does not occur, since only a portion of the embryonic brood may be undernourished. Caste is determined according to Michener¹⁵, after the female is an adult. Probably it is brought about by nutritive (threptic) castration. It is manifested only by division of labor; one female, the queen, doing most of the egg laying; the others (workers), most of the foraging. Both queen and the workers are fecundated by the male.

In Bombus, which has the maximal physical caste differences known in primitively social bees, there are records of mated workers and of colonies headed by workers¹⁵. Underfeeding of female larvae merely miniaturizes the adult female therefrom. The queen may inhibit ovi-genesis in the workers, perhaps directly, by means of a pheromone. However, when oviposition by a queen ends, one or more of the agravidic workers begins oviposition several days later. (In the Hymenoptera, a primary oogonium can become a mature, ripe egg in less than 70 hours².) Such workers when thus relieved of their threptic duties, become gravidic with noticeably distended abdomens. They remain in the nest instead of foraging for nectar and pollen, rarely flying forth to defend the colony. Each one tends to crawl about on the cells that contain its own progeny¹⁸.

Evolutionary increase in colony size to that exhibited by the higher social species is apparently dependent on a capacity to nutritionally counteract the agravidic bias of a very few young larvae and to establish in the great majority the fixation of worker structures thus assuring an ability to control the nest environment and the permanence of queen/worker ratios, upon which the welfare and reproductiveity of large colonies depend. Such fixation apparently permitted mass provisioning of larvae to be replaced by progressive feeding.

It appears, therefore, that in the higher aculeates, agravidic larvae become "worker-fated" if subjected to forced underfeeding during their late instars, this being accomplished by the restriction of larval development either to progressively-provisioned, relatively

small brood cells as in the honeybee or to prolonged periods of high-brood/worker ratios as in the army ant and that such underfeeding merely tends to fix by morphological differentiation a line of development already initiated by alimentary castration of the embryo.

REFERENCES

- (1) W. M. Wheeler 1910, J. Expt. Zool., 8, 377-438.
- (2) S. E. Flanders 1942, J. Econ. Ent., 35, 690-698.
- (3) S. E. Flanders 1950, Canad. Ent., 82, 134-140.
- (4) P. E. King and J. G. Richards 1968, J. Zool., London, 154, 495-516.
- (5) F. Schneider 1941, Z. Angew. Ent., 28, 211-228.
- (6) J. D. Hitchcock 1956, J. Econ. Ent., 49, 11-14.
- (7) S. E. Flanders 1935, Ann. Ent. Soc. Amer., 28, 438-444.
- (8) S. E. Flanders 1953, Sci. Monthly, 76, 142-148.
- (9) S. E. Flanders 1962, Insectes Sociaux, 9, 375-388.
- (10) W. H. Thorpe and H. B. Caudle 1938, Parasit., 30, 523-528.
- (11) C. F. C. Beeson and S. N. Chatterjee 1935, Indian Forest Rec. New Ser., Ent., 1, 105-138.
- (12) C. P. Clausen 1940, Entomophagous Insects, McGraw-Hill, New York. 688 p.
- (13) S. E. Flanders 1959, J. Econ. Ent., 52, 166-167.
- (14) W. E. Kerr 1950, Evolution, 4, 7-13.
- (15) C. D. Michener 1969, Ann. Rev. Ent., 14, 299-342.
- (16) W. Fyg 1964, Ann. Rev. Ent., 9, 207-224.
- (17) W. E. Kerr and R. A. Nielson 1966, Genetics, 54, 859-866.
- (18) T. H. Frison 1927, Ann. Ent. Soc. Amer., 20, 156-180.

Lachniden und Lecanien als Honigtauerzeuger auf Koniferen.

Ein 16 mm Farbfilm von Josef Hättenschwiler CH-3098 Köniz.

Der Film vermittelt erstmals einen Einblick in den Entwicklungsablauf und das Wirken der beiden wichtigsten Honigtauerzeuger auf Tanne und Fichte.

Zunächst stellt sich die grüne Tannenhoniglaus (*Buchneria pectinatae*) vor. Sie entschlüpft dem Ei, häutet sich und bringt im Stadium der Reife lebende Junglarven zur Welt. Auf die Bilder von der Geburt folgen nicht minder faszinierende Nahaufnahmen von den symbiotischen Beziehungen zwischen den Lachniden und den Ameisen. In mehrfacher Wiederholung zeigen die Lachniden dann das Wegspritzen des Honigtaues und geben damit einen überzeugenden Beweis ihrer erstaunlichen Leistungsfähigkeit.

Die Lachniden und ebenso auch die Lecanien haben viele Feinde. Die schwankende Populationsdichte der Honigtauproduzenten ist bis zu einem gewissen Grade ein Spiegelbild der Angriffswellen der Feinde, deren rabiates Vorgehen an Einzelbeispielen demonstriert wird.

Auch die Fichtenquirilschildlaus (*Physokermes hemicryphus* und *Phys. piceae*) stellt sich als ein bedeutender Honigtauproduzent vor. Der interessante Lebenslauf vom Ei über bewegliche Erstlarven bis zu den kugeligen und unbeweglich gewordenen Lecanien ist in teilweise erstmaligen Bildern festgehalten. Natürlich fehlen auch die fleissigen Bienen nicht, die den Honigtau in den wunderbaren Waldhonig zu verwandeln wissen. Die Farbaufnahmen umfassen die ganze, von Geheimnissen umwitterte Entstehungsgeschichte des Waldhonigs.

Rythme journalier d'activité respiratoire chez les colonies entières de *Cubitermes exiguus* MATHOT (Isoptera; Termitinae). (°)

F. Hebrant (Département de Zoologie, Faculté des Sciences, Université Lovanium, B.P. 220, Kinshasa XI, République Démocratique du Congo).

A l'aide d'un respiromètre à électrolyse construit pour la circonstance, l'auteur étudie la consommation d'oxygène de termitières entières de *C. exiguus* fraîchement récoltées.

Lors de mesures ininterrompues à 30°C pendant trois jours, il observe l'existence d'un cycle journalier de consommation d'oxygène: la courbe des valeurs enregistrées montre deux maxima, le premier le soir et le second le matin, et deux minima, l'un vers le milieu de la nuit et l'autre plus marqué vers le début de l'après-midi.

Ce rythme journalier se maintient, même si l'on modifie l'heure de récolte de la termitière ou la température du bain thermostatisé de l'appareil de mesure. Il se maintient également lorsque la termitière est fragmentée en un certain nombre de portions allant jusqu'à un seizième de la masse totale. Toutefois cette courbe fait place à un tracé aplati si l'on mesure la consommation d'oxygène de la population soigneusement isolée de son nid. La courbe de respiration de la termitière entière de *C. exiguus* est aussi observée chez des fragments de termitière de *C. sankurensis*.

Considérant des observations d'autres auteurs concernant les migrations journalières de populations dans le nid de *C. sankurensis* et l'état de réplétion du tube digestif d'ouvriers de *C. exiguus* aux différentes heures de la journée, ainsi que des données personnelles d'analyses de gaz dans les nids "in situ" de cette dernière espèce, l'auteur attribue cette variation de la consommation d'oxygène aux diverses périodes d'activité dans le nid au cours de la journée.

Le facteur externe dont la variation est parallèle à celle de l'activité de la termitière semble être l'humidité relative, la lumière ne jouant aucun rôle direct chez ces insectes lucifuges. La présence du nid est indispensable à l'existence de ce rythme respiratoire, confirmant ainsi son rôle important dans l'homéostasie de la société.

°Résumé d'un article à paraître dans "J. Insect Physiol."

The Brains of Social Insects in Relation to Behaviour.

P.E.Howse and J.L.D.Williams (Department of Zoology,
University of Southampton, England)

The corpora pedunculata of the insect brain were first described by Dujardin¹ in 1850. He considered that they were concerned with "intelligence". Other workers suggested that they were involved in visual processes, but it was found that their size appeared to be inversely proportional to that of the optic lobe and that they were well-developed in a blind ant. Von Alten² in 1910 found that the corpora pedunculata were relatively small in sawflies, but increased in size in a series through gall wasps, wood wasps, parasitic wasps and social bees and wasps, and at the same time the calyces became more cup-shaped.

Experimental studies on the corpora pedunculata have added little to our knowledge of their function. The most important work in this sphere is that of Huber³, who was able to elicit or inhibit the various songs of crickets and grasshoppers by electrical stimulation of the corpora pedunculata. Stimulation of the central body in the brain resulted in atypical songs, and Huber concluded that the song type was determined in the corpora pedunculata and the instructions were passed to the central body which formulated the song in the form of nerve impulse patterns. Stereotyped behaviour patterns such as coordinated walking and cleaning have been produced similarly by electrical stimulation in bumble bees⁴ and locusts⁵. Drescher⁶ found little change in behaviour after the corpora pedunculata of cockroaches had degenerated, but the threshold of reflexes was very noticeably raised. Damage to the central body, however, resulted in hyperphagia, autophagia and hypersensitivity.

The functions of the corpora pedunculata and central body are thus still very poorly understood. Comparative studies have given a confusing picture⁷; we believe that this is because no good means has been found of comparing the relative sizes of these neuropile structures among insects that differ in size, and also because the measur-

ements of previous authors have almost always been made on single sections and the three-dimensional aspects of the structures have not been taken into account. It is unlikely that experimental results can be correctly interpreted without a detailed knowledge of the neuro-anatomy. We have made volume measurements of parts of the insect brain and our results fall into certain patterns, which will now be described.

Isoptera. Termites present valuable material for study because they are usually blind, or nearly so, and the optic lobe is thus removed as a variable. A series of species was chosen, based on the increasing complexity of their nest-building behaviour. This included species of Neotermes, Zootermopsis, Reticulitermes, Schedorhinotermes, Cubitermes, Odontotermes, Macrotermes, and Apicotermes. Corpora pedunculata were found to be present in all these species and were the most conspicuous parts of the brain. The globuli cells which fill and surround the calyces include most of the cell-bodies in the brain, and we expected to see the number of these increase along the series from Neotermes to Apicotermes. In fact, only Schedorhinotermes and Macrotermes had more cells than the damp- and dry-wood termites, and Cubitermes and Apicotermes had only about one sixth as many.

The results suggest that complexity of behaviour in termites results either from a greater complexity of fine neural architecture or from a decrease in the redundancy of neural elements, perhaps connected with a reduction in the "plasticity" of behaviour.

Size variations in corpora pedunculata. It is obviously necessary to have an index of corpora pedunculata size which includes a factor to compensate for the relative sizes of different insects and of their brain cells. The head widths of the species we used was found to vary with the volume of the central body. We have therefore used the CP/CB volume ratio in our comparative measurements. For each insect, we have multiplied this by the reciprocal of the diameter of the calyx globuli cells to compensate for variations in neurone size among species.

The CP/CB ratio is very low in Odonata, Diptera,

Ephemeroptera, Plecoptera, and also in Cicadas and Mantids. Corpora pedunculata are said to be well-developed in cockroaches and Lepidoptera, but we found the CP/CB ratio to be low in Blaberus and Pieris. The ratio was far higher in four of the termite species and in all the social and sub-social Hymenoptera we examined.

An important dichotomy was found between Isoptera and Hymenoptera, and this is illustrated in Fig.1. As the CP/CB ratio increases in Hymenoptera it is mainly the calyces which increase in size; the lobe size increases relatively little. The converse is true of termites.

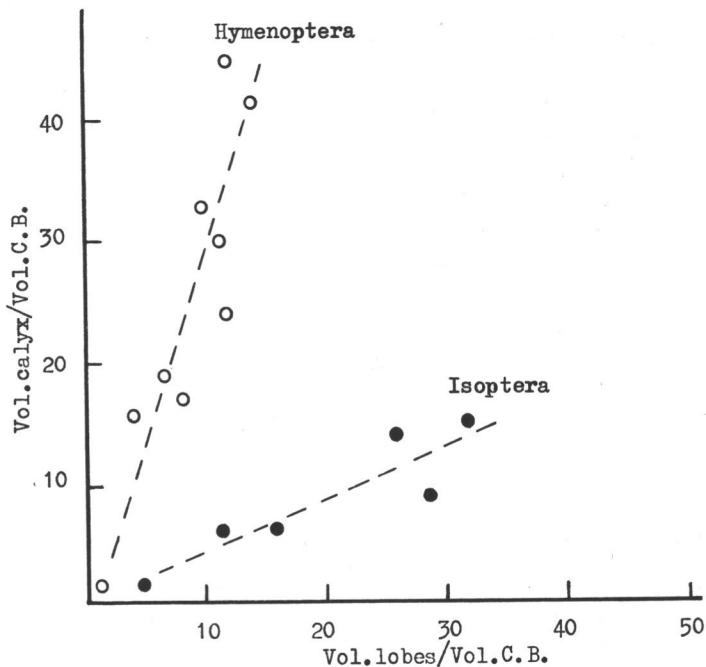


Fig.1 The relationship of calyx volume to lobe and stalk volume for the corpora pedunculata of a number of species of Hymenoptera and Isoptera.

The calyx/CB ratio increased in the following order in the Hymenoptera: Rhogogaster, Hemipepsis, Andrena, Formica, Ammophila, Rhyssa, Apis, Vespa, Bombus. In these insects a striking feature is the large surface area of the calyces. This appears to be correlated with foraging habits, which would explain the very large size of the calyces of Vespa and Bombus. Possibly the calyces form a matrix which retains a memory of foraging routes. If this is so, the positions in the series of Hemipepsis, which does not return to its burrow, and Rhyssa, a parasite of wood-wasps that finds its prey by olfaction, are anomalous.

Neural architecture. The assumption of many previous writers that corpora pedunculata comprise the same structural elements in all insect species is quite unfounded. The calyces of termites consist of a mass of glomeruli and receive large tracts from the antennal lobes. We suggest that they are concerned mainly with the integration of olfactory stimuli that are important in orientation on foraging trails and during nest building.

The same glomerular areas compose only the basal region of the calyx in the brains of social Hymenoptera. The rest of the calyx is formed mainly by non-glomerular tissue, but exceptions are found in Hemipepsis and Rhyssa where the entire calyx consists of glomerular tissue and the basal region can not be distinguished. It therefore appears that the large calyces of these insects are not homologous with those of social Hymenoptera and it is possible that they are concerned with increasing the precision of olfactory orientation.

Selective staining by Golgi methods shows the non-glomerular tissue of the calyx to have a neural architecture highly suggestive of a memory system. The internal surface of the cup is lined with a neural network which extends as a matrix into the cortex of the calyx. Here are found the very bushy arborisations of numerous cells (which we will call Kenyon cells, after their discoverer) whose cell bodies comprise many of the globuli cells. It seems possible that

reverberatory circuits will be set up in the network which may have a lasting effect on synapses on the arborisations of the Kenyon cells.

Summary and Conclusions. We wish to put forward the following hypotheses which arise from the results of comparative neuroanatomical studies.

- 1) That the stalk and lobes of the corpora pedunculata, which are very well-developed in termites, are concerned with the regulation of complex motor acts.
- 2) That the basal glomerular regions of the calyces are concerned with the regulation of activities that depend mainly upon olfaction.
- 3) That the non-glomerular regions of the calyx, which are very well-developed in social Hymenoptera, provide a substrate for visual learning.

It follows that insects which have well-developed visual capacities but which are not capable of learning complex routes (e.g. Mantids, Dragon-flies, Hover-flies) do not necessarily have large corpora pedunculata. It is likely that the visual processing in these insects is done in the optic lobes, which are conspicuously large. It also follows that insects with no visual memory (e.g. blind ants, termites, some parasitic hymenoptera) may still be found to have large corpora pedunculata.

- 4) Since the central body varies very little in structure from one species to another and since its volume is approximately related to body size, we suggest that its functions are non-specific and are concerned with arousal. We do not believe that it functions as a premotor centre as Huber has suggested, both for the reasons just given and because one of us (J.L.D.W.) in a detailed study has failed to find any direct connections between the corpora pedunculata and the central body.

Acknowledgments. This work was supported by a grant from the Science Research Council of Great Britain. The authors are grateful to the Sirex Biological Control Unit and the Colonial Termite Research Unit for the supply of specimens.

References.

- 1) F.Dujardin 1850, Annls Sci. nat.(Zool), 14, 3
- 2) H.von.Alden 1910, Jena.Z.Naturw., 46, 511
- 3) F.Huber 1960, Z.vergl.Physiol.,44, 60
- 4) D.M.Vowles 1964, In Neural Theory and Modeling
(Ed.Reiss) Stanford.
- 5) G.H.F.Rowell 1963, J.exp.Biol., 40, 271
- 6) W.Drescher 1960, Z.Morph.Okol.Tiere 48, 576
- 7) T.H.Bullock and G.A.Horridge 1965, Structure and
function in the nervous system of Invertebrates.
San Fransisco & London.

Interesting response of termites to some toxicants

I. Hrdý⁺, J. Křeček⁺, J. Vrkoč⁺⁺ (⁺Institute of Entomology, ⁺⁺Institute of organic chemistry and biochemistry, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, Czechoslovakia)

When testing insecticides by the contact intoxication we encountered an interesting response of insects to the "pure" methyl ethyl ketone. In the control series in which the filtration paper was impregnated with the "pure" methyl ethyl ketone (MEK) we observed the repellent effectivity of this substance, the amputation of antennal articles, later on even the blackening of antennae and the dying of termites.

The blackening of the haemolymph in the insects, for instance during the operations, can be explained by the precipitation of chinons (Williams, 1952). The blackening of antennae, palps, legs as well as of further parts of termite body due to the influence of pentachlorophenol (PCP) and sodium pentachlorophenate respectively was perceived by Ebeling & Pence (1957) and Hrdý (1959).

To become more acquainted with the activity of the substances contained in MEK (non-volatile residuum) we have carried out a series of experiments with termites *Coptotermes formosanus* Shiraki, *Heterotermes indicola* (Wasmann), *Neotermes castaneus* (Burmeister) and *Kaloterms flavicollis* (Fabricius). We have examined the distillation residua of several MEK charges: We diluted the examined fraction in pure MEK (the control experiments convinced us of its biological inertness) and we checked the repellence (and/or the antifeeding effectivity), the mortality and other reactions of the examined termites which we exposed in groups of 20-30 individuals onto the impregnated filtration papers (Busvine & Nash, 1953).

According to the orientation experiments the complex of substances gained from MEK acted on the specie *Coptotermes formosanus* still in the 5% dilution expressively repellently, in a 10% dilution we observed beside the repellent effect the blackening of end articles of antennae and currently (approx. in two thirds of individuals) the amputation of the affected antennal articles. In case of higher concentrations and at an application of the nondiluted mixture of substances isolated from MEK the termites died within one - two days.

In the next series of experiments we used the distillation residuum of other charges of MEK and we had coincident results. The 5% solution acted as a perfect repellent, in 1% solution during a longer observation period (2 weeks) a slight feeding of termites (fras) appeared, but simultaneously the mortality of termites occurred. 0.2% solution had still toxic properties.

We gained quite analogical results even with further species *Heterotermes indicola*. In this case a higher effectivity even of lower concentrations can be observed in coincidence with the finer structure of the cuticula and with the smaller dimensions of the body of this species.

The repellent and toxic effects accompanied by the blackening of antennae, palps and legs of the affected termites can be observed when using PCP, a substance applied already for a long time in wood protection. We assume that other, biologically similarly active substances are present in MEK. Especially remarkable is the affection of antennae which is not cleared either by the action of PCP. The repellent effectivity of these substances can be mentioned in connection with the affection of the organs on which there is a great quantity of chemosensitive sense organs, i.e. in the first place of antennae. The majority of stimulations in the colonies of termites is transferred by chemical substances - pheromons (Karlson & Lüscher, 1959) and thus the amputation of the affected antennae can be explained also as a defense reaction of the community to an unfavourable interference endangering the transmission of information in the community. The blackening of antennae is apparently the accompanying phenomenon of the coagulation of the haemolymph in the affected organs in the direct environment of chemoreceptors.

With termites *Kaloterms flavicollis* and *Neotermes castaneus* which even in smaller groups easily form the supplementary reproductives (Lüscher, 1952) experiments are carried out to ascertain whether even by very low concentrations of these substances the transmission of information by pheromons through chemoreceptors will be made impossible.

- Busvine J.R. & Nash R. 1953, Bull.Ent.Res.44, 371-376.
Ebeling W. & Pence J.R. 1957, Ann.Ent.Soc.Amer.50, 637-638.
Hrdý I. 1959, Zoologické listy (Folia zoologica) 8 193-
-207.
Karlson P. & Lüscher M. 1959, Nature, Lond.183, 1835.
Lüscher M. 1952, Z.vergl.Physiol.34, 123-141.
Williams C.M. 1952, Biol.Bull. 103, 120-138.

A Procedure for Purification of Myrmica Venom: The Isolation of the Convulsive Component.

J. Jentsch (Institute of Physiological Chemistry, University of Tübingen, Germany)

During the last twenty years, many attractants, repellents, odor-trail substances, and sting lubricants were found in sting-bearing (Myrmicinae) and venom-spraying ants (Formicinae). These volatile odorous gland secretions are mainly terpenoids⁺.

Formic acid is the predominant secrete of the venom gland of the Formicinae. As yet, little is known of the chemistry of non-volatile odorless venom components in ants. Because of the prevalence of the genus *Myrmica* in the south of Germany and the painful sting of the insects, the following studies were initiated: 1) to find a method for venom collection; 2) to isolate the venom components; 3) to study the pharmacological properties of the venom.

Isolation. The best method for collection of *Myrmica* venom, from a quantitative standpoint, was to excite the ants by means of electric shock operation. For this purpose it was prepared an electric shock apparatus, in which the ants were excited, and the secrete was extracted in water. In this apparatus it was possible to excite 250 *Myrmica rubida* LATR. or 700 *Myrmica ruginodis* NYL. in one procedure.

A second method for collection, while the least desirable from a purity standpoint, consisted of extracting the whole gaster of the ant in water. The supernatant fluids were lyophilized and chromatographed by DEAE-sephadex A 50.

Further purification. The previously described electric shock technique for isolation of odorless venom components of *Myrmica ruginodis* has been extended by chromatography on a Sephadex G 50 column.

⁺ For a review see: G.W.K. Cavill and P.L. Robertson 1965, Science 149, 1337-1345.

45 700 *Myrmica ruginodis* yield 152 mg proteinaceous and 1141 mg non-proteinaceous venom. The proteinaceous one consists of the minor component hyaluronidase (fraction 1), an enzyme with venom spreading properties and the so-called ant venom fraction 2, the major component, moving at pH 2,0 towards the cathode (Fig. 1).

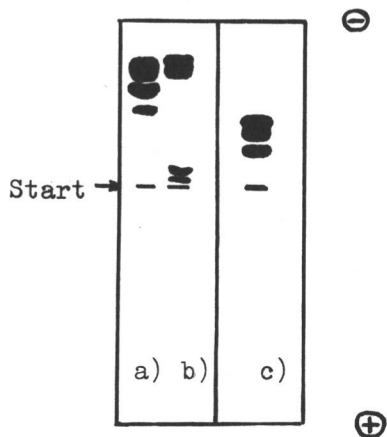


Fig. 1. Electrophoretic pattern of *Myrmica* venom: a) Bee venom melittin⁺ (reference peptide, raw material), b) fraction 1 and 2 after 40 min. of electrophoresis at a potential gradient of 250 V at 10° C in urea-formic acid buffer, pH 2,0; c) *Myrmica* venom fraction 1 and 2 after 20 min. of electrophoresis at a potential gradient of 300 V in diethylbarbiturate buffer, pH 8,6, followed by staining with 0,2 % Ponceau S.

Both venom fractions are only roughly separable by gel filtration on Sephadex G 50. The average molecular weight of 14 900, determined on a Sephadex G 50 column, is calculated for the ant venom fraction 2.

⁺ J. Jentsch 1968, Umschau in Wissenschaft u. Technik 68, 816-817.
 J. Jentsch 1969, Z. Naturforsch. 24b, 33-35.
 J. Jentsch 1969, Z. Naturforsch. 24b, 415-418.
 J. Jentsch 1969, Z. Naturforsch. 24b, 597-598.

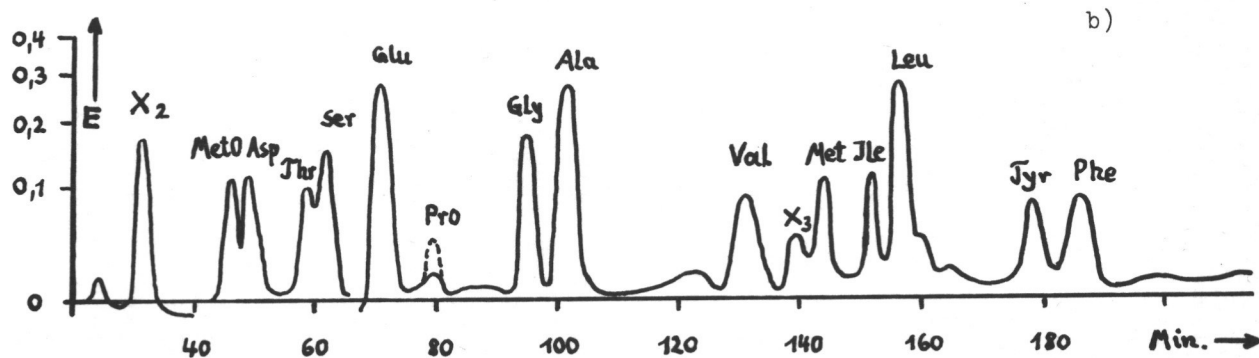
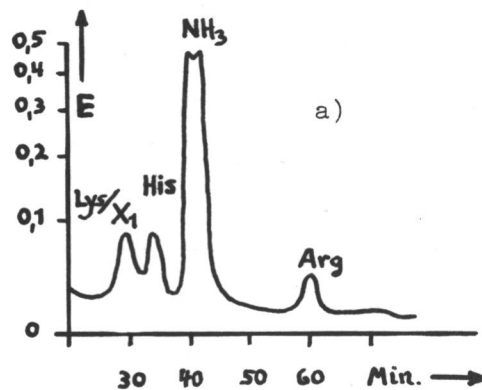


Fig. 2. Amino acid composition of fraction 3: a) Basic components, b) neutral and acidic components.

Separation of the whole proteinaceous venom by means of electrophoresis in urea-formic acid buffer delivers two additional venom components, also stainable with Ponceau S (Fig. 1). Neither phospholipases nor any hemolyzing proteins were found in Myrmica ruginodis, which are known in the toxins of many animals.

The *Myrmica* venom may not correspond to the peptide melittin, known to be the toxic main component in bee venom. It seems to be more toxic in insects than in vertebrates, as resulted from later experiments with the american cockroach. The venom seems to be directed mainly against insects.

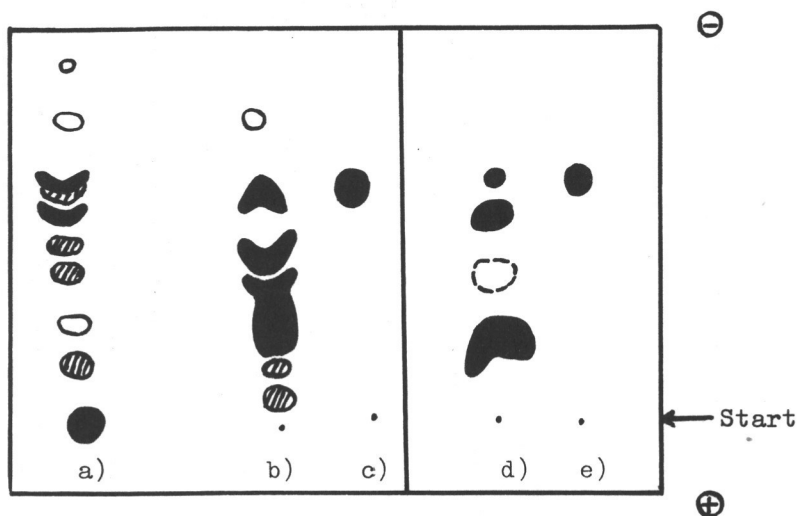


Fig. 3. Thin layer chromatogram and electropherogram of *Myrmica* venom: a) Venom from 23 dissected venom reservoirs, b) fraction 3, c) histamine (reference substance); below 0,08 mm silica gel; eluent: chloroform-ammonia; d) fraction 3, e) histamine; electrolyt: pyridine (100 ml)/water (900 ml)/acetic acid, pH 6,5, after 10 min. of electrophoresis at a potential gradient of 1400 V, followed by staining with 0,3 % ninhydrin.

The proteinaceous venom fractions 1 and 2 appear to be relatively stable. They were not destroyed on lyophilization and not lost their lethal effect for many months in the cold.



Fig. 4. Venom apparatus of *Myrmica ruginodis* from STITZ⁺.

When the non-proteinaceous portion of the venom (fraction 3) is subjected to amino acid analysis according to the method of SPACKMAN, STEIN, and MOORE⁺⁺ 16 naturally occurring amino acids were found in the eluats followed by the ninhydrin reaction (Fig. 2). Cystine, cysteine and tryptophane are absent. In addition, fraction 3 contains the so-called substances X_1 , X_2 , X_3 , and histamine (biogenic amine). The compounds X_2 and X_3 are perhaps peptides.

The chromatogram of fraction 3 is roughly the same as a pattern of the extract from 23 dissected venom reservoirs, besides the highmolecular compounds, which were separated by gel filtration. But it could be, that a part of the amino acids was excreted from the crop region of the ants (Fig. 3).

⁺ H. Stitz 1939, Hymenoptera: Formicidae. In F. Dahl, "Die Tierwelt Deutschlands", Vol. 37, Jena 1939.

⁺⁺ D.H. Spackman, W.H. Stein and S. Moore 1958, Analyt. Chem. 30, 1190-1206.

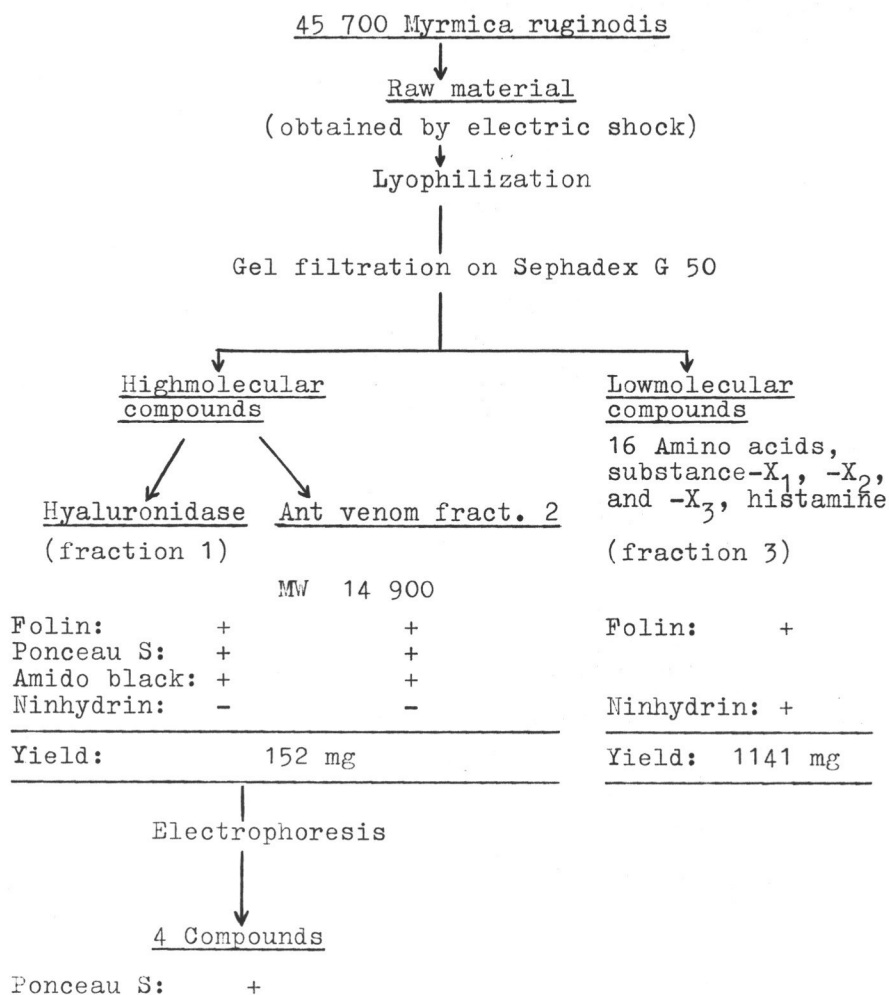


Fig. 5. Scheme for purification of Myrmica venom.

The occurrence of amino acids in animal toxins was demonstrated in 1964⁺.

When dissecting the venom reservoir of Myrmica ruginodis (see Fig. 4), a clear colorless aqueous solution was obtained. Thus, the water-insoluble volatile alarm secretions, attractants, and repellents cannot originate from this region of the system of exocrine glands. - Fig. 5 reviews the purification steps of Myrmica venom.

Pharmacological properties. A long lasting sting of Myrmica in the arm of a human test subject results in an extreme sting pain, a large flare and a small edematous area at the site of injection. Sweating, feverishness and piloerection of the area and axillary pain are observed (Pogonomyrmex barbatus similar tested gave the same results⁺⁺). - A sublethal intravenous dosage of the whole venom (fraction 1/2 and 3) in female white mice results in extreme lethargy and piloerection. After injection of lethal dosages of either the whole Myrmica venom or fraction 1/2 the following effects are observed: extreme sensibility when touching the mouse, occasionally paralysis of the behind extremities, followed by clonic convulsion, respiratory distress and death. - The reaction of the american cockroach against the venom mixture was also tested.

The venom is toxic to female mice and when given intravenously the LD₅₀ is in the range of 50 - 60 mg per kilogram of body weight.

⁺ H. Michl and H. Bachmayer 1964, Monatsh. Chem. 95, 480-484.

⁺⁺ M.W. Williams and C.S. Williams 1964, Proceed. Soc. Exp. Biol. Med. 116, 161-163.

Daily and Seasonal Periodicities in the Nuptial Flights of Neotropical
Ants. I. Dorylinae.

Paul B. Kannowski (Department of Biology, University of North Dakota,
Grand Forks, N. Dak., USA)

In 1967 I spent the months of February through May in Central America studying various aspects of ant behavior and ecology. Included in these studies were observations of nuptial flights and mating attraction. In order to ascertain which species had flights at this time of the year and to determine the mechanisms for initiation of flights, I collected the alate ants that appeared at lights which had been set up to attract insects from the adjacent forest.

This study was carried out at Barro Colorado Island, a field station of the Smithsonian Tropical Research Institute, located in Gatun Lake, Panama Canal Zone. Barro Colorado Island is an area of approximately 3,600 acres and, except for several small clearings, is densely covered by semi-evergreen, seasonal, tropical forest which has been undisturbed for nearly 50 years. This study was begun during the middle of the dry season and continued approximately one month into the wet season. From the first of March until the 21st of April (the onset of the wet season in 1967) a total of 2.51 cm of rain fell. This represents less than one-hundredth the mean annual rainfall.

The buildings constituting the laboratories and living quarters are located on the northeastern position of the island on a ridge about 200 feet above lake level. Six feet above the ground on the wall of the southeast side of the Dormitory Building, facing a densely forested ravine, is a light fixture containing two 40-watt fluorescent (black-light) tubes. Insects that were attracted to these lights flew onto the screen below the lights and crawled or flew up toward the lights. A second light was operated in the forest off Snyder-Molino Trail (marker 0.2).

The two lights were turned on about 1845 each evening. The dormitory light was observed continuously between approximately 1845 and 2000 and 0400 and 0600 from March 1 to May 31, 1967, except that no observations were made between the morning of April 24 and the evening of April 29. Occasional observations between 2000 and 0400 were made on several nights. With the exceptions of a few specimens which flew off before I could catch them, all specimens seen were collected. Collections were separated on a half-hour basis and preserved immediately in 85% alcohol.

The forest light was operated from February 26 to April 4. Collections were made at approximately 0615-0630 and usually represented only males which had arrived earlier in the morning.

Some of the largest and most conspicuous ants attracted to these lights were male army ants (Formicidae: Dorylinae). Army ant societies are unusual in that the reproductive females are permanently wingless, so that the winged males represent the only agency of cross-fertilization in each species. Males are produced in large numbers relative to the reproductive females and apparently always begin their nuptial flights at night. That army ant males are attracted to lights is well known. Indeed, some species are known only from the males which have been collected at lights (Borgmeier, 1955). However, it is only recently that a systematic study of male appearance at lights has been carried out. Haddow et al., (1966) described the nocturnal cycle of driver ant (Dorylus) males in East Africa.

The army ants on Barro Colorado Island have been studied for many years by Schnierla, and more recently by Rettenmeyer and Akre. In contrast to the extensive knowledge accumulated on colony behavior and brood development of several species of Eciton, very little is known of the male activities. Flights of Eciton spp. on Barro Colorado are discussed by Schnierla (1948). Borgmeier (1955) records males of nine species which were collected at lights on Barro Colorado. Males of six species collected at lights on the island are recorded by Rettenmeyer (1963).

Over the three month period a total of 1226 specimens representing fifteen species were collected and identified (Table I). Of these, the identification of one taxon is incomplete (Neivamyrmex species A), and two others (Nomamyrmex hartigi and Neivamyrmex guyanensis) are

Table I. Doryline Species Collected at Lights.

Species	Number of Specimens Collected	Per Cent of Total
<i>Labidus coecus</i> (Latreille)	27	2
<i>Labidus praedator</i> (F. Smith)	127	10
<i>Eciton burchelli</i> (Westwood)	5	0.5
<i>Eciton hamatum</i> (Fabricius)	16	1
<i>Eciton jansonii</i> (Forel)	1	Trace
<i>Nomamyrmex esenbecki</i> (Westwood)	165	13
<i>Nomamyrmex hartigi</i> (Westwood)	569	47
<i>Neivamyrmex guyanensis</i> (Santschi)	7	0.5
<i>Neivamyrmex klugi</i> (Shuckard)	9	1
<i>Neivamyrmex pilosus</i> (F. Smith)	180	15
<i>Neivamyrmex pullus</i> Borgmeier	7	0.5
<i>Neivamyrmex scutellaris</i> Borgmeier	6	0.5
<i>Neivamyrmex spoliator</i> (Forel)	33	3
<i>Neivamyrmex swainsoni</i> (Shuckard)	63	5
<i>Neivamyrmex</i> species A	11	1
TOTAL	1226	

new records for the island. The lack of a prior record of N. hartigi from Barro Colorado is surprising in view of the fact that nearly half of all army ant males collected were of this species.

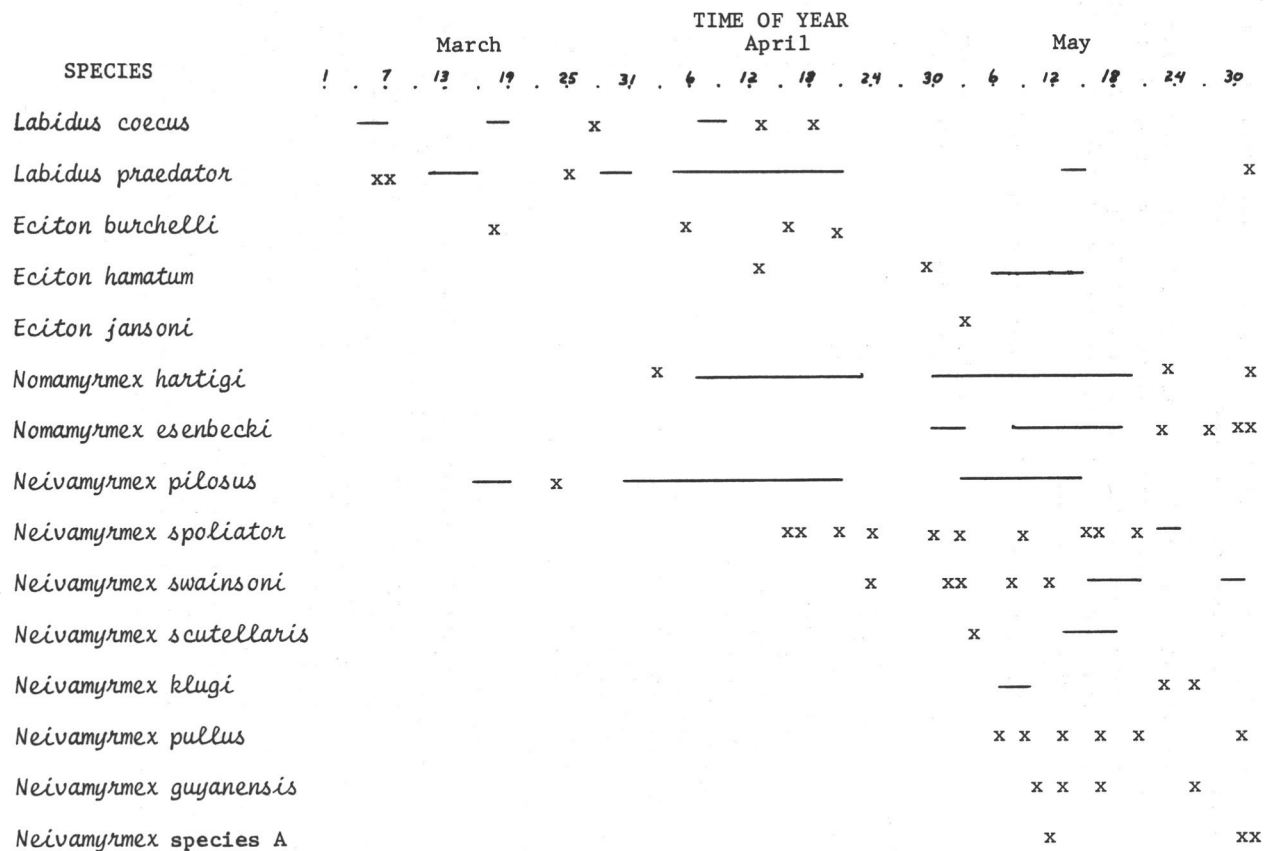
N. hartigi also had the highest rate of males per night collected (Table II). The largest number collected in one night was 74 during a one and one-half hour period on 17 May. On 11 April 59 males were collected between 0500 and 0530. On the other hand, males of Eciton spp. rarely appeared at lights.

Table II. Number of Males per Night Collected

Species	Number of Nights with Males	Number of Males per Night
<i>Nomamyrmex hartigi</i>	42	13.5
<i>Nomamyrmex esenbecki</i>	19	8.7
<i>Neivamyrmex pilosus</i>	35	5.3
<i>Neivamyrmex swainsoni</i>	12	5.2
<i>Labidus praedator</i>	31	4.1
<i>Neivamyrmex</i> species A	3	3.7
<i>Neivamyrmex spoliator</i>	13	2.5
<i>Labidus coecus</i>	12	2.3
<i>Eciton hamatum</i>	9	1.8
<i>Neivamyrmex guyanensis</i>	4	1.8
<i>Neivamyrmex klugi</i>	5	1.8
<i>Eciton burchelli</i>	4	1.2
<i>Neivamyrmex pullus</i>	6	1.2
<i>Neivamyrmex scutellaris</i>	5	1.2
<i>Eciton jansonii</i>	1	1.0

The seasonal appearance of males at lights is shown in Fig. 1. In this figure the solid lines represent periods of 3 or more nights of consecutive collections with perhaps an occasional break of a single night. Each "x" represents an isolated evening on which the species was collected. Males of two species (Labidus coecus and Eciton burchelli) were collected only during the dry season. Three other species (Labidus praedator, Nomamyrmex hartigi and Neivamyrmex pilosus) were found at lights from the dry season well into the wet season. The occurrence of L. praedator spanned virtually the entire period of this study, although not continuously. The remaining species were collected almost exclusively after the onset of the wet season. The correlation of flights with the onset of the rainy season suggests that the rains serve as a trigger mechanism. Such a mechanism would be especially useful to the hypogeic species (Neivamyrmex spp.).

Figure 1. Seasonal occurrence of Doryline males at lights on Barro Colorado Island in 1967.



The frequency distribution of males during the hours of the night is shown in Fig. 2. These species appear to form two distinct groups: the post-sunset flights (Eciton spp., Neivamyrmex spoliator, N. pullus, and N. species A) and the pre-dawn flights (Labidus spp., Nomamyrmex spp., Neivamyrmex swainsoni, N. klugi, N. scutellaris and N. guyanensis). Neivamyrmex pilosus, although most frequent in the pre-dawn hours, may be found between 2130 and 0600 and is the most nearly circum-nocturnal species on the island.

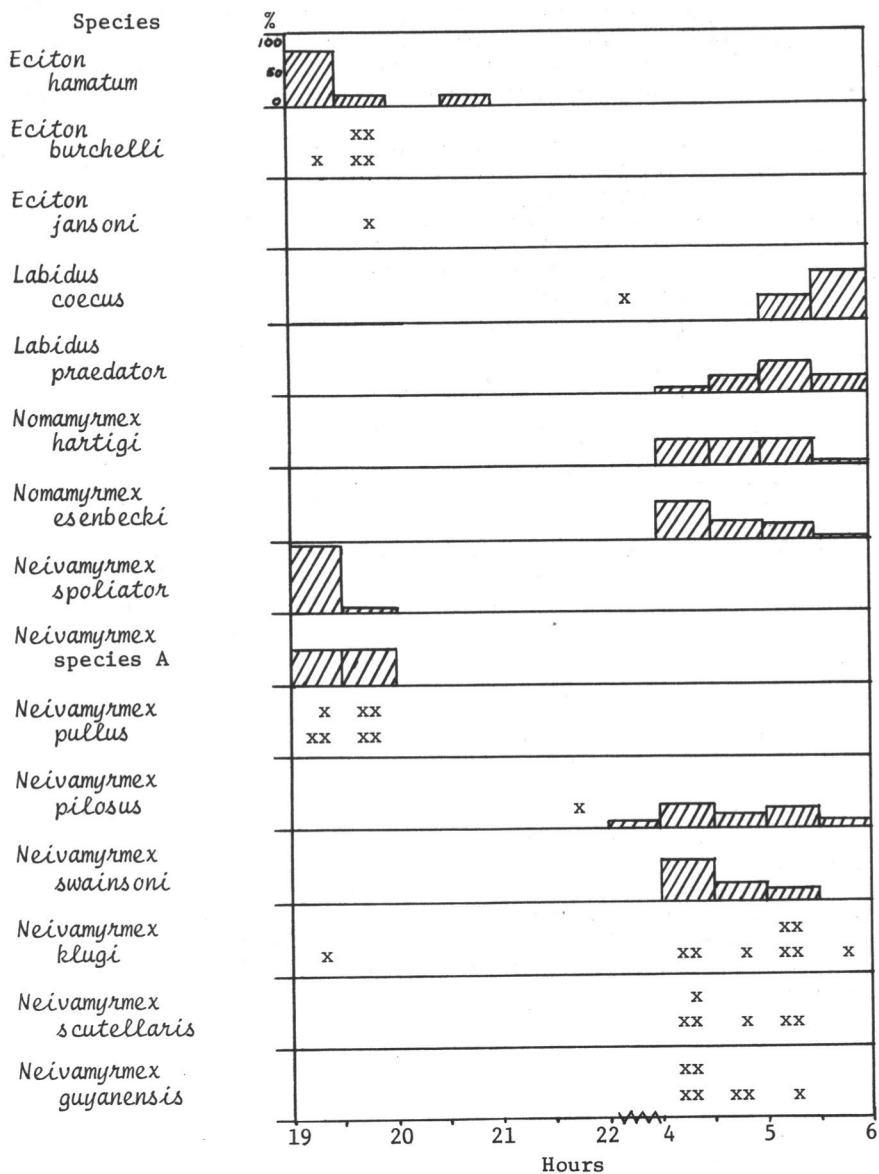
While this study was in progress, three periods of bright moonlight occurred: March 26 - April 1; April 23 - 29; and May 21 - 27. Two species (Nomamyrmex hartigi and Neivamyrmex pilosus) occurred in sufficient abundance continuously through dark and light periods to show the effect of moonlight on these insects (Table III). Clearly, the presence of bright moonlight results in a marked reduction in numbers attracted to the artificial light. Whether the males do not fly in such large numbers on bright nights or whether they are attracted elsewhere because of the moonlight is not known. The latter seems to be a more reasonable hypothesis to me.

Table III. Comparison of Male Collections on Bright and Dark Nights

<u>Nomamyrmex hartigi</u>				<u>Neivamyrmex pilosus</u>			
Bright		Dark		Bright		Dark	
April 23	6	April 11	59	March 25	0	April 6	3
April 24	1	April 12	58	March 26	0	April 7	20
April 30	7	April 13	25	March 27	0	April 8	8
				March 28	0	April 9	3
				March 29	0	April 10	2
				March 30	1	April 11	0
				April 23	0	April 12	4
				April 24	0	May 4	18
				April 30	0	May 5	8

The interface between the dry and wet seasons appears to be the most important time of the year for army ant nuptial flight activity in the region of Barro Colorado Island. However, an intensive study of alate activity during the period from June through February is needed to provide a full understanding of the seasonal periodicities of these army ants. Also needed are comparable studies in other neotropical areas.

Figure 2. Time of Doryline male appearance at lights,
Barro Colorado Island, 1967.
(In per cent of males of each species collected. x = one male)



ACKNOWLEDGMENTS

This research was carried out while I was on sabbatical leave from the University of North Dakota and supported by a National Science Foundation Senior Postdoctoral Fellowship. The lights and certain other equipment were made available by Dr. Michael H. Robinson of the Smithsonian Tropical Research Institute. I am indebted to Dr. Roger D. Akre of Washington State University for arranging for the identification of specimens. Dr. T. Borgmeier and Dr. W. W. Kempf kindly identified the specimens. The presentation of this paper at the Vith Congress of the International Union for the Study of Social Insects was made possible by a travel grant (GB-15467) from the National Science Foundation.

LITERATURE CITED

- Borgmeier, T. 1955. Die Wanderameisen der Neotropischen Region (Hym. Formicidae). *Studia Ent.* No. 3, 720 pp., 87 pls.
- Haddow, A. J., I. H. H. Yarrow, G. A. Lancaster and P. S. Corbet. 1966. Nocturnal flight cycle in the males of African doryline ants (Hymenoptera: Formicidae). *Proc. R. Ent. Soc. London (A)*, 41 (7-9): 103-106.
- Rettenmeyer, C. W. 1963. Behavioral studies of army ants. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 44 (9): 281-465.
- Schnierla, T. C. 1948. Army ant life and behavior under dry-season conditions with special reference to reproductive functions. II. The appearance and fate of the males. *Zoologica, N. Y.*, 33 (2): 89-112.

ABEILLES FOSSILES
ANCETRES DES APIDES SOCIAUX

par

S. KELNER-PILLAULT, ENTOMOLOGIE, MUSEUM, PARIS.

Les Apides sociaux appartiennent à trois tribus : Bombini, Apini, Meliponini. On connaît des espèces fossiles de chacun de ces groupes, mais seules les Meliponini et les Apini ont des représentants dans des gisements géologiques d'âges divers. Nous étudierons donc les abeilles fossiles de ces deux tribus pour tenter de mettre en évidence les étapes de leur évolution.

Toutes les Mélipones fossiles actuellement connues sont incluses dans l'ambre. Les plus anciennes, de l'ambre balte, datent de l'éo-oligocène (50 millions d'années) ; les secondes, de l'ambre de Chiapas, oligo-miocène (35 millions d'années) ; la dernière, de l'ambre de Sicile, était datée jusqu'à ces dernières années du pleistocène, mais un travail récent de LANGENHEIN (1969) date cet ambre seulement du Tertiaire sans autre précision.

Les Mélipones de l'ambre balte ont été signalées pour la première fois, sous le nom de Trigona, par BURMEISTER (1832) qui ne donne pas de description.

MALFATTI (1878) connaît une espèce voisine du genre Melipona représentée par de nombreux individus dont deux dans le même bloc. Il donne quelques caractères de l'aile, de l'antenne, du thorax et particulièrement de l'abdomen piriforme qui lui permet de séparer cette espèce, qu'il ne nomme pas, de la Trigona de BURMEISTER dont l'abdomen est : "triangulaire, court et caréné".

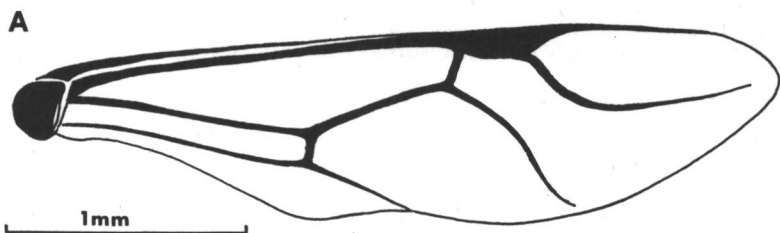
BRISCHKE (1886) indique simplement la présence d'une Melipona dans ce même ambre.

COCKERELL (1909) qui décrit de nombreuses abeilles du Musée de Königsberg, ne fait que mentionner, dans une énumération des données antérieures, les genres "Melipona aff. et Trigona".

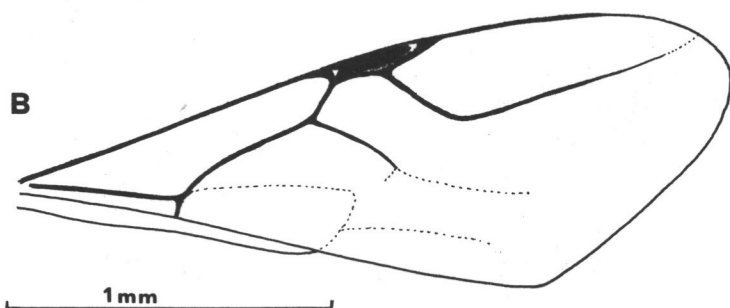
HANDLIRSCH (1939) n'apporte pas d'autres précisions.

Un bloc d'ambre n° 15 provenant de l'ancienne collection du Musée de Königsberg, déposé maintenant à l'Institut de Paléontologie de l'Université de Berlin, nous a été aimablement communiqué par le Dr. JAEGER. Il contient deux petites abeilles de 3 mm dont une seule, en bon état, permet de les placer avec certitude dans le sous-genre Hypotrigona. Etant donné la remarque de MALFATTI, il est possible que ce soit l'un des blocs d'ambre qu'il eût sous les yeux. Quoiqu'il en soit, comme il n'avait pas donné de nom à l'espèce, nous l'appellerons Hypotrigona eocenica n. sp. La description complète paraîtra ultérieurement, mais nous avons représenté, en A, sur la planche I, le schéma de l'aile antérieure et en A sur la planche II, la patte postérieure. A l'éocène, la Mélipone de l'ambre balte était presque identique aux Hypotrigones actuelles dont les caractéristiques ont été redéfinies par GUIGLIA (1959). Elle n'en diffère que par la largeur et la longueur du tibia postérieur et le scape, très long, de l'antenne.

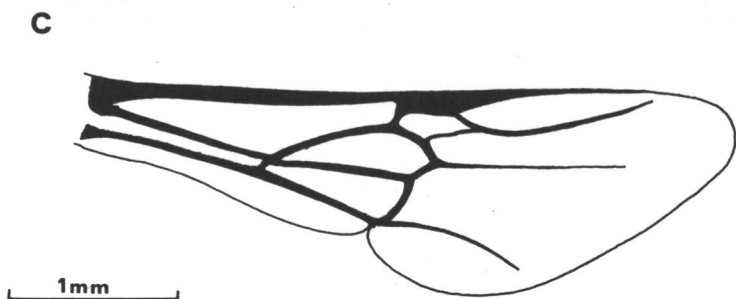
Les Mélipones de l'ambre de Chiapas ont été décrites par WILLE (1959). Il les nomme Trigona (Nogueirapis) silacea et nous reproduisons, en B, sur les planches I et II, l'aile et la partie de la patte postérieure qu'il a figuré dans sa publication. D'après MOURE, cette forme fossile est très voisine de Trigona butteli qui vit actuellement au Pérou.



Hypotrigona eocenica - *s.k.P.*



Trigona (Nogueirapis) silacea - *Wille*



Meliponorytes succini - *Tosi*

PLANCHE I. - Ailes antérieures de Meliponini.

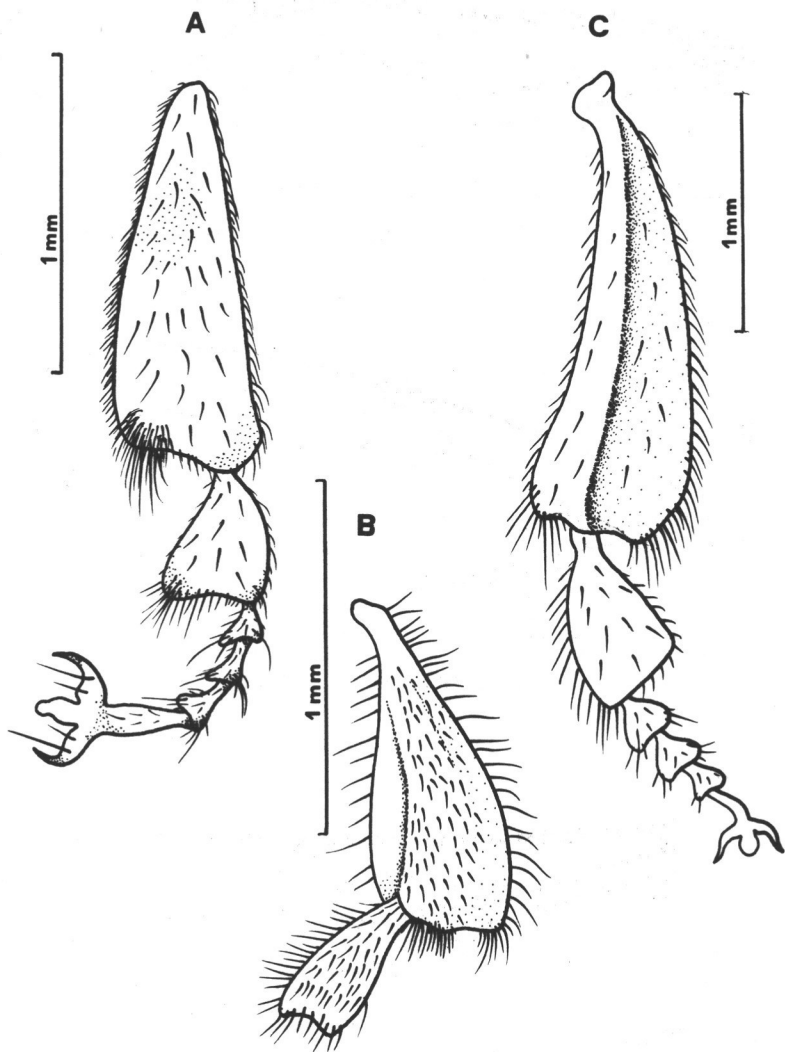


PLANCHE II. - Pattes postérieures de Meliponini.

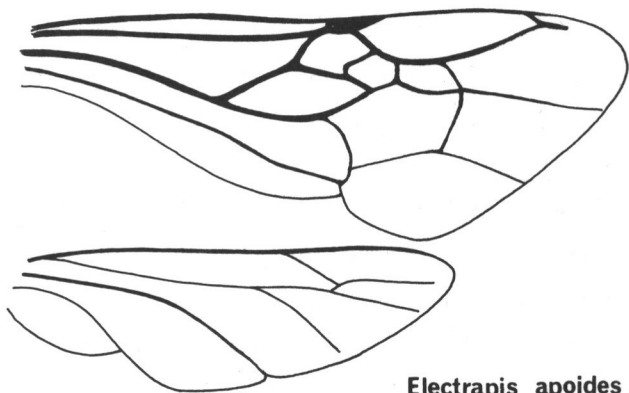
Enfin, la Mélipone de l'ambre de Sicile, décrite par TOSI (1895) sous le nom de Meliponorytes succini (cf. C. pl. I et II) est voisine des Tetragona par ses membres grêles, son cou long et sa nervation alaire beaucoup plus complexe.

D'après MOURE (1956), les Hypotrigona sont de beaucoup les plus primitives. Les Trigonini et en particulier les Trigona sont un peu plus évoluées. Enfin, les Tetragona qui ont des habitudes sociales très perfectionnées, possèdent aussi une nervation alaire très spécialisée. Dans le cas des Mélipones, les données paléontologiques viennent confirmer l'opinion des biologistes.

Parmi les Apini fossiles, seules les plus anciennes, les abeilles de l'éocène du genre Electrapis, sont incluses dans l'ambre balte. On en connaît plusieurs espèces. La première fut décrite par BUTTEL-REEPEN (1906) sous le nom d'Apis meliponoides et placée dans le genre Electrapis par COCKERELL (1909). Statz (1931) en a reproduit certains caractères, mais nous n'en avons pas de figure complète. Par contre, MANNING (1960) a décrit et figuré Electrapis apoides dont le type est maintenant au Muséum de Paris. Enfin, dans les blocs d'ambre de la collection de Berlin se trouvent deux espèces nouvelles d'Electrapis de très petite taille (3mm environ).

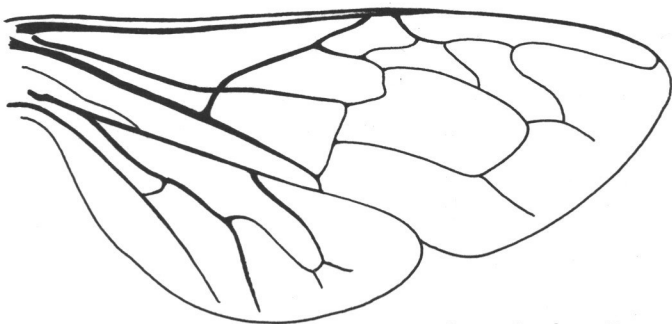
Les abeilles fossiles plus récentes sont connues sous forme d'empreintes. STATZ (1931) a décrit trois espèces du genre Synapis trouvées dans les lignites de Rott (miocène inférieur). ZEUNER (1931) a étudié les fragments de 16 individus trouvés dans les marbres de Bottingen ; il les attribue à une seule espèce : Apis armbrusteri.

A



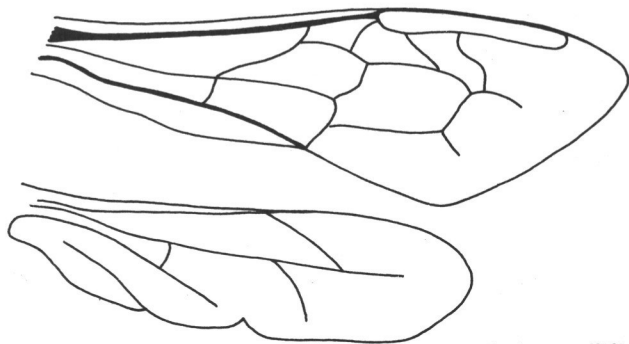
Electrapis apoides . *Man.*

B



Synapis dormitans . *Cock.*

C



Apis mellifica *L.*

PLANCHE III. - Ailes d'Apini.

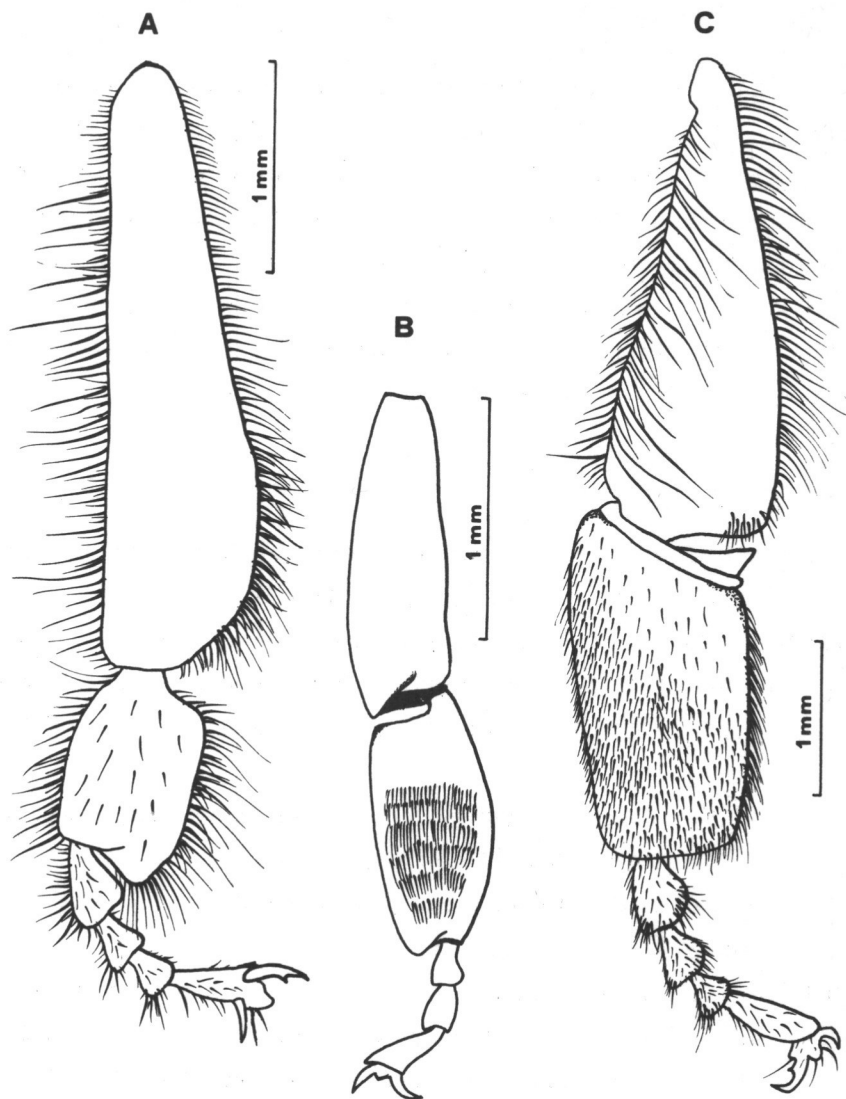


PLANCHE IV. - Pattes postérieures d'Apini.

Sur les planches III et IV, nous avons représenté les schémas des ailes et de la patte postérieure en A d'Electrapis, en B, de Synapis (d'après Statz) et en C, d'Apis. La comparaison de ces éléments montre clairement que l'abeille de l'éocène n'était pas identique à l'abeille domestique actuelle. Celle du miocène, au contraire, en avait déjà presque tous les caractères au point que ZEUNER (1931) tend à considérer Synapis non comme un genre, mais comme un sous-genre d'Apis.

BIBLIOGRAPHIE -

- BRISCHKE (D.), 1886. - Die Hymenopteren des Bernsteins Schr. Naturfur. Ges., Danzig, 6, p. 278-279.
- BURMEISTER (H.), 1832. - Handbuch der Entomologie, I, p. 636.
- BUTTEL-REEPEN (H. von), 1906. - Apisticae Beitrage zur Systematik, Biologie, . Mitt. Zool. Mus. Berlin, 3 (2), p. 117-201.
- COCKERELL (T.D.A.), 1909. - Descriptions of Hymenoptera from baltic amber. Schr. Phys. Ok. Königsberg, 50, p. 1-20. - 1909a. Some additional bees from prussian amber. Schr. Ok. Ges. Königsberg, 50, p. 21-25.
- GUIGLIA (D.), 1956. - Missione del Prof. G. Scortecci in Migiurtinia. Ann. Mus. civ. St. Nat. Genova, LXVIII, p. 306-311.
- HANDLIRSCH (A.), 1908. - Die Fossilen Insekten, Leipzig. 1357. pp.
- MALFATTI (G.), 1878. - Osservazioni sopra alcuni Insetti fossili dell'Ambra e del Copale. Atti. Soc. Ital. Sc. Nat. XXI, p. 1-15.

- MANNING (F.), 1960. - A new fossil bee from baltic amber. XI^e
 Congrès intern. Entomologie, Vienne, I, p. 306-308.
- MARTYNOVA (O.), 1961. - Paleontomology. Annual Review of
 Entomol., 6, p. 285-295.
- MOURE (J.S.), et alt. 1956. - Evolutionary Problems Among Meli-
poninae. Proced. tenth Int. Cong. of Ent., 2, p. 481-493.
- SALT (G.), 1931. - Three bees from baltic amber. Bernstein
 Forsch., 2, p. 136-147.
- STATZ (G.), 1931. - Eine neue Bieneart aus Rott am Siebengebirge.
 Wissenschaf. Mitt. des Vercin Natur und Heimatkunde.
 Köln, I, p. 39-67.
- WILLE (A.), 1959. - A new fossil stringless bee. (Meliponini) from
 the amber fo Chiapas (Mexico). J. Paleo., 33, p. 849-862.
- ZEUNER (F.), 1931. - Die Insektenfauna des Böttiger Marmors.
 Fortsch. d. Öcol. und Paläont., 28, p. 160.

Temperaturprofile in Waldameisennestern.

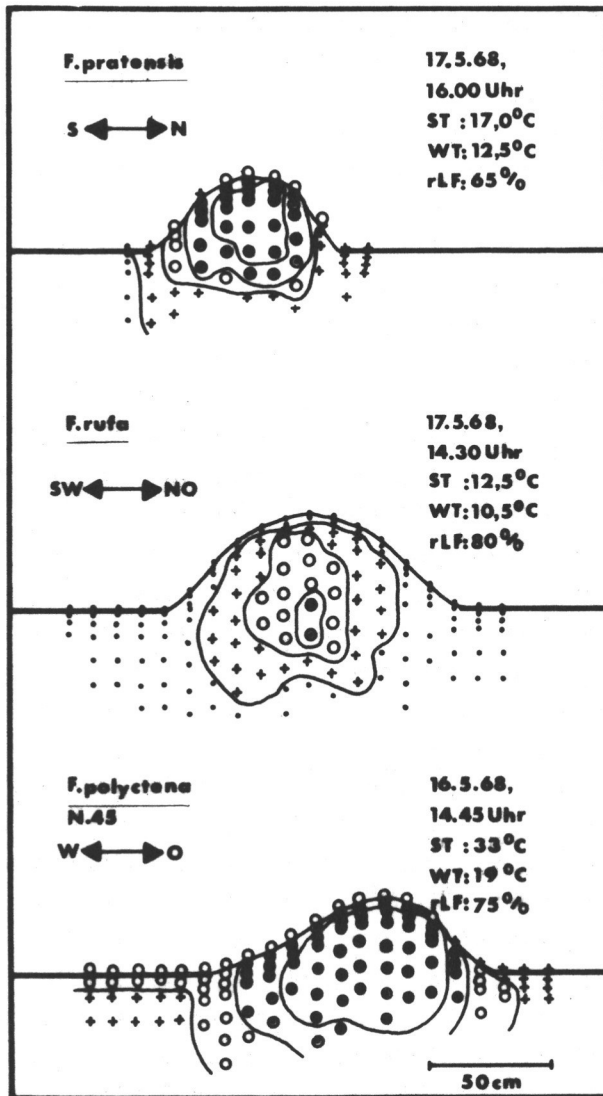
G.KNEITZ (Institut für angewandte Zoologie, Universität Würzburg, Bundesrepublik Deutschland).

Abstract: Temperature-Profiles in Nests of Red Forest Ants. Thermoelectrical methods were used for measuring the temperature in the nests of red forest ants (Genus: *Formica*). Evidence of temperature regulation during the time of active life could be shown in the nests of *Formica polyctena*, *F. rufa*, *F. pratensis/nigricans*, *F. aquilonia* and *F. lugubris*. In summer under cloudy and/or shady conditions the optimal nest temperature of 25° to 30°C is concentrated in the central space of the nest. The larger the actively inhabited nest the bigger is this region. The part of the ant-hill which is made up of vegetal material is the region where cold enters the nest in winter. The behaviour of worker ants in connection with the regulating of the temperature of the nest can be observed from early spring (sunning-period) to late autumn and is in direct relation to the constitution of the members of the social insect state.

Aus Bienenstöcken liegen bisher zahlreiche Temperaturbilder vor (BÜDEL 1960). HEIMANN (1960) und KNEITZ (1964) haben erstmals mit normalen Flüssigkeitsthermometern versucht, Temperaturprofile von *Formica polyctena*-Nestern zu gewinnen. Nachstehende Ergebnisse wurden mit der thermoelektrischen Meßmethode und hoher Dichte der Meßpunkte gewonnen. Sie sollen klären: 1.) Bestehen Unterschiede im Temperaturbild verschiedener Waldameisenarten. 2.) Wie wirkt die Nestgröße auf die Wärmeverteilung. 3.) Wie sehen Temperaturbilder zu verschiedenen Jahreszeiten bei Nestern einer Waldameisenart aus?

Meßmethode.

Mittels thermoelektrisch registrierender Meßsonden,



• 5 - 9,5° + 10 - 14,5° • 15 - 19,5° • 20 - 24,5° • 25 - 29,5°C

Abb. 1. Temperaturbilder aus Nestern von *F. polycтена*, *F. rufa*, *F. pratensis/nigricans* zur Aktivitätszeit. Auch das kleine Nest der Wiesenameise weist eine geschlossene Zone mit optimaler Temperatur auf. Thüngersheim

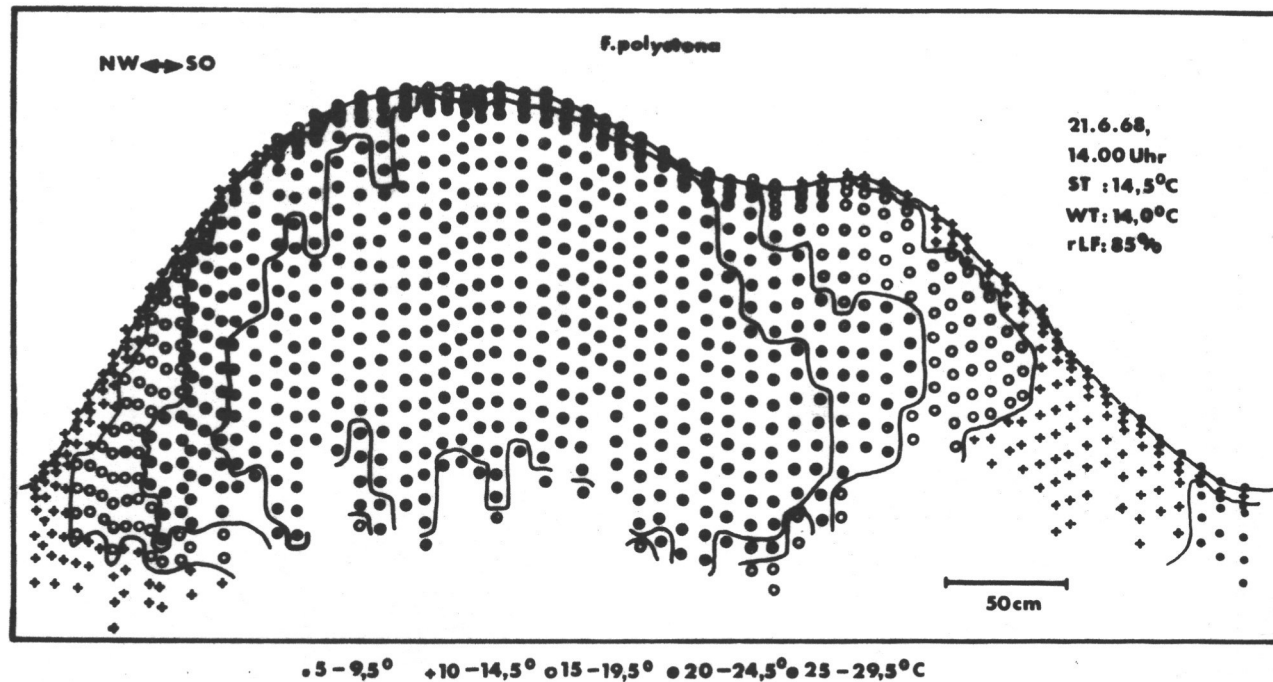


Abb. 2. Die Zonen optimaler Temperatur, beispielsweise über 25°C, werden mit steigendem Nestdurchmesser größer. Längsprofil eines Riesennestes von *F. polyctena* bei Kleinostheim (Aschaffenburg) mit Angabe der Temperaturmeßwerte.

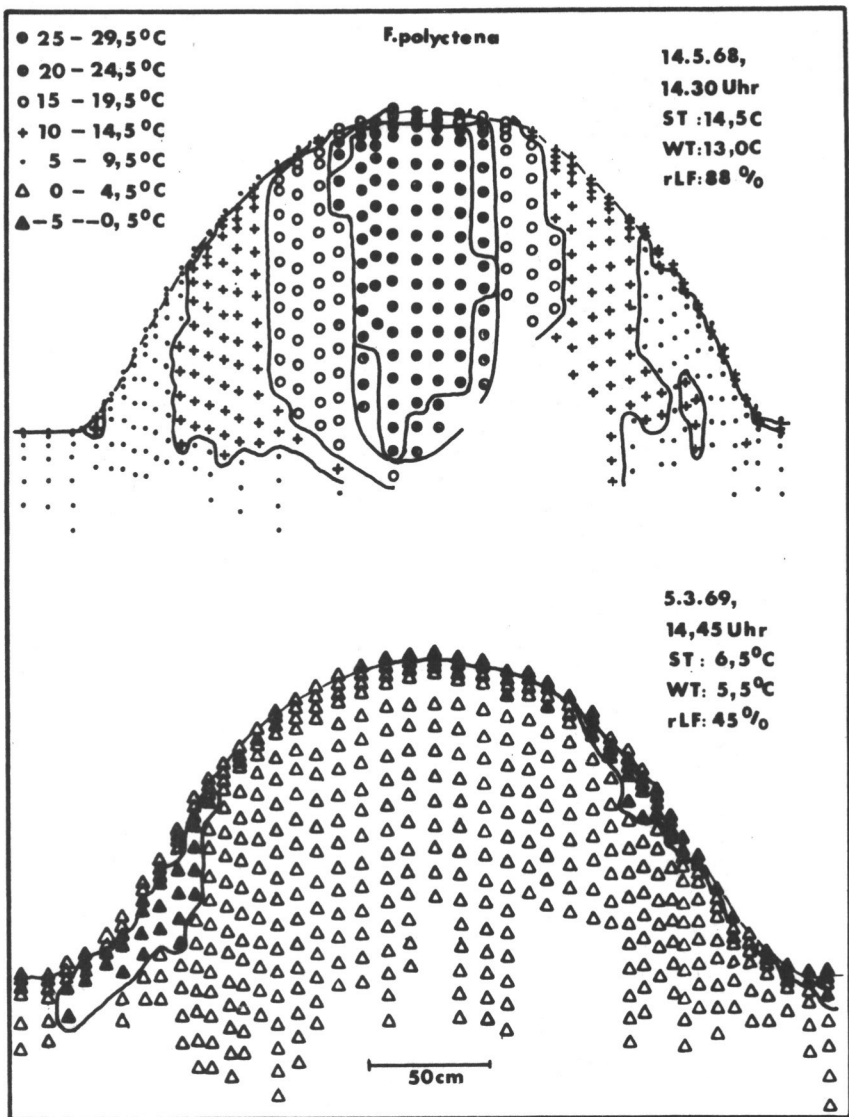


Abb.3. Temperaturverteilung in einem starken Nest von *F. polycytena* bei Schollbrunn im Spessart. Oben: Sommer-, unten: Winteraspekt. Profillage von NO nach SW. Sommer: Wärmezentrum. Winter: Eismantel.

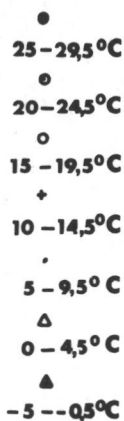
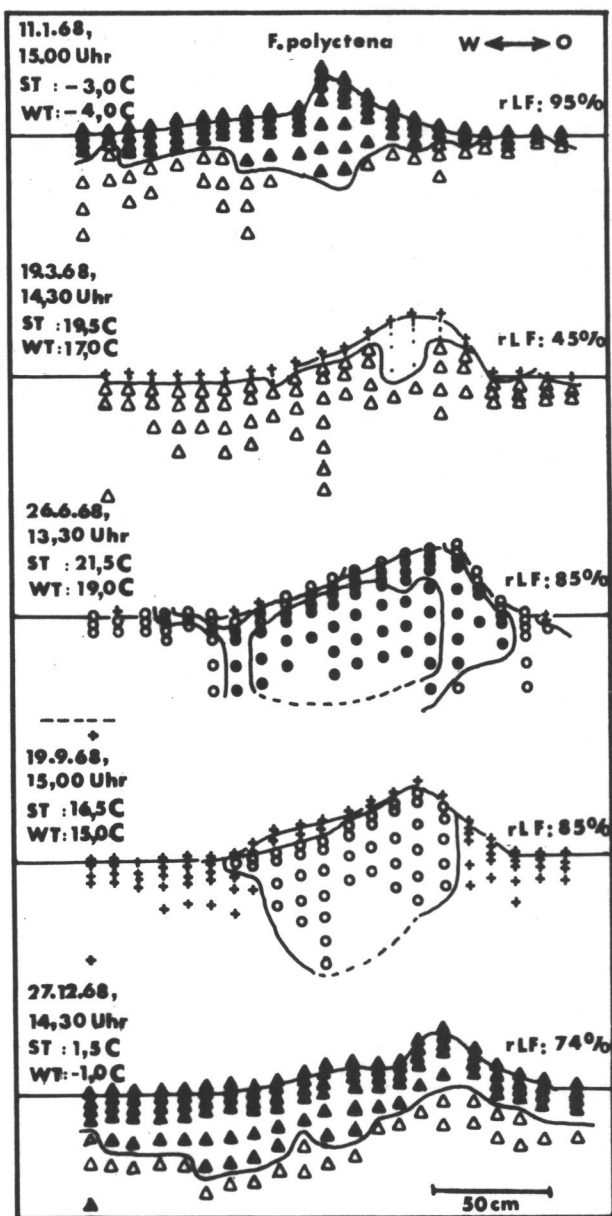


Abb. 4. Jahreszeitliche Veränderung des Temperaturbildes bei Nest 45, Thüngersheim bei Würzburg. Das Winter-nest ist kalt, im Sommer findet sich der zentrale Heizraum. Übergangszeiten mit positiven Wärmeanomalien im Nesthügel; Zurückzuführen auf die entsprechende Tätigkeit der Arbeiterinnen.

sogenannten Sekundenthermometern, der Firma ARMATHERM (Lemgo/Lippe) war es möglich, Temperaturen in Waldameisen Nestern von der Oberfläche bis in den Untergrund zu messen. In der Horizontalen, wie der Vertikalen, wurden dabei 10-cm-Abstände eingehalten. Die korrigierten Meßwerte liegen innerhalb eines Schwankungsbereiches von $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$. Der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT bin ich für die Finanzierung des Projektes sehr zu Dank verpflichtet.

Ergebnisse.

- 1.) Die Temperaturbilder in den Nestern der Waldameisen-Arten *F. polyctena*, *F. rufa*, *F. pratensis/nigricans* sind zur Aktivitätszeit nicht wesentlich unterschieden. Selbst die kleinen Wiesenameisennester weisen eine deutliche Zone mit Optimaltemperaturen auf. Stichproben bei *F. aquilonia* und *F. lugubris* (1967, Norwegen) lassen für diese boreo-montanen Arten entsprechende Verhältnisse annehmen (Abb. 1).
- 2.) Die optimalen Temperaturräume werden unter vergleichbaren Umständen umso umfangreicher, je größer der aktiv besetzte Nestbereich ist. Sie nehmen meist den weitaus größten Teil der Nester ein (Abb. 1, 2, 3, 4).
- 3.) Die Isothermenbilder der Nester sind von der Jahreszeit abhängig. Die Nestkuppeln kühlen im Winter völlig aus. In den Übergangszeiten wird durch die Tätigkeit der Arbeiterinnen die Kuppeltemperatur gegenüber der Umwelt früher bzw. länger erhöht (Abb. 3, 4).

Die Wärmehaushaltsänderungen im Waldameisennest stehen in enger Beziehung zur Ortsveränderung und Arbeiterinnenkonstitution der Mitglieder des sozialen Staates im Jahresablauf und bestätigen ihre regulative Tätigkeit (KNEITZ 69)

Literatur.

BÜDEL, A., Biene und Bienenzucht, München 1960; HEIMANN, M., Lüneburg 1960; KNEITZ, G., Diss. Wzbg. 1964; Verh. Zool. Ges. 1969

Sozialstruktur und ihre Rolle in der Populationsdynamik von Furchenbienen (Apoidea:Halictinae).

Gerd Knerer (Department of Zoology, University of Toronto, Toronto, Canada).

Populationsbegrenzungen sind heute bereits von den verschiedensten Tieren und allen grösseren Gruppen bekannt. Vögel besonders haben Mechanismen wie territoriales Verhalten oder Hierarchien entwickelt, die direkte Konkurrenz um Requisite wie Nahrung einschränken oder völlig vermeiden. Ein hoher Rang in einer Hierarchie oder der Besitz eines Territoriums gewährleistet Fortpflanzungsprivilegien, während eine niedere Stellung oder der Mangel eines Arealbesitzes oft von physiologischer Kastration der Betroffenen begleitet sind.

Insekten, die wegen ihrer Bevölkerungszunahme hinlänglich berühmt sind, haben trotzdem gelegentlich Wege gefunden, die die potentielle logarithmische Vermehrung unterbindet und dadurch den katastrophalen Abbau des natürlichen Futterreservoirs verhindert. Soziale Insekten haben sich speziell mit diesem Problem auseinandersetzen müssen, da viele Kolonien von Bienen, Wespen und auch Ameisen von einer einzigen überwinternten Königin gegründet werden um dann während des Sommers aufs Hundert- oder Tausendfache anzuwachsen. Je sozialer diese Gesellschaften sind, desto grösser werden die Kolonien und desto intensiver muss um Nahrung gesucht werden. Eine frühzeitige Erschöpfung der Nahrungsquellen kann schnell zu verschwenderischen Verlusten der heranwachsenden Brut führen und sogar den Ausfall der sexualen Generation zur Folge haben. Viele Königinnen von sozialen Wespen und Hummeln kämpfen deshalb im Frühling um einige wenige "annehbare" Neststätten, die bald von getöteten Tieren

umgeben sind, doch gleichwohl eine bestimmte Bevölkerungsdichte dieser Arten zur Folge hat. Dieses System erklärt auch die Misserfolge von künstlichen Hummelnestern, die in relativer geringer Zahl von den Königinnen angenommen werden, obwohl Erfolg in den Gegenden grösser ist, wo mehr Hummeln zu finden sind.

Furchenbienen können einige Hinweise in der Entstehung einer Bevölkerungskontrolle geben. Die Gruppe umfasst solitäre wie auch soziale Vertreter und über 2000 Arten sind von allen Faunenkreisen beschrieben worden. In den meisten Halictinen überwintern nur die begatteten Königinnen, um im nächsten Frühjahr ihre Nester zu gründen. Die solitären Arten ziehen darin eine Generation von Männchen und Weibchen auf, von denen nur die letzteren den Winter überleben. Pollen und Nektar werden nur von den Nestgründerinnen gesammelt, während die neuen Weibchen bis zum folgenden Jahr keinen Pollen sammeln. Eine zusätzliche Sommergeneration ändert dieses Bild sofort, sobald sich die neugeschlüpften Weibchen bei der Nesttätigkeit beteiligen und ihre Mütter in der Brutaktivität unterstützen. Dadurch wirken sie auf das Nahrungsreservoir ihrer Umgebung ein, wie das speziell bei den grossen Kolonien des Evylaeus malachurus der Fall ist. Diese hochentwickelte soziale Furchenbiene erzeugt in monogynen Nestern 2 bis 3 distinkte und progressiv umfangreichere Bruten von Arbeiterinnen, die solche Kolonien im Juli auf ein Vielfaches der Frühjahrsbevölkerung anwachsen lassen. Die zahlreichen Königinnen, die gegen Ende des Sommers erzeugt werden, würden jährlich eine geometrische Zunahme der Nester garantieren, sobald genügend Nistgelegenheiten vorhanden wären und die Vermehrung durch keine anderen Faktoren beeinflusst wird. Beobachter des E. malachurus betonten jedoch seit langem, dass die Nist-

plätze eine bemerkenswerte Stabilität zeigten, die oft Jahrzehnte unvermindert anhält und immer in den gleichen Teilen eines Terrains zu finden sei. Parasiten wie Sphecodes monilicornis and Myrmilla capitata können kaum für solch ein feines Gleichgewicht verantwortlich gemacht werden, da die periodische und lokale Natur des Parasiteneffektes bedeutend grössere Schwankungen hervorrufen würde. Offenbar ist ein Buffersystem im Spiele, das die erwarteten Oszillationen dämpft und eine ziemlich konstante Durchschnittsbevölkerung zur Folge hat.

Dieser Mechanismus scheint in E. malachurus mit der Gründung der Nester im Frühjahr zusammenzuhängen, deren Zahl durch einen lokalen Schwellenwert bestimmt ist. Die Nestbesitzerinnen erzeugen Nachkommen, während besitzlose Weibchen als Reserven wochenlang herumfliegen, ohne ein eigenes Nest zu gründen. Diese Situation wurde im Frühling 1967 im Friedhof von Gardanne in der Provence eingehend studiert. Dort konstruierten überwinternte Weibchen bereits Ende Februar ihre Nester und versorgten von 4 bis 11 Brutzellen, bevor sie die Nester bis zum Schlüpfen der ersten Arbeiterinnenbrut verschlossen. Zur gleichen Zeit flogen weitere tausende Königinnen herum, die sich durch nichts von ihren Schwestern unterschieden, doch statt der eigenen Nestkonstruktion die Nester ihrer arbeitsfreudigeren Kolleginnen vorzogen. Zu diesem Zwecke flogen sie niedrig über die Nestaggregationen und schlüpfen gelegentlich in ein Nest, das sie dann oft gegen die zurückkehrende Pollensammlerinnen verteidigten.

Sollte dieses eigenartige Verhalten tatsächlich durch die örtliche Situation bedingt sein, so müsste eine Änderung eines oder mehrerer ökologischer Faktoren auch einen Verhaltenswechsel verursachen. Die Entfernung einer Nestbesitzerin sollte daher die Übernahme des Nestes durch

ein Reservenweibchen erwarten lassen. Dies trat auch in allen zehn Nestern ein, die am 5. April 1967 für ein solches Experiment benutzt wurden. Die neuen Königinnen begannen binnen 2 Tagen mit dem Pollensammeln und wurden am dritten Tag selbst vom Nest genommen. Am folgenden Tag, oder bereits nach 10 Minuten, waren die Nester wieder alle besetzt und Pollensammeln wurde erneut beobachtet. Der gleiche Prozess wurde in diesen Nestern noch zweimal mit dem gleichen Erfolg wiederholt.

Die Reserven können auch in eine andere Umgebung gebracht werden, wo die Inhibitionsstimuli fehlen, und so eine Verhaltensdifferenz ergeben. Mehr als ein dutzend Reserven wurden deshalb in Gardanne gefangen, nach Paris verfrachtet, wo sie von Mme. C. Plateaux-Quénu in Gruppen zu drei in Zuchtkäfige mit Nistgelegenheit gegeben wurden. Auch hier begannen über 90% dieser Weibchen mit der Konstruktion eines Nestes, in dem eine normale Brut von Arbeiterinnen aufgezogen wurde. Der Schwellenwert für die Zahl der Nester wurde unter Laborbedingungen anscheinend unterboten, so dass die Inhibition prompt aufgehoben wurde. Das gleiche kann auch unter natürlichen Verhältnissen geschehen, sobald die Mehrzahl der Nester die Brutstätigkeit im Frühjahr beendet haben. Diese Unterbietung der magischen Nummer wurde im Jahre 1967 um den 10. April herum erreicht, als plötzlich über Nacht eine grosse Anzahl von neuen Nestern erschien, die als Phase II bis zum Ende des Monats versorgt wurden. Stark abgeflogene Reserven wurden selbst noch im Mai gefangen und es war dann offenbar, dass diese Tiere niemals an der Reproduktion teilnehmen würden.

Soziale Halictinen mit einer einzigen Sommerbrut von Arbeiterinnen erreichen nicht die Fertilität von E. malachurus und die Evolution einer Populationskontrolle war

deshalb weniger aktuell. E. cinctipes von Nordamerika, zum Beispiel, gehört zu den häufigsten Arten in Ontario, ohne

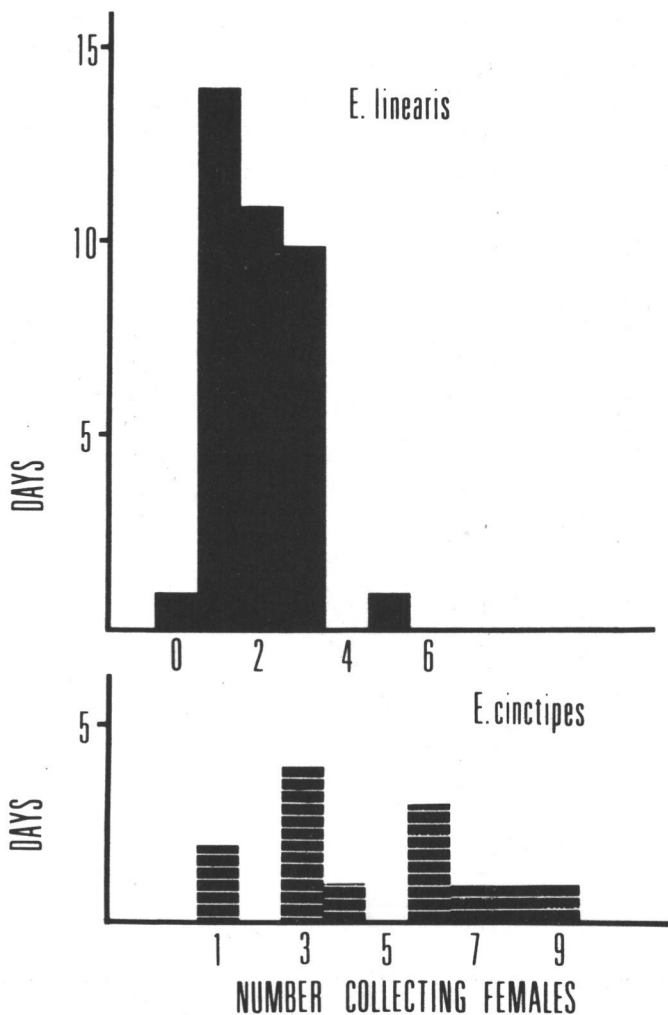


Abb.1. Unterschied zwischen E. linearis und E. cinctipes in der täglichen Anzahl von Pollensammlerinnen in einem Zuchtkäfig. Die Tätigkeitsphase ist kompakt in cinctipes, ausgezogen in linearis.

das ich bisher einen Kontrollmechanismus finden konnte. Doch werden oft weniger als 20 neue Königinnen in einem Nest erzeugt und nasses Frühlingswetter dezimiert die Sommerbrut oft beträchtlich. Die weitverbreitete Art E. linearis, nahe verwandt mit E. malachurus, baut oft Nester in riesigen Aggregationen, die leicht zur örtlichen Pollenverknappung führen können. Es ist deshalb kei-

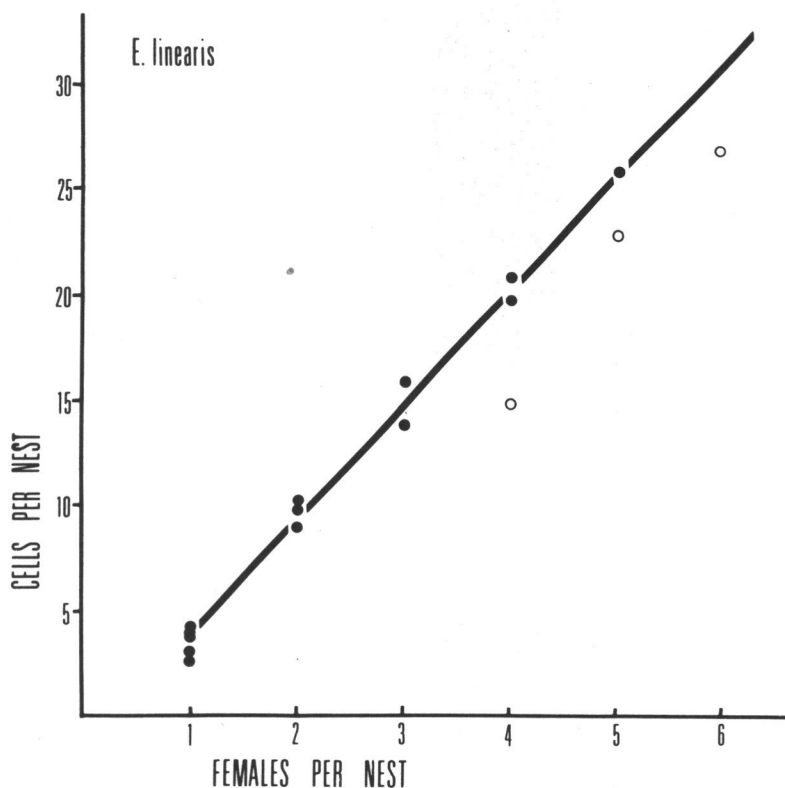


Abb.2. Verhältnis zwischen der Zahl der Königinnen in polygynen Nestern und den Brutzellen (Arbeiterinnen) produziert. Offene Kreise: Nester noch aktiv.

ne Überraschung, dass diese Art gleich zwei Mechanismen hat, die eine unvorteilhafte Zunahme der lokalen Population verhindern. Die erste ähnelt die des malachurus und kann experimentell gezeigt werden. Wenn eine grosse Anzahl von Weibchen in einem Zuchtkäfig ausgesetzt wird, dann sind Nestgründung und Pollensammeln nicht synchronisiert, sondern werden über eine lange Zeitspanne ausgedehnt, so dass nur 2 bis 3 Weibchen täglich an den Blüten tätig sind. Der Gegensatz zum E. cinctipes, der keine derartige Kontrolle aufweist, ist augenscheinlich (Abb.1).

Interessanterweise ist im zweiten Mechanismus eine Kondensation der überwinterten Königinnen in polygyne Verbände gegeben, wo eine Königin die Eier legt während die anderen Weibchen als Arbeiterinnen fungieren. Die bessere Verteidigung eines polygynen Nestes ist durch die Gesellschaft garantiert und dies trägt zur Stabilität der Aggregation bei, da diese Nester eine geringere Mortalität aufweisen als solche mit nur einer einzigen Königin. Dies ist letzten Endes auch im Sommer der Fall, wo die Sicherheit des Nestes durch eine höhere Zahl von Arbeiterinnen gewährleistet wird (Abb.2).

Zur Physiologie der Spermatheka der Bienenkönigin (Apis mellifica)

Gudrun Koeniger (Institut für Bienenkunde, an der Universität Frankfurt am Main, 637 Oberursel, Im Rosengärtchen)

Die Königin der Honigbiene nimmt während ihres Hochzeitsfluges Spermatozoen in die Ovidukte auf. Etwa 6 Millionen von ihnen gelangen danach in die Spermatheka, in der sie bis zu 6 Jahren gespeichert werden können, sodaß die Königin in der Lage ist, während dieses Zeitraumes befruchtete Eier zu legen.

Bisher blieb die Frage offen, wie die Spermatozoen in die Spermatheka gelangen. Sie könnten sowohl aktiv einwandern, als auch passiv von der Muskulatur der Königin hineintransportiert werden. Auch konnte noch nicht geklärt werden, ob die Spermatozoen während der Speicherung inaktiviert werden, oder ob sie weiterhin einen Stoffwechsel haben. Wenn ein Stoffwechsel vorhanden ist, könnte er entweder durch spermaeigene Reservestoffe oder durch Nahrungszufuhr von der Königin aufrecht erhalten werden. Für die Abscheidung von Nahrungsstoffen in die Spermatheka kämen entweder die Spermathekaldrüse oder das einschichtige Epithel, das die Spermatheka umschließt, in Frage. Das außerordentlich dichte Tracheennetz würde für ausreichende Sauerstoff-Zufuhr sorgen.

Um zu untersuchen, welche Bedeutung die Spermathekaldrüse und die Tracheenhülle für die Füllung der Spermatheka und die Speicherung der Spermatozoen haben, wurden diese Organe operativ bei der lebenden Königin entfernt.

Während der Operation wurde die Königin in einem umgebauten Besamungsapparat (Mackensen-Roberts) mit CO_2 betäubt und so fixiert, daß das Abdomen gedehnt war (Abb.1).

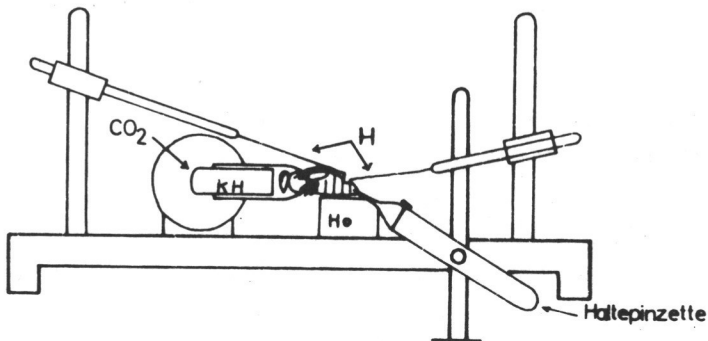


Abb.1. Schema der Operationsapparatur

CO_2 = CO_2 -Strom zur Narkose; H = Haken zur Fixierung des Operationsfensters; Ho = Holzblock zur Unterstützung des Abdomens; KH = Königinnenhalter; Haltepinzette = Pinzette mit Schraubverschluß zur Streckung des Abdomens

Darauf wurde das Abdomen mit 96% Alkohol desinfiziert und nach dessen völliger Verdunstung wurde mit einem Rasierklingensplitter ein Fenster in das vorletzte Tergit geschnitten. Da dabei die Intersegmentalmembran und das Rückengefäß nicht verletzt werden dürfen, wurde die Öffnung links neben dem Rückengefäß innerhalb des festen Chitins angelegt und hatte maximal eine Größe von 2x2mm. Das gelöste Chitinstück wurde an der Antecosta nach vorn geklappt und fixiert. Die Spermatheka, die genau unter der Öffnung liegen muß, wurde frei präpariert und durch Zusammenpressen des Abdomens ein wenig aus der Öffnung herausgehoben. In dieser Stellung wurden entweder ein

Teil der Tracheenhülle oder die Spermathekaldrüse entfernt. Danach wurde die Wunde einfach durch Zurückklappen des Chitinstückes geschlossen.

Die Dauer der Operation betrug zwischen 10 und 20min. Sobald sich die Königinnen nach der Narkose auf senkrechten Wänden halten konnten, wurden sie direkt ins Volk zurück gesetzt.

Zu den Versuchen wurden Königinnen der Rassen *Apis mellifica carnica*, *ligustica* und *fasciata* benutzt. Sie ^{wurden} in kleinen Beobachtungskästen (EWK) gehalten, sodaß eine ständige Kontrolle der Königin und ihrer Eilegetätigkeit möglich war. In verschiedenen Zeitabständen nach der Operation wurden die Königinnen getötet und sorgfältig präpariert, um zu kontrollieren, ob der Eingriff gelungen war. Die Aktivität der Spermien wurde in physiologischer Kochsalzlösung untersucht. Als erfolgreiche Operation wurde gewertet, wenn die Königinnen nach dem Eingriff wieder in Eiablage bzw. auf Hochzeitsflug gingen. Nach der Entwicklung der eben beschriebenen Technik waren etwa 60% der Operationen erfolgreich.

Ergebnisse:

Die unbegatteten Königinnen wurden im Alter von 1-4 Tagen operiert, und zwar wurde bei 3 Königinnen ein Ast der Drüse, bei 9 dagegen die ganze Drüse entfernt. Einige Tage nachdem die Königinnen mit einem Begattungszeichen vom Hochzeitsflug zurückgekehrt waren, wurden die Spermien, die in die Spermatheka gelangt waren, ausgezählt. Während jedoch im ersten Fall, wenn den Königinnen nur ein Ast der Drüse fehlte, die Spermatheka etwa normal gefüllt war, enthielt die Spermatheka nach Entfernung beider Drüsenäste nur 1-2% der normalen Spermienmenge und war häufig eingedellt.

Die Entfernung der Drüse bei 16 begatteten Königinnen bewirkte, daß diese ohne Ausnahme nach etwa 14 Tagen drohenbrütig wurden. Bei der Untersuchung der Spermatheken erwies sich, daß sich die Spermatozoen in physiologischer Kochsalzlösung meist normal verhielten, selbst bei einer Königin, bei der 77 Tage vorher die Drüse entfernt worden war. Um zu prüfen, ob keine Schädigung der Spermatozoen vorlag, wurden Spermien von 4 operierten, drohenbrütigen Königinnen aus der Spermatheka gewonnen und jeweils in eine intakte, junge Königin inseminiert.⁺ Bei 3 Königinnen gelangten überhaupt keine Spermien in die Spermatheka, bei der 4. Königin wurden 2% der Spermienmenge gezählt, die bei dem Kontrollversuch die Spermatheka erreicht hatte. Auch bei diesem Versuch waren 4 Königinnen vorhanden, denen nur 1 Drüsenast entfernt wurde und die danach nur befruchtete Eier legten.

In einer 3. Versuchsserie wurde bei 12 Königinnen die Tracheenhülle zu 50-70% entfernt. Auch diese Königinnen wurden spätestens 14 Tage nach der Operation drohenbrütig. Die Spermien wurden ebenfalls in physiologischer Kochsalzlösung untersucht, sie waren etwa 3 Wochen nach der Operation bewegungslos.

Tab. 1

3	unbeg.♀♀:-1Drüsenast	—	Füllung d. Spth. normal
9	" ♀♀:-ganze Drüse	—	1-2% d. norm. Füllung
4	beg.♀♀:-1 Drüsenast	—	befruchtete Eier
16	" ♀♀:- ganze Drüse	—	unbefruchtete Eier
12	beg.♀♀:- 50-70% d. Tracheenhülle:		
			nach 14 Tg. unbefruchtete Eier;
			nach 21 Tg. Spermien unbeweglich

⁺Die Insemination wurde von Prof. Dr. F. Ruttner ausgeführt.

Diskussion:

Mit Kontrollversuchen - den Königinnen wurde nur 1 Ast der Drüse entfernt - konnte gezeigt werden, daß bei der Operation keine für die Befruchtung der Eier wichtigen Organe verletzt oder in ihrer Funktion gestört wurden, da alle diese Königinnen befruchtete Eier legten bzw. ihre Spermatheken normal gefüllt waren.

Nach Entfernung beider Drüsenäste bei unbegatteten Königinnen gelangte nach erfolgreichem Hochzeitsflug nur 1-2% der normalen Spermienmenge in die Spermatheka. Daher scheint die Füllung der Spermatheka vor allem auf der aktiven Lokomotion der Spermatozoen zu beruhen. Da durch den Eingriff mehrere Faktoren, die der Orientierung der Spermatozoen dienen könnten, ausgeschaltet wurden, kann über dieses Problem noch nichts ausgesagt werden.

Nach Entfernung beider Drüsenäste bei begatteten Königinnen wurden nur noch unbefruchtete Eier abgelegt. Wie durch die künstliche Besamung intakter Königinnen mit Spermien aus operierten Königinnen nachgewiesen werden konnte, werden die Spermien durch das Fehlen der Drüse so geschädigt, daß nur wenige in die Spermatheka gelangen. Dieses Ergebnis spricht ebenfalls dafür, daß die Spermien aktiv in die Spermatheka einwandern. Die offene Verbindung des Spermathekalraumes mit der Hämolymphe kann die Schädigung der Spermatozoen nicht hervorgerufen haben, da die Königinnen mit nur einem Drüsenast befruchtete Eier erzeugten.

Durch die Entfernung von nur 50-70% des Tracheennetzes wurden die Spermien so geschädigt, daß sie nach etwa 3 Wochen bewegungslos waren. Die Spermatozoen scheinen also in der Spermatheka auf Sauerstoff-Versorgung angewiesen zu sein, d.h. sie haben während der Speicherung einen Stoffwechsel. Woher die Nahrungsstoffe stammen ist noch

nicht geklärt. In dieser Frage muss die Rolle der Spermathekaldrüse noch eingehender untersucht werden.

Über die Eiablage bei der Honigbiene

Nikolaus Koeniger (Institut für Bienenkunde, Universität Frankfurt, BRD)

Über das Eilegeverhalten der Bienenkönigin liegen nur wenige Untersuchungen vor. Das ist erstaunlich, wenn man bedenkt, wie zahlreiche die Hypothesen über die Steuerung der Befruchtung des Bienenneis, die ja während oder kurz nach der Eiablage vollzogen wird, sind. So erscheint es sinnvoll, derartige Experimente durchzuführen.

Material und Methode

Beobachtungen des Eilegeverhaltens wurden an 8 Bienenköniginnen der Rassen *Apis mellifica carnica* und *Apis mellifica ligustica* durchgeführt. Das Bienenvolk befand sich dabei in einer Glasbeute mit Thermostat (nach Lindauer) auf 4 Waben. Eine dieser Waben bestand hauptsächlich aus Drohnenzellen. Eine konstante Temperatur von 32°C erwies sich für die Beobachtungen besonders günstig.

Ergebnisse

Trifft die Königin bei ihren Eilegegängen auf eine geeignete Zelle so bleibt sie vor der Zellöffnung stehen und senkt den Kopf, sodaß die Stirnseite parallel zur Wabenoberfläche gestellt wird. Dabei werden die Tibien des ersten Beinpaars seitlich an den Kopf angelegt. In dieser Stellung wird nun der Kopf zusammen mit dem ersten Beinpaar in die Zelle hineingesteckt, bis das Thoraxschild dorsal an den Zellrand stößt. So verharret die Königin kurze Zeit, während sie die Tibien des mittleren Beinpaars von außen an die Zelle anlegt. Anschließend werden der Kopf und das erste Beinpaar aus der Zelle herausgezogen. Das eben beschriebene Verhalten wird als Inspektion der Zelle bezeichnet. Die Dauer der Inspektion

vom Einführen des Kopfes in die Zelle bis zum Herausziehen beträgt etwa 3 Sekunden (min. 1,5sec., max. 10sec.). Nach der Inspektion folgt nun entweder die Eiablage, oder die Königin entfernt sich und sucht eine neue Zelle auf. Unter den nicht sehr natürlichen Bedingungen im Beobachtungskasten (alle Waben sind in einer Ebene angeordnet und nicht parallel hintereinander wie im natürlichen Bienenvolk) wurde durchschnittlich nach 2 Inspektionen eine Eiablage beobachtet. Eierlegen ohne vorhergegangene Inspektion konnte nicht bemerkt werden.

Wird ein Ei abgelegt, so werden nach der Inspektion die Gelenke zwischen Tibia und Femur des mittleren und hinteren Beinpaares gestreckt, sodaß sich der Körper der Königin von der Wabenoberfläche abhebt. Dabei bewegt sich die Königin wenige Schritte vorwärts und krümmt das Ende des Abdomens nach vorn, bis es sich über der Öffnung der vorher inspizierten Zelle befindet. Beim folgenden Einführen des Hinterleibes in die Zelle ist bei einigen Königinnen eine Drehung des Körpers um die Längsachse der Zelle zu beobachten, sodaß der Kopf der Königin bei der Eiablage dann nach unten zeigt. Der Eilegevorgang vom Einführen des Abdomens in die Zelle bis zum Herausnehmen dauert etwa 25 Sekunden (min. 16sec., max. 42sec.).

Im allgemeinen laufen die Inspektion und der Eilegevorgang wie beschrieben ab, jedoch wurden auch kleinere Abweichungen beobachtet. So ist z.B. das Anlegen des mittleren Beinpaares von außen an die inspizierte Zelle nicht möglich, wenn diese von verdeckelten Brutzellen umgeben ist. Auch werden einzelne Bewegungen der Königin oft von vorbeilaufenden Arbeiterinnen gestört, ohne daß es zur Verhinderung der jeweiligen Eiablage kommt.

Unterschiede zwischen *Apis mellifica ligustica* und *Apis mellifica carnica* wurden nicht festgestellt. Auch bei der

Eiablage in Drohnenzellen konnte gegenüber Arbeiterinnenzellen keine Änderung des Verhaltens bemerkt werden.

Die Entscheidung über das Belegen einer Zelle wird also anscheinend während der Inspektion getroffen. Daß dabei auch die Art der Zelle (Drohnen- oder Arbeiterinnenzelle) festgestellt wird, nach der sich ja die Spermazugabe zum austretenden Ei richtet, erscheint möglich. Daher sollte zunächst eine Blockierung der Inspektion versucht werden.

Einer Königin wurde eine 8mm lange Nylonborste auf die Stirnseite des Kopfes geklebt, um das Einführen des Kopfes in die Zelle während der Inspektion zu verhindern. Nach dem Zurücksetzen der so behandelten Königin wurde diese zunächst beleckt und gefüttert. Sehr bald begannen einige Arbeiterinnen die Borste mit den Mandibeln zu bearbeiten und intensiv daran zu zerren. Es kamen immer mehr Bienen hinzu, und die Königin wurde an der Borste langsam zum Flugloch hingezogen. In diesem Stadium wurde Angriffsverhalten einiger Arbeiterinnen gegen die Königin beobachtet: die Bienen krümmten das Abdomen und es konnten deutliche Stechbewegungen gesehen werden. 15 Minuten nach dem Zusetzen der Königin wurde die Nylonborste entfernt und das Verhalten der Arbeiterinnen wurde sofort normal.

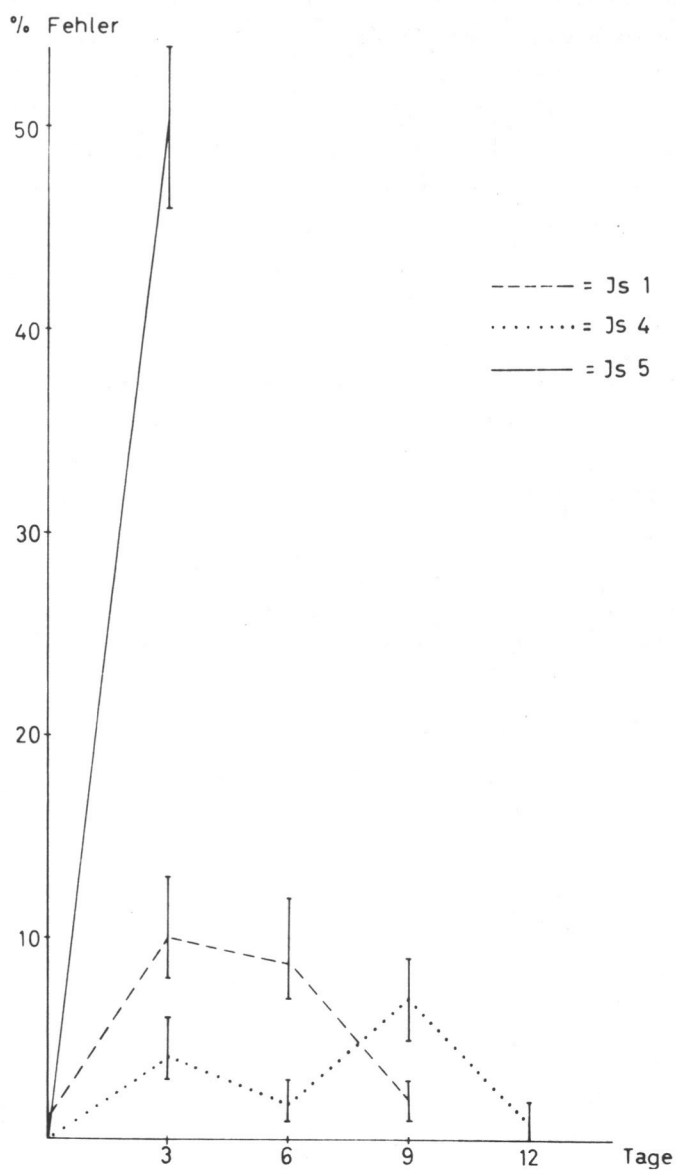
Die Form des Kopfes der Königin scheint also für die Bienen wichtig zu sein. Deshalb muß die Verhinderung der Inspektion erreicht werden, ohne am Kopf Veränderungen vorzunehmen. Das soll durch Bekleben der Vorderbeine versucht werden.

Dazu wurde in zahlreichen Vorversuchen folgende Technik entwickelt: Etwa 1mm breite und 10mm lange Streifen Plastikfolie wurden mit Xylol gereinigt, dünn mit Kontaktkleber bestrichen und 15 Minuten getrocknet. Ein so vor-

bereiteter Streifen wurde mit der Mitte von vorn um die Tibia des Vorderbeines der Königin gelegt und beide Enden hinter der Tibia zusammengepreßt. Die aufeinander geklebten Enden wurden abgeschnitten, sodaß sie 2mm nach hinten wie eine kleine Fahne abstanden ("Fähnchen"). Nach dem Bekleben beider Tibien mit "Fähnchen" wurde die Königin zurück in den Beobachtungskasten gesetzt. Die erste Eiablage wurde nach 10 Minuten gesehen. Bei der Inspektion legte die Königin die Tibien der Vorderbeine seitlich an den Kopf und versuchte, sich in die Zelle hineinzubeugen. Doch die "Fähnchen", die durch die Drehung der Tibien beim Anlegen an den Kopf nun zur Seite abstanden, wurden senkrecht auf den Rand der Zelle gedrückt und verhinderten auf diese Weise das Einführen des Kopfes. Dabei befand sich der Kopf mit der Stirnseite parallel zur Wabenoberfläche, während die Antennen den Rand der Zelle betasteten.

Einige Tage nach dem Bekleben der Königin mit Fähnchen wurden mehrere Zellen bemerkt, in denen viele Eier lagen. Daraufhin wurde folgender Versuch unternommen: Bei 3 Völkern wurden die mit Eiern belegten Zellen auf allen Waben ausgezählt, wobei besonders auf Zellen, die mehr als ein Ei enthielten, geachtet wurde. Die Königinnen wurden dann mit "Fähnchen" beklebt und in Abständen von 3 Tagen die Brutzellen auf die Anzahl der darin enthaltenen Eier kontrolliert. Die Ergebnisse wurden in einem Schaubild dargestellt, wobei jedes in einer Zelle zusätzlich gefundene Ei als Fehler aufgetragen wurde. (Abb.1)

Um die Auswirkung der "Fähnchen" auf die Zellunterscheidung zu untersuchen, wurden den Königinnen zunächst jeweils eine Wabe mit Drohnenzellen geboten, die sie richtig bestifteten, d.h. in den Drohnenzellen bei der spä-



teren Kontrolle ausschließlich Drohnenpuppen gefunden. Nachdem diesen Königinnen "Fähnchen" angelegt waren, wurden wiederum Drohnenzellen geboten. In diesen Drohnenzellen fanden sich bei der Auswertung überwiegend Arbeiterinnenpuppen (90%). Daraufhin wurden die "Fähnchen" entfernt und den nun wieder unbehinderten Königinnen neuerlich Drohnenwaben geboten, die ohne Ausnahme richtig belegt wurden.

Nach den hier vorgelegten Ergebnissen nimmt die Königin während der Zellinspektion wahr, ob eine Zelle bereits mit einem Ei belegt ist und ob es sich um eine Drohnen- oder Arbeiterinnenzelle handelt.

Welche weiteren Bedeutungen der Zellinspektion zukommen, muß in weiterführenden Untersuchungen geklärt werden. Insbesondere wäre es interessant in diesem Zusammenhang das sogenannte Zellputzen der Arbeitsbienen zu analysieren.

Ultrastructure of *Apis mellifera* hypopharyngeal gland⁺

Carmina da Cruz Landim (Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro, S.P., Brasil;

Robert Hadek (Department of Anatomy, Strich School of Medicine, Loyola University, Hines, Illinois

The hypopharyngeal glands, begin to differentiate in very young pupae and are still undeveloped at the time the imago emerges. They are acinous glands in which each cell function as unicellular units. Each cell possesses a relatively long and unbranched duct that takes a sinuous course around the nucleus (Kratky, 1931; Beams and King, 1933; Beams and colls, 1959).

The glands are specially favorable for a study of morphology of secretion, for it has a unique secretory cycle and it is possible to obtain all stages of cellular differentiation. Newly emerged workers of summer bees, about 5 or 6 days old, begin to secrete the royal jelly and continue through a dozen days after which the hypopharyngeal glands degenerate. In the winter bees this cycle does not occur and the gland remains hypertrophied until the spring

The royal jelly has a very complex composition (Rembold, 1964), including lipids, vitamins, proteins. Besides the royal jelly the hypopharyngeal glands also secrete invertase (Kratky, 1931; Hitchcock, 1956; Simpson, 1960 and 1961; Simpson and colls., 1968; Maurizio, 1962) and one enzyme that facilitates the oxidation of glucose to an acid, which ensures the invariable acidity of honey (Gauhe, 1940). The hypopharyngeal glands are, therefore, exceptional in the great variety of substances they secrete. In summer bees the royal jelly secretion reaches its peak in 10 to 12 day-old workers and the invertase in creases as the bee gets older (Simpson and colls., 1968). The winter bees have glands rich in invertase and their pherograms do not change with age (Halberstadt, 1966). It is not certain that both, invertase and royal jelly, cannot be produced simultaneously, but invertase production seems to continue even after partial degeneration of the gland (Kosmin and Komarov, 1932; Butler and Simpson, 1951). The secretion masses visible in the glands by light microscopy are probably royal jelly. The inver-

⁺ Supported by the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Proc. Biol. 67/599) and Conselho Nacional de Pesquisas.

tase - containing secretion is not separately visible, even in glands where the pherograms show that it is abundant.

The scope of the present work is the study of the morphological changes, occurring in the glandular cells during the secretion cycle and the possible differences in the secretion type. For this, honeybee workers were studied in three different stages of development: 1) newly emerged bees; 2) nurse bees; and 3) field bees.

The hypopharyngeal glands were dissected from the workers heads directly into the fixative 1% Osmium tetroxide (Palade, 1952), buffered at pH 7.4, and 3% Glutaraldehyde (Sabatini and al., 1963), with post-fixation in 1% Osmium tetroxide solution, buffered with phosphates at pH 7.4. The glands were dehydrated through a graded series of alcohols and embedded in Epon. This sections were cut on a Porter Blum MT2 ultramicrotome with glass knives. The sections were double-stained with uranyl acetate and lead hydroxide (Millonig, 1961) and observed in a Siemens electron microscope. Thick sections were cut for light microscopic studies and stained with 1% toluidine blue and PAS.

Results

The hypopharyngeal glands of the honeybee worker function as unicellular gland, although several cells are joined together to form an alveolus-like structure. Each cell possesses a relatively long and unbranched ductule that takes a sinuous course in the cytoplasm and finally leaves the cell. In leaving the cells, the ductules form a bundle that occupies the place where the lumen would be on a regular alveolus. This bundle connects the alveolus to the final glandular duct. The appearance of the alveolar secretory cells vary with the bee stage. The cellular organelles suffer modifications during the secretory cycle, mainly the nuclei the Golgi apparatus, the endoplasmic reticulum and the secretion.

Newly emerged bees - The glandular cells of newly emerged bees present their cytoplasm free from secretion. The nucleus has a slight irregular form and medium size. Several nucleoli are seen in this nucleus. The cytoplasm is strong basophilic.

The electron microscopy of these cells showed nuclei with several nucleoli of various size. Some of these nucleoli are attached to a chromosoma and some are free. These nucleoli present a very dense and granular periphe-

ry. Scattered in the nuclear sap small groupings of this granular material are also seen. The pores in the nuclear envelope are very conspicuous in this phase. Whether the particulate material in the nuclear sap passes through the pores into the cytoplasm is difficult to say but in a few cases, granules could be seen inside the pores.

During the development of this phase the endoplasmic reticulum encreases very much. In the begining there are a few membranes and numerous polyribosomes in the cytoplasm. The Golgi apparatus is absent by this time.

Later the membranes of the endoplasmic reticulum proliferate and a typical rough reticulum is presented by the cells. The Golgi is now present and a great quantity os small dense vesicles (400-500Å in diameter) can be seen in its outer surface (Fig. 1).

In these sections the intercellular ductule wall appears constituted by three layers (Beams and colls, 1959). The inner layer is dense, incomplete and probably function as circular staves, keeping the duct open. The middle layer is continuous and granular and the outer layer is the cell membrane (Fig. 2). The secretion (or part of it) collects in large masses around the intercellular ductule, but in newly emerged bees the secretion is not present yet. The ductule, in this phase appears surrounded by microvilli-like structures (Fig. 2 and 3) firmly packed together. Small vesicles, very similar to the ones seen in the Golgi outer zone appear in the bottom of these microvilli. In some cases, morphological evidences of the fusion of these vesicles with the microvilli membrane are present in the micrographs. Besides the small vesicles, some others (800mµ in diameter) containing lower density material are also seen.

The mitochondria are not specially numerous or big, but have preferential distribution, near to the ductule or in the periphery of the cell, associated with the plasmalemma invaginations.

Prior to the appearance of secretion in the cell, the Golgi apparatus hypertrophies and two zones can be distinguished. The outer zone still presents many small vesicles, but the inner zone shows a few slightly irregular granules of great density.

Nurse bees - This phase is characterized by the presence of bug masses of secretion around the intracellular ductule (Fig. 2 and 3). These secretion masses are PAS negative and stain light blue with the toluidine. They have an outer membrane in which the microvilli appear as tubu-

lar invaginations. Inside the secretion masses, sections of the microvilli appear as very long tubules (400-500 μ in diameter). The secretion masses are not continuous along all ductule, but form bubbles coinciding with the gaps in the inner layer of the ductule (Fig. 2). In these places the glandular cytoplasm comes close to the granular middle layer of the ductule and a dense, coarse granular material deposits below the cellular membrane. Some of the secretion masses show fibrillar or crystalized material in the interior.

The nuclei in this phase have a very irregular shape, spreading among the secretion masses. The nucleolar material appears fragmented, forming thread like masses that occupies almost all the nuclear sap.

The Golgi continues to produce dense granules in its inner zone different in size and density.

Later in this phase another type of secretion loads the cells. This appears as dense granules (700-800m μ in diameter) scattered in the cytoplasm among the secretion masses.

These granules are similar to the dense ones arising in the inner Golgi zone. They are present in the cells even after the discharging of the secretion around the ductules, and after the nurse stage is over. But they remain in the cell only for a short period at the end of which a new kind of structure appear in the cytoplasm. They are big granules (1 to 2 μ in diameter) with an enveloping membrane and a dense matrix partially crystalized. Some of them show zones of vesiculation.

Field bees - In field bees glands neither the secretion masses nor the granules are seen in the cytoplasm. The nuclei are again only slightly irregular and the nucleoli and chromatin condensed. The endoplasmic reticulum appear less rich in membranes and cytoplasmic basophyllia has also decreased. The Golgi is absent.

In this stage some unusual organelles show up in the cytoplasm. They are built as smooth membranes concentrically arranged and frequently surrounding lipid droplets. Such structures are visible with light microscopy and are PAS positive.

Discussion

Much of the structure herein described for the hypopharyngeal glands has been previously reported by other investigators (Beams and colls., 1959; Painter and Bieseke,

1966a and b) but some new details and discrepancies must be discussed.

Beams and colls. (1959) could not completely establish the origin of the membranes separating the secretion masses from the cytoplasm. In our micrographs it is clearly shown that these membranes are the glandular cell apical membrane, including forming microvilli. Beams and colls. (1959) show the microvilli in their micrographs but label it as endoplasmic reticulum inside of the secretion masses.

The points where the cellular membranes touch the granular layer of the intercellular ductule are points of adherence between the ductule and the glandular cell. We think that the dense granular material there accumulated functions as an atypical hemidesmosome.

The hypopharyngeal glands present at least two kinds of secretion: 1) The masses around the intracellular ductule; and 2) The granules with $800\text{m}\mu$ in diameter. The masses appear first in the cell, preceding the nurse duties of the worker in the hive, continuing during the entire period of this function. The granules start to appear in the final third of this period and are seen in the cell until the workers became foragers. Among the granules at least two kinds can be differentiated by the content density. It is difficult to accompany the secretion from the Golgi apparatus to the masses, but there are some evidences that the small vesicles on the Golgi outer zone contribute to its formation. Painter and Biese (1966a) show a semidiagrammatic representation of the cellular organelles during the secretory cell cycle in which the endoplasmic reticulum tubules are continuous with the secretion on the ductules. They also mention the presence of fibrous substances in the reticulum cisternae. In this work those features were not seen.

The secretion on the masses is delivered by the cells, into the ductule lumen, through the porous granular layer in the gaps of the inner layer. It is believed to be the royal jelly because its appearance is concomitant with the nurse duties of workers. The granules arising in the inner Golgi zone might contain the zymogenic secretion. How they are eliminated from the cell were not seen, but they are absent from field bees. In this phase some different larger granules can be seen in the glandular cytoplasm. They are provided with an envolving membrane and frequently present crystal-like structures and vesiculation. We think that they have some morphological features of lysosomes.

The organelles constituted by smooth lamellae concentrically arrayed are typical of degenerating gland cells (Cruz-Landim, 1968) and are similar to the parasomes of Gabe and Arvy (1961). The presence of lipidic droplets in degenerating cells is also frequent in bees (Cruz-Landim and Puga, 1966).

The nuclei pass through modifications in their nucleoli behavior that must be correlated with the liberation of the ribosomes during the secretion cycle. Painter and Biese (1966a) believe that endomitosis precedes the secretory stage. The increase in glandular cell ploidy was verified in many insects including bees (Cruz-Landim and Mello, 1969), and its occurrence is quite possible in the hypopharyngeal glands.

Summary

The hypopharyngeal gland cells have a well defined secretory cycle. The cells from young bees show an abundance of rough endoplasmic reticulum which often is arranged as parallel membranes. In this phase, secretion is not seen in the cell. In a more advanced phase the cells still have a large amount of endoplasmic reticulum and many Golgi zones also appear. The Golgi complex has many small vesicles (400-500 μ in diameter) in its outer zone and granules 800 μ in diameter) in its inner zone. Later, the cells appear loaded with secretions which are at least of two types: secretion masses that collect around the ductule and probably diffuse into its lumen, and dense granules. The dense granules appear a little later. In the old worker, therefore, in the late stage of their secretory cycle, only granules remain and the endoplasmic reticulum is reduced. In this phase (in most of the cells), some unusual structures appear. They are built as smooth membranes, concentrically arranged, and they surround a dense lipid-like drop.

How the secretion passes from the Golgi to the masses surrounding the ductule or how the granules disappear from the cell is uncertain; nevertheless, microvillus-like structures are always present. These structures are packed in the initial stage, before the secretion appears, and also at the end of the cycle when the secretion is no longer present. In the initial stage of the formation of the masses, many small vesicles appear in the bottom of these microvilli. They are very similar to the ones which are found in the outer Golgi zone.

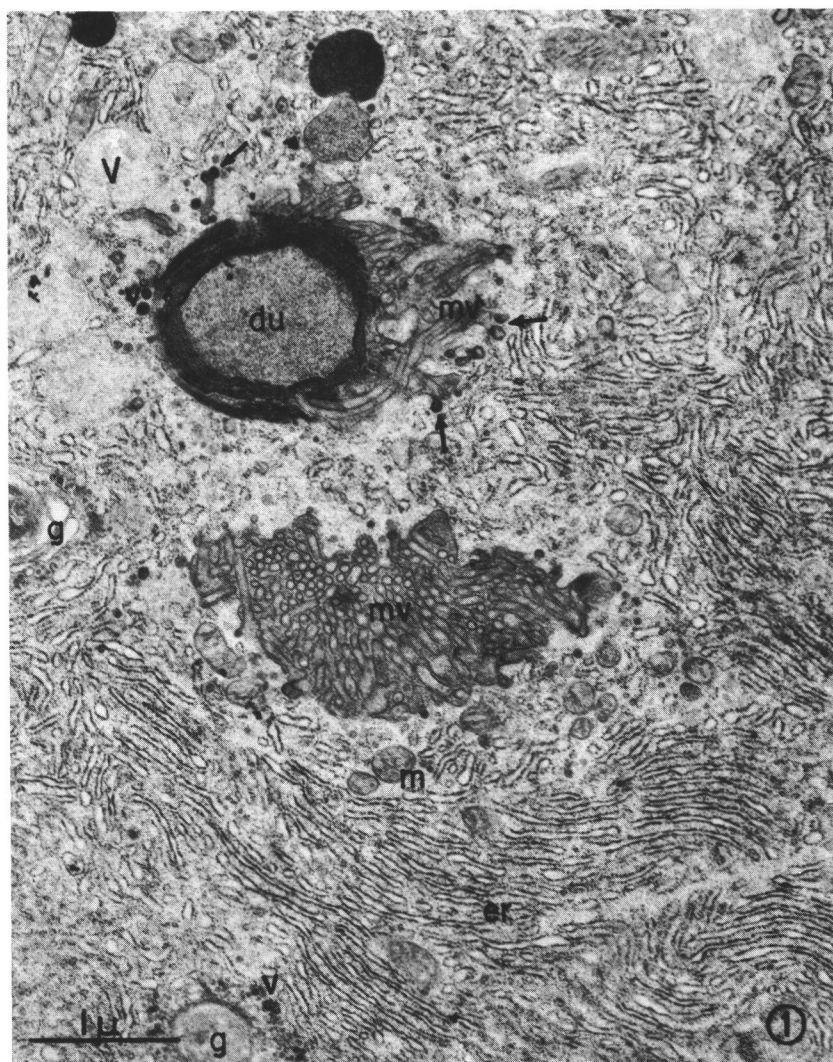
The honeybee hypopharyngeal gland has a double function, i.e., first it acts as a nurse gland to produce the

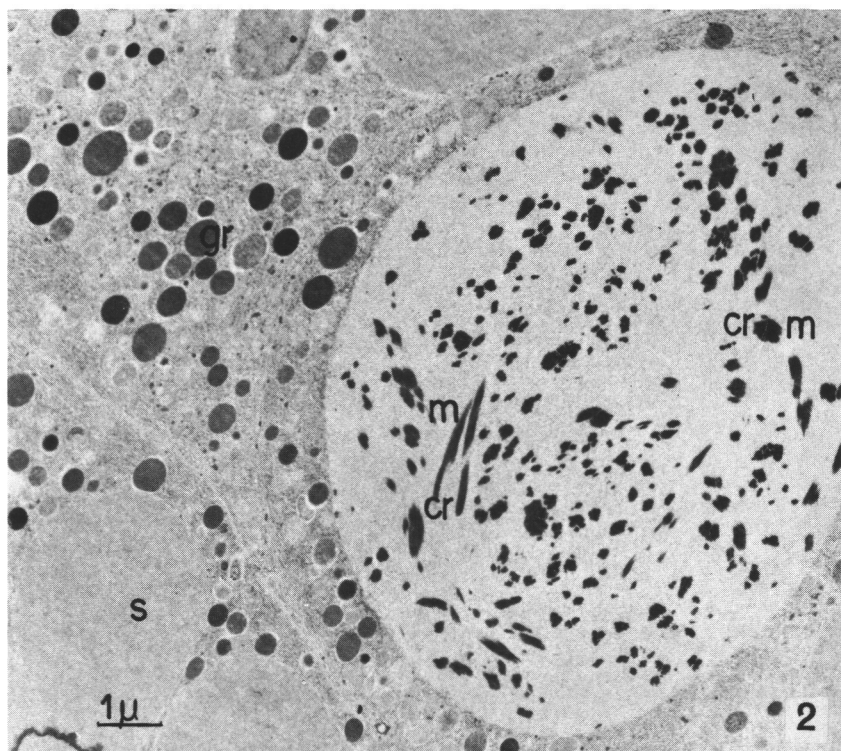
royal jelly, and later it acts as digestive gland which produces enzymes. It appears that the big masses which surround the ductules are the first type of secretion (royal jelly) because their appearance coincides with the function of nurse by the worker. Perhaps the granules constitute the zymogenic secretion.

Literature cited

- Beams, H. W. and R. L. King - 1933 - The intracellular canaliculi of the pharyngeal glands of the honeybee. *Biol. Bull.*, 64:309-314
- Beams, H. W., T. N. Tahamisian, E. Anderson and R. L. Devine - 1959 - An electron microscope study on the pharyngeal glands of the honeybee. *J. Ultrastructure Research*, 3:155-170
- Beams, H. W. and E. Anderson - 1961 - Fine structure of "intercellular ductules" of the carabid beetle. *J. Morph.*, 109(2):159-171
- Butler, C. G. and J. Simpson - 1951 - Report Rothamst. Exp. Station, pp. 112-113
- Cruz-Landim, C. - 1968 - Histoquímica e ultraestrutura das glândulas salivares das abelhas (Hymenoptera, Apoidea). *Arq. Zool.*, S. Paulo, 17(3):113-166
- Cruz-Landim, C. e F. R. Puga - 1966 - Presença de substâncias lipídicas nas glândulas do sistema salivar de operárias de *Trigona* (Hym., Apoidea). *Papéis Avulsos Zool.*, S. Paulo, 20(7):65-74
- Cruz-Landim, C. and M. L. S. Mello - 1969 - The post-embryonic changes in *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lep. (Hym., Apoidea). III. Development of polyploidy in silk glands during the larval stage. *J. Exp. Zool.*, 170:149-156
- Gabe, M. and L. Arvy - 1961 - Gland cells. In V. J. Brachet and A. E. Mirsky ed., *The Cell*, 5:1-88. Academic Press, N. York
- Gauhe, A. - 1940 - Ueber ein glukoseoxydierendes Enzym in der Pharynxdrüsen der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.*, 28:211-253
- Habestadt, K. - 1966 - Über die proteine der hypopharynxdrüse der bienenarbeiter. I. Elektrophoretischer vergleich von Sommer, Winter und gekäfigten Bienen. *Ann. Abeille*, 9(2):153-163
- Hitchcock, J. D. - 1956 - A milk-digesting enzyme in pollen stored by honeybees. *Amer. Bee J.*, 96(12):487-489
- Kosmin, N. P. and P. M. Komarov - 1932 - Ueber das Invertierungsvermögen der Speicheldrüsen und des Mitteldarmes von Bienen verschiedenen Alters. *Z.*

- vergl. *Physiol.*, 17:267-269
- Kratky, E. - 1931 - Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene. *Z. viss. Zool.*, 139-120-200
- Locke, M. - 1961 - Pore canals and related structures in insect cuticle. *J. Biophys. Biochem, Cytol.* 10(4): 589-618
- Maurizio, A. - 1962 - Zuckerabbau unter der einwirkung der invertierenden fermenten in pharynxdrüsen und mitteldarm der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). 4. Sommerbienen der Italienischen Kaukassischen und Griechischen Rasse. *Insectes Sociaux*, IX(1):39-72
- Millonig, G. - 1961 - A modified procedure for lead staining of thin sections. *J. Cell Biol.*, 11-736-739
- Palade, G. E. - 1952 - A study of fixation for electron microscopy. *J. Exp. Nud.*, 95:285-298
- Painter, T. S. and J. J. Biesele - 1966a - The fine structure of the hypopharyngeal gland cell of the honey bee during development and secretion. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 55(6):1414-1419
- Painter, T. S. and J. J. Biesele - 1966b - XV. A Study of the royal jelly gland cells of the honeybee as revealed by electron microscopy. *Studies in genetics. The University of Texas Publication, U.S.A.*
- Rembold, H. - 1964 - Die Kastenentstehung bei der Honigbiene *Apis mellifica* L. *Die Naturwissenschaften*, 51(3):49-54
- Sabatini, D. D., K. Bensch and R. J. Barnett - 1963 - Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell. Biol.* 17:19-58
- Simpson, J. - 1960 - The functions of the salivary glands of *Apis mellifera*. *J. Inst. Physiol.*, 4:107-121
- Simpson, J. - 1961 - The salivary glands of *Apis mellifera* and their significance in cast determination. *Sym. Gen. et Biol., Italica*, 10:173-188
- Sympson, J., I. B. M. Riedel and N. Wilding - 1968 - Invertase in the hypopharyngeal glands of the honeybee. *J. Apicultural Research*, 7(1):29-36
- Wood, R. G. - 1959 - Intercellular attachment in the epithelium of *Hydra* as revealed by electron microscopy. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 6:343-351





Figures

Fig. 1 - Glandular cell from a young worker showing microvilli (mv) around the intracellular ductule (du). Note the small vesicles (v) in the Golgi outer zone and microvilli bottom. In some places (arrows) suggestions of fusion between microvilli and vesicles are seen.

er = endoplasmic reticulum;

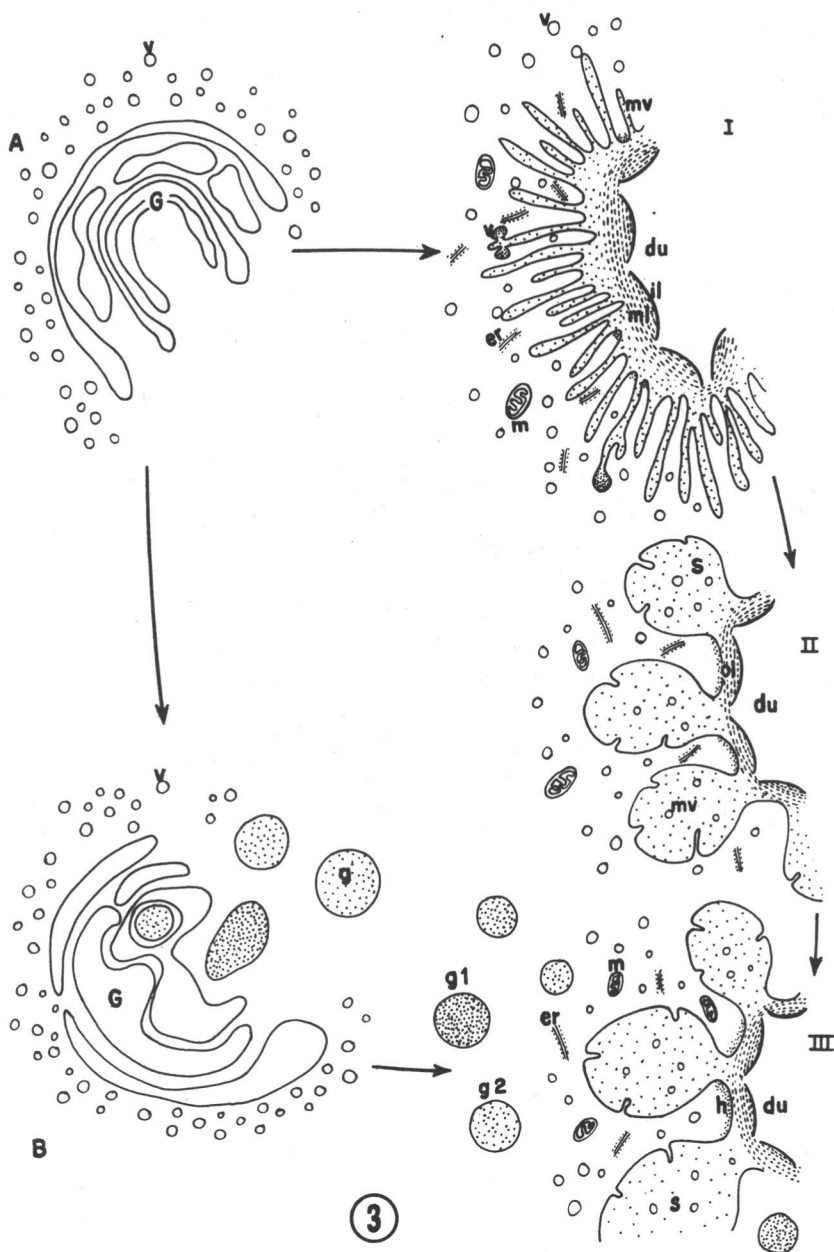
m = mitochondrion;

V = large vesicles.

Fig. 2 - Secretion masses (s) and granules (g) in the secretory cell.

cr = crystal-like structures inside the secretion masses

Fig. 3 - Schematic representation of the secretory cycle. On a newly emerged bee the Golgi appear as in a and the secretion masses are absent (I). In the nurse phase the Golgi is as in a and the secretion masses appear around the ductule (II). Later in this same stage the Golgi would disappear and granules would be seen among the masses (III).



GLANDES ENDOCRINES ET BIOLOGIE DE CALOTERMES FLAVICOLLIS

D. LEBRUN (Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes Sociaux, Faculté des Sciences, Université de NANTES, France).

Les formes larvaires d'une colonie de Calotermes flavicollis se caractérisent par leur totipotentialité. Toute larve peut se transformer en soldat, ou devenir sexué de néoténie ou encore aboutir à l'adulte parfait.

Le devenir individuel est déterminé par les circonstances extérieures que constituent la présence du couple reproducteur, la succession des saisons et l'ensemble des fluctuations dans la composition qualitative de la colonie.

Ces circonstances agissent sous la forme de stimuli perçus par le système nerveux central et se traduisent par l'activation de centres neurosécrétoires précis.

Les phénomènes neurosécrétoires ainsi déclenchés provoquent la stimulation des glandes endocrines, glandes de mue et corps allates notamment, dont les sécrétions respectives réalisent une conjoncture hormonale propre à chaque type de mue. Des taux respectifs des hormones émises dans le milieu intérieur dépendent l'apparition et le développement ou bien l'inhibition de tel ou tel caractère.

Dans cette morphogenèse, l'hormone juvénile apparaît comme l'élément qui "spécifie" la mue et lui donne son caractère. Cette action va se prolonger chez l'individu dont elle a déterminé la réalisation en contrôlant notamment la reproduction.

L'hormone de mue est l'élément "moteur" de la croissance; périodiquement elle stimule les mitoses hypodermiques et assure le renouvellement cuticulaire. Cette action disparaît avec la réalisation des formes achevées du développement que sont les imago, les sexués de néoténie et les soldats.

Nos recherches attestent l'importance du fait endocrinien dans la biologie de Calotermes flavicollis. Les glandes endocrines assurent l'expression du polymorphisme; elles contrôlent les activités de reproduction des individus matures ainsi que le comportement propre attaché à cette fonction. Enfin, elles gouvernent l'ensemble des phénomènes de la mue.

A - Contrôle endocrinien de la mue.

a) Implantation de glandes de mue dans des soldats de Calotermes flavicollis.

L'expérimentation révèle que le soldat conserve la faculté de muer; après implantation de glandes ventrales actives, l'hypoderme réagit en soulevant une exuvie complète.

L'implantation, réalisée à la micropipette montée sur seringue hypodermique, consiste en une injection intra-abdominale de glandes ventrales prélevées chez des larves avancées de Periplaneta americana ou de Schistocerca gregaria.

L'exuviation affecte tout le corps mais l'exuvie n'est bien décollée que dans le thorax et l'abdomen où les lignes ecdysiales s'ouvrent. Dans la tête, la forte sclérification du tégument empêche toute déhiscence; l'animal, malgré ses efforts, reste prisonnier de sa carapace et finit par succomber. On observe également, adhérant à cette mue, les manchons exuviaux d'origine intestinale et trachéenne.

La morphologie de l'animal n'est pas modifiée; toutefois les nouvelles mandibules sont grêles et privées de leur ornementation dentée. La régression des mandibules constitue le seul trait marquant de cette mue artificiellement provoquée.

b) Implantation de glandes de mue dans des sexués néoténiques de Calotermes flavicollis.

Des greffes de glandes de mue de Blattes ou de Locustes pratiquées sur des sexués néoténiques révèlent que le tégument conserve son aptitude à muer. Seule la résistance du tégument dans la tête, plus sclérifiée, empêche l'animal de se libérer de son exuvie. Cette mue, loin d'être banale ou de type régressif, amène au contraire, des différenciations remarquables. La mue marque pour certains sexués néoténiques une étape dans la voie imaginale; elle s'accompagne, en effet, d'un renforcement de la pigmentation oculaire et du développement des ailes à l'intérieur des fourreaux.

Une évolution toute différente se manifeste chez d'autres sujets opérés qui s'orientent non plus dans le sens imaginal mais dans le sens "soldat". Ces individus acquièrent les fortes mandibules denticulées propres à la caste des soldats.

B - Contrôle du polymorphisme.

Le rôle des corpora allata est déterminant dans la

formation des soldats; l'implantation, dans des pseuder-gates, de corps allates provenant notamment des formes sexuées l'a prouvé (1).

Nos recherches confirment ce rôle morphogène des corps allates et établissent la non-spécificité et l'unicité du produit hormonal élaboré par ces glandes.

L'implantation de corps allates surnuméraires à des pseudergates engendre, à coup sûr, une morphogenèse de type soldat; nos expériences montrent qu'à la mue suivant l'opération la totalité des sujets se compose d'intercastes pseudergates-soldats et de soldats parfaitement conformés (2).

L'introduction inopinée de corps allates dans un sujet réalisant sa mue imaginaire bloque le processus engagé et modifie l'orientation morphogénétique dans le "sens soldat". L'implantation réalisée chez une nymphe à longs fourreaux alaires présentant les premiers symptômes de la mue imaginaire, blanchiment, pigmentation des yeux, gonflement des fourreaux alaires, engendre des intercastes remarquables, mi-soldats, mi-imagos, possédant des yeux, des ailes atrophiques et les mandibules propres à la caste des soldats (3).

Quelques nymphes opérées à un stade plus avancé ont donné des intercastes fertiles. L'intervention tardive, survenant au terme des mitoses, a permis l'apparition des mandibules de type soldat chez des individus ayant acquis l'essentiel des structures imaginaires. Les intercastes de ce type présentent au sein de petites colonies artificielles, l'activité de ponte et le comportement sexuel propres aux formes sexuées.

Ces expériences qui prouvent le rôle morphogène des corps allates attestent également la non-spécificité et l'unicité du principe hormonal élaboré par ces glandes.

La transformation en soldats, obtenue par homogreffé de corps allates, l'est également par implantation de corps allates de Dictyoptères. Les corps allates d'adultes mâles et de femelles gestantes, porteuses d'une oothèque, de la Blatte américaine, Periplaneta americana, implantés à des Termites provoquent la transformation en soldat.

Ces expériences d'hétérogreffes attestent l'absence de spécificité de l'hormone élaborée par les corps allates et, sans nul doute, l'hormone d'espèces phylogénétiquement plus éloignées a le même effet inducteur.

La formation des soldats ne peut être associée à la fonction gonadotrope attribuée aux corps allates de sexués (4). En effet, par implantation en nombre suffisant de corps allates de larves de Blattes, nous avons obtenu

la "soldatisation" des pseudergates opérés (5). Les corps allates des larves et des adultes secrètent donc le même principe juvénilisant, inducteur de la transformation en soldat.

En définitive, le type de différenciation dépend uniquement du taux d'hormone juvénile présent dans l'organisme. Ces diverses expériences contribuent à établir l'unicité du produit hormonal, élaboré par les corps allates et dont le taux "spécifie" la mue, qu'elle soit provoquée ou non.

C - Contrôle des phénomènes de reproduction.

Les corps allates jouent un rôle essentiel dans les phénomènes de reproduction; nos expériences confirment ce rôle et démontrent que les corps allates interviennent dans l'acquisition de la maturité sexuelle (6).

a) Acquisition de la maturité sexuelle.

Un certain délai consécutif à la mue imaginale doit s'écouler pour que l'activité génésique des jeunes imagos ailées se déclenche. Confinés dans leur nid originel, les ailés ne s'en échappent qu'ayant acquis une certaine maturité physiologique (7). L'essaimage est suivi de la mutilation des ailes, de la formation des couples et du forage par les deux conjoints de la chambre nuptiale.

Nos expériences montrent que l'acquisition de la maturité sexuelle est liée à la présence dans l'organisme des jeunes imagos d'un taux élevé d'hormone juvénile. L'implantation de corps allates surnuméraires à des jeunes imagos provoque, en effet, un éveil précoce de l'instinct génésique. Placées par couples bisexués dans des nids artificiels, les imagos opérées, âgées de trois jours en moyenne, mutilent leurs ailes et forent la chambre nuptiale dans un délai moyen de quatre à cinq jours. Dans certains cas, la mutilation alaire s'observe immédiatement après l'implantation. Placées dans les mêmes conditions propices à la fondation de colonies nouvelles, les imagos témoins se mutilent quinze jours en moyenne après la mue imaginale mais, bien souvent, meurent sans manifester la moindre activité sexuelle.

b) Activité de ponte.

L'implantation de corps allates à des nymphes réalisant leur mue imaginale engendre des intercastes présentant une activité sexuelle remarquable.

Ces individus, assimilables aux pseudimagos des colo-

nies naturelles sont caractérisés par la pigmentation des yeux, la présence d'ailes plus ou moins atrophiées et une faible pigmentation du corps. Rapidement, ils manifestent une activité sexuelle intense; placés individuellement au sein de petites colonies artificielles comprenant quelques jeunes larves, ils mutilent leurs moignons alaires dans les dix jours qui suivent l'opération. La mutilation est suivie d'une émission souvent importante d'oeufs. Les individus témoins, placés dans les mêmes conditions réalisent une mue imaginaire normale; maintenus individuellement en compagnie de quelques larves, ces ailés n'ont manifesté aucune activité génésique et conservent leurs ailes au terme d'une période d'observation de trente jours.

D - Conclusion.

Les données concernant le contrôle hormonal du polymorphisme de Calotermes flavicollis se précisent chaque jour; ainsi se définit peu à peu la conjoncture hormonale qui préside à la formation et au comportement des diverses castes. Dans cette conjoncture interviennent l'hormone de mue, essentiellement pendant la vie larvaire, et l'hormone des corps allates. Le rôle des corpora allata se poursuit au-delà de la vie larvaire et domine la physiologie et l'éthologie des divers éléments de la colonie. A la lumière de ces recherches, l'hormone des corps allates apparaît comme un facteur de régulation de la société de Calotermes flavicollis. L'hormone juvénile déclenche l'activité reproductrice et le comportement instinctif attaché à cette fonction. Le comportement agressif du couple reproducteur visant à éliminer au sein d'une colonie en équilibre tout sexué nouveau peut sans doute être imputé à l'hormone juvénile. Le comportement "belliqueux" du soldat paraît lié à sa morphogénèse engendrée par l'hormone juvénile.

Les corps allates sont un agent certain de régulation sociale des colonies de Calotermes flavicollis. La commande cérébrale du fonctionnement de ces glandes endocrines reste cependant à découvrir ainsi que les mécanismes biochimiques profonds qui président à leurs multiples fonctions.

Laboratoire d'Endocrinologie
des Insectes Sociaux,
Faculté des Sciences,
38, Bd Michelet, 44, Nantes,
FRANCE.

- (1) M. LÜSCHER and A. SPRINGHETTI, J. Ins. Physiol., 5, n° 3-4, 1960, p. 190-212.
 - (2) D. LEBRUN, 1966, Bull. Biol. France et Belg., n° 3, 101, p. 139-217.
 - (3) D. LEBRUN, Ann. Soc. Ent. France (N.S.), 3 (3), 1967 p. 867-871, (Vol. Jub. Prof. P.-P. GRASSE).
 - (4) A. SPRINGHETTI, 1957, Symposia Genetica, 10, p. 333-349.
 - (5) D. LEBRUN, 1967, C. R. Acad. Sci. Fr., 265, p. 996-997.
 - (6) D. LEBRUN, 1969, C. R. Acad. Sci. Fr., 268, sous presse.
 - (7) P.-P. GRASSE, Traité de Zoologie. Insectes, 9, p. 1-1117. Termites, p. 408-544. Masson, édit. Paris.
-

La fondation des sociétés selon le "type Myrmecia"

chez la Fourmi *Manica rubida* Latr.

G. LE MASNE et A. BONAVITA (Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie, Département de Psychophysiologie Comparée, Marseille). (1).

L'attention des myrmécologues a toujours été attirée par le comportement des femelles fécondes de Fourmis après le vol nuptial, et les processus variés par lesquels ces femelles réalisent la fondation de nouvelles sociétés. Ils ont décrit une série de types de fondation de la société, dont le caractère d'étapes évolutives n'est pas niable.

Dans certaines espèces, la femelle féconde n'est pas capable d'assurer à elle seule la fondation d'une nouvelle société ; elle doit se faire aider par des ouvrières appartenant à une société préexistante (fondation de type "dépendante"). Ces ouvrières peuvent appartenir à la même espèce que la femelle fondatrice, ou bien être d'espèce différente : on passe alors au parasitisme social, qui constitue le terme de cette évolution.

Cette fondation "dépendante" se rencontre surtout chez les Fourmis qui appartiennent aux sous-familles les plus évoluées (Myrmicinae et Formicinae) ; dans les groupes plus archaïques, elle n'est le fait que d'un petit nombre d'espèces (Myrmecia inquilina : C.P. et E.F. HASKINS, 1964).

Dans un type assurément plus primitif, la femelle féconde est capable de réaliser seule la fondation d'une nouvelle société (fondation indépendante). Le type indépendant de fondation des sociétés peut se présenter sous deux modes différents. Dans le mode le plus évolué, qui se rencontre chez un grand nombre d'espèces, la femelle, après le vol nuptial, s'enferme étroitement dans une logette qu'elle a creusée dans le sol (dans le cas des espèces terricoles, les plus nombreuses). Elle y élève seule sa première couvée, amenant jusqu'à l'état adulte quelques ouvrières de petite taille, qui peu à peu la remplaceront dans toutes ses tâches ; cette fondation, avec claustration complète de la femelle et sans approvisionnement extérieur jusqu'à l'apparition des premières ouvrières, n'est possible que par l'utilisation des muscles alaires devenus inutiles, et qui sont profondément modifiés et métabolisés (Ch. JANET, 1906, 1907).

Le second mode de fondation indépendante est encore plus primitif. Il a été découvert par WHEELER (1932, 1933) en Australie chez des Myrmecia et des Amblyopone, Fourmis très archaïques. Bien des points ont été précisés par C.P. et E.F. HASKINS (1950, 1951, 1955). Dans ce mode de fondation, la femelle fondatrice n'est pas claustrée : elle pratique une "fermeture partielle" et intermittente du nid : elle sort de temps en temps de sa logette souterraine, chasse à l'extérieur et apporte à ses larves des proies fraîches : il y a approvisionnement répété. Par là ce mode de fondation

(1) Avec la collaboration technique de A. POVEDA et M. ROUVIER.

se rapproche beaucoup de celui que l'on observe chez les Guêpes sociales.

L'existence de ce mode de fondation assurément archaïque a été soupçonnée par plusieurs auteurs chez des Fourmis plus évoluées que les Myrmeciinae ou les Amblyoponinae. Mais il ne s'agit jamais, sauf dans le cas de certaines Ponerinae, d'observations complètes et directes de l'approvisionnement ; et jusqu'ici cette fondation avec approvisionnement et sans claustration n'était connue de façon sûre chez aucune Fourmi appartenant à une sous-famille évoluée, et chez aucune Fourmi de nos régions.

C'est ce mode de fondation archaïque que nous avons découvert chez Manica (Neomyrma) rubida Latr., Fourmi qui n'est pas rare en France, et appartient à l'une des sous-familles évoluées : celle des Myrmicinae.

Depuis quelques années, les observations faites dans les Alpes-Maritimes par l'un de nous (LE MASNE) ont mis en évidence une série de faits (errance des femelles fondatrices de Manica, acceptation par elles de proies vivantes) qui laissaient soupçonner l'existence chez cette Fourmi d'une fondation avec approvisionnement et sans claustration. Poursuivant ces recherches dans les Basses-Alpes, nous avons mis en évidence des faits qui confirment entièrement l'existence chez Manica rubida de ce mode archaïque de fondation (G. LE MASNE et A. BONAVITA, 1967) et permettent aujourd'hui d'apporter des précisions complémentaires sur le comportement de ces femelles fondatrices.

°°

Manica rubida habite les régions montagneuses du sud de l'Europe, y compris nombre de massifs du sud de l'Allemagne (STITZ, 1939). En Suisse, elle monte jusqu'à 2.400 m. d'altitude (KUTTER). En France, on la trouve jusqu'en Alsace (ESCHERICH). Dans le sud des Alpes françaises (Alpes-Maritimes, Basses-Alpes), nous l'observons, à partir de 800 m. d'altitude, dans un environnement bien défini : au bord de rivières ou de torrents, sur des terrasses sableuses et caillouteuses, soit tout à fait nues, soit garnies d'une végétation souvent maigre. Les sociétés importantes de Manica rubida s'observent sur les terrasses les plus éloignées du torrent et les plus abondamment garnies de végétation. Ces sociétés sont alors très populeuses (plusieurs milliers d'individus) ; les nids occupent un grand nombre de pierres, sur une surface de plusieurs mètres carrés, et marquent en outre le sol, entre les pierres, de cratères qui entourent des orifices d'excavation. L'observation des femelles fondatrices et de leurs expéditions de chasse est plus aisée sur les terrasses nues, au voisinage immédiat des torrents.

°°

Durant les mois de juillet et d'août, il est aisé d'observer sur ces banquettes de sable des femelles désaillées de Manica, qui errent de manière prolongée, parcourant sur le sol un tracé complexe ; elles visitent les anfractuosités au contact des pierres et parfois disparaissent quelques instants sous un caillou. On pourrait à première vue penser qu'il s'agit là de femelles venant d'effectuer leur vol nuptial et cherchant un abri favorable au creusement de la loge de fondation. Mais ces femelles

errent ainsi sur les banquettes de sable durant n'importe quelle journée ensoleillée ou suffisamment tiède, pendant près de deux mois ; et aucun vol nuptial n'a été décelé durant cette période.

En réalité ces femelles errantes de Manica rubida sont à la recherche d'aliments ou de proies qu'elles vont apporter à leur nid. Nous l'avons vérifié expérimentalement à maintes reprises dans la nature, en offrant à la fondatrice une proie dont elle s'empare, et qu'elle emporte rapidement vers son nid : c'est d'ailleurs là le meilleur moyen de découvrir l'entrée de celui-ci.

Les proies offertes sont de jeunes grillons (Acheta domestica), appartenant à l'un des trois premiers stades larvaires. Une proie fraîchement tuée, déposée devant l'entrée du nid, est le plus souvent saisie immédiatement par la femelle et introduite dans le nid. On peut aussi faire accepter à des femelles errantes des proies vivantes présentées au bout d'une pince. La proie est saisie dans les mandibules, assez fortement pour qu'elle puisse être abandonnée par les pinces de l'observateur. La femelle, repliant son abdomen, pique le grillon d'un coup d'aiguillon et l'emporte immédiatement vers son nid, suivant alors un trajet beaucoup plus rectiligne que précédemment. Après un délai variable (parfois moins d'une minute, parfois une heure) la femelle de Manica sort à nouveau de son terrier ; on peut alors lui faire saisir une autre proie. Nous avons parfois fait accepter successivement à la même femelle jusqu'à 6 grillons en un peu plus d'une heure.

Toutes les fois que l'excavation d'un nid a mené à la découverte du couvain, nous avons retrouvé sur ce couvain le ou les grillons qui avaient été acceptés par la fondatrice dans les minutes ou les heures précédentes.

Il faut souligner dès maintenant que nul n'a jamais rien observé de semblable à tout ce qui précède pour les femelles fondatrices de Myrmica, de Lasius, ou de Camponotus, qui pratiquent la fondation avec claustration complète : quelques heures après le vol nuptial, ces femelles se sont enfermées dans leur loge de fondation, et ne réapparaissent plus. Cette loge est close, l'orifice d'entrée en est rebouché. En élevage, ces femelles ne sortent pas de la loge qu'elles ont pu creuser ; lorsqu'on les voit en surface il paraît bien s'agir d'un trouble dû aux conditions expérimentales. De même si l'on peut, en élevage au laboratoire, faire accepter à des femelles fondatrices de différentes espèces de petites proies en plaçant celles-ci dans la loge de fondation, on ne les voit pas aller les chercher à la surface du sol.

°°

La réalité du comportement d'approvisionnement des femelles de Manica rubida, hors de toute intervention expérimentale, est attestée par quelques cas où nous avons vu ces femelles apporter à leur nid des particules alimentaires ; et par la rapidité avec laquelle elles saisissent les grillons morts placés près du nid. A plusieurs reprises nous avons trouvé dans le

terrier des fragments d'Insectes : dans un cas il s'agissait de l'abdomen d'une Fourmi ; en un autre cas, à l'extrémité d'un couloir latéral, une chambre distincte de la chambre à couvain contenait plusieurs débris d'Insectes.

°°

L'orifice du terrier, creusé dans le sable compact, est soit tout à fait rond, soit de forme plus irrégulière, en fonction simplement des matériaux qui le bordent. Son diamètre est de peu supérieur à celui de la femelle.

En quelques cas peu fréquents l'orifice est situé sur une surface de sable horizontale, à distance de toute pierre. Dans la majorité des cas, il est situé tout contre une pierre. Certains de ces orifices sont situés sur la minuscule falaise de sable (1 cm de haut) que le ruissellement a déterminé en aval d'une pierre.

Jamais l'orifice du terrier n'est tout à fait clos, ni quand la femelle est hors du nid, ni quand elle se trouve à l'intérieur. Il reste en général entièrement ouvert. Quelquefois (et il paraît s'agir de différences individuelles dans le comportement des fondatrices) la femelle, aussitôt après être sortie de son trou, et avant d'entreprendre une expédition de récolte, entasse quelques débris végétaux sur l'entrée du nid, - qui se trouve ainsi plutôt dissimulée que réellement fermée. Au retour, ces femelles n'enlèvent pas systématiquement ces débris, mais s'insinuent - quelquefois difficilement - entre les fragments végétaux pour pénétrer dans le terrier.

Il n'y a donc pas occlusion complète de l'entrée du terrier : ce fait oppose les Manica aux Myrmecia d'Australie, dont WHEELER a toujours trouvé le nid clos (sauf pour une espèce, Myrmecia analis).

Le nid de fondation creusé par la femelle de Manica rubida présente une structure beaucoup plus complexe que celui des fondatrices de Lasius, de Camponotus, ou de Myrmica, - et que les terriers de Myrmecia décrits par WHEELER. Tous ces nids ne comportent guère qu'une ou deux chambres, l'une immédiatement sous une pierre, l'autre plus profonde, reliées par une galerie oblique assez courte.

Le nid d'une femelle fondatrice de Manica comporte à partir de l'orifice, et sans chambre superficielle, des galeries longues de plusieurs décimètres, le plus souvent obliques, s'enfonçant selon un trajet sinueux dans le sol sableux et caillouteux. La plupart des galeries sont étroites, laissant juste passage à la femelle. Dans bien des cas, une des parois est formée par une pierre contre laquelle la galerie s'appuie. Un petit nombre de chambres plus larges que les galeries se trouvent à l'extrémité de certains tunnels en cul-de-sac.

Placées en élevage dans des récipients (tubes de Borrel) garnis de sable légèrement humide, les femelles de Manica creusent des galeries

complexes, analogues à celles que l'on observe dans la nature. Dans cet espace limité, les galeries se dichotomisent et s'anastomosent sans plan fixe. Plusieurs trous de sortie peuvent apparaître à la surface, - ce qui n'a jamais été observé dans la nature, où le terrier paraît bien ne comporter qu'un seul orifice extérieur.

En élevage, les femelles fondatrices acceptent aisément les proies offertes (comme dans la nature, il s'agit de larves de grillons, tuées ou vivantes). Si le grillon est laissé libre, la femelle le pourchasse longuement dans les galeries du nid où il a pénétré. Parfois elle lèche durant quelques instants la proie qu'elle vient de tuer, - mais seulement si elle n'a pas de larves ; elle peut alors la consommer. Mais une femelle pourvue de larves emporte immédiatement les proies, une à une, jusqu'à son couvain.

°°

Nous pouvons apporter quelques indications sur la place de la fondation dans le cycle des sociétés de Manica. Pendant les mois de juillet et d'août, on trouve dans les stations explorées des femelles fondatrices de Manica errant en surface à la recherche d'approvisionnement ; à la même période on trouve dans les nids du couvain à l'état de larves et d'oeufs. À la fin du mois de septembre, sur les mêmes terrasses, on ne voit plus errer aucune femelle fondatrice ; par contre on voit se déplacer en surface des ouvrières de Manica, de très petite taille, appartenant visiblement à la première couvée. Elles effectuent des trajets très longs, sinueux. Lorsqu'on leur offre un grillon, elles l'acceptent parfois et l'emportent vers le nid. Leur trajet jusqu'au nid est alors sensiblement plus long que celui des femelles : soit que ces ouvrières se soient davantage éloignées du nid, soit qu'elles aient une connaissance moins bonne du terrain qui l'environne (ou bien pour les deux raisons à la fois ?).

Dans les nids découverts en suivant l'une de ces ouvrières, nous avons trouvé dans une chambre profonde (mais sans que la structure du terrier ait été profondément modifiée) : la femelle de Manica, du couvain (larves, oeufs, et quelques nymphes d'ouvrières) et quelques ouvrières de très petite taille. Pour les différents nids explorés, leur nombre varie de 2 à 8.

Au cours de l'hiver, ces terrasses sableuses sont recouvertes de neige pendant plusieurs semaines (l'altitude est de 1.200 mètres) et balayées par les eaux du torrent, sans doute à plusieurs reprises (au moment des pluies d'automne, puis lors de la fonte des neiges, et probablement plusieurs fois au cours du printemps et au début de l'été). Les orifices des nids doivent être rapidement bouchés par le sable alluvionnaire, permettant aux jeunes sociétés de survivre sous terre. En effet dans les premiers jours de juillet, sur les mêmes terrasses (qui n'ont pas été entièrement bouleversées : de nombreuses pierres restent en place), on retrouve de jeunes sociétés de Manica comportant 40 à 50 ouvrières. (1). Toutes ces

(1) Pour l'un de ces nids : 50 ouvrières de petite taille, 43 nymphes, 25 prénymphe, 25 larves de taille moyenne, 4 petites larves, et des oeufs.

ouvrières sont de taille minime, guère plus grosses que les ouvrières de première couvée trouvées en septembre ; il ne peut y avoir aucune confusion avec des nids âgés de Neomyrma, dans lesquels la totalité des ouvrières sont de taille très supérieure. Les dimensions restreintes du nid, la découverte de la femelle (possible, sinon aisée) confirment d'ailleurs entièrement qu'on se trouve en présence de sociétés très jeunes : ce sont celles dont nous avons observé la fondation l'année précédente, pensons-nous.

Pendant les mois de juillet, août et septembre on trouve dans les nids âgés de Manica des sexués ailés, mâles et femelles. Apparemment la possibilité reste donc que se produisent durant l'été des vols nuptiaux répétés, fournissant des femelles fondatrices. Mais à aucun moment, entre le début de juillet et la fin de septembre, on ne voit de sexués ailés en dehors du nid. (1). Au début de juillet, les nids contiennent des prénymphe et des nymphes de sexués.

Dans l'état actuel de nos observations, nous pensons que le cycle de reproduction de Manica rubida, dans les Basses-Alpes, est le suivant : les sexués ailés apparaîtraient à partir de la deuxième moitié du mois de juillet dans des sociétés âgées ; ces sexués ailés resteraient dans le nid jusqu'au printemps suivant ; le vol nuptial aurait lieu au mois de mai ou de juin. Ce cycle, s'il mérite encore confirmation sur certains points, est en accord avec l'ensemble des observations que nous avons déjà faites. Il coïncide également, quant à la date des vols nuptiaux et quant à l'hivernage des sexués dans le nid, avec les observations ou les déductions des auteurs anciens. STITZ (1939) indique, d'après FOREL, comme date de vol nuptial mai et juin, plus rarement juillet et août, - et d'après VIEMEYER, mai à septembre. Mais il n'est pas certain que VIEMEYER ait observé des vols nuptiaux en septembre ; peut-être se fondait-il surtout sur la découverte de sexués dans les nids à cette date (2). EIDMANN indique que les vols nuptiaux qui ont lieu au printemps sont probablement le fait de sexués ayant hiverné. Nous pensons également que c'est le cas dans les stations que nous avons étudiées.

°°

...

- | ailée
- (1) Une seule femelle a été observée à l'extérieur (le 1er juillet 1969) : elle avait déjà perdu en partie ses ailes ; nous l'avons malheureusement récoltée pour être mise en élevage avant d'avoir vérifié si elle allait ou non à un terrier déjà creusé.
- (2) Ou bien a-t-il observé en août des femelles errantes, en expédition de chasse, qu'il a prises pour des fondatrices à la recherche d'un gîte favorable ?

DISCUSSION et CONCLUSIONS.

Nos observations dans la nature, complétées par celles que nous avons faites en élevage, mettent en évidence les faits suivants. Les femelles fondatrices de Manica creusent dans le sol des nids plus complexes que ceux des autres Fourmis à fondation indépendante. L'orifice du nid reste presque toujours complètement ouvert ; il n'est en tout cas jamais tout à fait clos. La femelle effectue de fréquentes sorties hors du nid, dont elle s'éloigne parfois de plusieurs mètres ; elle sait retrouver son nid. Il s'agit de sorties d'approvisionnement et de chasse ; la femelle accepte des proies vivantes ou mortes, offertes loin du terrier, ou à son orifice. Les proies vivantes sont tuées d'un coup d'aiguillon. Elles sont transportées jusqu'à la chambre à couvain et déposées sur les larves, qui les consomment activement. La femelle peut aussi lécher, voire consommer les proies.

Les femelles de Manica pratiquent donc une fondation indépendante des nouvelles sociétés. Cette fondation s'effectue sans claustration de la femelle : le nid reste ouvert à l'extérieur. Elle comporte une chasse active et un approvisionnement répété des larves en proies fraîches.

Il s'agit là des caractères même qui ont été affirmés par WHEELER pour les Myrmecia et les Amblyopone d'Australie (Fourmis assurément les plus archaïques qui soient) et qui lui ont permis de rapprocher ce mode de fondation de celui des Guêpes sociales (Vespinæ). Il y a lieu de souligner que les observations classiques de WHEELER, concluant à la non-claustration et à l'approvisionnement du couvain par les femelles de Myrmecia reposent seulement (mais très solidement à notre avis) sur la découverte dans le nid de larves en train de s'alimenter sur des proies ; celles-ci n'avaient pu être apportées que par la femelle fondatrice. Mais WHEELER n'a pas observé directement la capture de proies ni leur transport jusqu'au nid, - non plus que l'ouverture ou la fermeture du nid. Capture et transport des proies par les femelles ont été observés de manière très précise par C.P. et E.F. HASKINS, dans des conditions expérimentales, pour les Myrmecia (1950, 1955), et pour les Amblyopone (1951).

Pour l'essentiel (non-claustration de la femelle et approvisionnement répété), le mode de fondation est le même chez Manica rubida et chez les Myrmecia ou les Amblyopone : il s'oppose à la fondation avec claustration complète et sans approvisionnement que pratiquent bien d'autres Fourmis (Myrmica, Tetramorium, Camponotus, certains Lasius).

°°

On trouve dans la littérature myrmécologique concernant la fondation des sociétés un certain nombre de travaux qui établissent, selon les auteurs, la non-claustration et l'approvisionnement du couvain chez des Fourmis autres que les Myrmeciinae et les Amblyoponinae. Il convient d'examiner chacun de ces cas.

1. D'excellents observateurs (WHEELER, 1933 ; HASKINS & ENZMANN, 1938 ; HASKINS, 1951) ont affirmé ces faits pour diverses Ponerinae, - Fourmis archaïques certes, mais cependant plus évoluées que les Myrmeciinae et les Amblyoponinae. Ces travaux sont parfois rapportés comme démontrant, chez les Ponerinae, une large extension du "type Myrmecia" de fondation des sociétés.

Mais il s'agit souvent de déductions à partir d'observations fragmentaires, faites dans la nature. C'est ainsi que WHEELER (1933, p.90), décrivant la loge de fondation de Lobopelta neutralis, paraît croire à l'approvisionnement des larves avec des proies apportées de l'extérieur ; mais il indique bien qu'il n'a jamais vu ces proies.

En d'autres cas il s'agit d'observations faites seulement en élevage expérimental. Ainsi les excellentes observations d'HASKINS (1938, 1941) décrivant pour une série d'espèces (1) la sortie de la femelle hors de sa logette expérimentale et le transport des proies jusqu'aux larves. LEDOUX (1952) a observé les mêmes faits (2). Ces observations en élevage nous paraissent constituer des preuves expérimentales très fortes ; la vérification dans la nature, avec observation directe de l'approvisionnement, reste souhaitable.

2. De nombreuses observations (par exemple STÄRCKE, 1937, pour des Myrmica) montrent que chez certaines Fourmis évoluées il est aisé de faire accepter expérimentalement des proies aux femelles fondatrices, qui les donnent à leurs larves. L'un de nous a vérifié à plusieurs reprises ce résultat pour plusieurs genres de Fourmis (Myrmica, Pheidole, Camponotus) considérés (classiquement et par nous-mêmes) comme pratiquant la claustration totale de la femelle.

Mais nous pensons que ces observations faites en nid expérimental, quel que soit leur intérêt, ne permettent pas d'affirmer que ces faits se produisent dans la nature. Sur le terrain, on observe très nettement la claustration totale de la loge de fondation ; et nous ne voyons jamais ces femelles errer à la recherche de proies (voir ci-dessous, à ce sujet, les observations d'HÖLDOBLER). On vérifie d'ailleurs aisément en élevage que ces femelles fondatrices, sans aucun apport de nourriture et claustrées étroitement, savent élever seules leur première couvée jusqu'à l'éclosion des premières ouvrières.

3. Dans un mémoire consacré à l'étude du vol nuptial et de la fondation des sociétés, P.B. KANNOVSKI (1959) énumère en un tableau récapitulatif, comme pratiquant la fondation indépendante sans claustration, plusieurs espèces (une Ponera, quatre Myrmica, deux Dolichoderus) qui sont ainsi rapprochées, quant au mode de fondation, des Myrmecia et des Amblyopone. Mais on est étonné de constater que l'auteur n'indique pas à quels tra-

(1) Proceratium croceum (Ectatommini), Paraponera clavata (id.), Odontomachus haematodes (Odontomachini), Bothroponera soror (Ponerini), Euponera stigma (id.).

(2) Chez Odontomachus assiniensis.

vaux il se réfère pour établir ce tableau. Les observations intéressantes qu'il donne sur certaines de ces espèces dans le texte du mémoire ne correspondent pas, à cet égard, aux indications du tableau. Pour aucune des espèces citées il ne donne d'observation indiquant un approvisionnement répété ; bien que sa propre définition, très claire, du "non-claustal behavior" (p.118) comporte l'approvisionnement à l'extérieur. Quant à la non-fermeture du nid, elle n'est indiquée clairement (et ce fait est de grand intérêt) que pour une seule espèce, Myrmica fracticornis. Pour 3 autres espèces citées comme "non-claustal" dans le tableau (Ponera pennsylvanica, Myrmica emeryana et Myrmica punctiventris) le texte de KANNOVSKI ne dit mot de la fondation. Pour M. brevinodis, citée de même, le texte (p.121) indique au contraire clairement la claustration. Pour Dolichoderus plagiatus et D. pustulatus, le nid, indique KANNOVSKI, est installé dans une brindille creuse ou dans une feuille enroulée conservant une ouverture ; mais la récolte de nourriture n'a nullement été observée : rien par conséquent qui apparente vraiment cette fondation plus que les autres au type "non-claustal" des Myrmecia.

4. Il faut citer ici la très intéressante observation de A.D. CORDERO (1963) qui a vu la femelle féconde d'une Fourmi champignoniste, Acromyrmex octospinosus (appartenant à la tribu des Attini, l'une des plus évoluées parmi les Fourmis) en train de transporter jusqu'à son nid un fragment de feuille. La jeune société fondée par cette femelle comportait déjà 13 ouvrières : ce cas rappelle donc - à cet égard - la fondation des Myrmecia et s'oppose à celle des Manica, dont la femelle ne sort plus après l'éclosion des premières ouvrières.

5. HULLDOBLER (1938) a cru démontrer que les femelles fondatrices de Myrmica laevinodis et M. lobicornis sortent de la loge de fondation et récoltent de la nourriture à l'extérieur pour elles-mêmes et leur couvain. Cette opinion repose, remarque SUDD (1967), sur l'incapacité des femelles, en élevage expérimental, à fonder leurs sociétés si on ne leur fournit pas de nourriture. Mais, ajoute SUDD, il s'agissait peut-être de microgynes, dont on sait (BRIAN et BRIAN, 1955) qu'elles ne savent pas fonder de société sans l'aide d'ouvrières.

HULLDOBLER apporte d'autres arguments, mais très fragmentaires. Il a vu des femelles de M. laevinodis errer dans son jardin, avant l'époque du vol nuptial. Il a observé une femelle de M. lobicornis qui portait dans ses mandibules une ouvrière de Myrmica morte. S'agissait-il bien d'un transport de nourriture vers une loge de fondation ?

Ces observations, nous semble-t-il, sont trop peu nombreuses pour établir chez les Myrmica l'existence de la fondation selon le "mode Myrmecia". Mais elles doivent retenir l'attention, et provoquer des recherches plus étendues, dans la nature.

°°°

Si l'on considère l'ensemble des observations faites dans la nature et les résultats expérimentaux obtenus, d'une part sur des Myrmecinae, des Amblyoponinae et des Ponerinae (WHEELER, HASKINS), d'autre part sur des

Fourmis évoluées comme les Myrmica (STÄRCKE), enfin sur Manica rubida (présent travail), on peut distinguer les faits solidement établis et ceux qui sont probables ou possibles.

1. Pour les Myrmeciinae et les Amblyoponinae, l'approvisionnement des larves et la non-claustration de la femelle fondatrice (ou sa claustration intermittente, ce qui fonctionnellement revient au même) sont des faits classiques, qui paraissent solidement établis par des observations partielles faites dans la nature, et par des résultats expérimentaux, - même si la capture et le transport des proies n'ont pas toujours été directement observés dans la nature.

2. Pour certaines Ponerinae, il paraît en être de même, d'après les résultats obtenus en élevage ou les observations incomplètes dans la nature. Il reste à observer sur le terrain capture et transport des proies.

3. Nos observations (dans la nature comme en élevage) montrent à coup sûr que Manica rubida fonde ses sociétés avec approvisionnement répété des larves et sans claustration de la femelle ni fermeture complète du nid ; les sorties répétées de la femelle fondatrice, la capture des proies, leur transport jusqu'au nid et leur distribution aux larves ont été observés directement dans la nature.

4. Il n'est pas impossible que ce mode de fondation des sociétés, très archaïque, proche de celui des Guêpes sociales, soit un jour découvert dans la nature chez d'autres espèces de Myrmicinae (et d'abord chez les Myrmica), voire dans d'autres familles évoluées. L'observation de CORDERO ou celles de HÖLDOBLER, les expériences de STÄRCKE et celles que l'on peut réaliser facilement à son exemple, montrent que des recherches en ce sens sont souhaitables. Mais, répétons-le, l'observation directe des faits sur le terrain nous paraît nécessaire en cette matière, avant toute conclusion définitive.

BIBLIOGRAPHIE.

- BRIAN (M.V.) & BRIAN (A.D.), 1955, *Evol.*, 9, 280-290.
EIDMANN (H.), 1926, *Zeitschr. vergl. Physiol.*, 3, 776-826.
HASKINS (C.P.) & ENZMANN (E.V.), 1938, *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 37, 97-162.
HASKINS (C.P.) & HASKINS (E.F.), 1950, *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 43, 461-491 ;
1951, *Amer. midl. Nat.*, 45, 432-445 ; 1955, *Ins. Soc.*, 2, 115-126 ; 1964,
Ins. Soc., 11, 167-182 ; HASKINS (C.P.), 1941, *J. N.Y. Ent. Soc.*, 49, 211-236.
HÖLDOBLER (K.), 1938, *Zool. Anz.*, 15, 66-72.
JANET (Ch.), 1906, *C.R. Acad. Sc., Paris*, 142, 1095-1097 ; 1907, *Ibid.*,
144, 393-396, 1070-1073.
KANNOWSKI (P.B.), 1959, *Ins. Soc.*, 6, 115-162.
LEDoux (A.), 1952, *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 14, 231-248.
LE MASNE (G.) & BONA VITA (A.), 1967, X^e Conf. intern. d'Ethol., Stockholm.

- STARCKE (A.), 1937, Tijdschr. Ent., 80, 41-48.
- STITZ (H.), 1939, Formicidae, Tierw. Deutsch., 37, 428 p.
- SUDD (J.H.), 1967, An introduction to the Behaviour of Ants, 200 p.
- WHEELER (W.M.), 1932, Science, 6, 532-533 ; 1933, Colony founding among Ants, 179 p.
- CORDERO (A.D.), 1963, Rev. Biol. trop., 11, 221-222.
-

Trail-laying from the Tibial Gland in *Crematogaster ashmeadi* Mayr and *Crematogaster scutellaris* Olivier (Formicidae: Myrmicinae)*

R.H. Leuthold (Division of Animal Physiology, Zoological Institute, University of Bern, Switzerland)

Recruiting worker ants of the genus Crematogaster lay exploratory scent trails, thus far investigated, by use of their hindlegs (Leuthold 1968a, b; Fletcher and Brand 1968). While building up a trail individuals move slowly, drumming their hindtarsi onto the substrate in an autonomous rhythm independent of the pattern of locomotion. This method results in an active setting of pheromone "foot-prints". Whereas in all other ants investigated the trail pheromone is produced by an abdominal gland, it was found in Crematogaster to originate in the tibiae of the hindlegs. In this part of the leg the tendon of the claw is swollen into a spindle shaped, hollow organ which functions as reservoir of the oil-like trail substance. The distal extension of the tendon supplies a fine capillary tube to lead the pheromone down to the tarsus (Fig. 1A). The pheromone gland consists of a lobulate glandular tissue coating the reservoir (Fig. 1B). In C. scutellaris droplets of the lipid trail substance can be seen to originate in the glandular cells by vital microscopy (Fig. 1C).

Further histological work and the chemical identification of the trail pheromone are at present being undertaken.

References

- D.J.C. Fletcher and J.M. Brand 1968, J.Insect Physiol. 14, 783-788.
R.H. Leuthold 1968a, Psyche, Cambridge 75, 233-248.
R.H. Leuthold 1968b, Psyche, Cambridge 75, 334-350.

*with slow motion movie film

Fig. 1

Trail pheromone organ of Crematogaster scutellaris

- A. Pretarsal tendon of the hindleg in situ
- B. Detail of the glandular part of the tendon. The spindle shaped reservoir is filled with the trailactive liquid.
- C. Detail showing oil-like pheromone droplets in the glandular tissue (by vital microscopy)

dt = distal extension of the tendon (ductus of pheromone)

gl = glandular tissue

m = muscle tissue

pt = proximal extension of the tendon

sp = spindle shaped part of the tendon (pheromone reservoir)

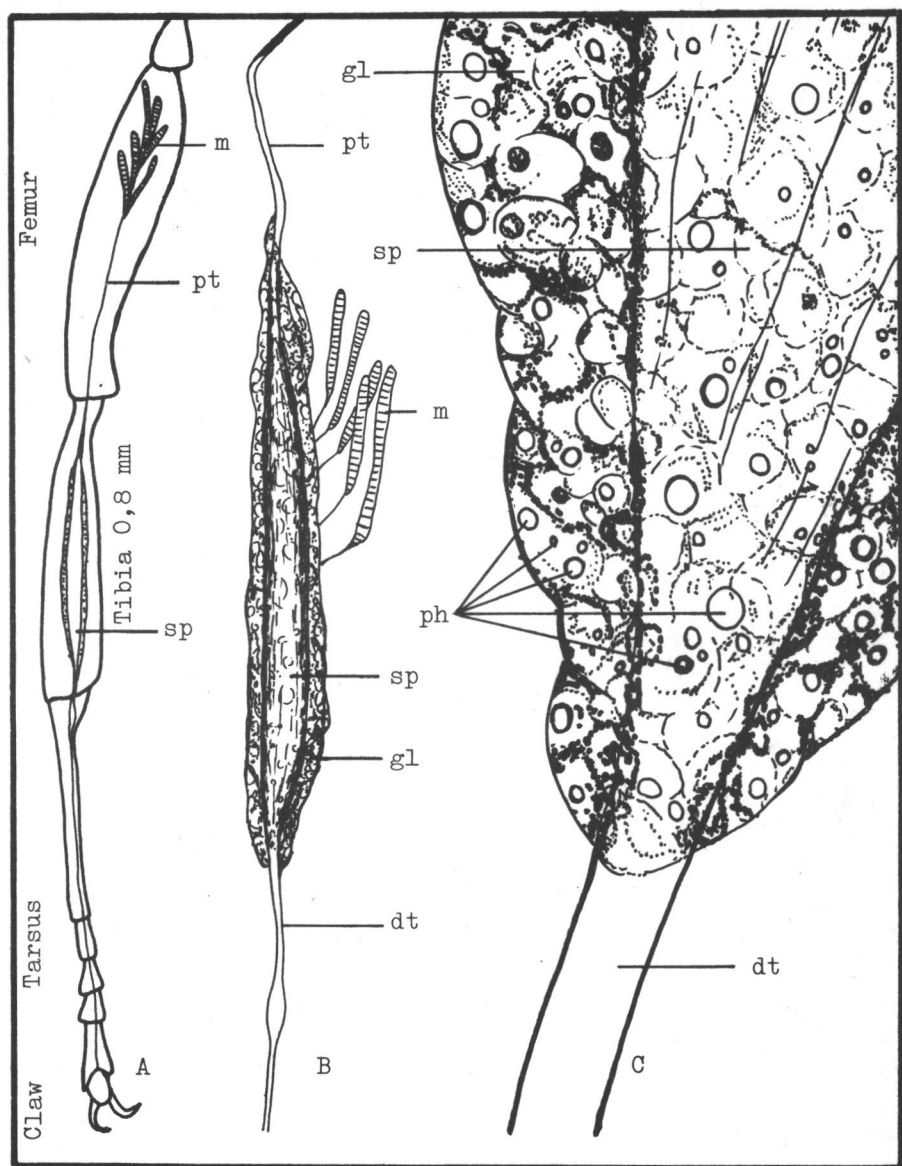


Fig. 1

Lernen und Vergessen bei der Honigbiene.

M. LINDAUER (Zoologisches Institut der Universität Frankfurt/M.,
Deutschland)

Nachdem die Mechanismen des genetischen Gedächtnisses weitgehend aufgeklärt sind, will man jetzt auch jene kennenlernen, die der Informationsspeicherung in den Nervenzellen sowie dem Lernprozeß zugrunde liegen. Es scheint mir notwendig, daß man bei solchen Untersuchungen über die molekulare Basis hinaus das Lernverhalten am gesamten, unversehrten Organismus studiert, und ich glaube, daß hierbei die Honigbiene ein besonders günstiges Objekt darstellt. Dies aus drei Gründen: einmal weil Insekten in ihrem kleinen Gehirn eine überschaubare Zahl von Neuronen besitzen, zum zweiten, weil die Honigbiene wie alle Insekten einen umfangreichen Grundstock angeborener Verhaltensmuster besitzt, so daß das Lernverhalten einen relativ kleinen Anteil ausmacht, und drittens, weil die Honigbiene ein soziales Wesen ist, dem aufgrund der Organisation des sozialen Verbandes Lernleistungen von hohem Niveau abverlangt werden.

Zusammen mit meinen Mitarbeitern MENZEL, WEHNER, KOLTERMANN und KRISTON haben wir in unserer Arbeitsgruppe versucht, erste Ansatzpunkte über die Lernmechanismen der Honigbiene zu erbringen. Ich kann kein abgerundetes Bild anbieten; ich will nur an Hand einiger Experimente verschiedene Ansatzpunkte zur Diskussion stellen.

Uns interessieren vor allem folgende Fragen:

1. die Geschwindigkeit des Lernvorganges,
2. die Sicherheit, mit der ein Signal konditioniert wird,
3. die Beständigkeit der Informationsspeicherung, d.h. der Vergessensprozeß,
4. die Fähigkeit auf neue Signale umzulernen,
5. der Umfang der Informationsspeicherung (wie viele Signale können gleichzeitig erlernt werden?),

6. existiert eine Hierarchie innerhalb verschiedener Signale (gleicher und verschiedener Modalität)?,
7. gibt es zeitgekoppelte Prozesse des Lernens?

Wir stellen die ersten zwei Fragen:

Wie schnell wird gelernt? Wie sicher wird gelernt?

Wir locken eine unerfahrene Jungbiene an ein Futtertischchen, wo es in einem Schälchen Zuckerwasser gibt; der Futterplatz ist durch ein Filtrierpapierstreifen mit Thymianduft markiert. Die Biene soll Futter mit dem Signal Thymianduft konditionieren. Die Biene fliegt, wenn sie sich vollgesaugt hat, in den Stock zurück und kommt wieder um neuerdings zu saugen. Jetzt stehen zwei Futtertischchen zur Verfügung, die Gläschen aber sind leer, nur der Duft ist da, jedoch zur Wahl Thymianduft und Geraniol. Das Ergebnis: zu 97% aller Fälle wählen diese unerfahrenen Bienen nach einem einzigen Lernakt den Dressurduft. Das ist eine erstaunliche Leistung.

Noch erstaunlicher ist aber eine andere, die unter den angebotenen Merkzeichen eine R a n g o r d n u n g setzt. Wir haben verschiedene Düfte angeboten und festgestellt, daß diese unterschiedlich schnell und unterschiedlich sicher erlernt wurden. Dabei war nicht die Verwandtschaft in der Molekülstruktur ausschlaggebend. Chemisch nah verwandte Stoffe wurden verschieden schnell gelernt, blumenartige Düfte wurden sehr leicht, faulig riechende Düfte sehr langsam erlernt. Der Gedächtnisbildung in den Nervenzellen muß also eine a k t i v e A u s - w a h l vorausgehen, die mit dem Geschehnis an der Peripherie nichts zu tun hat. Diese Hierarchie der Gedächtnisspeicherungen der Lernprozesse hat man, wie ich meine, bisher zu wenig beachtet. Ich will sie daher noch einmal an einem besonders klaren Beispiel erläutern.

MENZEL hat den Bienen, in ähnlicher Weise wie eben beschrieben, F a r b e n als Futterzeichen angeboten. Auch hier stellte sich heraus, daß nicht alle Farben des Bienenspektrums gleich schnell und gleich sicher erlernt werden. Zunächst ein Vorversuch: Wenn wir für die gleiche Farbe Lernkurven von mehreren Bienen aufstellen, dann stellen wir fest, daß diese Lernkurven sehr gleichmäßig verlaufen. Nach drei, vier Lernakten ist das obere Plateau der Lernleistung bei allen Bienen erreicht. Wenn wir jedoch verschiedene Farben anbieten, Grün, Gelb, Blau und Violett, dann zeigt sich, daß Violett rascher und besser erlernt wird als die übrigen Spektralfarben. Das ist überraschend, da wir ja von DAUMERS Untersuchungen wissen, daß nicht Violett für das Bienenauge die r e i z w i r k s a m s t e Farbe darstellt, sondern Ultraviolett.

Die Sicherheit des Lernens kann auch am V e r g e s s e n s p r o z e ß gemessen werden. Hierzu einige Beobachtungen: Wenn wir auf Violett ein einziges Mal belohnen, dann wird dieses Farbsignal erst nach 6 Tagen vergessen (ohne daß zwischendurch neu belohnt, d.h. die Dressur verstärkt worden wäre). Eine Belohnung auf Gelb wird 2 Tage lang im Gedächtnis behalten; wiederum zeigt sich die erste Rangstellung von Violett. Belohnt man auf Blau oder Gelb hingegen dreimal, dann merken sich die Bienen dieses Farbzeichen zwei Wochen lang.

Weiteren Einblick in den Vergessensprozeß bringen Umlernversuche, wie sie wiederum MENZEL durchgeführt hat. Eine Biene wird auf Blau (444 nm) einmal, zweimal, bis zwölfmal belohnt. Nach dieser Vordressur muß die Biene auf Orange (590 nm) umlernen; sie wird jetzt ein- bis zwölfmal auf der Gegenfarbe belohnt. Es ergeben sich 3 wichtige Befunde:

1. Das Umlernen erfolgt um so schlechter, je öfter auf der ersten Farbe belohnt wurde.
2. Umlernkurven erreichen mit ca. 85% nicht das Plateau einer normalen Lernkurve mit 93%.

3. Wenn in der Vordressur so oft belohnt wird (öfter als fünfmal), daß das Plateau der normalen Lernkurve bereits erreicht ist, dann geht das Umlernen um so besser, je mehr Lernakte im Überschuß angeboten wurden (Overlearning reversal effect, Überlernerneffekt).

Aufschlußreich ist auch der Zusammenhang zwischen Gedächtnis und absoluter Zeitdauer der Belohnung: Im Normalfall braucht eine Biene, bis sie sich vollsaugt, etwa 35 sec. Man kann nun diesen Saugakt nach wenigen Sekunden unterbrechen. Läßt man nur 3 sec. saugen (die Biene wird dabei aufgescheucht), dann wird die Farbe nur wenige Minuten als Futtersignal gespeichert. Eine Belohnung länger als 5 sec. jedoch hat zur Folge, daß die Information mindestens 30 Minuten behalten wird. Zwischen 3 und 5 sec. besteht eine kritische Phase. Der entsprechende Gedächtnisinhalt liegt demnach in zwei Formen vor, als kurzzeitiges und als langzeitiges Erinnern.

Zeitgekoppelte Lernprozesse.

Neben der Rangordnung des Lernsignales ist es das **Z e i t - m o m e n t**, das beim Lernprozeß eine entscheidende Rolle spielt. Wenn wir die Bienen veranlassen, mehrere Signale hintereinander einzuspeichern, dann ist die Reihenfolge wichtig. Wir bieten zunächst Thymian, beim zweiten Anflug Geraniol, beim dritten Anflug stehen Thymian und Geraniol zur Wahl. Die Bienen entscheiden sich mit über 90% für jenes Signal, das **z u e r s t** geboten worden war, nicht für jenes, das - wie man vermuten könnte - als letztes besser in der Erinnerung haftet. Dies gilt auch, wenn man drei verschiedene Signale hintereinander einspeichert. Man wird jetzt fragen, ob das zweite und dritte Signal inzwischen vergessen bzw. überhaupt nicht gespeichert wurden. Das ist nicht der Fall, denn wenn wir im entscheidenden Versuch das erste Signal nicht mehr bieten, dann kommt das zweite zum Durchbruch.

Völlig unerwartet war ein Ergebnis, das zeigte, daß der Lernprozeß streng mit dem Signal "Tageszeit" gekoppelt ist. Wir bieten wieder einer unerfahrenen Biene Futter an unserem Tischchen, diesmal aber duftlos. Die Fütterung beginnt um 8 Uhr morgens, um 14 Uhr geben wir für einen Anflug Thymian dem Zuckerwasser bei. Dann füttern wir wieder duftlos weiter bis 18 Uhr. Am nächsten Tag machen wir Testproben, ob die Biene sich das Signal Thymian, das wir nur einmal um 14 Uhr geboten hatten, gemerkt hat. Sie hat es dem ersten Anschein nach vergessen, denn um 8⁰⁰, 9⁰⁰, 10⁰⁰, 11⁰⁰ und 12⁰⁰ interessiert sie sich nicht für diesen Duft. Dann aber kommt das Erinnerungsvermögen bis 14 Uhr, um später wieder abzusinken. Wir füttern duftlos weiter und am zweiten und dritten Tag ist das Ergebnis prinzipiell das gleiche, wenn auch insgesamt die Erinnerung abnimmt; d e r V e r g e s s e n s p r o z e ß e r f o l g t a l s o n i c h t l i n e a r , sondern ist tageszeitlich mit der ersten Einspeicherung gekoppelt. Ich glaube, daß hier ein allgemeines Prinzip des Lernprozesses aufgegriffen ist.

Lernen ohne subjektive Erfahrung.

Der hochorganisierte Bienenstaat fordert von seinen Mitgliedern eine Sonderleistung im Lernverhalten: Lernen durch Anweisung des Artgenossen, also Lernen ohne subjektive Erfahrung.

Wir füttern wieder eine Schar von 5 Bienen an unserem Futtertischchen, dem wir Thymianduft beigegeben haben. Die Bienen sind individuell markiert, und nach einiger Zeit wird eine unmarkierte, unerfahrene Biene am Futtertischchen ankommen. Sie hat durch Tänze von der Sammelschar Information bekommen, daß die Futterquelle nach Thymian duftet. Sobald sie am Futtertischchen erscheint, wird die alte Schar abgefangen, das Zuckerwasser wird weggenommen, und es werden zwei Tischchen mit

frischem Duft aufgestellt, eines mit Thymian, das andere mit Pfefferminz. Zu 98% wählen die Neulinge den Thymianduft. Nur auf Grund der Mitteilung durch andere Stockgenossen - ohne eigene, subjektive Erfahrung - haben sie dieses Futtersignal erlernt.

Le cycle biologique annuel de la colonie d'abeilles.

J. LOUVEAUX. Station de recherches sur l'abeille et les insectes sociaux. 91. Bures-sur-Yvette. France.

Du fait de l'alternance des saisons, la colonie d'abeilles présente, sur l'ensemble de l'année, une succession d'états de développement dont la représentation graphique montre le caractère cyclique. On parle donc couramment du cycle biologique annuel de la colonie (en abrégé, C.B.A.).

Le C.B.A. présente une variabilité qui est fonction du milieu, les principaux paramètres en jeu étant d'ordre géographique, climatologique, édaphique, floristique et agronomique. En tout lieu, il est possible d'établir en tenant compte de ces paramètres, une courbe annuelle du potentiel de développement de la colonie d'abeilles.

L'étude du C.B.A. en un lieu déterminé nécessite un certain nombre d'observations et de mesures portant, d'une part sur le comportement des colonies sous l'influence des divers facteurs écologiques, d'autre part sur ces facteurs écologiques eux-mêmes.

Depuis 1963 nous poursuivons une série d'observations et d'expérimentations dont le but est de déterminer le C.B.A. des colonies d'abeilles en plusieurs points du territoire français caractérisés par des conditions écologiques très différentes: Bures-sur-Yvette (Essonne) dans le Bassin parisien, Sabres (Landes) dans les landes de Gascogne, Montfavet (Vaucluse) en Provence et Goven (Ille-et-Vilaine) en Bretagne.

Les méthodes expérimentales appliquées à cette étude ont déjà été exposées (LOUVEAUX, 1956) (1). Rappelons qu'elles consistent à mesurer régulièrement trois paramètres importants du C.B.A. : la surface du couvain, le poids des ruches, le poids du pollen récolté à la trappe.

(1). LOUVEAUX J. Les modalités de l'adaptation des abeilles (Apis mellifica L.) au milieu naturel. Ann.Abeille, 1966, 9 (4), 323-350.

La première question qui se pose est de savoir dans quelle mesure le C.B.A. observé sur des abeilles locales dans un lieu déterminé constitue un phénomène se reproduisant régulièrement d'une année sur l'autre et distinct statistiquement du C.B.A. observé dans un autre lieu. Autrement dit, la variance des données recueillies est-elle plus faible lorsqu'on compare une série d'années en un même lieu que lorsqu'on compare les divers lieux entre eux.

Il semble qu'on puisse répondre par l'affirmative à cette première question. En particulier, on a pu montrer que, sur trois ans, il n'y a pas de différence significative entre les valeurs obtenues au cours de l'année pour la surface du couvain, le poids des ruches et la récolte du pollen au rucher de Goven.

On peut dire, très schématiquement, que le Bassin parisien et la Bretagne sont caractérisés par un C.B.A. essentiellement vernal à un seul sommet qui se situe vers la fin du mois de juin. En Provence, le cycle est vernal et estival, la période d'activité étant de longue durée. Dans les Landes il est estival tardif mais comporte cependant deux sommets, l'un en juin et l'autre à la fin du mois d'août.

Connaissant les caractéristiques essentielles du C.B.A. pour chacune des localités étudiées nous avons émis l'hypothèse que l'abeille locale pouvait toujours être considérée comme constituant un écotype adapté au milieu particulier dans lequel elle vit. Dans le cas où cette hypothèse serait exacte, on devrait constater chez des colonies transférées dans un milieu étranger la persistance de traits de comportement adaptés au milieu habituellement subi. Les expériences de permutations d'écotypes conduites en 1964 (LOUVEAUX, 1966) et en 1966 ont montré qu'il en est bien ainsi, le calcul statistique prouvant que les différences de comportement observées sont significatives dans les périodes de l'année où il existe normalement une différence marquée entre les deux C.B.A.. Elles ne sont pas significatives dans les autres périodes.

Il était intéressant de rechercher si l'inadaptation constatée au cours de la première année de la per-

mutation est encore perceptible en seconde année, ceci en l'absence de changement de reine, bien entendu. Les essais réalisés en Provence avec des ruches landaises en 1966 et 1967 ont montré que le retard de développement qui caractérise en première année les ruches landaises s'atténue en seconde année. L'analyse statistique des résultats montre une différence très significative pour les surfaces de couvain en 1966 entre le lot de ruches landaises et le lot de ruches provençales. Cette différence ne l'est plus pour la même période de 1967. Toutefois les colonies provençales continuent à marquer, en moyenne, un développement plus précoce que les landaises. Il y a donc bien adaptation mais celle-ci n'est pas totale. Quant à son mécanisme profond il reste difficilement explicable à la lumière de nos connaissances actuelles puisque la reine n'a pas changé.

Rappelons à ce propos les expériences de 1965 faites dans le Sud-ouest (LOUVEAUX, 1966). Le calcul statistique appliqué à ces anciens résultats a montré une différence significative en ce qui concerne la surface du couvain, le poids des ruches et la récolte du pollen entre deux lots de colonies landaises ayant reçu le 17 juin, les unes une jeune reine de cette même origine, les autres une jeune reine provenant de Bures-sur-Yvette. En présence de populations homogènes d'ouvrières qui étaient les filles d'une reine landaise, les jeunes reines introduites ont pondu en fonction de leurs caractères adaptatifs propres. On n'a donc pas mis en évidence une influence précise des ouvrières sur la reine. Il semble, à la lumière d'autres expériences que les discordances écotypiques entre reine et ouvrière se traduisent plus radicalement par le phénomène de supersédure.

Nous rapporterons pour terminer cet exposé les expériences réalisées en 1968 dans le Sud-ouest et qui ont porté sur des reines appartenant à l'écotype de la région parisienne mais fécondées par des mâles de l'écotype landais. Les témoins étaient constitués par des colonies appartenant à l'un et à l'autre des écotypes parentaux. On a retrouvé les différences de comportement habituelles entre les deux écotypes, le calcul statistique permettant de les considérer comme pleinement significatives. Les colonies possédant une reine de la région parisienne, fécondées par des mâles du Sud-ouest ont eu un

comportement très voisin de celui des colonies ayant une reine de la région parisienne fécondée à l'intérieur de son propre écotype. Les deux lots de colonies me présentent entre eux que des différences non significatives. Cependant, on note que les colonies ayant une reine croisée occupent toujours une position intermédiaire entre les écotypes parentaux. Autrement dit, la différence de comportement est toujours plus grande entre les écotypes purs qu'entre l'écotype croisé et l'écotype landais.

Le plus intéressant à noter est sans doute que presque toutes les colonies ayant une reine croisée ont essaimé dans l'année, alors que les autres ne l'ont pas fait.

Cette dernière série d'expériences montre que la reine constitue un élément essentiel de l'adaptation. Elle montre également que la présence dans la même ruche d'une reine appartenant à un écotype non adapté et d'ouvrières dont le père appartient à l'écotype local paraît conduire à un conflit. Il est intéressant de noter que la même situation semble exister dans les colonies dont la reine est hybride de races géographiques.

Conclusion. Il se confirme qu'il existe à l'intérieur des grandes races géographiques d'abeilles des écotypes dont le cycle biologique annuel est adapté aux conditions locales. Cette adaptation se manifeste de façon claire, en première année, dans les expériences de permutation. Une réadaptation semble se manifester dès la seconde année sans qu'on puisse en expliquer le mécanisme.

L'existence au sein d'une même colonie d'individus soumis à des influences génétiques différentes paraît conduire à un état de conflit dont il serait intéressant de poursuivre l'étude.

Pollenkonservierung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.)

F.Lukoschus (Zoologisches Institut, K.Universität
Nymwegen/Niederlande)

Bei der Honigbiene werden Sozialleben und Massenvermehrung erst durch die Vorratshaltung nur in begrenzten Zeiträumen zur Verfügung stehender, leicht verderblicher Nahrungsstoffe ermöglicht. Der eingesammelte Pollen wird bereits beim Höselvorgang chemisch konserviert. Lukoschus und Keularts (1) beschreiben ausführlich die Lokalisation des wirksamen Faktors als Sekret der Mandibeldrüse heimkehrender Pollensamler und die Identifizierung des Stoffes als 10-Hydroxy-2-decensäure.

Diesen Befunden entgegenstehende Mitteilungen von Pollenkeimung hemmenden Stoffen in den Futtersaftdrüsen von Stockbienen (2) lassen vermuten, dass weitere Stoffe gleichartig wirksam sind. Von Keularts und Linskens (3) mitgeteilte Versuche zeigen, dass alle Fettsäuren von mittlerer Kettenlänge, besonders aber die mit 10-12 Atomen die Pollenkeimung verhindern. Die irreversible Blockierung der Sauerstoffaufnahme der keimenden Pollen bei Zufügung von Bienenpollenextrakten oder 10-Hydroxy-2-decensäure weist auf den Wirkungsmechanismus hin. Veresterung der Fettsäure hebt die pollicide Wirkung auf. Beim Bestäubungsvorgang verhindern Glycerine auf der Narbe schädliche Folgen.

In der Imkerpresse und der Propaganda für Bienenprodukte wird der antibiotischen Wirkung (bactericid, fungicid, germicid und tumorhemmend) der 10-Hydroxy-2-decensäure besondere Beachtung geschenkt. Die vorliegende Untersuchung, sowie auch (4,5) zeigen jedoch, dass leichter erhältliche und billigere Stoffe die gleiche Wirkung haben.

-
1. F.S.Lukoschus & J.L.W.Keularts 1968, Z.Bienenforsch. 9, 333-343
 2. A. Maurizzio 1958, XVII.Inter.Bienenzüchter-Kongr.
 3. J.L.W.Keularts & H.F.Linskens 1968, Acta Bot.Neerl. 17, 267-272
 4. S.Rothman, A.M.Smiljanic & A.L.Shapino 1945, Proc.Soc. exper.Biol.(N.Y.) 60, 394-395.
 5. O.Wyss, B.J.Ludwig & R.R.Joiner 1945, Arch.Biochem. Biophys. 7, 415-425

Die Bedeutung des Juvenilhormons für die Differenzierung der Soldaten bei der Termiten *Kaloterme flavicollis*.¹⁾

M. Lüscher (Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern, Schweiz)

Nachdem die Bedeutung der Corpora allata für die Soldatendifferenzierung bei Termiten nachgewiesen war (1), haben wir zusammen mit Prof. A. Springhetti die Wirkung implantierter Corpora allata verschiedener Spender vergleichend untersucht. Dabei wurde festgestellt, dass nur Drüsen aus Geschlechtstieren, Soldaten und ganz besonders aus Nymphen des letzten Stadiums kurz vor der Imaginalhäutung in Larven und Pseudergaten die Soldatenbildung auslösen konnten. Corpora allata aus Pseudergaten waren wirkungslos, obschon gerade bei ihnen die Produktion von Juvenilhormon vermutet werden musste. Diese Ergebnisse haben uns dazu veranlasst, die Wahrscheinlichkeit von zwei verschiedenen Hormonen der Corpora allata zu postulieren und anzunehmen, dass nicht das Juvenilhormon die Soldatenbildung auslöse (2).

Da die Struktur des Juvenilhormons (JH) jetzt bekannt ist und dieses synthetisiert werden konnte (3), besteht die Möglichkeit, die früher gemachte Annahme zu überprüfen. Wir haben im letzten Jahr synthetisches Juvenilhormon und verwandte Produkte von Herrn Dr. H. Röllner erhalten, wofür wir ihm an dieser Stelle unseren besten Dank aussprechen möchten. Diese Produkte wurden nun den Larven und Pseudergaten von *Kaloterme flavicollis* (Herkunft Banyuls-sur-mer, Frankreich) injiziert oder verfüttert.

Für die Injektionen wurde das reine Juvenilhormon (dl-Methyl-trans, trans, cis-10-epoxy-7-äthyl-3,11-dimethyl-2,6-tridecadienoat) verwendet, und zwar gelöst in Olivenöl. Die maximale Dosis des Öls, die einer Termiten von 6-7 mg Gewicht injiziert werden kann, ist 1 µl. Für die Verfütterung wurde eine Isomerenmischung von dl-10-Epoxy-C17-methylestern verwendet, da das in Olivenöl gelöste Juvenilhormon nicht gerne gefressen wurde.

Die Ergebnisse der Injektionsversuche sind in Tabelle I zusammengestellt. Die einmalige Injektion von 1 µg Juvenilhormon in jede Termiten von zwei Versuchskolonien ergab insgesamt nur 2 Vorsoldaten, die der Juvenilhormoninjektion zugeschrieben werden können. Die Wirkung ist nicht gesichert. In einer weiteren Versuchskolonie wurde die Anfangs-

1) Durchgeführt mit Hilfe des Forschungskredits No 5384.3 des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung

TABELLE I

Injektionsversuche mit dl-Juvenilhormon (dl-Methyl trans, trans, cis-10-epoxy-7-äthyl-3,11-dimethyl-2,6-tridecadienat) in Olivenöl, 1 µg/µl.

Versuch	N	Versuchsdauer, Tage	EG	VS	P (VS)
1. 1 µl/Tier (4500 TE)	40 (40)	90	0 (19)	1* (0)	-
2. 1 µl/Tier (4500 TE)	26 (26)	60	2 (3)	2 (0)	-
3. 2 x 1 µl pro Tier (9000 TE)	27 (21)	40	3 (4)	4 (0)	<0,05

EG = entstandene Ersatzgeschlechtstiere

VS = entstandene Vorsoldaten

TE = Tenebrio-Einheiten

Die Zahlen in Klammern betreffen die Kontrollkolonien.

* 1 Vorsoldat entstand schon 5 Tage nach Versuchsbeginn. Er wurde demnach nicht durch JH erzeugt.

TABELLE II

Fütterungsversuche mit einer Isomerenmischung von dl-10-Epoxy-C₁₇-methylestern. Aktivität 1000 TE/µg.

Versuch	N	Versuchsdauer, Tage	EG	VS	P (VS)
4. Täglich 50'000 TE	43 (43)	90	3 (7)	5 (0)	} <0,01
5. Täglich 100'000 TE	43*	90	1*	6*	
6. Einmal ca 10 ⁶ TE	22 (22)	100	3 (4)	4 (0)	

Erklärungen wie in Tabelle I.

* Versuch 5 hatte gleiche Kontrollkolonie wie 4.

dosis nach 8 Tagen wiederholt. Hier entstanden nun auf 27 Termiten 4 Vorsoldaten und die Wirkung des Juvenilhormons ist mit $P < 0,05$ schwach gesichert. Wenn wir die Injektionsversuche zusammen betrachten, so kann die Wirkung des Juvenilhormons auf die Soldatenbildung nicht angezweifelt werden. Es ist jedoch bemerkenswert, dass sehr hohe Dosen notwendig sind. Die Dosis von $1 \mu\text{g}$, welche bei dekapitieren Weibchen der Schabe Nauphoeta cinerea von ca. 700 mg Körpergewicht mit Sicherheit eine Eireifung auszulösen vermag (4), bewirkt bei Termiten mit mindestens 100mal kleinerem Körpergewicht nur in vereinzelt Fällen die Soldatendifferenzierung.

Die Ergebnisse der Fütterungsversuche mit 10-Epoxy-C₁₇-methylestern, die im Tenebriotest eine starke Juvenilhormonwirkung haben (3), sind eindeutiger. Sie sind in Tabelle II zusammengestellt. Die Substanz wurde in Diäthyläther gelöst und in bestimmter Menge auf kleine Filtrierpapierrondellen von 5 mm Durchmesser aufgebracht. In den Versuchen 4 und 5 wurde der Kolonie täglich ein solches Filtrierpapierstückchen verabreicht und gleichzeitig das Papierchen vom Vortag entfernt. Dieses war zumeist höchstens zur Hälfte gefressen, so dass angenommen werden kann, dass jede Termite in diesen Versuchen täglich höchstens 500, bzw. 1000 Tenebrio-Einheiten verzehrt hat.

Die Verfütterung dieser Juvenilhormon-aktiven Substanzen führte in 3 Kolonien zu insgesamt 15 Vorsoldaten, während in den Kontrollkolonien keine Vorsoldaten entstanden. Die Wirkung ist mit $P < 0,01$ gut gesichert. Das Juvenilhormon kann also die Soldatenbildung auch bei oraler Verabreichung auslösen. Es wird demnach mindestens zum Teil in aktiver Form aus dem Darm resorbiert.

Wir haben schon früher festgestellt, dass die normalerweise entstehenden Vorsoldaten sehr grosse Corpora allata besitzen, dass aber nach Implantation von C. allata die Vergrößerung der körpereigenen Drüsen bei der Vorsoldatenbildung unterbleibt (5). Um zu prüfen, ob die Drüsenvergrößerung auch bei den Verfütterungsversuchen ausbleibt, haben wir die C. allata-Volumina der meisten entstandenen Vorsoldaten nach der Zählkammermethode von Lüscher und Walker (6) bestimmt und in Abb. 1 mit denjenigen von natürlich entstandenen Vorsoldaten und frisch gehäuteten Larven verglichen. Es zeigt sich, dass die C. allata der experimentell erzeugten Vorsoldaten kaum grösser sind als diejenigen der Larven. Daraus darf geschlossen werden, dass diese Vorsoldaten tatsächlich, mit höchstens 2 Ausnahmen,

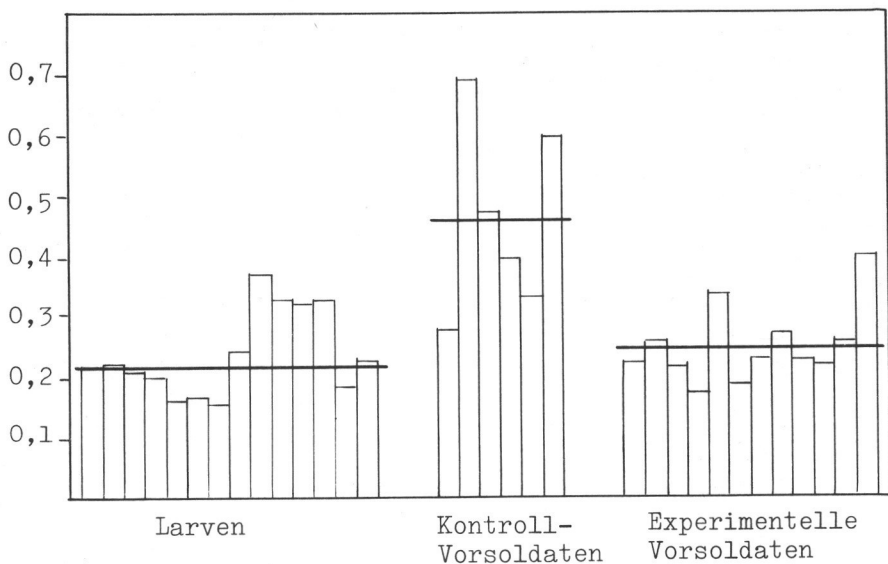


Abb. 1. Corpora allata-Volumina von kurz nach der Häutung seziierten Larven und Vorsoldaten, im Vergleich mit denjenigen von durch JH-Verfütterung experimentell erzeugten Vorsoldaten. Die stark ausgezogene Linie gibt den Durchschnittswert an.

durch das verabreichte Hormon hervorgebracht worden sind.

Nachdem wir nun wissen, dass Juvenilhormon zur Differenzierung von Vorsoldaten und Soldaten führt, besteht kein Grund mehr dafür, 2 Hormone der Corpora allata anzunehmen. Die unterschiedliche Wirkung transplanterter Drüsen aus Pseudergaten und Geschlechtstieren lässt sich auf quantitative Unterschiede in der Hormonproduktion zurückführen, da wir heute wissen, dass für die Soldatenbildung sehr viel höhere Dosen benötigt werden als für die juvenile oder gonadotrope Wirkung.

Aus Abb. 1 lässt sich ersehen, dass das Volumen der C. allata auch bei natürlicherweise entstandenen Vorsoldaten nicht immer gross ist. Dies lässt in Zusammenhang mit der Beobachtung der oralen Wirkung des Juvenilhormons vermuten, dass die Vorsoldaten und Soldaten in der Natur auf zwei verschiedene Arten entstehen können: durch eine Aktivierung ihrer eigenen C. allata oder durch die orale Aufnahme von juvenilaktiven Substanzen in Form von Pheromonen. Letztere

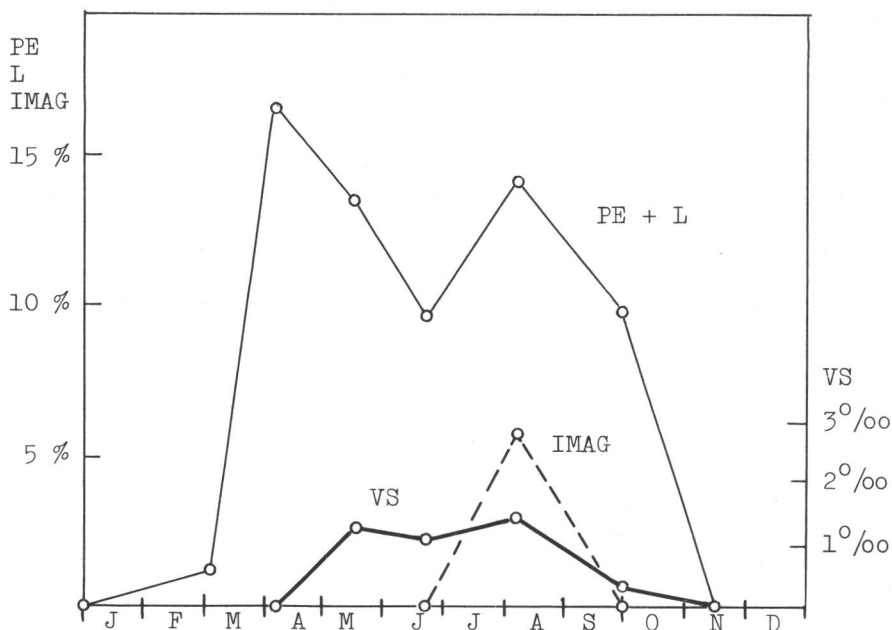


Abb. 2. Zahl der zu verschiedenen Jahreszeiten in Naturkolonien gefundenen Häutungsstadien von Nymphen, Pseudergaten und Larven (PE + L), Imagines (IMAG), Vorsoldaten und Soldaten (VS) in Prozent, bzw. Promille der Gesamtindividuenzahl. Für diese Auswertung wurden 100 Kolonien mit insgesamt 71'748 Individuen vollständig ausgezählt.

könnten entweder durch Kotfressen oder durch Kannibalismus aufgenommen werden. Es ist ja bekannt, dass gewisse Insekten juvenilaktive Substanzen im Kot ausscheiden (7) und dass Kannibalismus im Termitenstaat häufig beobachtet werden kann.

In diesem Zusammenhang ist die Feststellung von Interesse, dass im Laufe des Jahres Soldaten in Naturkolonien von Kalo-terms flavicollis fast ausschliesslich in den Monaten Mai, Juni, Juli und August entstehen und dass der Soldatenbildung eine Häutungswelle vorausgeht und noch während der ganzen Soldatenbildungsphase anhält (8). Nun ist es bekannt, dass bei den Häutungen leicht Verletzungen auftreten und dass verletzte Termiten stets dem Kannibalismus der Larven

und Pseudergaten zum Opfer fallen. Die in Abb. 2 aufgezeigte Korrelation zwischen Soldatenbildung und Häutungen könnte damit in Zusammenhang stehen.

Summary

Synthetic juvenile hormone induces soldier development when it is injected into or fed to larvae and pseudergates of the termite Kaloterme flavicollis. There is no reason anymore for assuming the existence of two hormones of the corpora allata, as was postulated earlier. Soldier differentiation needs much higher doses of juvenile hormone than juvenile or gonadotropic effects. It seems to be brought about in two different ways: The corpora allata of the individual termite may become highly active or the termite may take up juvenile hormone as a pheromone. There is reason to believe that both possibilities occur in field colonies.

Literaturhinweise

- (1) Lüscher, M. 1958. Naturwiss. 45, 69-70
- (2) Lüscher, M. und A. Springhetti 1960. J. Insect Physiol. 5, 190-212.
- (3) Röller, H. und K.H. Dahm 1968. Recent Progress in Hormone Research, 24, 651-680.
- (4) Lüscher, M., unveröffentlichte Beobachtungen.
- (5) Lüscher, M. 1958. Rev.Suisse Zool. 65, 372-377.
- (6) Lüscher, M. und I. Walker 1963. Rev.Suisse Zool. 70, 304-311.
- (7) Schmialek, P. 1961. Z.Naturforsch. 16, 461-464.
- (8) Gast, R. und M.Lüscher, unveröffentlichte Beobachtungen.

Etudes anatomique et électrophysiologique du Deutocérébron de Camponotus ligniperda Latr. (Hyménoptère - Formicidae).

Claudine Masson (Département de Psychophysiologie Comparée, Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie, C.N.R.S., 31, chemin Joseph-Aiguier Marseille 9^e, France).

Les relations interindividuelles dans une société de Fourmis sont nombreuses et complexes. Les divers individus communiquent entre eux sous la forme d'un "langage" dans lequel on peut, comme le pense SUDD, (1) reconnaître effectivement trois grands types de communications : le "langage chimique", le "langage sonore", le "langage antennaire". Ces différents langages prennent une importance différente selon l'espèce considérée, et d'autre part ces trois types de communications interfèrent très largement. Le "langage antennaire" nous intéresse plus particulièrement ; mais il est difficile de le différencier rigoureusement du "langage chimique" : pour tous deux, les antennes sont les récepteurs, si elles ne sont pas toujours les émetteurs.

On aimerait pouvoir parler comme pour les Abeilles du langage des Fourmis. L'idée n'en est pas nouvelle : dès 1810, HUBER (2) traitait déjà du sujet ! Plus tard FOREL (3) met en valeur l'importance des antennes dans les communications interindividuelles chez les Fourmis ; pourtant certains auteurs ont été sceptiques sur la valeur réelle de ce langage : tel WASSMANN (4) ; pour lui il y aurait une "mise en éveil" d'un individu par un autre, au moyen de mouvements antennaires ; mise en éveil parfois suivie d'un comportement d'imitation.

Dans tout comportement interviennent évidemment un grand nombre de paramètres, il en est ainsi dans les sollicitations ou les échanges au cours de comportements alimentaires (LE MASNE, (5), LE MASNE, (6), MONTAGNER (7)). En même temps que le mouvement signal de l'antenne est capté par l'antenne réceptrice, celle-ci peut simultanément enregistrer une odeur émise tout aussi significative, l'un et l'autre étant étroitement liés et nécessaires à la poursuite d'un comportement particulier.

La lecture du langage antennaire chez les Fourmis est donc des plus complexes. J'en ai entrepris une nouvelle approche par l'étude électrophysiologique du centre nerveux principal de l'antenne, le deutocérébron. Ce travail a de nombreux aspects en cours d'exploration. Je donne dans cette note quelques-uns des premiers résultats obtenus. Avant de commencer l'étude électrophysiologique du deutocérébron de Camponotus ligniperda, j'en ai fait l'étude anatomique dont les résultats font l'objet du premier chapitre de ce travail.

- (1) SUDD, J.H., 1966 - An Introduction to the Behaviour of Ants, Ed. Arnold Publ., London.
- (2) HUBER, J., 1810 - Vie et Moeurs des Fourmis indigènes, Paris & Genève.
- (3) FOREL, A., 1928 - The social world of ants, C.K. Putman, London & N.York.
- (4) WASSMANN, E., 1899 - Zool. Stuttgart, 11, 1-132.

...

I - RESULTATS ANATOMIQUES.

a) Matériel et technique.

Ce travail porte sur des ouvrières de Camponotus ligniperda Latr. (dont la taille est celle des ouvrières "major" ou légèrement inférieure) maintenues en élevage au laboratoire sous forme de fragments de sociétés prélevées dans la nature.

L'étude anatomique a été faite, d'une part par dissection fine dans une solution physiologique, souvent accompagnée d'une coloration sélective globale au bleu de méthylène, d'autre part au moyen des techniques histologiques classiques. L'étude des trajets de fibres est faite soit par la méthode de coloration de BODIAN, soit par la méthode de FITZGERALD (1964).

Il est souvent difficile d'obtenir des coupes sériées de la tête d'ouvrières adultes : la dureté de la chitine est un obstacle réel. Toutefois une dissection partielle de la capsule céphalique et des pièces buccales, ainsi que la fixation au liquide de Halmi, suivie d'un passage à l'acide trichloracétique, nous donnent des préparations très étudiables. De plus, il faut noter, après comparaison, que le complexe céphalique d'une ouvrière adulte, et celui d'une nymphe âgée juste avant la mue imaginale sont semblables. Bien évidemment, il est beaucoup plus aisé de faire des coupes sériées dans une nymphe vu la souplesse du tégument.

b) Généralités et description anatomique.

Le deutocérébron des Insectes n'a pas fait l'objet de recherches très précises, à la différence de ce qu'on peut observer pour d'autres centres nerveux comme les lobes protocérébraux et les corps pédonculés. Pourtant ce centre nerveux est facilement identifiable sur toute préparation histologique. Très tôt de nombreux auteurs se sont penchés sur l'étude globale du deutocérébron de divers Insectes : VIALLANES (8, a & b), BALDUS (9), HANSTRÖM (10), (11), PANOV (12), - ou même sur son étude plus fine, PRIGENT (13). Mais il n'existe pas à ma connaissance de travail de ce type sur le centre antennaire des Fourmis. C'est pourquoi il m'a paru intéressant d'entreprendre une étude plus fine de ce centre afin d'être en mesure d'étudier par la technique de l'électrophysiologie les variations

(5) LE MASNE, G., 1951 - in Grassé, Traité Zool., 10, 2, 1104-1119.

(6) LE MASNE, G., 1953 - Ann.Sci.Nat.Zool., 15, 1-56.

(7) MONTAGNER, H., 1966 - Thèse Doctorat Etat, Fac.Sci.Nancy.

(8) VIALLANES, H., 1887 - a) Ann.Sci.Nat.Zool., 7e sér., 2, 5-100.

b) Ann.Sci.Nat.Zool., 7e sér., 4, 1-98.

(9) BALDUS, K., 1924 - Zeitschr.Wiss.Zool., 121.

(10) PANOV, A.A., 1961 - Entomol.Obozr. S.S.S.R., 40, 2, 259-270.

(11) PRIGENT, J.P., 1966 - Bull.Soc.Zool.Fr., 1, 91, n°3, 365-374.

(12) HANSTRÖM, B., 1928 - Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere, J.Springer, Berlin.

(13) HANSTRÖM, G., 1940 - Kungl.svenska Vetenskapskademien Handlingen, Tredji Serien, 18, 1-8.

de son activité électrique en fonction des diverses stimulations simples et complexes que reçoit l'antenne.

Le deutocérébron de Camponotus, situé à l'avant du complexe cérébral, est formé d'une partie droite et d'une partie gauche. Chaque moitié donne naissance à un nerf antennaire et avance en s'enfonçant antérolatéralement. Chacune de ces moitiés est elle-même subdivisée en 2 parties essentielles, l'une dite classiquement "lobe olfactif" (antérieur), l'autre "lobe moteur" (plus postérieur). En fait, au cours d'une dissection, la partie visible est le lobe olfactif.

Le lobe olfactif est le centre des projections des récepteurs de divers ordres de l'antenne. Le centre moteur organise et coordonne les mouvements antennaires dont la signification comportementale est certaine.

A l'examen histologique c'est le lobe olfactif qui est le plus facilement identifiable ; en effet, il comporte un grand nombre de structures glomérulaires pelotonnées et relativement régulières, situées à la périphérie ; ces structures sont classiquement appelées "glomérules olfactifs".

Notons que chez les Insectes la structure anatomique du lobe olfactif varie considérablement, les glomérules en sont le paramètre variable, à la fois dans leur nombre, leurs dimensions, leur situation. Il peut exister un grand nombre de glomérules uniquement situés à la périphérie, ou bien un très petit nombre (1 ou 2) plus centraux, - ils peuvent même manquer. Cette gamme de structure glomérulaire peut se rencontrer chez des Insectes de position systématique voisine : ainsi chez les Trichoptères (EHNBSM, K(14)).

Quant à leur structure, les glomérules sont formés par des pelotes de neuropiles très denses à l'intérieur desquelles viennent s'intriquer deux formations distinctes : d'une part les terminaisons dendritiques des cellules ganglionnaires corticales de la région deutocérébrale, d'autre part les terminaisons axoniques sensorielles du nerf antennaire. Toutes les régions situées entre les glomérules sont formées par les fibres nerveuses elles-mêmes, axones antennaires et dendrites ganglionnaires. Il faut ajouter que les cellules ganglionnaires sont de plusieurs groupes, d'ailleurs peu nombreux (certainement trois groupes).

Chez Camponotus ligniperda Latr. les glomérules se présentent, dans le lobe olfactif, comme des structures de dimensions à peu près égales, situées à la périphérie du lobe autour d'un centre de fibres intriquées les unes dans les autres ; au milieu de celui-ci on trouve quelques glomérules épars.

La structure interne de chacun de ces glomérules paraît être de type classique : on voit arriver au niveau de ceux-ci des fibres dendritiques et des fibres axoniques ; on peut supposer qu'elles se terminent à l'intérieur du glomérule. Toutefois à l'examen histologique classique (même avec des coupes sériées très fines et avec des techniques de colorations

(14) EHNBSM, K., 1948 - Opuscula entomologica, suppl., 8, C.W.K. Gleerup, Londres.

spécifiques) il est impossible de définir la nature et l'organisation interne d'un de ces glomérules olfactifs. C'est pourquoi j'ai commencé une étude ultrafine de ces formations : il semble en effet important de préciser leur structure, étant donné l'importance qu'elles ont dans l'interprétation des résultats expérimentaux de notre étude électrophysiologique du centre antennaire.

Ajoutons que le lobe olfactif est lui-même divisé à la périphérie en deux à trois lobules, tous identiques dans leur structure, le centre est formé de fibres intriquées, les glomérules olfactifs sont tous marginaux.

Postérieurement au lobe olfactif et plus ventralement, le "lobe moteur" - ou "lobe dorsal" - du deutocérébron s'allonge dans le sens antéro-postérieur. Il est très largement lié à la partie ventrale du protocérébron. Il ne comporte aucune structure glomérulaire ou même de structure régulière quelle qu'elle soit ; il est composé d'un neuropile confus dans lequel passent des faisceaux de fibres se rendant en diverses régions du cerveau.

°°

A partir du nerf antennaire, se dirigeant vers le deutocérébron, on peut reconnaître essentiellement 2 types de fibres :

1) Les fibres fines : elles viennent de la base du nerf antennaire ; on les voit pénétrer dans le lobe olfactif ; elles semblent entrer dans les glomérules eux-mêmes. Il est difficile de les distinguer nettement les unes des autres par une étude à cette échelle ; elles apparaissent en un complexe assez compact ; j'attends les résultats de l'étude ultrafine pour préciser leur nature.

2) Les grosses fibres : Elles sont plus nettement localisées dans la région proximale du nerf antennaire, proche du centre nerveux ; on peut les suivre assez facilement jusque dans le deutocérébron ; on les voit pénétrer entre des cellules ganglionnaires du deutocérébron ; elles ne passent pas dans le lobe olfactif mais se trouvent contre celui-ci ; les unes se dirigent vers le lobe moteur où elles semblent se terminer ; alors que les autres, plus haut dans leur parcours, sont allées innervier des muscles et téguments de l'antenne, situés dans la tête.

II - RESULTATS ELECTROPHYSIOLOGIQUES.

a) Matériel et méthodes.

Les animaux sont utilisés pour les expériences peu de temps après avoir été prélevés dans la nature. Le dispositif expérimental est le même que celui utilisé pour l'étude des stimulations proprioceptives antennaires rapportées dans un travail précédent (MASSON, CORBIERE, CLARAC (15), schéma fig.1. L'animal en expérience est fixé dans un petit appareil de contention en plexiglass. Le montage nous laisse la possibilité, ou bien de maintenir les antennes de l'animal rigoureusement immobiles, ou bien de les libérer (ce qui importe pour les enregistrements faits lors de séquences comportementales semi-spontanées).

L'ouverture pratiquée dans la capsule céphalique est de petite taille
(15) MASSON, C., CORBIERE, G., CLARAC, F., 1969 - C.R. Soc. Biol.

et laisse apparaître uniquement les deux lobes olfactifs du deutocérébron et la base des 2 nerfs antennaires. Pour remédier à toute dessiccation éventuelle de la préparation celle-ci est immergée dans une goutte de solution de Ringer pour Invertébrés.

L'enregistrement est réalisé à l'aide d'une microélectrode de verre de 1 micron de diamètre, à extrémité effilée, remplie de la même solution physiologique que ci-dessus, dans laquelle plonge un fil d'argent chloruré assurant le contact avec la microsonde de l'abaisseur d'impédance et en liaison avec le micromanipulateur de Fonbrune qui nous permet de placer la microélectrode à l'endroit voulu au niveau du deutocérébron.

L'électrode indifférente, constituée aussi d'argent chloruré, est piquée dans un des premiers segments abdominaux.

Les réponses obtenues sont observées, après amplification, sur un oscilloscope Tektronix type 565, et filmés à l'aide d'une Caméra Grass.

b) Résultats électrophysiologiques.

Il existe nombre de travaux électrophysiologiques sur les récepteurs antennaires d'Insectes. Mais l'étude de l'activité électrique cérébrale des Insectes a surtout été entreprise au niveau d'autres centres que le deutocérébron (par exemple les corps pédonculés et les lobes optiques). Au niveau du deutocérébron de la Blatte, YAMADA (16) a mis en évidence des neurones à réponses caractéristiques, à la suite de stimulations antennaires olfactives. A ma connaissance aucun travail de ce type n'a encore été entrepris chez les Fourmis.

Les recherches rapportées ici sont de divers ordres :

- étude des modifications de l'activité électrique en certaines zones du deutocérébron, correspondant à des stimulations de type tactile proprioceptif ;
- étude du même phénomène, en fonction de stimulations olfactives ;
- enfin observation des variations de l'activité électrique du deutocérébron au cours de fragments de séquences comportementales autant que possible spontanées.

°°

1 - Stimulations tactiles proprioceptives.

Nous avons enregistré des modifications de l'activité électrique du deutocérébron à la suite de stimulations tactiles (de type proprioceptif) de certains points de l'antenne de Camponotus. Ce type d'expérience a déjà donné lieu à une publication (MASSON, CORBIERE, CLARAC, (15)).

- Stimulation au niveau de la membrane articulaire de l'antenne :

L'application d'une microtige de verre à la base de l'antenne, dans la région latéro-postérieure se traduit par des modifications de l'activité électrique du deutocérébron.

L'application de cette fine tige entraîne la déformation très localisée de quelques fibres nerveuses sous-jacentes à la membrane, liées

(16) YAMADA, M., 1968 - Nature, G.B., 217, n°5130, 778-779.

directement à un groupe musculaire de la base de l'antenne, comme les résultats anatomiques l'ont montré.

En absence de toute stimulation, l'activité électrique deutocérébrale recueille en tout point exploré une activité de base de faible amplitude. Pour une stimulation du type défini, l'activité induite dépend dans ses caractéristiques de la durée, de l'intensité, et parfois de la fréquence des stimulations appliquées ; de plus les réponses observées sont toujours contemporaines de la stimulation.

. A une stimulation brève (200 à 400 millisecondes) correspond une réponse brève constituée par un petit nombre d'unités de grande amplitude et de fréquence élevée (4 à 6 unités), Fig.II, A.

. A une stimulation "moyenne" (750 millise.) correspond une réponse de même type (Fig.II, B).

. Après une stimulation plus longue (1 à 3 sec.) on observe tout d'abord, pendant toute la durée de la pression, une décharge polyunitaire (6 à 10 unités) d'amplitude variable et de fréquence élevée ; elle est suivie, dès que cesse la pression, de la disparition de la plupart de ces unités, mais on observe le plus souvent la persistance d'une ou deux de ces unités, de fréquence décroissante. (Fig.II, C).

Dans ce type d'expérience, avec stimulations longues (1 à 3 sec.), identiques et régulièrement répétées, j'ai pu observer à la longue une augmentation de la décharge pendant la stimulation et surtout après celle-ci. Il semble donc qu'une stimulation répétée des mêmes unités nerveuses provoque une augmentation de leur activité électrique.

Les résultats décrits ci-dessus ont tous été obtenus par stimulation ponctuelle à la base de l'antenne ; l'application de la même microtige à divers niveaux du scape a fourni jusqu'à maintenant moins de résultats (Fig.III, A). Le même phénomène se manifeste, encore plus marqué, pour tout article du funicule, y compris le dernier article et son extrémité. (Fig.III, D).

Par contre, j'ai pu observer des modifications de l'activité électrique plus nombreuses (inférieures toutefois aux réponses correspondant aux stimulations de la base de l'antenne) pour des stimulations faites au niveau des poils situés du côté externe à l'articulation scape-funicule (Fig.III, C).

°°

Un grand nombre de zones ont été explorées sous la surface du deutocérébron. Je ne parlerai pas de "points", car la stéréotaxie exacte, difficile à faire sur ce très petit matériel n'a pas encore été obtenue. Lorsqu'une "zone" du deutocérébron est explorée, elle l'est pour chacune des stimulations tactiles proprioceptives. Ce qui permet de constater que certaines zones donnant des réponses positives pour un type de stimulation, peuvent être négatives pour d'autres (Fig.III).

De même j'ai observé que certaines zones, totalement silencieuses à ces diverses stimulations tactiles, répondent soit à une stimulation

olfactive, soit à une stimulation complexe de type comportemental : cette dernière fait intervenir un tel nombre de paramètres qu'il nous est impossible jusqu'à maintenant de déterminer lesquels d'entre eux interviennent.

Tout ce qui est décrit ci-dessus correspond à des enregistrements pour des stimulations antennaires homolatérales. J'ai également, successivement, pratiqué des stimulations homolatérales et contralatérales, l'électrode d'enregistrement étant toujours située dans la même région. Encore une fois la réponse obtenue dépend de la zone d'implantation de l'électrode. Lorsqu'on observe une réaction correspondant à une stimulation antennaire homolatérale, on peut soit ne rien obtenir à la suite d'une stimulation identique mais contralatérale, soit obtenir une décharge polynitaire, comme le montre la Fig.II, C. et D.

En une même zone, la stimulation homo- et contralatérale fait décharger une certaine quantité d'unités, toutefois un nombre plus réduit est sensible aux stimulations contralatérales.

Ces résultats impliquent forcément un grand nombre d'expériences, ne serait-ce que des lésions à différents niveaux, afin de voir, étant en possession de la structure anatomique, la nature des liaisons entre les 2 lobes olfactifs ainsi qu'entre le deutocérébron et les autres centres principaux.

2 - Stimulations olfactives.

Je n'ai encore obtenu sur ce plan que peu de résultats, et des résultats partiels. Il faut néanmoins souligner qu'au cours de toutes les expériences à résultat positif réalisées jusqu'à maintenant, les réponses obtenues sont à effet OFF, alors que toutes celles signalées aux paragraphes précédents (stimulations tactiles proprioceptives) étaient contemporaines de la stimulation. Les odeurs sont approchées sous forme de petits morceaux de papier filtre imprégnés de la solution. Aucune soufflerie n'est utilisée, évitant ainsi au maximum d'autres stimulations pouvant interférer.

3 - Situations stimulantes complexes.

Je constate que l'approche d'un congénère ou d'une proie - vivante ou morte - près de l'animal d'expérience fait apparaître une série de mouvements ou de postures caractéristiques de l'antenne, dont les effets se traduisent par une variation de l'activité électrique au niveau du deutocérébron, variations qui sont visualisées sur l'écran de l'oscilloscope.

Si au cours d'une même présentation de l'objet stimulant on laisse les antennes tantôt libres, tantôt fixes, les unités mises en jeu sont différentes, - moins nombreuses dans le cas de contention totale.

Le problème est à ce niveau des plus complexes : "langage antennaire" et "langage chimique" sont intimement liés, et les différentes stimulations interfèrent très largement. L'étude anatomique et stéréotaxique devra nous apporter de précieux éléments, car une fois de plus on observe une activité électrique de forme différente selon la zone dans laquelle se trouve implantée la micro-électrode.

DISCUSSION - CONCLUSION

La partie anatomique de ce travail a été faite tout d'abord dans le but de contribuer à une meilleure connaissance de certaines régions du système nerveux central de la Fourmi ; mais aussi en vue d'entreprendre une étude électrophysiologique à partir de données anatomiques suffisamment précises.

Le deutocérébron, étant en rapport direct avec l'antenne - organe sensoriel d'importance capitale sur lequel il est relativement aisé d'intervenir - mérite une étude particulièrement attentive. Son intérêt est renforcé par le fait que ce centre nerveux a une structure assez simple, avec des fibres et des cellules de type assez peu variable : ce qui bien sûr en facilite l'étude structurale. L'interprétation électrophysiologique est, ensuite, suffisamment complexe.

Quant à l'interprétation fonctionnelle du deutocérébron, c'est l'anatomie qui doit nous apporter les renseignements indispensables. Il reste là un problème important à résoudre : celui de la nature des glomérules olfactifs et ce qui se passe à leur niveau ; il faut aussi déterminer s'il existe des circuits propres à ces glomérules, et intrinsèques au deutocérébron. De même qu'il sera nécessaire de connaître la nature ultrafine des relations sensorielles et motrices entre le deutocérébron et les autres centres du complexe céphalique. Afin de préciser quelles sont exactement les régions motrices et les régions sensorielles, et leur rôle, il faudra connaître aussi l'organisation d'un glomérule.

Seule la définition morphologique précise, à l'échelle de la microscopie optique classique, ou mieux encore, à l'échelle ultrafine, peut nous permettre de construire une hypothèse d'interprétation du fonctionnement du centre nerveux antennaire.

Effectivement les résultats électrophysiologiques rapportés ne peuvent que décrire les phénomènes consécutifs à des stimulations ; la zone explorée est encore trop grossièrement définie, et nos connaissances sur la nature des circuits intradutocérébraux et des structures elles-mêmes ne nous permettent qu'une interprétation incomplètement satisfaisante.

Toutefois tous les résultats électrophysiologiques obtenus semblent bien montrer qu'il existe à l'intérieur du deutocérébron des zones spécifiques. Il reste à les déterminer, et là encore anatomie et électrophysiologie sont étroitement liées.

°°

Nous pensons que la poursuite de l'étude électrophysiologique du deutocérébron de Camponotus ligniperda, avec des moyens plus précis et des techniques plus poussées, - étude actuellement en cours, - menée parallèlement à l'étude semi-fine et ultrafine du centre antennaire et surtout de ses régions glomérulaires, devrait apporter une contribution utile à la connaissance anatomo-fonctionnelle du complexe sensori-moteur antennaire de la Fourmi.

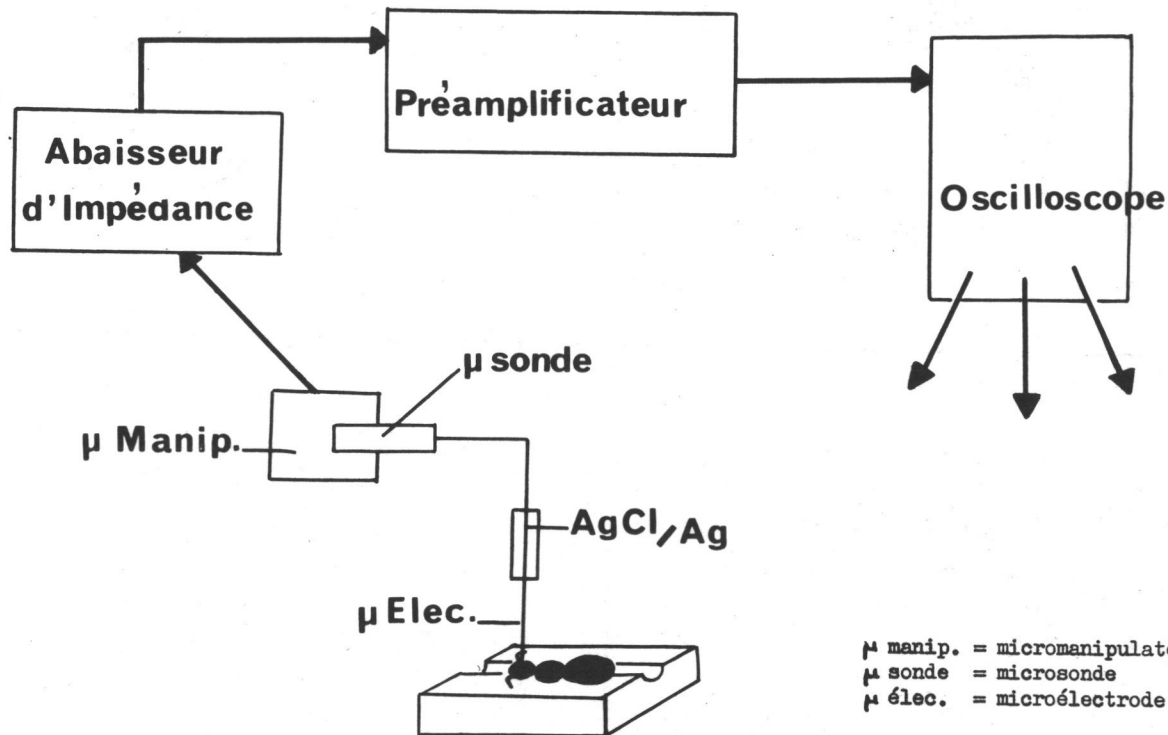
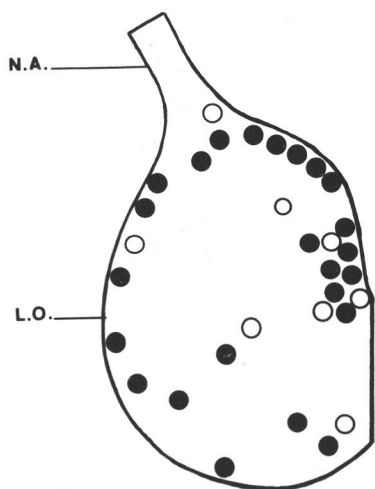


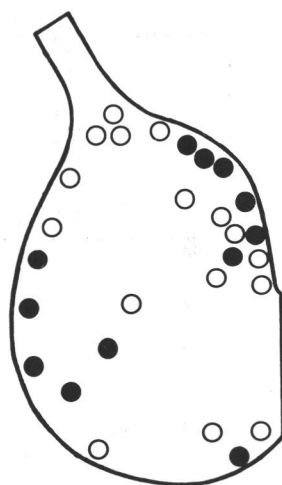
Fig. I : Dispositif expérimental.

- stimulation tactile à la base de l'antenne.



A

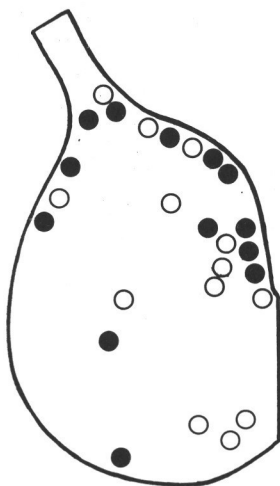
- stimulation tactile sur le scape.



B

- stimulation des soies externes de l'articulation scape-funicule.

C



- stimulation des articles du funicule.

D

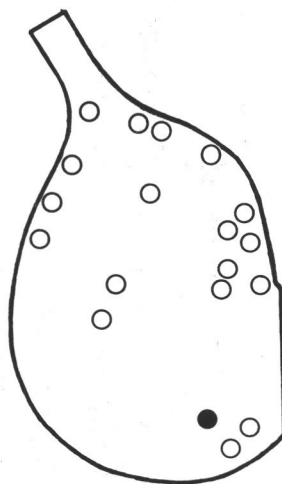


Fig. III : Réponses obtenues au niveau de certaines "zones" du lobe olfactif du deutocérébron à diverses stimulations.

● zone à réponse positive
○ zone à réponse négative

N.A. : nerf antennaire
L.O. : lobe olfactif

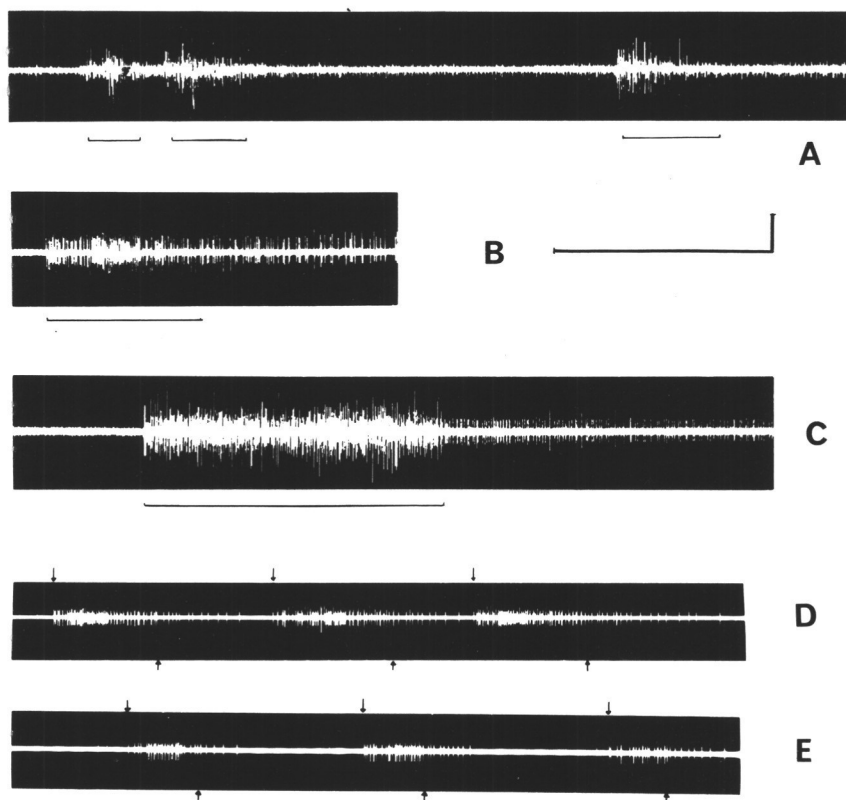


Fig. II. : Variation de l'activité électrique du deutocérébron
en fonction des stimulations antennaires.

Essai de synthèse: L'originalité et la valeur informative des différents types de signaux utilisés par les Hyménoptères sociaux dans leurs fonctions de communication.

H. Montagner (Laboratoire de Psychophysiologie, Université de Besançon, France)

Cette communication a pour objet de montrer les caractéristiques essentielles des modes de communication utilisés par les Hyménoptères sociaux, au sein de leur colonie, en fonction des données récentes. Les exemples portent sur les Abeilles, les Fourmis et les Guêpes.

a) Les intercommunications ne se limitent pas aux fonctions de reproduction ou aux mécanismes d'alarme, comme cela est la règle quasi-générale chez la plupart des autres Invertébrés;

b) La quantité d'informations échangées par unité de temps est bien plus importante que chez n'importe quel autre Insecte, et même que chez la plupart des Vertébrés. L'interattraction qui pousse chaque individu vers les congénères du même nid de façon permanente facilite incontestablement la multiplication des échanges de signaux. En raison de ce facteur important, les transmissions d'informations se font le plus souvent dans un espace réduit, y compris celles qui codent des distances relativement longues, comme l'emplacement d'une source de nourriture chez l'Abeille;

c) L'interattraction, le caractère fermé de la société (sensu Le Masne) et la structure de l'habicacle sont les principaux facteurs qui limitent au maximum les pertes de transmission de l'information. Cela n'est pas le cas pour les espèces solitaires dont le contenu et la portée des messages sont limités par de nombreux facteurs exogènes qui constituent un bruit de fond, parfois très important. Par exemple, l'appel sexuel de la femelle Porthetria dispar, sous forme de substances odorantes, est d'autant moins bien perçu par un mâle que le vent est plus fort. En revanche, chez les Insectes sociaux, la plupart des informations, y compris celles qui renseignent l'individu sur un parcours de longue distance, se transmettent le plus souvent au voisinage ou au contact même des congénères de la colonie. Cette caractéristique limite considérablement les possibilités de pertes ou de distorsions de l'information. Par suite, celle-ci est transmise plus vite et plus facilement, ce qui évite une redondance des signaux aussi fréquente que

chez les espèces solitaires. Ces conditions sont propices à la transmission d'informations très précises (la précision est de l'ordre moléculaire dans les communications chimiques; elle est de l'ordre du 1/50 ou du 1/100ème de seconde dans la durée des battements antennaires qui constituent les communications tactiles des Guêpes du genre *Vespa*; elle est de 2,5 degrés dans l'évaluation de la position du soleil, par rapport au zénith, par les butineuses d'une ruche, etc.

d) Le répertoire des Insectes sociaux ne se limite pas à un seul type de signal, dont le contenu sémantique est toujours le même. Il existe dans la société un véritable système de communications qui a la double propriété suivante: 1) la transmission d'une information donnée peut être assurée par plusieurs canaux sensoriels (Exemple de la danse des Abeilles, dans laquelle des signaux gestuels, acoustiques et chimiques supportent la même information sur l'emplacement de la source de nourriture; exemple des contacts trophallactiques chez les Guêpes, au cours desquels les niveaux de dominance sont indiqués par des signaux gestuels et tactiles, ces derniers pouvant être au moins de deux sortes) ou, lorsque l'information est donnée par un seul canal sensoriel, comme cela est le cas pour de nombreux signaux chimiques, c'est avec le maximum d'efficacité, car la structure définie des molécules odorantes lui confère une grande spécificité. Il existe donc des mécanismes qui assurent une bonne efficacité à la transmission des informations, dans la société d'Insectes. 2) Un même signal peut avoir un contenu sémantique différent, selon les circonstances (Exemples chez les Fourmis, les Abeilles et les Guêpes). Les Insectes sociaux sont donc capables de modifier leur comportement en face d'un même stimulus, si d'autres informations interfèrent. Les expériences antérieures de chaque individu interviennent dans cet ajustement;

e) La diversité et la précision des informations transmises à tout moment d'un individu à l'autre, le plus souvent au milieu de la foule des congénères, impliquent l'existence de mécanismes sensoriels sélectifs. C'est en effet ce que montrent les recherches récentes (chez les Fourmis, les chemorécepteurs sont particulièrement bien adaptés à la réception des substances odorantes: celles qui ont un poids moléculaire de 100 à 200 et de 5 à 10 carbones dans leur molécule sont des substances d'alarme; chez les Abeilles, la fréquence fondamentale de l'émission

sonore produite par une butineuse au cours de l'axe de sa danse en 8 est de 280 environ, ce qui correspond à la sensibilité optimale des antennes, considérées comme récepteurs sonores; chez les Guêpes, la répartition des sensilles olfactifs et tactiles sur les antennes d'ouvrières est sectorielle: cette disposition détermine la structure de certains battements antennaires qui jouent un rôle important dans les communications tactiles).

f) Pour qu'un signal ait une valeur informative, il faut qu'il ait subi une évolution depuis l'éclosion imaginale, le plus souvent par apprentissage (Exemples: les danses des Abeilles; les contacts trophallactiques des Guêpes du genre *Vespa*).

Les Hyménoptères sociaux sont donc capables de transmettre à leurs congénères des informations complexes sous des formes abstraites et variées. Ce qui est plus remarquable encore, c'est que chaque information est transmise avec une rapidité et une précision qui n'entraînent pas, dans la plupart des cas, d'altérations du contenu sémantique. En conclusion, la diversité des codages est un élément fondamental du processus de socialisation.

The Biology of *Apis dorsata* in The Philippines.

Roger A. Morse (Department of Entomology, Cornell University, Ithaca, New York)

There are four species of *Apis* honey bees in the world; one is European (Near Eastern) and three are Asian. Two of these, *Apis mellifera*, the European species, and *Apis indica*, build multiple comb nests usually in protected cavities; these are the bees of commerce in their respective areas and most of the world literature on honey bees is concerned with them. The remaining two species, *Apis florea* and *Apis dorsata*, build a single nest comb, usually under a tree limb which offers minimum protection. In the world literature not much over 100 papers have appeared on these two species and not more than five contain information of consequence. This paper reports on the biology of *Apis dorsata* in The Philippines as a result of the taking or examination of 30 nests.

In an *Apis dorsata* comb, honey is stored in cells which may be several times the depth of ordinary brood cells; honey is stored in the uppermost portion of the comb. Beneath the honey, and between it and the brood rearing area, pollen may be stored. Pollen cells too are often deeper than ordinary brood cells. The brood patterns in the nests taken were compact and typical of the genus; there was always a clear separation of brood and food. In queenless nests, nests which swarmed and were temporarily without a laying queen, and in some laying worker nests, nectar and pollen might be found in the brood rearing area; however, this was removed as soon as the colony became queenright. Workers and males are reared in the same size cell and drone brood was not concentrated in any single area in the comb. Queen cells were found only at the lowest point on the comb and hang in a position typical of the genus.

Apis dorsata is the most ferocious of stinging insects. It is not uncommon for five to ten per cent of a nest population to attack an intruder within a few seconds of being disturbed. The workers will pursue a disturbing man or animal for long distances; the bees will pursue enemies into shaded areas to a greater extent than other *Apis*. Heavy clothing, boots, veils and gloves offer good protection against stings. Smoking colonies, as is the case with other *Apis*, is a reasonably effective way of slowing attacks. The bees are less prone to attack during midday on bright, warm days. Observing and manipulating colonies from within screen cages is an effective method when observations are made over long periods of time.

There is only a single queen in an *Apis dorsata* colony. Nest populations varied from a low of 1000 to a high estimated at 70,000 in the 30 nests examined. Drone populations approximated those in *Apis mellifera* colonies.

Nest temperature (brood rearing temperature) is controlled in all

Apis. Apis dorsata controls its nest temperature though the actual limits were not observed and the control is probably not as rigid as in the case of Apis mellifera. Between 80 and 95 per cent of the population may be used, depending upon weather conditions, to build a curtain of bees, several bees thick, around the comb. There is a bee space, or working space, between the curtain of bees and the comb. The bees in the curtain are inactive, hanging head upwards. When a colony swarms the curtain may be only one bee thick over the brood, but queen cells which are left behind are well protected with a heavy curtain of bees.

Methods of moving nests were studied but with only limited success. It is possible to clip a piece of comb from an active nest and to capture some of the bees from an active nest and to transfer them to a new location. Queen rearing by such bees is possible.

Laying worker colonies were observed which outwardly had all the characteristics described for Apis mellifera laying worker colonies. Swarming was observed and in two cases there was a colony division with the old queen departing with a swarm containing about 70 per cent of the population. No afterswarms were observed. Apis dorsata absconds if disturbed too much; the queen is apparently able to take flight at any time.

Dancing bees were observed on nests; dancers dance on the surface of the curtain, but only in a well defined area on it. Field bees could be captured and would feed on honey in a box if forced to do so. Several such bees were observed and feeding stations were established. Several bees returned to the feeding station, one bee over 150 times, but none of these bees brought recruits with them to the feeding stations.

Apis dorsata has few predators because of its fierce sting. Wax moths (Galleria mellonella) infest active nests. One species of mite (Tropilaelaps clareae) causes some mortality in the pupal stage. No bacterial or viral diseases which might affect the larvae were seen in any of the colonies examined.

In its general biology, Apis dorsata closely resembles Apis mellifera and Apis indica. In the evolution of Apis it appears that a clear separation of the brood and food occurred early; likewise, nest temperature control and the concomitant well defined brood rearing cycle appears to have evolved early in the development of the genus. Apis mellifera and Apis indica nests and nesting habits differ from the remaining two Apis species in two important ways, they have multiple comb nests and build their nests in protected cavities. Making use of a protected cavity within which to build a nest reduces the number of bees required for nest temperature control and therefore frees a greater percentage of the worker force for food gathering. The quantity of honey found in Apis dorsata nests was much less

than that which would be found in an Apis mellifera colony with a similar population. Honey is required for survival in colder climates; Apis dorsata is probably restricted to the Tropics because of its inefficient division of labor which limits the quantity of food it may store to survive periods of adversity.

A detailed paper on the biology of Apis dorsata in The Philippines and descriptions of the 30 nests observed or taken will be published in cooperation with Dr. F. M. Laigo, Assistant Professor of Entomology, College of Agriculture, University of The Philippines, College, Laguna, The Philippines.

Propriétés histochimiques de la sécrétion salivaire des Blattes

P. Mosconi Bernardini (Institute de Zoologie " L. Spallanzani " - Université de Pavia - Italie)

La structure et la fonction des glandes salivaires changent notablement dans les différents ordres d'Insectes et par conséquent il varie aussi le type de sécrétion: les connaissances relatives sont assez faibles.

On a étudié surtout les enzymes de la digestion tel que amylase, invertase, diastase, protéase. Seulement sur l'hémiptère Oncopeltus fasciatus a été fait + une étude histochimique approfondie.

Dans cette recherche on a appliqué à la glande salivaire d'une blatte, la Periplaneta americana L., des méthodes pour les sécrétions des glandes et des méthodes de detection histochimique des glucides, des protides, des lipides.

Matériel et méthodes

On a employé des individus des deux sexes à des stades variés de développement: intermue, mue, pré et post métamorphose.

Initialement on a essayé de nombreux fixatifs (formaline neutre 10%, Bouin, Zenker, Carnoy) mais puisqu'on a vu que seulement la méthode de Bouin permettait de conserver la sécrétion qui a été l'objet particulier de cette recherche les exemplaires vivants ont été tous injectés avec cette solution. Inclusion en paraffine; sections coupées à 7 μ .

On peut trouver les indications pour les tests histochimiques employés sur ++ et +++.

Résultats

A) Remarques - morphohistologiques - ++, +++, +++, ont donné

*P.W. Miles 1960, J. Insect. Physiol., 4, 3, 209-219.

++A.G. Pearse 1961, Histochemistry Theoretical and applied Churchill, London

+++L. Lison 1960, Histochimie et citochimie animales, Gautier-Villars, Paris

M.F. Day 1951, Austr. J. Sc. Re. B 4: 136-143

+++ R.G. Kessel and H.W. Beams 1963, Zeit. Zellfor. 59, 857-877

+++ D.J. Sutherland 1967, J. Insect. Physiol. 13, 137-52

né des descriptions complètes de la morphohistologie normale et ultrastructurale de la glande salivaire de P. americana.

Les glandes salivaires d'une larve pendant les différents stades de développement ne sont pas tout à fait différentes de celles d'un adulte. Il existe au contraire une différence sexuelle car les glandes des mâles sont plus petites que celles des femelles; différence qui devient encore plus sensible avec le passage de la vie larvale à la vie adulte.

Les adénomères de la glande salivaire, examinés avec l'hématoxiline-éosine, montrent les cellules zymogènes beaucoup plus grandes que les autres (20 x 33 μ) avec du cytoplasme réticulaire plus ou moins intensément basophile et le noyau presque polygonal. Les cellules pariétales sont au contraire à cytoplasme homogène légèrement acidophile avec le noyau ovale.

Avec l'hématoxiline - chromique phloxine de Gomori le tableau ne varie pas substantiellement, mais dans le réticulum des cellules zymogènes on voit mieux un produit de sécrétion en larges mottes gris-noirâtres. Il paraît en outre nettement visible un deuxième produit en minuscules granules noirs, bien distinct du premier (Fig. I).

La seule hématoxyline, privée d'acide chromique, a = près oxydation permanganique n'évidence pas la sécrétion granulaire. D'ailleurs elle paraît nette en appliquant la méthodes de Gomori sans oxydation.

Avec la fuchsine paralaldéhyde d'après Halmi-Dawson (Fig. 2) on voit très bien les canalicules intracellulaires acidophiles. Quelques noyau des cellules zymogènes se colorent avec l'orange G, tandis que d'autres réagissent fortement avec le vert lumière. La sécrétion diffusée dans le cytoplasme des éléments zymogènes est basophile et est très abondante, pauvre ou absente selon le cycle sécrétoire de l'organe. La sécrétion en grains noirs est très évidente et se présente amassée en un ou en deux éléments cellulaires pour chaque acinus, le plus souvent en ceux où la sécrétion diffusée est absente.

Le cytoplasme des cellules zymogènes est coloré en rouge par le vert de méthyle-pironine: cela indique qu'il s'agit d'un siège où il se produit une active synthèse protéique car plusieurs travaux démontrent qu'il existe une stricte corrélation entre le contenu de ARN

d'une cellule et son aptitude pour synthétiser de la protéine.

L'application de ces techniques histologiques normales montre que l'organe possède deux différentes sécrétions, dont la première, qui apparaît en forme homogène très entassée dans les mailles du cytoplasme réticulé des cellules zymogènes, doit être considérée une substance mucoïde, tandis que la deuxième se trouve sous forme de granules de différentes dimensions dans les mêmes cellules. La première sécrétion peut toujours être mise en évidence, dans les limites du cycle sécrétoire, tandis que la deuxième sécrétion est visible seulement si les pièces sont fixées par des liquides extrêmement rapides et fortement acides comme Bouin.

b) Réactions histochimiques - La réaction à l'acide périodique - Schiff (PaS), laquelle est toujours fortement positive dans les cellules sécrétant une mucine, ne met en évidence aucune substance granulaire: en conséquence de cela on peut exclure que cette substance contienne des polysaccharides, muco-polysaccharides neutres, muco- et glycoprotéines, glycolipides ou lipides insaturés les lipofuscines comprises. On remarque aussi l'absence des muco-polysaccharides acides étant donné le résultat négatif de la coloration par le bleu Alcian.

Les réactions pour mettre en évidence la fraction protéique, ont donné les résultats les plus significatifs. Avec le blue de bromophénol apparaissent fortement positives les cellules des canalicules extracellulaires et celles des canalicules intracellulaires. Cependant on ne peut pas dire de même de la sécrétion granulaire, laquelle donne pourtant une intense coloration rouge pourpre avec la réaction de Morel-Sisley pour les protéines contenant de la tyrosine (I) (Fig. 3).

En tenant compte que l'on était forcé d'employer du matériel fixé en Bouin et que l'on avait obtenu un résultat positif aussi avec l'aldéhyde fuchsine, on a effectué la Chèvremont et Frédéric pour les groupes SH et SS accompagné de la méthode de Schmorl (Fig. 4) pour les mélanines, réactions utilisées toutes les deux pour

(I) Un examen biochimique a confirmé cette donnée et nous a indiqué, par l'usage de glandes non hydrolysées, la présence de tyrosine libre.

la revelation des composés réducteurs du ferricyanure ferrique. Les deux méthodes ont révélé une très bonne positivité pour la sécrétion granulaire.

Réduisant le groupes -S-S- à des groupes -Sh par du sulfure d'ammonium la réaction Chèvremont devient plus marquée.

Il n'était pas possible pourtant d'exclure la présence de petites quantités de lipides: on a alors appliqué la méthode acétone -sudan noir B d'après Berembaum obtenant une faible coloration. Le PFAS (acide performic - Schiff) pour les lipides insaturés s'est révélé négatif. Pourtant on ne peut donc pas tout à fait exclure l'hypothèse qu'à la sécrétion protéique se combine une liaison lipidique avec la formation d'une lipoptotéine.

On a obtenu aussi un résultat positif par la méthode de Adam et Sloper au bleu Alcian après oxydation permanganique ou performique, méthode qui selon les AA. (mais cela n'est pas accepté de tout le monde), serait spécifique pour une concentration de cystine ou cysteine dans les tissus.

L'hypothèse de la présence de ce deuxième amino - acide pourrait être confirmée du fait qu'aucune des réactions pour groupes indoliques ou phénoliques ne résulte positive (Masson, Fer ferreux, Diazoréaction - en am-biance acide -, Gibbs).

Discussion

Dans la sécrétion salivaire de P. americana, en plus de l'amylase + et de la substance muqueuse, il y a un autre matériel qui se présente sous forme de granules qui peuvent être mis en évidence par les méthodes de coloration élective de la neuro-sécrétion. En commun avec cette dernière il y a aussi la positivité à la coloration par le bleu Alcian d'après Adam et Sloper: cependant toutes les autres réactions diffèrent, principalement celle qui identifie la tyrosine. Cet amino-acide serait présent, dans la glande salivaire soit libre qu'en combinaison avec d'autres fractions qui pourraient être protéiques (réactions de Morel - Sisley diffuse, haute teneur de ARN) ou lipidiques. Ce rapport est ana-

+V.B. Wigglesworth 1927, Biochem. J. 21, 79I-8II

loque à celui trouvé par Miles en Oncopeltus fasciatus.

Il paraîtrait pourtant être présent aussi une autre substance contenant les groupes -SH ou S-S. Si l'on attribue à la réaction de Adam et Sloper la signification que les AA. lui donnent, je crois qu'on peut pencher pour la cystine étant donnée la plus grande positivité de la réaction de Chèvremont et Frédéric par suite de la réduction des groupes -S-S- en -SH.

Des observations préliminaires conduites sur neuf espèces diverses semblent indiquer que seulement les espèces de la famille Blattinae possèdent une sécrétion de ce type (P. americana et australasiae, B. orientalis).

Il est naturellement impossible de parler de nature endocrine à ce niveau de la recherche, toutefois il paraît évident que les glandes salivaires ont des fonctions bien plus complexes que celles qu'on reconnaît traditionnellement à cet organe dans les insectes.

A propos des différences du sexe, celle qui concerne les dimensions de l'organe n'est que morphologique et non histochimique et pourrait avoir différentes causes: alimentaires, éthologiques etc. A cet égard en littérature on ne connaît que le cas d'un Mécoptères, la Panorpa, dans laquelle les glandes salivaires sont très grandes dans le mâle et leur sécrétion est mangée par la femelle pendant la copulation +.

D'ailleurs, puisque d'après des récentes études les corpora allata et les cellules neuro-sécrétoires agiraient sur la synthèse protéique en général, on n'exclue pas qu'aussi les glandes salivaires, comme siège de cette synthèse, peuvent être influencées par le système hormonale et accumuler, sinon sécréter des substances particulières.

Légende des figures

Fig. 1 - Glande salivaire de P. americana - Méthode Gomori (x 350)

Fig. 2 - Glande salivaire de P. americana - Méthode fuchsine paralaldéhyde d'après Halmi Dawson (x 350)

Fig. 3 - Glande salivaire de P. americana - Méthode Morel - Sysley (x 350)

Fig. 4 - Glande salivaire de P. americana - Méthode Schmorl (x 350)

+ K.G. Grell 1938, Zool. J. Anat., 64, I-86



Fig. 1



Fig. 2

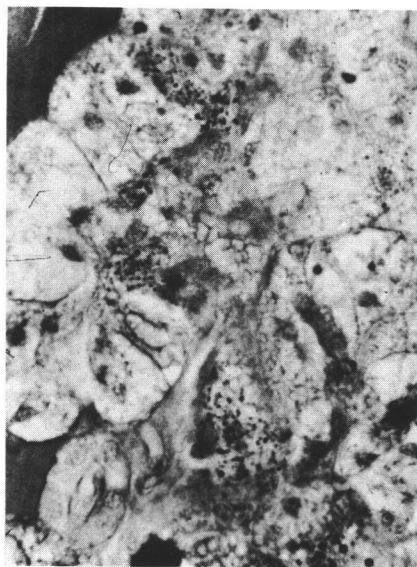


Fig. 3



Fig. 4

Zum Verhalten der Augenmutante chartreuse von Apis mellifica L.

V.Neese (Zoologisches Institut der Universität Frankfurt / M. - Deutschland)

Die Mutante chartreuse der Honigbiene zeigt Abweichungen in der Ommochromsynthese, die sich auf die Zusammensetzung und die Konzentration der Augenschirmpigmente auswirken. Während bei Normalbienen zum Zeitpunkt des Schlüpfens bereits große Mengen Xanthommatin und Ommeine vorhanden sind, fehlen der Mutante noch Ommochrome. Die unmittelbare Vorstufe des Xanthommatins: 3-Hydroxy-Kynurenin ist in diesem Stadium in der Pigmentzellengranula angereichert, wodurch die Augen grünlich=gelb erscheinen (1). Die Ommochromsynthese setzt bei der Mutante erst während des Adultlebens ein, wobei es lediglich zur Ausbildung des Xanthommatins kommt (2). Quantitative Pigmentbestimmungen in Abhängigkeit vom Alter sind im Gange.

Uns interessierte die Frage, welche Auswirkungen eine Schirmpigmentveränderung auf Orientierungsleistungen der Bienen hat.

Verwendet wurden Königinnen, die zu 50% phänotypisch normaläugige Bienen (+/ch= Kontrolle) und zu 50% Bienen mit veränderter Augenfarbe (ch/ch=Mutante) produzierten. Die im Thermostaten geschlüpften Tiere wurden für die später erforderliche Altersangabe vor-markiert und dem Versuchsvolk in einem Beobachtungstock zugesetzt.

Bei ein bis vierzehn Tage alten Mutanten treten sehr hohe Materialverluste auf. Die Schutzpigmente sind zu diesem Zeitpunkt erst so schwach vorhanden, daß nach erfolgtem Ausflug die Bienen häufig nicht mehr zu ihrem Volk zurück finden. Ein Zahlenbeispiel mag das belegen:

1968 kamen von 5306 zugesetzten Normalbienen 1381 (d.h. 26%) zum Futterplatz, von 5312 Mutanten waren es dagegen nur 2,7% (=142).

(1) J.H.Dustmann, Nature 219, 950-952 (1968)

(2) J.H.Dustmann, Naturwissenschaften 53, 208 (1966)

Zunächst haben wir das Unterscheidungsvermögen für Helligkeitskontraste geprüft. Die Bienen wurden auf schwarze Muster (+) gegen Weiß oder umgekehrt dressiert. Alle Muster waren flächengleich. Im Test fehlte Schwarz und Weiß; den Bienen wurden verschiedene Graustufen geboten (3). Prinzipiell wurden die Graustufen maximal angefliegen, die dem positiven Dressurmuster in der Helligkeit am ähnlichsten waren. Die Mutanten entscheiden sich jedoch im Gegensatz zu den Kontrollen weniger deutlich. Zum Beispiel waren die Anflüge in zwei Versuchen wie folgt verteilt:

1.	Muster	1	2	3	4
Kontrollen		83%	13%	4%	-
Mutante		43%	32%	21%	4%

2.					
Kontrollen		76%	12%	9%	3%
Mutante		55%	26%	11%	8%

Muster 1 ist dem positiven Dressurmuster jeweils am ähnlichsten. In Versuch 1 ist das positive Dressurmuster Schwarz; der mittlere Remissionswert der Testmuster (Graustufen) nimmt hier von Muster 1 bis Muster 4 kontinuierlich zu. In Versuch 2 ist das positive Dressurmuster Weiß, folglich hat hier Testmuster 4 die niedrigste Remission.

Diese Ergebnisse stehen in Übereinstimmung mit den durch andere Methoden bei *Drosophila*-Mutanten (Augenschirmpigment) gefundenen Resultaten, daß die Kontrastwahrnehmung mit dem Sinken des Schirmpigmentgehaltes abnimmt (4).

Wir haben ferner die Frage verfolgt, inwieweit bei der Mutante das Formensehen im Vergleich zu den Kontrollbienen leistungsfähig bleibt:

Die Bienen wurden auf vertikal orientierte Parallelstreifenmuster (20x20 cm) dressiert. Das positive Muster zeigte einen senkrechten Streifenverlauf. Im Gegenmuster waren die Streifen dazu um 30 bzw. 45° geneigt. Die Muster bestanden aus äquidistanten schwarzen und weißen Streifen (2cm breit), wobei Schwarz durch

(3) V.Neese, Z.vergl.Physiol. 60, 41-62 (1968)

(4) R.Hengstenberg u.K.G.Götz, Kybernetik 3, 276-285 (1967)

verschiedene Graustufen ersetzt werden konnte. In der Winkelunterscheidung treten keine Differenzen zwischen Mutante und Kontrollbienen auf. Mit abnehmendem Musterkontrast nimmt in beiden Gruppen der Anteil an positiven Wahlen synchron ab. Auch bei der Calliphora-Mutante white-apricot (Augen ohne Schutzpigmente) wurde bei hinreichend hoher Helligkeit keine Beeinträchtigung des räumlichen Auflösungsvermögens gegenüber der Wildform gefunden (5).

Es interessiert uns weiterhin: Hat die Veränderung des Augenschutzpigments einen Einfluß auf die Flugeschwindigkeit der Mutante? Dazu haben wir die Flugzeiten zwischen Stock und Futterplatz gemessen, umgerechnet in Geschwindigkeit gegenüber dem Untergrund (Wegstrecke : Flugzeit) und diese unter Berücksichtigung von Windrichtung und Windgeschwindigkeit in Flugeigengeschwindigkeit (V_1 : m/s). Die Versuche wurden jeweils in zwei unterschiedlich gegliederten Geländen durchgeführt (bei gleicher Dressurrichtung und gleicher Entfernung). Die Flugeigengeschwindigkeit der Mutanten ist gegenüber den Kontrollbienen signifikant kleiner. Im schwach gegliederten Wiesengelände (Götzenhain) noch verstärkt gegenüber der stark gegliederten Flugstrecke (Frankfurt / Park):

A. Götzenhain (Wiese), Futterplatz 354 m / 115°

Kontrolle:	$V_1 = 7,3$ m/s	n=126
Mutante :	$V_1 = 6,1$ m/s (-19%)	n= 69 P<0,0002

Frankfurt (Park) , Futterplatz 354 m / 115°

Kontrolle:	$V_1 = 7,5$ m/s	n=181
Mutante :	$V_1 = 6,5$ m/s (-11%)	n=137 P<0,0002

B. Götzenhain (Wiese), Futterplatz 185 m/ 288°

Kontrolle:	$V_1 = 6,8$ m/s	n=236
Mutante :	$V_1 = 6,1$ m/s (-11%)	n=235 P<0,0002

Frankfurt (Park) , Futterplatz 185 m/ 287°

Kontrolle:	$V_1 = 6,4$ m/s	n=255
Mutante :	$V_1 = 5,8$ m/s (- 9%)	n=288 P<0,0002

Wie kommt die Verminderung der Flugeigengeschwindigkeit bei der Mutante zustande?

1. könnte dafür die Veränderung der Flughöhe verantwortlich sein: Durch das verschlechterte Kontrastsehen würden die Mutanten mittels Bodenannäherung Kontakt mit dem Untergrundsmuster suchen. Sollen dabei die zeitlichen Verhältnisse am Auge gegenüber der Normal-situation beibehalten bleiben, so muß der Flug verlang-samt werden. Um für diese Annahme Hinweise zu gewinnen, wurden vom Futterplatz aus in 10 m Entfernung die Ab-flughöhen registriert. Es zeigt sich, daß an diesem Kontrollpunkt die Mutanten nicht niedriger, sondern sig-nifikant höher als die Kontrollbienen flogen. Dazu zwei Beispiele:

A. Futterplatz: Frankfurt 185 m / 287°:

Kontrollen	(n=249)	Flughöhe 2,1 m	
Mutante	(n=190)	Flughöhe 2,6 m	$P < 0,0002$

B. Futterplatz: Götzenhain 185 m / 288°:

Kontrollen	(n=119)	Flughöhe 1,3 m	
Mutante	(n=129)	Flughöhe 2,1 m	$P < 0,0002$

Damit scheint eine Flughöhenverstellung nicht die wesent-liche Ursache für das Zustandekommen einer reduzierten Flugeigengeschwindigkeit zu sein. Wesentlich stärkerer Bedeutung kommt wahrscheinlich das Fliegen von Umwegen, das Überfliegen von Hindernissen und Schwierigkeiten beim Auffinden des Futterplatzes trotz gesammelter Flug-erfahrungen zu. Beispielsweise konnte vom Futterplatz aus eine Abweichung der Mutante in der Abflugrichtung (Futterplatz Frankfurt 185m / 287°) beobachtet werden:

Die Normalbienen flogen durchschnittlich 1,3 m rechts von der Kontrollmarke (10 m entfernt vom Futterplatz), die Mutante dagegen 0,5 m links davon ($P < 0,0002$). In diesem Beispiel führt der direkte Flugkurs über ein vierstöckiges Gebäude. Die Mutanten wichen nach links aus und überflogen das Hindernis nicht.

Hat die Änderung des Flugverhaltens der Mutante auch Auswirkungen auf die Entfernungsangabe? Die Tanzfrequenz, d.h. die Anzahl der Tanzumläufe in der Zeiteinheit, verwerten die Bienen als Maß für die Ent-fernung der Futterquelle. Je weiter entfernt die Tracht vom Stock ist, um so langsamer ist das Tanztempo. Als entscheidendes Maß für die Wahrnehmung der Entfernung wird der Kraftaufwand angenommen, der von den Bienen während des Fluges (Hinflug) aufzubringen ist. Der nichtlineare Verlauf der Tanzfrequenzkurve in Abhängig-keit von der Entfernung wird dadurch zu erklären ver-sucht, daß die Bienen pro Wegeinheit einen bestimmten

Bruchteil vergessen (6).

Die Tanzfrequenz der Mutante ist in unseren Versuchen gegenüber den Kontrollwerten herabgesetzt, so als hätten die Mutanten bis zum Futterplatz eine größere Strecke zurückzulegen. Die Abweichungen sind bei stark differenziertem Fluggelände wesentlich deutlicher als bei relativ homogenem Flugkurs. Dazu zwei Beispiele:

A. Futterplatz 354 m / 115°

Frankfurt (Park)

Kontrolle: 6,9 U / 15s (n=386) $\hat{=}$ 340 m

Mutante : 6,2 U / 15s (-10%) (n=291) $\hat{=}$ 470 m

Götzenhain(Wiese)

Kontrolle: 6,9 U / 15s (n=142) $\hat{=}$ 340 m

Mutante : 6,9 U / 15s - (n= 95) $\hat{=}$ 340 m

B. Futterplatz 185 m / 287° (bzw. 288°)

Frankfurt (Park)

Kontrolle: 8,1 U / 15s (n=1022) $\hat{=}$ 190 m

Mutante : 7,4 U / 15s (- 9%) (n= 633) $\hat{=}$ 275 m

Götzenhain(Wiese)

Kontrolle: 8,1 U / 15s (n= 520) $\hat{=}$ 190 m

Mutante : 7,7 U / 15s (- 5%) (n= 559) $\hat{=}$ 248 m

Die Abweichungen der Tanzfrequenz bei der Mutante steht in deutlicher Beziehung zur Beschaffenheit des Fluggeländes. Der Geländeeffekt macht sich hier wesentlich deutlicher als bei der Flugeigengeschwindigkeit bemerkbar. Während jedoch bei der Fluggeschwindigkeit die größten Abweichungen der Mutante bei schwach gegliederter Flugstrecke auftraten, ist die Tanzfrequenz nach Flug in markenreichem Gelände am stärksten reduziert. Die Ergebnisse machen deutlich, wie wenig konform Flugeigengeschwindigkeit und Entfernungsangabe laufen. Die Resultate an der Mutante zeigen, daß Veränderungen im visuellen System der Biene Einfluß auf die Entfernungsweisung haben können. Daß dabei dem optischen Sinn maßgebliche Bedeutung zukommt, ergibt sich aus der Geländeabhängigkeit der Werte. Eine solche Beziehung kann bei Normalbienen nicht beobachtet werden. Möglicherweise wird bei ihnen die Störgröße Gelände kompensiert, was biologisch sinnvoll wäre, da sonst bei gegebener Entfernung in jedem Gelände ein anderer Tanzfrequenzwert eingehalten werden müßte und die angeworbenen Neu-

linge diesen mitgeteilten Wert entsprechend übersetzen müßten. Bei der Mutante sind die Orientierungsstörungen offenbar so hoch, daß eine zentralnervöse Kompensation des Geländeeinflusses nicht mehr möglich ist.

Die Erklärung des Tanzkurvenverlaufes durch Annahme einer "Vergeßlichkeitskonstanten" erscheint zumindest für die Mutante fragwürdig, da sie keine Erklärung für den Einfluß der Flugstreckenbeschaffenheit liefert.

Abschließend sei noch kurz auf die Orientierung der Mutante in der Abenddämmerung eingegangen. Die Bienen flogen einen 185 m vom Stock entfernten Futterplatz an. Registriert wurden: die Flugfrequenz, die letzten Anflüge und die dabei herrschende Beleuchtungsstärke (Lux). Dabei zeigt sich, daß die Mutanten ihre Sammeltätigkeit deutlich früher einstellen. Ferner verkehren in der letzten Stunde vor Sammelabbruch die Kontrollbienen durchschnittlich 9,6 mal, während die Mutante nur 6,6 mal anfliegt.

Veränderungen des Ommochromspektrums im Auge der Biene haben also weitgreifende Auswirkungen auf ihre Orientierungsleistungen zur Folge.

Biology of a Weaver Ant - Polyrachis Simplex

Y. Ofer (State Teachers Training College.
The Kibbutz Seminary - Tel Aviv.)

The species Polyrachis Simplex, like the entire genus Polyrachis has its main spread within tropical regions, even though it does penetrate another fauna. Its area includes Israel and Sinai as its westernmost limits and here, also, the weaver ant finds its lowest habitat, namely, the region of the Dead Sea*. The weaver ant belongs to the Indo-Malayan fauna**. As a tropical element, this species penetrated the Palearctic region, which includes Israel, from Eastern India.***

The distribution of the weaver ant in Israel is very limited. Today less than twenty points are known in a small region of the Judean Desert. The ant population in most of them are extremely small (a few colonies at the most). The greatest population is found in Arugot Stream, by the Dead Sea, with hundreds of colonies. The range of the weaver ant in Israel does not extend beyond typically desert regions: high temperatures (Table 1) and water sources usually springs. The optimal temperature range for weaver ant activity (as determined by laboratory observations) is 18 - 28° c. The habitat is an arid region with a low relative humidity during most months of the year as can be seen in Table 2.

A brief study of the ecological conditions at Arugot Stream quickly reveals the reasons why the weaver ant population here is larger than anywhere else in Israel. The following ecological conditions help to make this habitat most favourable for development of the ants:

- a) A large water supply throughout the year. (The rate of the flow is up to 180 m³/hr. in the winter and up to 160 m³/hr. in the

* Forel A. 1910 - "Fourmis de Palestine et Syrie"
Ann. Soc. Ent. Belg. - vol. 54 p.p. 14.

** Forel A. 1923 - "The Social World of the Ants" vol. I - II
London & New York. G. P. Putman's Sons Ltd. 1928

*** Bytinski Salz H. 1953 - "The Zoogeography of the Ants of the Near East".
Revue de la Faculte des Sciences del Universite
d'Istanbul. Serie B. TOME XVIII. Fasc. 1.

Month	Monthly temperature in C°			Month of Measurement	Relative humidity in %
	Average	Minimum	Maximum		
I	15.6	13.0	18.3	I	68.6
II	18.0	14.5	21.5	II	51.9
III	21.3	17.1	25.5	III	44.9
IV	23.1	18.5	27.7	IV	40.5
V	27.6	24.4	32.8	V	33.4
VI	32.8	27.8	37.8	VI	34.2
VII	32.5	27.9	37.1	VII	36.9
VIII	32.8	29.5	37.9	VIII	40.0
IX	30.0	25.9	34.1	IX	43.0
X	27.7	24.0	31.4	X	39.5
XI	22.8	17.1	28.5	XI	51.5
XII	17.8	14.8	20.7	XII	57.9

Table 1.
Monthly temperature readings in
the Region of Arugot Stream
during 1964/5

Table 2.
The Relative Humidity at Kibbutz
Ein Gedi 1964/5 (Near Arugot
Stream)

summer) The water benefits the ants as well as the host plants.

- b) A relative high temperature all year round which never drops below 15° c., and also prolonged insolation during the daytime.
- c) A rich vegetation bearing plant-lice and coccids as food source for the ants.
- d) A topography suitable for nesting and for seasonal migration. Arugot Stream is a perennial one and the largest of the Dead Sea region. It is a famous nature reserve with typical flora and fauna, including the weaver ant.

The following plants are hosts of some plant-lice and coccids, which are very important for the diet of the weaver ant population.

The Host Plants

1. Populus euphratica (Oliv.)
Salicaceae
2. Salix acmophylla (Boiss.)
Salicaceae
3. Arundo Donax (L.) Graminae
4. Pharagmites communis (Trin.)

The Insects

1. Chaitophorus populialbae
(Boy.) - Chaitophoridae
2. Hyalopterus pruni (Geoff.) -
Aphididae

Graminae

5. Tamarix mannifera -
Tamaricaceae

3. Trabutina mannipara (Ehrenb)
Pseudococcidae

4. Najacoccus serpentinus minor
(Green) - Pseudococcidae

5. Oxyrrachis versicolor (Dist)
Membracidae

In common with ants of other species, one of the primary food sources of the weaver ant is the secretion or honeydew of aphids, coccids and cicads. That this secretion is utilized extensively is evidenced from the long, crowded columns of ants which lead to their concentrations on Euphratic poplars, tamarisks and reeds.

The weaver ant is not typically a predatory ant. The only instance of predation by it is on midges of family Chironomidae. These are small, delicate Nematocera which fly in swarms near water sources. Owing to their slowness, they are easily captured by the weaver ant.

The corpses of insects are another source of proteins and fats. Those of bees and beetles are consumed on the spot, whereas those of small insects such as flies are carried to the nests. The ants obtain salts and various organic materials from the solidified uric acid which birds and reptiles excrete in their droppings.

The vegetal component of the diet includes the Egyptian caper Capparis aegyptia (Lam.) - Capparidaceae. It blooms in the summer and its flower corollas contain much nectar, which is lapped up by the weaver ants. They are especially attracted to the seeds of the caper, which are covered with a sweet coating. During the winter and Spring, the weaver ants are observed also on the flowers of the Desert Mignonette, Ochradenus baccatus (Del.) - Resedaceae.

The weaver ant population in Arugot Stream is an ideal object for observation. Here the terrain consists mainly of rocks, with an overlay of alluvial soil and pebbles. Various sectors contain numerous cavities, which are suitable sites for nest construction and dozens of nests are concentrated together. One site is especially prominent in its number of nests per unit area. This particular location comprises a massive rocky cliff, some 15 - 20 meters from the stream proper, which rises to a height of 10 meters above the water surface and extends to a length of 24 meters. This is the previously mentioned "cliff". The average number of nests on the "cliff" is 80 according to counts made during 1965/6/7. At the foot of the "cliff" there are Euphratic poplars, tamarisks and a dense growth of reeds. The nests are interspersed in cavities close to the surface of the rocks as well as in the soil at the

foot of the cliff. The density of the nest population is high and occasionally the distance between adjacent nests is merely a few centimeters.

Under conditions in nature the nests may be constructed in a wide variety of locations, to wit : 1) Cavities in rocks, 2) Hollows in tree trunks, 3) Among a litter of dry leaves, 4) Under stones, 5) In the ground, 6) On the trunk of a tree or bush near the ground, 7) Underneath the bark of trees.

In its natural habitat the nest is hard to detect, because it is literally camouflaged. Wherever its location, the mouth of the cavity is covered with a silken weave, like a "curtain". The outer surface of this "curtain" is coated with various debris from the immediate environment. The interior of the nest is padded with smooth silk-stuff of a light brown colour. The ants enter and leave the nest through a narrow, round aperture, 2 - 3 mm. in diameter. In the majority of cases, the nest has a single entrance, but rarely it may have 2 or even 3 such entrances.

The shape of the nest varies in accordance with the shape of the cavity, which houses it. Although the nest is not partitioned, foreign objects such as a branch or a pebble may at times be encountered inside it and these also receive a coating of silk.

The nest of a small colony (100 workers) may have a volume of up to 50 - 60 c.c. A colony of the same size under laboratory conditions will have a nest of similar dimensions. The nest is never more than 20 cm. deep, wherever it is located.

Seasonal variations apparently also play some role in the choice of nest locations. In the winter the majority of nests are located in cavities, whereas in the summer they are found among leaves or pebbles in the vicinity of the stream.

It is interesting to note that a seasonal migration of weaver ants, involving a change of nests, occurs twice yearly on the "cliff" of Arugot Stream. The migration is vertical : from the "cliff" down to the vicinity of the brook in the late Spring, and vice versa in the Winter. The distance of migration is short, being some 10 - 20 meters. Each migration period lasts for about a month. The Winter migration (to the "cliff") occurs during November-December, and the Spring one, during April-May. To study the migration pattern, about 80 ant colonies were selected on the "cliff" as subjects for observation. These colonies occupied a small area (about 24 m²), when they were built in cavities no more than one meter above the ground level. The migration took place in early morning or in the late afternoon, and lasted for about 3 - 4 hours. Because migration of the ants was seasonal, it seemed feasible that they were somehow connected with

changes in the temperature.

As can be seen in the graph (Fig. 1) the temperature range at the "cliff" during the winter months averages from 17.5° c. (I) to 24° c. (III) which is well within the optimal temperature range for

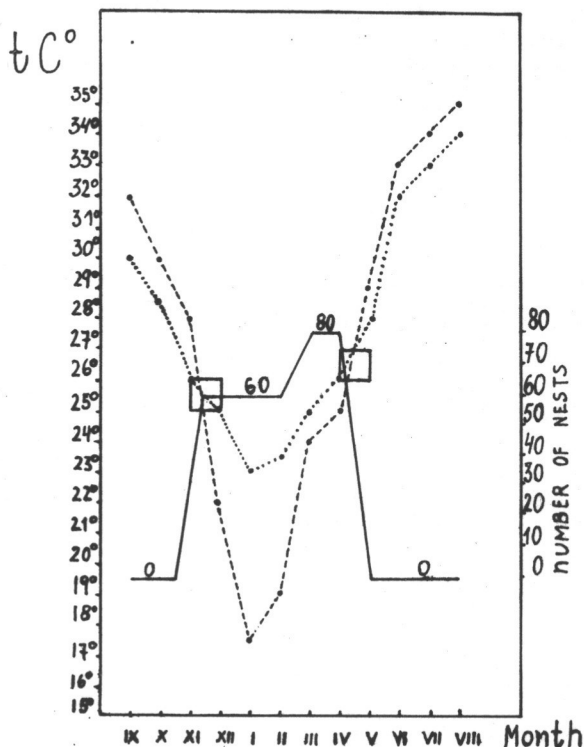


Fig. 1. Monthly temperature and number of *P. Simplex* nests as correlated with seasonal ant migrations at Arugot Stream, 1964/5

----- monthly temperature readings at the surface of the "cliff"

..... monthly nest temperatures

— Number of *P. Simplex* nests within 'cliff cavities'.

□ Period of migration.

weaver ant activity (18° - 28°). However, in the middle of April, the temperatures already approach the upper limit of the optimal and in May they are well beyond optimum. It is, therefore, clear why the "cliff" is abandoned during this period. The ants now migrate towards the stream, where they find a microclimate under plants with moisture and cooling breezes.

It is interesting to note, that the three curves on the graph ("cliff" temperatures, nest temperatures and number of colonies) intersect twice during the year, in both instances to form two square areas on the graph, each area coinciding with the ant migration.

AU COURS D'UNE ANNEE, DOSAGES DE L'ACIDE HYDROXY-10
DECENE-2 OIQUE DANS LES TETES DES OUVRIERES D'ABEILLES.

J. PAIN et B. ROGER (Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes Sociaux, Bures-sur-Yvette, Essonne, FRANCE).

A la suite d'une note publiée en 1967 (J. PAIN, M. BARBIER, B. ROGER) nous avons indiqué les quantités d'acide hydroxy-10 décène-2 oïque obtenues dans les têtes d'ouvrières prises individuellement. Nous avons remarqué l'existence de différences quantitatives dues à plusieurs séries d'essais réparties au long d'une année apicole. Nous nous sommes demandé s'il n'existait pas un cycle de production de cet acide en fonction de la saison.

BOCH et SHEARER (1967) constatèrent à propos de la 2 - Heptanone que les quantités obtenues dans les têtes des ouvrières gardiennes et butineuses ne sont pas les mêmes au cours de deux années consécutives d'observation. De plus, au cours d'une même année, les quantités diffèrent suivant les mois. Ils conclurent également à l'existence d'une variation saisonnière dans l'activité sécrétrice des glandes mandibulaires.

Pour vérifier nos hypothèses ainsi que celles de ces auteurs, nous avons entrepris l'étude de la variation, au cours d'une année, de la quantité d'acide hydroxy-10 décène-2 oïque dans les têtes d'ouvrières d'âge connu.

Disposant d'une technique de dosages par chromatographie gaz-liquide, nous avons étudié la présence de cet acide de la même façon que nous avons étudié l'apparition de l'acide céto-9 décène-2 oïque (phéromone 1) dans les têtes des reines (M. BARBIER, J. PAIN, 1960).

Nous avons procédé de la manière suivante : toutes les semaines, nous avons prélevé un cadre de couvain naissant. En hiver, il provient de ruches chauffées auxquelles on distribue régulièrement pollen, eau et sirop de sucre. Aux autres saisons,

J. PAIN, M. BARBIER, B. ROGER, 1967. Ann. Abeille, 10 (1), 45-52

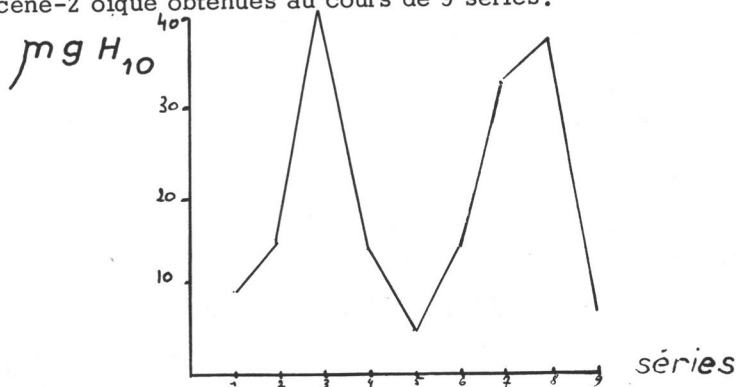
R. BOCH, D.A. SHEARER. 1967. Z. vergl. Physiologie, 54, 1-11

M. BARBIER, J. PAIN, 1960. C. r. Acad. Sci., Paris, 250, 3740-3742

printemps, été, automne, le couvain est retiré de colonies normales situées à l'extérieur. Les cadres sont placés en étuve à 35°. A chaque éclosion, une centaine d'ouvrières de quelques heures à 24 heures sont marquées le matin pour être introduites l'après-midi dans la ruche receveuse. Lors de chaque introduction la ruche est visitée avec soin en notant son état interne, le développement de sa population et de son couvain. Cette seule et unique ruche a toujours servi à recevoir les ouvrières marquées. C'est aussi dans cette ruche qu'elles seront prélevées, après un séjour de 16 ± 2 jours. A cet âge, la teneur en acide hydroxy-10 décène-2 oïque est déjà importante même si elle n'atteint pas sa valeur la plus forte.

Pendant un an, en vue des injections dans l'appareil à chromatographie gaz - liquide, nous avons prélevé 50 ouvrières d'âge connu par semaine. Elles ont été réparties en 5 lots de 10 abeilles soit 5 extraits par série, répétés 2 fois. Pour extraire l'acide hydroxy-10 décène-2 oïque, nous avons suivi les techniques déjà décrites ultérieurement (J. PAIN, M. BARBIER, B. ROGER, 1967). L'acide témoin de synthèse a été injecté 3 fois au cours d'une même expérience. Les quantités sont évaluées en μg par abeille.

Nos résultats sont très nombreux puisqu'ils s'échelonnent sur les différentes périodes d'activité normale de la colonie. Nous en avons choisi une qui nous paraît la plus représentative d'un état de développement. La courbe ci-dessous indique pour la période de la fin de l'hiver et du printemps les quantités moyennes d'acide hydroxy-10 décène-2 oïque obtenues au cours de 9 séries.



Sur l'ensemble des résultats, nous constatons que les quantités moyennes d'acide diffèrent entre elles, tout en suivant un certain ordre. Au début, nous obtenons deux valeurs moyennes égales à 9,31 et 14,79 μg puis une valeur élevée de près de 40 μg . Tout de suite après, nous enregistrons à nouveau deux teneurs plus faibles, égales à 14,51 et 4,87 μg . Ensuite, encore une fois, les valeurs remontent pour atteindre successivement 14,19 μg - 31,59 μg et 36,08 μg . Nous observons après une nouvelle chute. La quantité d'acide atteint alors 6,44 μg par abeille.

Les raisons de ces différences quantitatives peuvent être expliquées, si l'on tient compte de l'état interne de la ruche. Nous constatons que les quantités d'acide hydroxy-10 décène-2 où que les plus élevées correspondent toujours à la présence de couvain operculé en quantité plus importante par rapport à celle de couvain ouvert. Au contraire, les quantités d'acide hydroxy-10 décène-2 où que les plus faibles correspondent à la présence de très nombreuses larves et oeufs bien qu'il y ait aussi un peu de couvain operculé. Pour les valeurs intermédiaires, les cadres de couvain contiennent à peu près la même quantité de cellules operculées et non operculées. L'influence du couvain intervient sur les ouvrières marquées dès leur introduction dans la colonie receveuse.

Ces dosages ont été réalisés du 7 mars au 18 mai. Au cours de cette période, la colonie se développe. Le couvain est homogène. Nous trouvons successivement des oeufs, du couvain ouvert puis du couvain operculé. Les valeurs enregistrées reflètent un rythme dans la production d'acide hydroxy-10 décène-2 où que en rapport avec le rythme de ponte de la reine. Ce rythme est d'autant plus facile à mettre en évidence que la colonie n'est pas encore surpeuplée, que les miellées intenses et les grandes récoltes de pollen n'ont pas encore fait leur apparition.

A la suite de ces observations, nous avons vérifié nos résultats en modifiant expérimentalement les conditions d'élevage. Nous avons pour cela utilisé deux ruchettes vitrées à 2 cadres, installées dans une pièce chauffée. Dans ces ruchettes, nous avons successivement réalisé 3 expériences de même type, en introduisant soit du couvain ouvert, soit du couvain operculé, en même temps que les ouvrières marquées. Lors de chaque essai, les valeurs

obtenues ont montré de façon très significative (test F.) que la quantité d'acide hydroxy-10 décène-2 oïque trouvée dans les têtes des ouvrières de même âge, dépend bien de l'état de développement du couvain que ces ouvrières rencontrent dans la ruche, au moment de leur introduction.

Les ouvrières obligées d'alimenter les jeunes larves leur distribuent leur sécrétion riche en acide hydroxy-10 décène-2 oïque. L'analyse chimique de leur tête indique une teneur faible. Au contraire, les ouvrières qui se trouvent en présence de couvain âgé, operculé, ne pouvant plus distribuer leur sécrétion aux larves, l'acide hydroxy-10 décène-2 oïque s'accumule dans leurs glandes mandibulaires. L'analyse révèle une forte teneur. L'état du couvain est primordial pour la sécrétion céphalique des ouvrières (B. ROGER, J. PAIN, 1968).

Ce phénomène est particulièrement net, dans une colonie, au moment où celle-ci se développe. Par contre, lorsqu'elle a atteint son développement maximum, au cours de la période du plein été, il apparaît que l'influence du couvain n'est plus prépondérante. Elle est en partie masquée par d'autres facteurs qui doivent intervenir de façon plus ou moins importante. Ces facteurs sont liés à l'évolution de la colonie, à l'importance de sa population, au renouvellement rapide des nourrices, à la présence de pollen en quantité appréciable, probablement aussi à l'essaimage.

Il ne nous est pas possible de présenter dans ce texte toutes les courbes obtenues sur une année. Nous indiquerons qu'au cours de cette période, nous avons enregistré la quantité la plus forte d'acide hydroxy-10 décène-2 oïque. Elle est de 65,89 μg au mois de juin pour des ouvrières de 15 jours. BOCH et SHEARER, de leur côté, ont obtenu, pour le même mois, une valeur comparable de 60 μg pour des ouvrières de 24 jours. Rappelons que les auteurs canadiens ont évalué l'acide hydroxy-10 décène-2 oïque, uniquement du mois de juin au mois de juillet en s'attachant à préciser

B. ROGER, J. PAIN. 1968, C. r. Acad. Sci., Paris, 266, 2267-2269.

l'âge des ouvrières en fonction de leur activité. Nous avons étudié sa présence sur une année en nous intéressant au développement de la colonie en fonction de l'évolution de son couvain.

Nos résultats confirment d'autre part les études plus physiologiques des auteurs qui ont étudié le rythme de développement des glandes céphaliques en relation avec le couvain (voir le *Traité de l'Abeille*, tome 1, p, 269). Nous apportons ici une preuve supplémentaire d'ordre biochimique, tout au moins pour l'une des substances contenues dans la tête des ouvrières. Il ne faut pas oublier que cet acide est considéré comme le plus abondant des acides dans la composition de la gelée royale.

Viabilité des larves nouveau-nées du Criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria* (Forsk.).

M. PAPILLON (Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés,
105, boulevard Raspail, Paris 6e, France).

Dans les populations naturelles d'Acridiens migrants, le premier stade larvaire est une période particulièrement critique : les jeunes larves peuvent être décimées par des conditions climatiques adverses ou par l'absence de végétaux à proximité des lieux d'éclosion. A la sortie de l'oeuf elles peuvent également servir d'aliments à leurs aînés de quelques heures ; ce type de cannibalisme est fréquent. Chez le Criquet pèlerin, la survie des individus nouveau-nés dépend non seulement de leur environnement, mais également de leur état physiologique ainsi que le prouve l'observation des élevages où de nombreuses larves meurent dans les deux premiers jours de leur existence, bien qu'ayant de l'herbe fraîche à leur disposition. Tout se passe comme si un certain nombre de larves, après un développement embryonnaire apparemment normal, étaient vouées à une mort précoce.

Pour évaluer la viabilité générale des Criquets fraîchement éclos, Albrecht et Blackith (1960, 1961, 1962) ont mesuré leur résistance à l'inanition. Cette méthode permet l'étude d'un grand nombre d'Insectes et elle s'avère particulièrement intéressante chez *Schistocerca*. En effet, comme nous le verrons ultérieurement, dans cette espèce les délais individuels de résistance au jeûne se répartissent fréquemment suivant des histogrammes à deux modes où la zone d'inflexion se situe entre 40 et 60 heures ; autrement dit, la population larvaire est hétérogène quant à ses capacités de survie et les individus qui résistent moins de 40 heures à l'absence de nourriture correspondent vraisemblablement à ceux qui meurent précocement dans les jeunes élevages.

De nombreux facteurs influencent la viabilité des larves à l'éclosion. Certains interviennent au cours de la vie des reproducteurs (isolement ou groupement, photopériode et température), d'autres au cours de l'embryogenèse (température d'incubation, humidité du sol, disposition des oeufs dans l'oothèque).

Méthode expérimentale :

Dès leur naissance, les larves sont isolées et

exposées à 30° C et à 30 ou 95 % d'humidité relative, sans nourriture. On calcule la survie moyenne de chaque population étudiée, mais la comparaison des moyennes entre divers élevages n'est guère significative du fait de la bi-modalité de certaines courbes ; il est plus intéressant de comparer les distributions des délais de survie.

Résultats :

1) Influence de la densité de la population parentale (cf Papillon 1962, 1968 b).

Cette étude est faite sur 5 générations successives maintenues à la même densité, c'est-à-dire, soit en groupes denses (150 imagos par cage), soit en isolement strict.

- Les larves de filiation grégaire survivent en moyenne 3 à 7 heures de plus en atmosphère sèche (30 % d'humidité relative) qu'à forte humidité (95 %). La même relation entre la survie et le degré hygrométrique s'observe dans la filiation solitaire en été, mais elle est inversée en hiver où les larves résistent plus longtemps (3 à 5 h) à l'humidité (voir également Albrecht et Blackith, 1960, 1961 ; Blackith et Albrecht, 1960 ; Blackith, 1961 ; Albrecht, 1962 a et b).

- La distribution des délais de résistance au jeûne est caractéristique de l'origine phasaire des pontes. Elle est toujours bimodale dans la filiation grégaire, la zone commune aux deux parties des histogrammes se situant entre 40 et 60 h : 23 à 46 % des larves, selon les élevages, résistent moins de deux jours au jeûne à 30 % d'humidité relative. Dans la filiation solitaire, la distribution des délais de survie est fréquemment unimodale ; quand elle est bimodale la zone d'inflexion des courbes se retrouve entre 40 et 60 h, mais les individus qui meurent avant 40 h sont beaucoup moins nombreux que dans la filiation grégaire : en atmosphère sèche ils ne représentent que 7 à 26 % de l'ensemble. Le groupement parental réduit donc la viabilité d'une partie importante de la population larvaire. En revanche, il accroît la vitalité des autres larves : ainsi, 7 à 16 % des larves d'origine grégaire résistent plus de 100 h au jeûne mais cette proportion n'excède jamais 7 % dans la filiation solitaire. De plus, le mode des histogrammes se situe entre 70 et 100 h dans la descendance des animaux groupés, entre

60 et 70 h dans celle des femelles solitaires.

En conclusion, le groupement parental qui semble conduire à l'élimination d'une partie de la population larvaire, assure en revanche une vitalité accrue au reste des larves.

2) Influence de la photopériode et de la température au cours de la vie parentale (cf Papillon, 1968 a).

Au laboratoire la viabilité des larves varie d'une génération à l'autre. Ces fluctuations, plus amples dans la filiation grégaire que dans la descendance des élevages individuels, paraissent liées aux modifications de l'environnement physique. Des expériences ont été réalisées en conditions thermiques et photopériodiques contrôlées sur des Insectes groupés de 3 générations successives.

La température et la photopériode subies par les élevages parentaux et grands parentaux retentissent sur la résistance à l'inanition des larves nouveau-nées. On ne décèle aucune influence définie d'un régime donné au niveau parental : telle association de température et de longueur du jour sera bénéfique ou nocive pour les nouveau-nés selon les conditions photopériodiques imposées à la génération grand-parentale. En général, la permanence du même régime d'éclairement sur les deux générations antérieures réduit la viabilité des jeunes larves, ce qui se traduit par une augmentation importante du pourcentage des individus qui résistent moins de 40 h au jeûne (23 à 44 % en atmosphère sèche), les larves longuement résistantes (plus de 100 h) étant alors en nombre réduit (7 à 17 % en atmosphère sèche). Ces effets ne sont pas intensifiés si les mêmes conditions persistent sur une troisième génération. Si la permanence du seul régime photopériodique s'est avérée nocive, pour être efficacement favorable, la modification du milieu doit concerner à la fois la température et la photopériode. Dans ce cas la distribution des délais de survie reste bimodale, mais le pourcentage des larves peu résistantes est faible (11 % à la sécheresse) et celui des individus survivant plus de 100 h est élevé (26 % à la sécheresse).

En conclusion, ces expériences montrent l'effet nocif d'une stabilité du milieu sur plusieurs générations successives; au contraire, le Criquet pèlerin réagit favorablement aux modifications de l'environnement physique d'une génération à l'autre.

Ces faits posent le problème du mode de transmission à la descendance du conditionnement parental et grand-parental, que ce conditionnement soit induit par l'environnement social (effet de groupe) ou par les facteurs physiques du milieu.

3) Influence de la température d'incubation (cf Papillon, 1968 c).

Dès la ponte, les oeufs de chaque oothèque sont répartis en deux lots égaux dans la filiation grégaire, en trois lots dans la filiation solitaire, et exposés, dans du sable humide à trois températures différentes : 24, 30 et 35° C.

Dans les limites de ces expériences, dans les deux filiations, les larves survivent d'autant plus longtemps que les oeufs dont elles proviennent se sont développés à plus basse température. Elles résistent mieux à la sécheresse qu'à l'humidité et l'écart entre les délais moyens de survie à 30 et à 95 % d'humidité relative n'est pas modifié par les conditions thermiques du développement embryonnaire.

La distribution des délais de survie est assez homogène, la bimodalité des histogrammes est peu marquée.

4) Influence de l'humidité du sol

Cette expérience a été réalisée sur des pontes de reproducteurs groupés. Dès la ponte, les oeufs de chaque oothèque sont répartis en deux lots égaux et placés dans du sable contenant 20, 10 ou 5 % d'eau. La température d'incubation est de 30° C.

Dans ces conditions, les larves résistent d'autant plus longtemps au jeûne que les oeufs dont elles proviennent se sont développés à plus forte humidité.

Comme dans l'expérience précédente, la bimodalité des histogrammes est peu accusée.

5) Influence de la disposition des oeufs dans l'oothèque

Des travaux antérieurs ont permis de montrer :
a) que les oothèques des reproductrices groupées incubées à 30° C

présentent un gradient morphogénétique ; du haut naissent des larves lourdes et noires, du bas sont issues des larves plus légères, dont certaines sont noires, d'autres vertes (Papillon, 1960, 1968 c). b) que ce gradient n'existe pas à la ponte, mais se développe au cours de l'embryogenèse : si les oeufs sont dispersés dès la ponte, toutes les larves sont noires et les écarts pondéraux moyens entre les individus nés des différents niveaux des oothèques sont faibles (Papillon, 1969 a).

Dès lors deux questions se posent : 1) l'hétérogénéité de la population larvaire quant à la viabilité des individus est-elle liée au gradient morphogénétique observé dans les oothèques ou se retrouve-t-elle à tous les niveaux de celles-ci ? 2) est-elle déterminée dès la ponte ou se développe-t-elle au cours de l'embryogenèse ?

Les expériences sont faites sur des pontes de femelles groupées dont les oeufs sont dissociés en trois lots, correspondant aux tiers supérieurs médians et inférieurs des oothèques, soit la veille de l'éclosion, soit le lendemain de la ponte (Papillon, 1969 b).

Lorsque les oothèques restent intactes pendant toute la période d'incubation, la distribution des délais de survie est bimodale (comme dans les expériences rapportées aux paragraphes 1 et 2) et l'hétérogénéité de la population larvaire s'accroît du haut en bas des pontes ; autrement dit, les proportions des individus peu viables et des larves longuement résistantes au jeûne sont nettement plus élevées parmi les individus nés du bas des oothèques (donc des premiers oeufs émis) que parmi ceux nés du haut (des derniers oeufs émis).

Lorsque les oothèques sont dissociées le lendemain de la ponte, la population larvaire est beaucoup plus homogène (ce que nous avons observé dans les expériences rapportées aux paragraphes 3 et 4) : il ne subsiste qu'un faible reliquat de larves peu viables et le pourcentage des larves longuement résistantes à l'inanition est deux fois plus faible que dans le cas précédent. De plus la distribution des délais de survie ne varie pratiquement pas avec l'emplacement d'origine des oeufs dont proviennent les larves.

En conclusion, dans la filiation grégaire, c'est le développement des oeufs in situ dans les oothèques qui est en grande partie la cause de l'hétérogénéité de la population larvaire à l'éclosion, tant en ce qui concerne le poids et la couleur des larves, qu'en

ce qui concerne leur vitalité. A la ponte, les oeufs ont tous sensiblement les mêmes potentialités de développement. Il semble que l'oothèque constitue un milieu hétérogène où le développement des oeufs dépend de leur emplacement.

6) Causes possibles de l'hétérogénéité des larves nées d'une même oothèque. Nous venons de voir que, dans la filiation grégaire, lorsque les oeufs se développent normalement dans les oothèques, naissent, d'une part des larves peu viables en nombre relativement important, d'autre part des individus qui manifestent une vitalité assez exceptionnelle. La vitalité réduite d'une partie des larves s'explique peut-être par le manque d'eau au cours du développement d'oeufs qui ne seraient pas au contact direct du sol humide (paragraphe 4). Elle semble également liée à la compression des oeufs in situ dans l'oothèque ; c'est ce qu'indique une expérience récente : des oeufs artificiellement comprimés par une masse lourde au-dessus du sable qui les recouvre, produisent une certaine proportion de larves peu viables, alors que les autres oeufs, provenant des mêmes pontes, mais simplement placés dans du sable humide, ne donnent pas naissance à cette catégorie de larves. Quant à la grande résistance manifestée par une autre partie de la population larvaire, des expériences actuellement en cours semblent indiquer qu'elle pourrait être liée à l'absorption par certains oeufs de substances émanant d'oeufs écrasés ou comprimés situés à leur voisinage. En effet, des oeufs de 1 ou de 3 jours arrosés d'extraits d'oeufs incubés depuis 4 ou 5 jours donnent naissance à des larves dont la survie au jeûne est significativement accrue, comparée à la survie des larves de même origine n'ayant pas subi ce traitement. Les extraits d'oeufs qui viennent d'être pondus sont inactifs.

Ces résultats préliminaires seront complétés et les recherches s'orientent vers l'identification de la ou des substances biologiquement actives qui améliorent la viabilité des larves en agissant au cours de l'embryogenèse.

En résumé, le groupement des reproducteurs, une modification des régimes thermiques et photopériodiques entre les générations grand-parentale et parentale, une température d'incubation relativement basse, un sol suffisamment humide et la disposition normale des oeufs en oothèques tendent à améliorer la viabilité des larves à l'éclosion, ou au moins d'une partie d'entre elles. Ces individus longuement résistants au jeûne permettent peut-être la survie de l'espèce lorsque l'environnement est défavorable à l'entretien d'une population dense par suite de la raréfaction des sources de nourriture.

Auteurs cités

- ALBRECHT (F. O.), 1962 a, Trans. roy. Entomol. Soc., 114, 335-375. - 1962 b, Coll. int. C.N.R.S., 114, 311-318.
- ALBRECHT (F. O.) et BLACKITH (R. E.), 1960, C. R. Acad. Sci., 250, 3388-3390. - 1961, Proc. XIth Int. Cong. Ent., Vienne, 1, 727-730.
- BLACKITH (R. E.), 1961, Comp. Biochem. Physiol., 3, 99-107.
- BLACKITH (R. E.) et ALBRECHT (F. O.), 1960, C. R. Acad. Sci., 250, 3514-3515.
- PAPILLON (M.), 1960, Bull. Biol., 93, 203-263. - 1962, Coll. int. C.N.R.S., 114, 37-61. - 1968 a, Bull. Biol., 102, 85-139. - 1968 b, Bull. Biol., 102, 272-307. - 1968 c, Bull. Biol., 102, 448-480. - 1969 a, C. R. Acad. Sci., 268, 1640-1642. - 1969 b, C. R. Acad. Sci., 268, 2136-2138.

Geographische Verbreitung der Formiciden in Rumänien (Hymenoptera).

Dinu Paraschivescu (Biologisches Institut, Traian Savulescu, Bukarest, Rumänien)

Erste myrmekologische Forschungen in Rumänien sind vom Beginn dieses Jahrhunderts bekannt. Dr. J. Vorel und Dr. A. Müller hatten am Naturwissenschaftlichen Museum Brückental-Sibiu (Hermannstadt) eine Ameisensammlung angelegt, die von Moczary, Rössler und Santschi bestimmt wurde. Moczary (9) veröffentlichte 1918 eine zoogeographische Fauna unter Einschluß der Ameisen, welche Transilvania und Banat, also das heutige West- und Südwestrumänien einschloß. Bis 1950 folgten weitere Beiträge zur Ameisenfauna Rumäniens (2, 19). Nach 1950 förderte die Rumänische Akademie die systematische und ökologische Erforschung der Ameisenfauna in Rumänien und Dr. K.W. Knechtel führte die ersten planvollen Studien durch. Zunächst auf eine Inventarisierung der vorkommenden Arten ausgerichtet, umfaßten die Untersuchungen bald zoogeographische und ökologische Gesichtspunkte (7, 10, 12, 17), taxonomische (6, 11) und ethologische (13, 14) Fragen, Laboratoriumsforschungen (15, 16, 18) und angewandte Probleme (3). Seit 1958 wird nach einem von mir angelegten Plan am Biologischen Institut der Rumänischen Akademie in Bukarest eine Ameisensammlung Rumäniens angelegt. Die europäische Ameisenliteratur wurde bei der nachfolgenden Arbeit zur geographischen Verbreitung eingearbeitet (1, 4, 5, 8, 20, 21).

A Material und Arbeitsmethode

11 530 Sammelproben von 186 Standorten wurden der geographischen Zusammenstellung zugrunde gelegt. Die Ameisen, ca. 50 Individuen pro Probe, wurden stets nur dem Nest entnommen und bei der Bestimmung auf die gegebenen Variabilitäten untersucht. Daneben wurde auch die Ameisensammlung des Naturwissenschaftlichen Museums Sibiu und von Dr. Knechtel-Sinaia für die Auswertung mitbenutzt. So konnte die Liste der in Rumänien vorkommenden Ameisenarten auf 75 Arten erweitert werden.

B Ergebnisse

Nachfolgende Tabelle bietet eine Zusammenstellung der 75 Ameisenarten, welche in Rumänien, mit heutigen politischen Grenzen, vorkommen und erläutert die geographische Verbreitung durch die Namen der historischen Provinzen,

in welchen sie vorkommen. Die mannigfaltige Ameisenfauna zeigt sich von folgenden Faktoren beeinflusst:

Die in Rumänien aufgefundenen Ameisenarten und ihre Verbreitung, dargestellt nach historischen Provinzen.

T a b e l l e 4

Nr.	Ameisennamen	Standort in Rumänien
1	<i>Sysphincta europaea</i> Forel.	I. Unterfamilie <i>Ponerinae</i> Lep. gefunden nur in der rumänischen Ebene (Muntenia)
2	<i>Euponera ochracea</i> A.	gefunden nur in der rumänischen Ebene (Muntenia)
3	<i>Ponera coarctata</i> Latr.	gefunden in der Hügelparkarpatenzone, Südostrumänien, Moldova, Banat und Muntenia (+ Motrutal)
4	<i>Ponera punctatissima</i> Roger.	nur in Muntenia
5	<i>Myrmica rugulosa</i> Nyl.	II. Unterfamilie <i>Myrmicinae</i> Lep. gefunden nur in Muntenia und Transilvania
6	<i>Myrmica scabrinodis</i> Nyl.	gefunden in ganz Rumänien, ungefähr bis in 1400 m Höhe (Karpaten) (+)
7	<i>Myrmica sabuleti</i> Meinert	gefunden in der Hügelparkzone Nordostrumäniens
8	<i>Myrmica schencki</i> Em.	gefunden sporadisch in den Hügelparkpaten, Muntenia und Transilvania bis in 1400 m Höhe (+)
9	<i>Myrmica laevinodis</i> Nyl.	gefunden im Waldsteppengebiet, Hügelparkpaten bis 1400 m Höhe (+)
10	<i>Myrmica ruginodis</i> Nyl.	gefunden im Waldsteppengebiet, Hügelparkpaten bis 1400 m Höhe
11	<i>Myrmica sulcinodis</i> Nyl.	gefunden in den Hügelparkpaten und Karpaten bis 1500 m Höhe (+)
12	<i>Myrmica lobicornis</i> Nyl.	gefunden in den Karpaten 800 m Höhe bis alpine Zone
13	<i>Manica rubida</i> Latr.	Karpatenbereich von 800 m Höhe bis alpine Zone (+)
14	<i>Stenamma westwoodi</i> Westw.	seltene Arten, aus der Hügelparkzone Muntenia 300 - 800 m Höhe
15	<i>Aphaenogaster subterranea</i> Latr.	gefunden nur in Nordmuntenia, Hügelparkpaten und Banat (+ Motrutal)

16	Messor structor Latr.	häufig in Muntenia, Westrumänien (Banat) und Südostrumänien (Do- brogea) mit Hügelpkarpaten (+ Motrutal)
17	Pheidole pallidula Latr.	gefunden nur in Muntenia und in Dobrogea
18	Cardiocondyla elegans Em.	begrenztes Areal, Südwestbanat und in Dobrogea
19	Cardiocondyla stambuloffi For.	nur aus Dobrogea und Muntenia
20	Crematogaster sordidula Nyl.	häufig nur in Südostrumänien, Muntenia und Dobrogea
21	Crematogaster scutellaris A.	gefunden in Süd-, West- und Ost- rumänien (Muntenia, Dobrogea)
22	Solenopsis fugax Latr.	häufig in den Hügelpkarpaten und Karpaten (+)
23	Leptothorax nigriceps Mayr	häufig in den Hügelpkarpaten und Karpaten zwischen 1000-1700 m
24	Leptothorax luteus Forel	gefunden in ganz Rumänien, häufig in Dobrogea
25	Leptothorax unifasciata Latr.	gefunden in Wald-Steppen-Zone in 700-800 m (Muntenia, Transilvania, Dobrogea)
26	Leptothorax interrupta Schenck	häufig gefunden in der rumäni- schen Ebene und Dobrogea
27	Leptothorax corticalis Schenck	gefunden in der Hügelpkarpatenzone (Transilvania)
28	Leptothorax nylanderi Först.	gefunden in Wald-Steppenregion und den Hügelpkarpaten, besonders in Muntenia und Transilvania (+)
29	Leptothorax acervorum Fabr.	gefunden in der Wald-Steppen- Region in Muntenia, Oltenia und Transilvania
30	Leptothorax muscorum Nyl.	gefunden nur in der Banat-Ebene
31	Leptothorax parvula Schenck	seltene Ameisenart nur aus der rumänischen Ebene
32	Myrmecina graminicola Latr.	rumänische Ebene und Hügelpkarpa- tenzone (Moldova und Muntenia) (+)
33	Tetramorium caespitum L.	gefunden an der Schwarzmeerküste bis in die alpine Zone der Kar- paten (2500 m) (+)
34	Tetramorium fortis Ruzsky	gefunden in der rumänischen Ebene (Muntenia) und besonders häufig in Dobrogea (+)
35	Tetramorium semilaeve A.	gefunden nur in Dobrogea

36	<i>Strongylognathus testaceus</i> Schenck	gefunden in der Hugelkarpatenzone (Muntenia) (+)
37	<i>Anergates atratulus</i> Schenck	Hugelkarpaten 300 - 400 m (Muntenia) (+)
38	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i> L.	III. Unterfamilie Dolichoderinae Forel gefunden in der Hugelkarpatenzone, besonders in Sudrumanien (+ Prakovatal)
39	<i>Liometopum microcephalum</i> Panz.	gefunden in Sudrumanien und Dobrogea
40	<i>Tapinoma erraticum</i> Latr.	in ganz Rumanien verbreitet, besonders aber in der rumanischen Ebene und Dobrogea (+)
41	<i>Bothriomyrmex meridionalis</i> R.	gefunden nur in Sudwestoltenia und Muntenia (+ Motrutal)
42	<i>Plagiolepis pygmaea</i> Latr.	IV. Unterfamilie Formicinae Wheeler gefunden in der Waldsteppenregion bis zu den Hugelkarpaten, besonders in Muntenia und Dobrogea (+ Motrutal, Prahovatal)
43	<i>Prenolepis nitens</i> Mayr	gefunden besonders in der rumanischen Ebene, Moldova und Muntenia
44	<i>Cataglyphis cursor aenescens</i> Nyl.	hufig in der rumanischen Ebene und besonders in Dobrogea
45	<i>Cataglyphis bicolor</i> Forel	gefunden nur in Sudwestoltenia und Sudbanat
46	<i>Formica nasuta</i> Nyl.	gefunden nur in der sudrumanischen Ebene und Dobrogea
47	<i>Formica fusca</i> L.	Waldsteppengebiet, Hugelkarpaten und Karpaten (+)
48	<i>Formica lemani</i> Bond.	nur in den Karpaten
49	<i>Formica cunicularia</i> Latr.	Waldsteppengebiet und Hugelkarpaten (+)
50	<i>Formica rufibarbis</i> Latr.	Waldsteppengebiet-Region, Hugelkarpaten (+)
51	<i>Formica gagates</i> Latr.	Waldsteppengebiet-Region, Hugelkarpaten (+Motrutal, Prahovatal)
52	<i>Formica cinerea</i> Mayr	gefunden im Waldsteppengebiet, Hugelkarpaten, allgemein verbreitet (+Motrutal, Somest, Prahovatal, Trotustal)
53	<i>Formica truncorum</i> Fabr.	gefunden in den Hugelkarpaten und Karpaten bis 1300 m (+)
54	<i>Formica rufa</i> L.	gefunden in den Hugelkarpaten und Karpaten bis 1800 m (+)

55	<i>Formica polyctena</i> Foerst.	gefunden in den Hügelpkarpaten und Karpaten bis 1800 m, seltener im Wald-Steppengebiet (+)
56	<i>Formica nigricans/pratensis</i> Retz.	große Verbreitung im Wald-Steppengebiet, Hügelpkarpaten und Karpaten bis 1700 m (+)
57	<i>Formica exsecta</i> Nyl.	seltene Ameisenart, nur in den Hügelpkarpaten (Südtransilvania und Nordmuntentia)
58	<i>Formica sanguinea</i> Latr.	Waldsteppengebiet, Hügelpkarpaten und Karpaten (+)
59	<i>Polyergus rufescens</i> Latr.	gefunden im Waldsteppengebiet - Südumänien und Dobrogea
60	<i>Camponotus aethiops</i> Latr.	gefunden in rumänischer Ebene, Banat und Dobrogea (Südumänien) (+ Motrutal, Prahovatal)
61	<i>Camponotus herculeanus</i> L.	häufige Ameisenart in den Hügelpkarpaten, Karpaten bis 2400 m
62	<i>Camponotus ligniperda</i> Latr.	häufige Ameisenart in den Hügelpkarpaten, Karpaten bis 2400 m (+)
63	<i>Camponotus vagus</i> Scop.	häufig im Wald-Steppengebiet und Hügelpkarpaten bis 1000 m (+)
64	<i>Camponotus fallax</i> Nyl.	gefunden besonders in der südumänischen Ebene und Dobrogea
65	<i>Camponotus truncatus</i> Spin.	Südostmoldova, Banat, rumänische Ebene und Hügelpkarpaten
66	<i>Camponotus lateralis</i> Oliv.	gefunden nur in Dobrogea
67	<i>Camponotus picea</i> Leach	gemeine Ameisenart bis in Muntentia und Dobrogea (+ Prahovatal)
68	<i>Lasius niger</i> L.	sehr häufig in ganz Rumänien, bis 1600 m in den Karpaten (+)
69	<i>Lasius alienus</i> Foerst.	gemeine Ameisenart in ganz Rumänien bis 1500 m (+)
70	<i>Lasius emarginatus</i> Oliv.	gemeine Ameisenart in Südostmoldova, rumänische Ebene, Hügelpkarpaten bis 400 m und Dobrogea (+ Motrutal, Prahovatal, Trotustal)
71	<i>Lasius brunneus</i> Latr.	gemeine Ameisenart im Waldsteppengebiet, Hügelpkarpaten bis 800m (Moldova, Oltenia, Transilvania) (+)
72	<i>Lasius flavus</i> L.	gemeine Ameisenart im Waldsteppengebiet, Hügelpkarpaten bis 1000m (+)
73	<i>Lasius umbratus</i> Nyl.	gemein, besonders in Südumänien und Dobrogea und sporadisch in den Hügelpkarpaten (+)
74	<i>Lasius bicornis</i> Foerst.	gefunden im Waldsteppengebiet und Hügelpkarpaten

75 Lasius gefunden im Waldsteppengebiet,
fuliginosus Latr. Hügelpatzen und Karpaten bis
1500 m (+)

+ Bei den angekreuzten Arten handelt es sich um Arten, die gemäß Abschnitt B/d in den untersuchten Tälern aufgefunden wurden.

a) Von der geographischen Lage und dem Relief

Im Norden der Balkanhalbinsel gelegen ist Rumänien besonders durch die Reliefunterschiede zwischen der zentralen Hochebene und dem Gebirgsmassiv des Karpatenringes, dem peripheren äußeren Hügelland und den Ebenen am Schwarzen Meer und um die Flüsse Prut und Donau sowie die Tisaebene im Westen gekennzeichnet. Die Artenhäufigkeit - unter diesem Gesichtspunkt - in den Ebenen und der zentralen Hochebene ist sehr groß und nimmt allmählich zu den Karpaten und nach Nordrumänien hin, also in den Gebirgsmassiven, ab. Die mediterranen, ponto-mediterranen und südeuropäischen Arten, die in Süd- und Zentralrumänien häufig sind, vermindern sich entsprechend nach Norden (Maramures) hin, bis sie schließlich völlig verschwinden. Umgekehrt nehmen die Arten von holarktischen, paläarktischen und euroasiatischen Ursprung nach Norden zu (Abb.1).

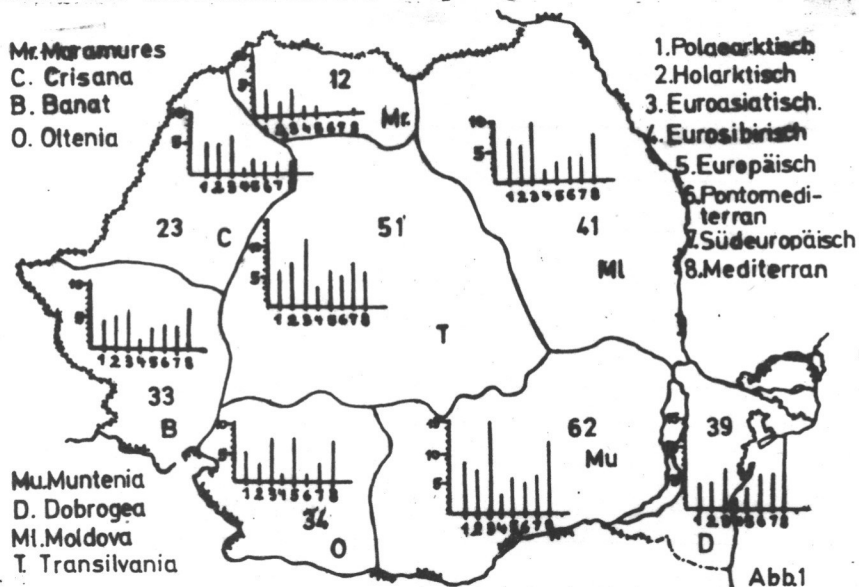


Abb.1 Verbreitung der Ameisenarten in Rumänien (bezogen auf historische Provinzen) und ihre zoogeographische Zuordnung.

b) Von der Höhenlage

Die meisten Arten treten zwischen 200 und 400 m Höhe in den südlichen Ebenen auf (Südmuntenia, Südoltenia, Südwestbanat, Westtransilvania, Crisana und Dobrogea). Die Artenzahl vermindert sich gegen die Karpaten (Buccgi, Fagaras, Paring, Retezat, Semenic, Tazlau) und nach Norden zum Rodneigebirge hin (Abb.2).

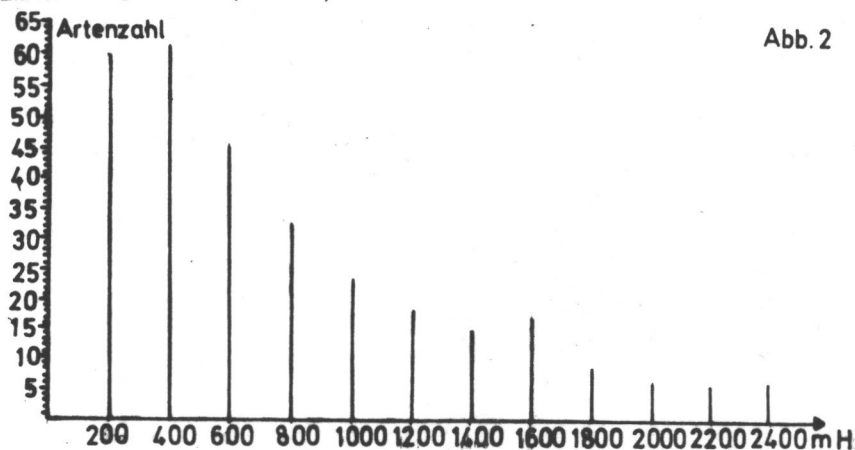


Abb. 2

Abb.2 Verbreitung der Ameisenarten in Abhängigkeit von der Höhenlage.

Anhand einiger Schnittlinien durch Rumänien, läßt sich die Häufigkeit der Ameisenarten in Abhängigkeit von Relief, Bodenzustand und Pflanzenbewuchs erkennen (Abb.3).

Höhenlage

Ameisenarten, durch Nummern-verschlüsselt (vgl.Tab.1)

0-200m	1-6; 15-22; 24-26; 28; 31-35; 38-47; 49-52; 54-75.
200-400m	3-16; 21-28; 30; 32-34; 36-42; 44-47; 49-56; 58-65; 67-75.
400-600m	3; 6; 8; 9; 10; 15; 21-23; 25-26; 28; 32-33; 40; 42; 46-58; 61-63; 65-67; 75.
600-800m	3; 6; 8; 9; 10; 15; 21-22; 25-26; 28; 32-33; 40; 42; 46-58; 61-63; 65; 67-75.
800-1000m	6; 10; 12-13; 23-24; 29; 33; 40; 47-49; 53-56; 61-63; 68-69; 72-75.
1000-1200m	6; 12; 13; 23; 29; 33; 47-49; 53-56; 61-62; 68-69; 75.
1200-1400m	6; 12-13; 23; 29; 33; 47; 53; 55-56; 61; 62; 68-69; 75.
1400-1600m	9-13; 21; 23; 29; 33; 47; 56; 58; 61-62; 68-69; 75.
1600-1800m	12-13; 23; 29; 33; 47; 61-62.
1800-2000m	12-13; 23; 47; 61-62.
2000-2200m	12-13; 33; 61-62.
2200-2400m	12-13; 33; 61-62.

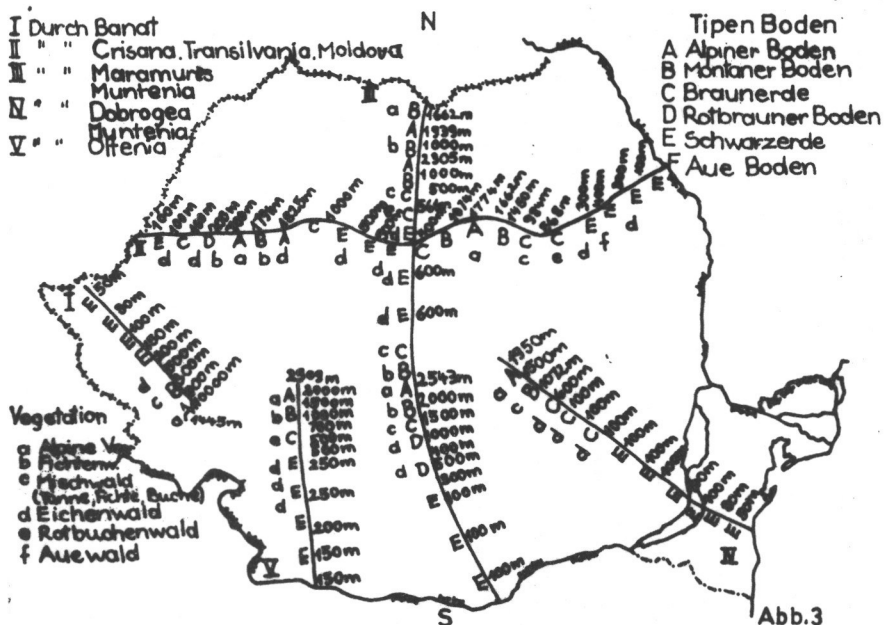


Abb.3 Karte von Rumänien mit fünf Schnittlinien und die dort aufgefundenen Ameisenarten (dargestellt durch Signaturen).

c) Von den Standortfaktoren Boden, Vegetation und Klima
 Neben dem Relief und der Höhenlage läßt sich hier natürlich deutlich eine Beziehung zu anderen ökologischen Faktoren, wie Bodenzustand, Vegetation und Klima erkennen, die ja in einem engen kausalen Zusammenhang stehen. Besonders bemerkenswert ist, daß in der Dobrogea, in Muntenia, Oltenia, Banat und in der Tisaebene sowie Südmoldova thermophile Arten häufig sind, z.B. Messor structor, Camponotus aethiops, C. picea, C. fallax, Cataglyphis cursor aenescens, C. bicolor; diese treten nur selten in den nördlichen Gebieten (Maramures) auf. Die Jahresmitteltemperatur in diesen mediterran beeinflussten Regionen beträgt ca. $10-11^{\circ}\text{C}$ (Abb.4a) und der mittlere Jahresniederschlag 400-600 mm (Abb.4b). (Abb. Seite -9-)

Neben der Artzusammensetzung und durch Klimafaktoren z.B. auch der Nestbau beeinflusst. In den mediterran geprägten Gebieten sind die Bodennester meist im Boden eingelassen oder nur mit kleinen Hügeln versehen. In den kühlerfeuchteren Regionen ~~der~~ ^{ist} Hügelpatzen oder Karpaten bauen die gleichen Arten im allgemeinen höhere Nesthügel oder

Nester unter Steinen. Das läßt sich beispielsweise bei der kosmopolitischen Art Tetramorium caespitum gut nachweisen.

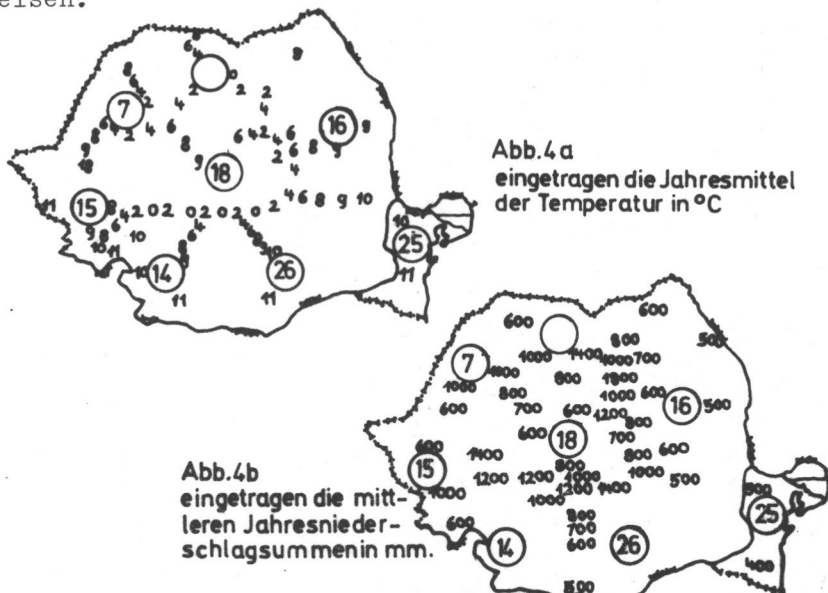


Abb.4 Geographische Verbreitung der termophilen Ameisenarten in Rumänien, in Verbindung mit der Lufttemperatur (4a) und der Niederschlagshäufigkeit (4b).

d) Vom Flußsystem

Die Karpaten und die zentrale Hochebene werden vor allem von Norden nach Süden zur Donau hin entwässert. In diesen Tälern stößt die Fagus-Zone in die Nadelwaldzone bis 1400 m ü.N.N. vor, z.B. im Prahova-Tal (Bucegigebirge). Der Frage, ob damit thermophile Arten in größere Höhen vorstoßen, wurde besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Die Häufigkeit dieser Arten in verschiedenen Tälern Rumäniens ist sehr unterschiedlich. Im Somestal (Nordrumänien), Motrutal (S.W.-Rumänien), Prahovatal (Bucegigebirge), Trotustal (Ostrumänien) fanden sich bei 400-1000 m ü.N.N. 40 Ameisenarten (siehe Tabelle, Arten mit Kreuz (+) gekennzeichnet). Im Somestal war nur 1 Art, im Trotustal 2 Arten, im Prahovatal 7 Arten und im Motrutal sogar 9 Arten als thermophil anzusprechen. Durch die Möglichkeit des mediterranen Klimaeinflusses in den N-S-Tälern wird also mit den Vegetationszonen auch die wärmeliebende Ameisenfauna in höhere Regionen verschoben. Auch die Nestbauweise wird entsprechend, wie unter c) angeführt,

von dieser Verschiebung der Umweltfaktoren beeinflusst:
Wir finden in größeren Höhen reine Erdnester mit geringer
Hügelbildung. (Abb.5)

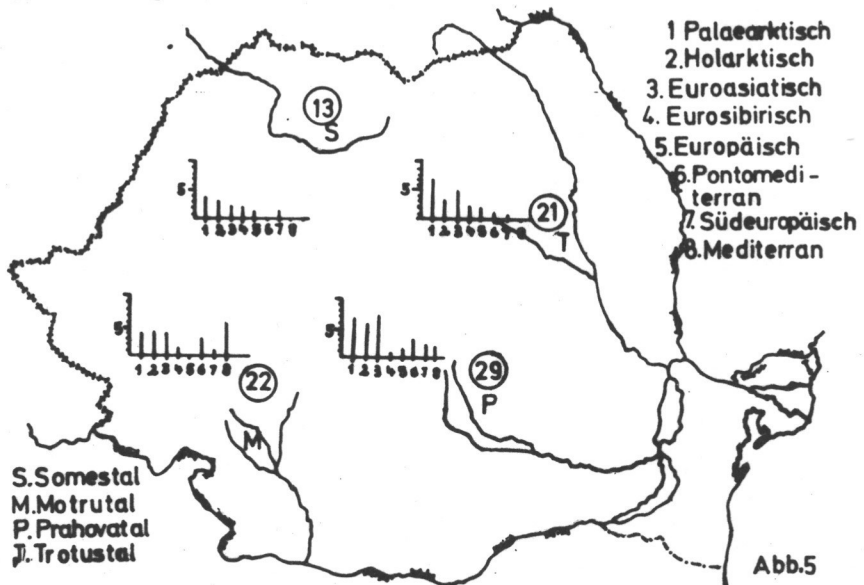


Abb.5 Ameisenverbreitung in einigen Tälern Rumäniens und ihre zoogeographische Herkunft.

e) Vom agrargeographischen Faktor

Die körnersammelnden Ameisenarten, wie Messor structor Latr., sind in ihrer Verbreitung in deutlicher Beziehung zur Getreideanbaufläche in der rumänischen Ebene (Oltenia, Muntenia, Dobrogea, Banat, Tisaebene).

Schlußfolgerungen

1. Die Ameisenfauna Rumäniens umfaßt 75 Arten verschiedenster Herkunft mit sehr unterschiedlicher Verbreitung.
2. Diese unterschiedliche Artenverbreitung hat ihre Ursache im Relief, Höhe, Klima, Vegetation, Boden etc.
3. Die größte Artenhäufigkeit findet man in der rumänischen Ebene (Muntenia, Oltenia, Banat, Moldova und Dobrogea) und in der Hügelkarpatenzone zwischen 100-400 m und wird allmählich zur alpinen Region (2000-2500 m) hin geringer.
4. Die thermophilen Ameisenarten sind häufig in der rumänischen Ebene. In der Karpatenregion und in Nordrumänien (Maramures) sind sie nicht mehr verbreitet.
5. Entlang den Tälern, die die Karpaten von N nach S zur Donau hin durchschneiden, haben wir thermophile Ameisenarten häufiger gefunden.

6. Die verschiedenen Nestbauweisen stehen im engen Zusammenhang mit den klimatischen Bedingungen. In der warmen Ebene bauen die Ameisen ihre Nester in den Boden, in der Hügelpartenzonenzone versehen sie sie mit einer Nestkuppel und in den Karpaten legen sie häufig unter Steinen.

7. Die zoogeographische Herkunft der Ameisenarten ist unterschiedlich. In Nordrumänien dominieren Ameisen holarktischer, eurosibirischer und euroasiatischer Herkunft; in Südrumänien überwiegen mediterrane, südeuropäische und pontomediterrane Arten.

Zusammenfassung

75 Ameisenarten wurden bis jetzt in Rumänien gesammelt. Untersucht man die Verbreitung dieser Arten, so stellt man fest, daß die Artzusammensetzung sehr unterschiedlich ist, abhängig vom Relief, Klima, Höhe etc. Außerdem wird gezeigt, daß die thermophilen Ameisenarten in Südrumänien häufig sind und zu den Karpaten und nach Nordrumänien allmählich abnehmen. Was die Herkunft anbelangt, überwiegen in Nordrumänien und in den Karpaten holarktische, eurosibirische und paläarktische Arten; im Süden treten mediterrane, südeuropäische und pontomediterrane Arten hervor.

Literatur

- | | |
|-----------------------------------|--|
| 1. Bernard, F. 1968 | Les Fourmis, D'Europe occidentale et septentrionale, Paris <u>3</u> , 79-367 |
| 2. Bogoescu, C. 1938 | Bul. Soc. Nat. Rom., Bucuresti <u>12</u> , 1-8 |
| 3. Fromunda, V. 1965 | Lucr. Inst. de Cerc. Vet. si Bioprep "Pasteur", Bucuresti, 269-279 |
| Paraschivescu, D. und Popescu, S. | |
| 4. Gösswald, K. und 1965 | Collana Verde, Roma, <u>16</u> 145-174 |
| Kneitz, G. | |
| 5. Gösswald, K. 1965 | Zool. Jb. Abt. System Okol. Geogr. <u>92</u> , 369-404 |
| Kneitz, G. und Schirmer, G. | |
| 6. Knechtel, W. K. 1956 | Tenth inter. Congr. of Ent., Montreal <u>1</u> , 239-242 |
| 7. Knechtel, W. K. und 1962 | Rev. de Biol., Bucuresti <u>7</u> , 243-354 |
| Paraschivescu, D. | |
| 8. Kutter, K. 1965 | Collana Verde, Roma <u>16</u> , 231-235 |
| 9. Mocsary, A. 1918 | Fauna Regni Hungariae, Budapesta <u>3</u> |
| 10. Otto, D. und 1968 | Beitr. Ent., Berlin <u>18</u> , 693-698 |
| Paraschivescu, D. | |
| 11. Paraschivescu, D. 1960 | Rev. de biol., Bucuresti <u>5</u> , 227-331 |
| 12. Paraschivescu, D. 1961 | St. si Cerc. biol. Seria biol. anim. Bucuresti <u>13</u> , 457-465 |

13. Paraschivescu, D. 1963 Com. Acad. R.P.R., Bucuresti 13,
303-314
14. Paraschivescu, D. 1965 Teza de doctorat, Bucuresti, 282
15. Paraschivescu, D. 1967 Les Insectes Sociaux, Paris 14,
123-130
16. Paraschivescu, D. 1967 Rev. roum. de biol., Série de Zoo-
logie, Bucuresti 12, 281-286
17. Paraschivescu, D. 1967 St. si Cerc. biol., Seria Zoologie,
Bucuresti 19, 393-403
18. Paraschivescu, D. 1968 St. si Cerc. biol., Seria Zoologie,
Bucuresti 20, 57-68
19. Popovici- 1937 Zool. Anz., 280
Basnosanu, A.
20. Stitz, H. 1939 Die Tierwelt Deutschlands,
Formicidae, Jena 37
21. Urbani, C.B. 1964 Annuario dell-Inst. e Museo di
Zool. dell-Univ. di Napoli,
Napoli 16, 1-12

- - - - -

Contribution à l'étude du déterminisme de la caste chez une Fourmi :
Plagiolepis pygmaea Latr.

Luc PASSERA (Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences, 118 route de Narbonne, 31 - TOULOUSE).

Des recherches préliminaires (PASSERA 1965, 1969) ont montré que trois séries de facteurs étaient en cause lors du déterminisme de la caste chez *Plagiolepis pygmaea* : ceux dépendant des reines, ceux dépendant des ouvrières et ceux dépendant des larves. Nous avons dans un premier temps examiné ces trois composantes.

I - REGULATION SOCIALE AU SEIN DES SOCIETES DE *P. PYGMAEA*

1° Etude des facteurs dépendant des reines

La formation des nouveaux sexués femelles n'est entreprise que lorsque la société est justement dépourvue de femelles fertiles. Cette observation capitale a été vérifiée à la fois sur le terrain et au laboratoire.

- Sur le terrain : environ 500 sociétés ont été examinées entre avril et juin, c'est-à-dire au moment de la formation des larves sexuées femelles. Nous n'avons jamais vu à la fois, dans le même nid, des reines fécondes et des larves de reines.

- Au laboratoire : de nombreuses expériences réalisées vont dans le même sens : la présence d'une reine féconde inhibe à 100 % la genèse de nouveaux sexués de la même caste. Ces résultats sont plus absolus que ceux enregistrés par BRIAN (1963) chez *Myrmica rubra* et par GÖSS-WALD et BIER (1954 a) chez *Formica rufa pratensis*.

Des expériences complémentaires ont montré que l'inhibition royale n'est totale que si la reine reste au moins 6 jours dans l'élevage ; si elle reste entre 2 et 6 jours on obtient un mélange d'ouvrières et de reines ; si elle reste moins de 2 jours, l'inhibition est nulle et l'on n'obtient que des reines.

2° Facteurs dépendant des ouvrières

Les larves étant nourries par les ouvrières, le rôle de ces dernières est très important. Il est logique d'admettre que les larves s'orientent vers une caste ou vers l'autre selon la quantité et la qualité de la nourriture transmise.

A) Importance quantitative de la nourriture

Nous avons soumis les ouvrières nourrices à un jeûne sévère. Dans ces conditions, les larves - sous alimentées - se nymphosent en ouvrières.

On peut aussi faire varier l'aspect quantitatif de l'alimentation

en faisant varier le nombre des ouvrières nourrices. Il semble que pour un rapport nombre d'ouvrières/nombre de larves ≤ 20 , on obtienne toujours des larves sexuées ; en dessous de ce chiffre les résultats sont divers et il y a souvent obtention d'ouvrières. Il faut donc une quantité minimum de nourriture pour sexualiser le couvain.

B) Importance qualitative de la nourriture

On peut espérer lever l'inhibition en apportant aux ouvrières des aliments riches en protides tels que du pollen, des hydrolysats d'acides aminés ou encore des larves de reines trempées dans du miel. Ces régimes hautement énergétiques sont pourtant inefficaces montrant ainsi que les ouvrières en présence d'une reine ne redistribuent aux larves qu'un aliment élaboré appauvri. Il y a donc une sorte de filtration sociale au niveau des ouvrières.

L'importance du facteur qualitatif de l'aliment trophallactique apparaît encore quand on fait varier l'état physiologique des ouvrières. C'est ainsi que des ouvrières sorties d'hibernation depuis 3 ou 4 mois ne peuvent sexualiser le couvain. Quant aux ouvrières qui sortent d'hibernation elles ne peuvent réussir plus de 2 élevages successifs de larves sexuées. Il se produit une sorte d'épuisement trophique : les ouvrières doivent subir obligatoirement une période de repos hivernal pour sexualiser le couvain. Ce phénomène est bien sûr en rapport avec la richesse de l'aliment stomodéal.

L'étude du rapport nombre de reines/nombre d'ouvrières fournit un autre argument. La reine maintient son inhibition au sein de 1 800 à 2 000 ouvrières. Or il est impensable qu'une seule reine puisse affaiblir par ses sollicitations une telle masse d'ouvrières. Si l'inhibition persiste, c'est bien que l'aliment destiné aux larves laisse à désirer qualitativement.

En conclusion, on peut dire que les ouvrières sont les intermédiaires d'un déterminisme trophogénétique double :

- dans un 1er temps, l'aspect quantitatif est le plus important. Les larves doivent recevoir une ration minimum pour avoir des chances d'être sexualisées.

- dans un 2ème temps succède à l'aspect quantitatif l'aspect qualitatif. La nourriture destinée aux larves sexuées doit être spécialement riche et ne peut être élaborée que par des ouvrières en excellent état physiologique, sortant par conséquent d'hibernation.

3° Facteurs dépendant des larves

Les larves susceptibles de s'orienter vers la caste royale sont issues du couvain dormant qui regroupe les 3 premiers stades larvaires. Les larves de ces 3 stades ont été élevées séparément. Celles du 1er stade se nymphosent toujours en mâles ou en ouvrières ce qui montre du reste qu'elles constituent une population hétérogène

quant à son origine. Les larves du 2ème stade (larves poilues d'une longueur inférieure à 0,61 mm) ne donnent aussi que des ouvrières. Seules celles du 3ème stade (larves poilues d'une longueur supérieure à 0,73 mm) donnent des reines. Ceci résulte probablement des conditions écologiques antérieures difficiles à évaluer. Peut-être sont en cause des facteurs tels que l'alimentation de la société, sa composition, les conditions climatiques etc. Mais on ne peut totalement exclure bien que cela nous paraisse improbable que les larves du 3ème stade naissent d'oeufs spéciaux à orientation femelle, cette orientation pouvant être modifiée ultérieurement (GÖSSWALD et BIER 1954 b). Mais même dans ce cas, il est vraisemblable que ce sont les facteurs environnants agissant sur la reine lors de la vitellogenèse et non les facteurs blastogénétiques qui orientent l'oeuf.

Quant aux larves du 3ème stade, l'hibernation, comme pour les ouvrières nourrices, constitue une préparation obligatoire à la sexualisation : les larves du 3ème stade estivales ou hivernales mais privées d'un temps de repos au froid ne peuvent donner que des ouvrières.

En conclusion une société de P. pygmaea ne peut produire des sexués femelles que si les conditions suivantes sont remplies :

- 1/ Les reines fécondées de la société sont absentes.
- 2/ Les ouvrières sont nombreuses et sortent d'hibernation.
- 3/ Il y a présence de larves du 3ème stade du couvain hivernant.

II - DETERMINISME DE L'INHIBITION ROYALE

Nous pensons que les inhibitions royales doivent être rattachées à la notion d'effet de groupe qui selon GRASSE (1967) est "l'ensemble des réactions anatomiques, physiologiques ou éthologiques que l'individu manifeste à la suite d'une stimulation sensorielle émanant de ses congénères agissant en tant que source d'excitation spécifique". Ainsi défini, l'effet de groupe semblerait n'impliquer que des réactions dues à des stimulations sensorielles. Mais à la suite de GRASSE on a l'habitude d'admettre que dans le cas des Insectes sociaux, les phéromones bien qu'agissant chimiquement sont capables d'induire des effets de groupe. Ainsi l'effet de groupe peut avoir deux causes :

- Action des phéromones agissant chimiquement par ingestion encore que des travaux récents sur l'Abeille fassent état de récepteurs antennaires sensoriels de la phéromone (KAISLING et RENNER 1968).
- Stimulations sensorielles entrant dans le vaste complexe des effets psychosomatiques.

En fait, que la stimulation soit sensorielle ou chimique, il importe avant tout qu'elle soit spécifique. C'est bien le cas des Plagiolepis chez qui la modification physiologique des ouvrières se manifeste en réponse à l'absence de la reine de la société.

1° Recherche des phéromones

Nous avons tenté d'extraire une éventuelle phéromone de multiples façons : par le chloroforme, l'éther de pétrole, l'éther éthylique, l'alcool absolu etc. Les reines sacrifiées étaient dans les conditions physiologiques les plus diverses. De tels extraits n'entravent pas la sexualisation du couvain. Afin de pallier une éventuelle inefficacité de la technique d'extraction, nous avons offert aux ouvrières orphelines des cadavres de leurs reines obtenus de diverses façons : là encore, l'échec est total. Nous avons alors utilisé de la substance royale d'Abeille de synthèse. Cette phéromone a été distribuée de diverses manières : seule, ou en la renforçant par la perception visuelle et tactile d'un cadavre de reine qui sert de support ou encore en l'associant à l'odeur royale. Les résultats qui ne sont pas différents de ceux enregistrés chez des témoins non approvisionnés en phéromones infirment l'existence de phéromones inhibitrices chez Plagiolepis. Nous nous sommes alors orienté vers la recherche d'un déterminisme sensoriel.

2° Stimulations sensorielles

A) Stimulations olfactives

Nous avons tenté d'inhiber la sexualisation du couvain en soumettant la société orpheline à l'action de l'odeur royale. Nous avons utilisé soit des enceintes d'élevage, parcourues par des couvants d'air chargés d'odeur royale, soit des enceintes à 2 compartiments séparés par des grilles simples ou doubles, l'un des 2 compartiments étant occupé par une colonie complète, l'autre par une colonie orpheline. Dans tous les cas le couvain a évolué en sexués femelles.

B) Stimulations visuelles

Une micro-colonie contenant la femelle est introduite dans la pointe d'une pipette contenant une boulette de coton humide. Afin d'éviter toute interférence avec des phénomènes olfactifs, cette pipette est scellée à la flamme aux 2 extrémités. Les fourmis peuvent survivre plus de 2 mois dans un tel milieu confiné en dépit du manque de nourriture. La pipette est introduite dans une société d'ouvrières qui - peut-on supposer - perçoivent visuellement la reine prisonnière. Ici encore le couvain produit des larves femelles.

C) Stimulations tactiles

Une expérimentation directe visant à interdire les contacts entre reines et ouvrières par mutilation d'antennes échoue chez Plagiolepis. De même une destruction physiologique des récepteurs antennaires par action de la potasse conduit les sujets à une mort rapide. Il est d'ailleurs impensable chez les Insectes sociaux d'obtenir une survie compatible avec la manifestation d'un phénomène biologique en isolant physiquement ou physiologiquement les individus

les uns des autres.

Aussi avons-nous eu recours à une démonstration indirecte. On sait que chez les Fourmis, le comportement des reines varie beaucoup après la fécondation. Nous avons donc vérifié le pouvoir inhibiteur des reines vierges. Il est nul, c'est-à-dire qu'en leur présence il y a élevage de larves sexuées femelles. On pourrait penser que cette différence fondamentale entre reines vierges et reines fécondées est en liaison avec le fonctionnement de l'ovaire royal. Nous avons alors stérilisé des reines pondeuses en les soumettant aux rayonnements d'une source constituée par du Cobalt 60. La ponte est arrêtée aussi longtemps que les reines demeurent vivantes, preuve que l'ovogenèse est enrayée. Or de telles femelles gardent intact leur pouvoir royal: elles inhibent la sexualisation du couvain montrant ainsi qu'il n'y a pas relation entre le fonctionnement ovarien et le pouvoir inhibiteur.

L'absence d'inhibition des reines vierges n'est donc pas dû au non fonctionnement de l'ovaire. Par contre le comportement de ces reines est différent : par exemple, il n'y a pas de "cour royale" autour d'elles les stimulations tactiles étant sans doute d'un autre ordre.

En conclusion l'inhibition est liée à la présence d'une reine fécondée, vivante, en mouvement. En dernière analyse l'inhibition est liée à un effet de groupe à composante psychosomatique.

RESUME

La formation des nouveaux sexués femelles chez P. pygmaea apparaît comme un exemple particulièrement efficace de régulation sociale qui exige :

- l'absence des reines fécondées
- la présence d'ouvrières en nombre suffisant, sortant d'hibernation et jouant un rôle de premier plan dans la qualité et la quantité des aliments offerts aux larves sexuées (aspect trophogénétique du déterminisme).
- la présence de larves hivernantes du 3ème stade seules à être bipotentielles.

La reine féconde pygmaea contrôle donc l'apparition des nouveaux sexués. Un tel contrôle nous semble procéder de l'effet de groupe dont l'agent responsable est à rechercher parmi les stimulations sensorielles d'ordre tactile. Ces stimuli sensoriels tactiles peuvent se comparer aux actions psychosomatiques puisque c'est la perception tactile d'une reine vivante en mouvement par les ouvrières qui en dernière analyse déclenche l'inhibition.

SUMMARY

The production of new queens in P. pygmaea colonies is an instance of a particularly efficacious social regulation, which involves :

- the absence of mated queens
- the presence of workers in a sufficient number, which have just come out of hibernation and play a very important role as to the quality and the quantity of the food which is offered to the sexual larvae (trophogenetic aspect of the determinism).
- the presence of larvae at the third instar of the winterbrood, which are alone bipotential.

The wingless queen controls the apparition of new sexuals. We think that such a control results from the group effect whose factor should be looked for among the sensorial tactile stimulations. These sensorial tactile stimulations may be compared to the psychosomatic effects, since the tactile perception of a living moving queen by the workers produces lastly inhibition.

BIBLIOGRAPHIE

- BRIAN (M.V.), 1963 - Insectes soc., X(2), p. 91-102.
- GÖSSWALD (K) et BIER (K.), 1954 a - Insectes soc., I (4), p. 305-18.
1954 b - Insectes soc., I (3), p. 229-46.
- GRASSÉ (P.P.), 1967 - Coll. int. C.N.R.S., 173, p. 9-14.
- KAISLING (K.B.) et RENNER (M.), 1968 - Z. vergl. Physiol., 59, p. 357-61.
- PASSERA (L.), 1965 - C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 260, p. 6979-81.
- 1969 - Thèse Sci. nat. Toulouse, 256 p., Arch. orig. Centre Doc. C.N.R.S. n° 3120.

Biochemie der Kastenentstehung bei der Honigbiene

H. Rembold (Max-Planck-Institut für Biochemie, München, Deutschland)

Die Honigbiene (*Apis mellifica* L.) bildet zwei weibliche Kasten: die Bienenkönigin als Geschlechtstier und die Arbeiterinnen. Beide Kasten besitzen das gleiche Erbgut: die frisch geschlüpfte weibliche Bienenlarve ist nach allem, was wir heute wissen, noch völlig bipotent. Erst während einer sensiblen Phase von 2-3 Tagen wird entschieden, ob sie sich zur Königin oder zur Arbeiterin entwickelt. Diese Entscheidung wird allerdings im Bienenstock dadurch vorweggenommen, dass sich aus Eiern, die in Arbeiterinnenzellen abgelegt wurden, nur Arbeiterinnen entwickeln. Ganz entsprechend wachsen in Königinnen-(oder Weisel-)Zellen nur Königinnen heran. Wir werden aber später sehen, dass dieser so eindeutige Unterschied nichts anderes als eine Orientierungshilfe für die Brutpflegenden Ammenbienen darstellt: sie sorgen nämlich dafür, dass nur die in den Weiselzellen heranwachsenden Larven eine Nahrung erhalten, welche sie zu Königinnen determiniert.

Morphologische Kastenunterschiede

Schon ein äusserer Vergleich der beiden Kasten zeigt, wie tief durch die Determination in die weitere Entwicklung der Larve zur Imago eingegriffen wird. Der Körper der erwachsenen Königin ist um mehr als ein Drittel länger als der der Arbeiterin. Der Pollensammelapparat ist nur bei der Arbeiterin ausgebildet. Die Kopfform und vor allem die Mandibeln sind bei den beiden Kasten verschieden. Besonders stark sind die Unterschiede naturgemäss bei den Gonaden: Eierstöcke und Samenblase sind bei der Arbeiterin fast ganz verkümmert. Auch die Drüsen zeigen starke Unterschiede: von den exkretorischen Kopfdrüsen ist die Futtersaftdrüse bei der Arbeiterin - und hier besonders bei der Brutamme - mächtig entwickelt, bei der Königin nur als Anlage vorhanden; auch die Wachs- und die abdominalen Duftdrüsen sind nur bei der Arbeiterkaste entwickelt - was ja auch funktionell sinnvoll ist. Im endokrinen Drüsensystem zeigt das Volumen und auch der histologische Bau der Corpora allata grosse Unterschiede: das Wachstum dieser Drüse bleibt während der Imaginalentwicklung der Arbeiterin deutlich gegenüber dem der Königin zurück. Die Corpora cardiaca sind bei der adulten Königin etwa dreimal grösser als bei der Arbeiterin.

Biochemische Kastenunterschiede

Zu diesen morphologischen und histologischen Unterschieden tritt eine Differenzierung des Stoffwechsels, die an drei von uns untersuchten Beispielen verdeutlicht werden soll.

1. Einfluss auf den Energiestoffwechsel¹. Seit den Untersuchungen von Melampy und Willis (1939)² ist bekannt, dass die Königin in allen Stadien der Imaginalentwicklung einen höheren spezifischen Sauerstoffverbrauch hat als die Arbeiterin. Eine dreitägige Königinnenlarve veratmet beispielsweise $4\,700 \pm 1\,290 \mu\text{l}$ Sauerstoff pro Gramm Tier und Stunde, während der entsprechende Wert bei der Arbeiterin mit $2\,200 \pm 228 \mu\text{l}$ nur etwa halb so hoch ist. Die biochemische Ursache für diesen drastischen Unterschied fanden wir bei einer vergleichenden Analyse der Mitochondrien aus beiden Kasten. In diesen submikroskopisch kleinen Zellpartikeln läuft unter anderem der Hauptteil der Zellatmung ab, wobei der aus der Nahrung stammende Wasserstoff in einer Energiekaskade mit dem Sauerstoff der Atemluft verbrannt wird. Aus diesem noch nicht in allen Einzelheiten bekannten Prozess gewinnt der Organismus den grössten Teil der zur Aufrechterhaltung der Lebensvorgänge benötigten Energie.

Ein Vergleich der in den beiden Kasten vorhandenen Mitochondrien zeigt bei allen Entwicklungsstadien einen krassen Unterschied: schon die dreitägige, gerade determinierte Königinnenlarve enthält etwa fünfmal mehr Mitochondrien als die gleichaltrige Arbeiterinnenlarve! Zu dem quantitativen kommt noch ein starker qualitativer Unterschied: bei gleichen Mengen veratmen Mitochondrien aus Königinnen die angebotenen Substrate wesentlich stärker als es die Zellpartikel aus Arbeiterinnen vermögen. Den Grund dafür fanden wir bei einem spektroskopischen Vergleich: Mitochondrien aus Arbeiterinnenlarven enthalten zwei wichtige Komponenten der Atmungskette (Cytochrom c und Cytochrom-Oxydase) in geringerer Menge als die Mitochondrien der Königinnenlarven - ihre Atmung ist also gedrosselt! Erst während der späteren Puppenentwicklung erhalten auch sie ihre volle Leistungsfähigkeit.

2. Einfluss auf den Kohlenhydratstoffwechsel³. Bereits während der Imaginalentwicklung bekommt die Honigbiene einen beträchtlichen Teil ihrer Nahrung als Invertzucker angeboten. Eine vergleichende Analyse der Zucker abbauenden Enzyme in beiden Kasten brachte keine auffallenden Unterschiede. Sie zeigen in beiden Fällen einen Aktivitätsverlauf,

der bei den sich verschieden rasch entwickelnden Kasten nicht vom Alter, sondern vom Entwicklungszustand der Tiere abhängt. Auffallend ist eine sprunghafte Aktivitätszunahme der Fructose-diphosphat-aldolase am Ende der Fressperiode, deren Wert innerhalb weniger Stunden bei beiden Kasten auf das über Fünffzigfache ansteigt! Alle anderen glykolytischen Enzyme folgen dagegen einem gleichbleibenden oder während der weiteren Entwicklung abfallenden Verlauf. Das Determinationsgeschehen greift offenbar nicht in die Steuerung der Enzymsynthese ein: der regulierende Eingriff erfolgt vielmehr auf dem Substratniveau! Eine Bestimmung des Glykogengehalts in den verschiedenen Entwicklungsstadien beider Kasten zeigt, dass die Synthese dieses Reservestoffs in der Königin drastisch verringert ist, ohne dass sich Zwischenstufen des Kohlenhydratstoffwechsels anreichern. Im Gegensatz zur Arbeiterin, die während der Larvenentwicklung einen hohen Glykogenspeicher anlegt, baut schon die dreitägige Königinnenlarve ihren noch vorhandenen Glykogenspeicher sehr rasch ab und hält ihn im Verlauf der weiteren Entwicklung auf einem niedrigen Niveau. Da auch keine auffälligen Fett- oder Proteinspeicher gebildet werden, vermögen wir im Augenblick noch nicht zu sagen, in welcher Form bei der Königin die für die Puppenentwicklung benötigten Reservestoffe angelegt werden.

3. Einfluss auf die Proteinbiosynthese. Unser drittes Beispiel führt uns an die Frage einer direkten Beeinflussung der genetischen Information heran: wird im Verlauf der Determination nicht nur die Steuerung der Morphogenese beeinflusst, sondern in einigen Fällen direkt die Ablesung der genetischen Information bei der Synthese ganz bestimmter Eiweissstoffe? Wir haben diese Frage mit Hilfe der Isotopentechnik untersucht: Königinnenlarven wurden kurzzeitig mit der Aminosäure Phenylalanin gefüttert, welche mit radioaktivem Wasserstoff etikettiert war, entsprechende Arbeiterinnenlarven mit der gleichen Aminosäure, die aber mit radioaktivem Kohlenstoff markiert war. Beide Isotope lassen sich nebeneinander sehr einfach quantitativ bestimmen. Eine vergleichende Analyse der Haemolymphproteine zeigte neben einem weitgehend gleichförmigen Bild, dass eine bestimmte Eiweissfraktion nur in der Königin, eine andere nur in der Arbeiterin synthetisiert wird. Letztere konnten wir inzwischen weitgehend reinigen und wir sind dabei, mit Hilfe der immunologischen Technik dieses Protein vollends als reines Arbeiterinnenspezifisches Antigen in die Hand zu bekommen. Für unsere Betrachtung ergibt sich aber schon jetzt folgende bedeutsame Tatsache: im

Verlauf des Determinationsgeschehens wird nicht nur in die - quantitative - Steuerung biochemischer Abläufe eingegriffen, sondern auch die - qualitative - Auswertung der im Erbgut gespeicherten Information in einigen wenigen Fällen beeinflusst.

Der Determinationsstoff⁴

Brutschrankversuche zeigen, dass für den Determinationseffekt nur die Nahrung der jungen Larve entscheidend ist. Dabei spielen weder die Menge noch zum Beispiel der Wassergehalt der angebotenen Nahrung eine wesentliche Rolle. Auch bei der Aufzucht der weiblichen Bienenlarven auf überreichlichen Mengen Arbeiterinnenfuttersaft entstehen nur Arbeiterinnen! Es ist auch nicht entscheidend, dass die Larven einen ihrem Alter entsprechenden Futtersaft erhalten. Es genügt, sie mit einem aus Zellen dreitägiger Larven entnommenen Weiselzellenfuttersaft aufzuziehen, um Königinnen zu erhalten. Bei diesen Brutschrankversuchen entstehen neben den reinen Kasten auch Zwischenformen. Solche Tiere besitzen zum Teil die Merkmale einer Königin - zum Beispiel einen kurzen Rüssel und stark entwickelte Ovarien - und zum Teil die einer Arbeiterin - wie die Form der Mandibeln und der Sammelbeine.

Es ist uns im Verlauf der letzten Jahre gelungen, aus der Nahrung der Königinnenlarve - dem Weiselzellenfuttersaft - den für die Determination verantwortlichen Stoff hoch anzureichern. Der dabei eingeschlagene Weg sei kurz skizziert. Weiselfutter lässt sich in seine Komponenten Protein, Lipid, Heterocyclus und Dialysat zerlegen und auch wieder regenerieren, ohne dass die biologische Aktivität zerstört wird. Aus dem Dialysat lässt sich eine determinierende Fraktion entfernen, deren Fehlen zur Folge hat, dass nun auch mit Weiselfutter nur noch Arbeiterinnen entstehen. Diesen modifizierten Futtersaft verwenden wir als Grundfutter im Aufzuchtversuch. Eine diesem Grundfutter zugesetzte Fraktion ist biologisch aktiv, wenn im Aufzuchtversuch Königinnen und Zwischenformen neben Arbeiterinnen entstehen. Mit diesem - sehr zeitraubenden und natürlich vom Bienenjahr abhängigen - biologischen Test erhielten wir bei der Aufarbeitung von insgesamt 5 kg Weiselzellenfuttersaft 450 mg einer biologisch hochaktiven Fraktion. Der darin enthaltene Determinationsstoff ist zwar chemisch sehr stark eingeeengt, aber noch nicht rein genug, um schon Aussagen über die Stoffklasse machen zu können, von der er sich herleitet. Er ist auch bei hoher Anreicherung selbst

bei vorsichtiger Behandlung aussergewöhnlich labil, eine Eigenheit, die sich schon bei der Lagerung des Weiselfutters in einer kontinuierlichen Abnahme der biologischen Aktivität zeigt.

Die Funktion der Ammenbienen⁵

Mit dem Nachweis einer Substanz, welche für die Entstehung der beiden Bienenkasten verantwortlich ist, erhebt sich die Frage nach ihrer kontrollierten Synthese durch die Ammenbienen. Wie lässt es sich verstehen, dass ein Bienenvolk sich bei Bedarf innerhalb kurzer Zeit auf die Produktion von Königinnen umstellen kann?

Eine Vielzahl vergleichender Analysen hat gezeigt, dass die Nahrung der Arbeiterinnen- und der Königinnenlarven praktisch die gleiche Zusammensetzung hat⁶. Neben dem Determinationsstoff wurde als einziger Unterschied eine zehnfach höhere Konzentration von Pantothensäure, Biopterin und Neopterin im Weiselfutter nachgewiesen. Alle drei Verbindungen spielen beim Determinationsgeschehen keine Rolle. Sie haben aber als Cofaktoren eine wichtige Stoffwechselfunktion. Pantothensäure als Bestandteil des Coenzym A, hydriertes Biopterin als Cofaktor verschiedener mischfunktioneller Oxygenasen. Histoautoradiographische Untersuchungen zeigen einen erhöhten Einbau der markierten Pterine in stark stoffwechselaktive Gewebe (Imaginalscheiben, Muskulatur)⁷. Da sich Pantothensäure und Biopterin schon in geringen Konzentrationen mikrobiologisch bestimmen lassen, konnten wir sie als Leitsubstanzen für den Nachweis der Futtersaftbildung in der Ammenbiene verwenden.

Arbeitsbienen haben vier im Kopf und im vorderen Thorax gelegene Drüsen mit äusserer Sekretion, von denen bei der Amme die Pharynxdrüse besonders aktiv ist. Nach Verfütterung wird markiertes Biopterin deutlich in diese Drüse und auch in die Mandibeldrüse eingebaut. Der Biopterin Gehalt der Mandibeldrüse hängt von der Pflegefunktion ab und ist bei Weiselammen mehr als zweihundertfach höher als bei Bienen, welche Arbeiterinnenbrut füttern. Ganz entsprechenden Verhältnisse findet man für die Pantothensäure. In den anderen Drüsen ist die Konzentration dieser beiden Leitsubstanzen dagegen nicht verändert. Andererseits liessen sich die für Bienenfuttersäfte charakteristischen Stoffe nur in der Pharynxdrüse nachweisen. Diese Ergebnisse zeigen sehr überzeugend, dass bei der Bildung des Weiselzellenfuttersaftes zwei Drüsen zusammenwirken: Die Pharynxdrüse produziert das Grundfutter, welches mit dem Arbeiterinnen-

futter identisch ist, während die für Weiselfutter typischen Bestandteile, wozu man wohl auch den Determinationsstoff zählen muss, aus der Mandibeldrüse stammen. Mit dem einfachen Mechanismus einer Aktivierung der Mandibeldrüse unter der Wirkung eines Pheromons können sich die brutpflegenden Bienen bei Bedarf sehr rasch auf die Produktion von Weiselfutter umstellen. Welche Rolle die drei Leitsubstanzen in der Mandibeldrüse spielen, ist noch unbekannt. Man kann aber vermuten, dass sie in einer Beziehung zur Biosynthese des Determinationsstoffs stehen.

Theorie der Kastenbildung

Uebersichten wir das bisher Gesagte, dann stehen einem sicher bald chemisch definierten trophogenen Determinationsstoff eine Vielzahl morphologischer und biochemischer Folgereaktionen gegenüber, die - ausgehend von einer sensiblen Phase - im Verlauf der Imaginalentwicklung zur Entstehung der beiden weiblichen Kasten führen. Diese sind bei grossen Unterschieden im Körperbau an ihre sozialen Funktionen gut angepasst - man denke nur an den Pollensammelapparat bei der Arbeiterin oder an die mächtig entwickelten Gonaden bei der Königin. Eine vergleichende biochemische Analyse zeigt uns schon an wenigen Beispielen, wie tief das Determinationsgeschehen auch in den Energiestoffwechsel, in die Steuerung der Stoffwechselwege und in die Verwertung genetischer Information eingreift. Wenn wir vergleichbare Abläufe beim Säuger suchen, dann drängt sich uns ein Vergleich mit der Wirkung des Thyroxins auf: auch hier der starke Einfluss auf die Morphogenese einerseits und auf den Stoffwechsel andererseits. Erwartungsgemäss ist dieses Hormon aber bei der Honigbiene selbst in Konzentrationen von 0,1mg pro g Futtersaft im Aufzuchtversuch wirkungslos.

Wir können als Arbeitshypothese annehmen, dass der Determinationsstoff die Aufgabe hat, ein in zu geringer Menge produziertes Hormon zu ergänzen, welches - ähnlich wie beim Säuger das Thyroxin - bei der Honigbiene eine morphogenetische und eine Stoffwechselwirkung entfaltet. Diese Hypothese stützt sich nicht zuletzt auf die Beobachtung, dass die Entwicklung der endokrinen Drüsen bei beiden Kasten sehr unterschiedlich ist.

Wir können wohl kaum annehmen, dass die Phylogenie der sozialen Insekten losgelöst von der Entwicklung der solitären Insekten verlaufen ist. Die angedeutete Arbeitshypothese schliesst dann aber die Forderung ein, dass die Insekten ganz allgemein ein morphogenetisch wirkendes

Hormon enthalten müssen, welches bei der Honigbiene den Determinationsstoff des Weiselfutters zu ersetzen vermag.

Diese Forderung konnten wir bestätigen. Es wurden 1.000 Seidenspinner in der gleichen Weise wie beim Weiselfutter üblich aufgearbeitet. Die biologische Aktivität fand sich an der zu erwartenden Stelle und führt im Aufzuchtversuch zur Entstehung von Bienenköniginnen, Zwischenformen und Arbeiterinnen. Soweit die Genauigkeit des biologischen Tests eine quantitative Aussage zulässt, kann man sagen, dass sich aus 1.000 Faltern soviel Determinationsstoff gewinnen lässt, wie in etwa 1 kg Weiselzellenfuttersaft enthalten ist. Die Aktivität findet sich in gleicher Stärke in den männlichen wie in den weiblichen Tieren. Das chemische Verhalten spricht dafür, dass der aus dem Seidenspinner angereicherte Determinationsstoff eine zumindest ähnliche wenn nicht sogar identische Struktur wie der aus Weiselfutter hat. Wir sind dabei, durch die Aufarbeitung und Untersuchung möglichst verschiedener Insekten diesen Befund zu verallgemeinern.

Das bisher gewonnene Ergebnis darf als eine starke Stütze für die diskutierte Theorie betrachtet werden, dass die Kastenbildung ihren Ursprung in einer zu geringen Hormonproduktion während einer sensiblen Entwicklungsphase hat. Sind nach Ablauf dieser Periode die Weichen für die weitere Entwicklung erst einmal gestellt, dann wird durch eine Normalisierung der Hormonproduktion auch der Stoffwechsel normalisiert. Der weitere Ablauf der Morphogenese aber ist irreversibel festgelegt.

Danksagung

Die beschriebenen Untersuchungen waren nur möglich dank der fortwährenden Unterstützung durch meinen Lehrer, Herrn Prof. A. Butenandt, und durch Herrn Dr. K. A. Forster, Firma H. Mack, Nachf. Einen wesentlichen Anteil haben ferner meine Mitarbeiter Dr. G. Hanser, welche die biologischen Tests durchführte, Dr. Ch. Czoppelt, der die extramitochondrialen Enzyme, Dr. M. Osanai, der die Mitochondrien und Dipl.-Chem. H. Graf, der die Haemolymphproteine untersuchte. Die Arbeiten wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft und die A.v.Humboldt-Stiftung unterstützt.

Summary

Biochemistry of Caste Formation in the Honey Bee

Female bee larvae are bipotent and can be determined to

queens within the first three days of larval development. The adult castes (queens and workers) differ from each other in many morphological and metabolic properties. Especially significant biochemical differences were found in energy and in carbohydrate metabolism. The quantity of the mitochondria in the queen is more than 2-fold higher than that of the worker throughout the developmental stages. The worker larvæ contain quantitatively less cytochrome c and cytochrome oxidase than the queen larvæ. Glycogen is accumulated only in the worker during larval development. Other differences are found in protein biosynthesis: apparently genes are activated or blocked under the action of a trophogenic factor contained in Royal Jelly. This chemical labile determining substance has been partially purified from queen food. It could also be demonstrated in extracts from male and female silkworms. From the data presented a working hypothesis is proposed: caste formation is explained as a consequence of hormonal deficiency in a certain stage of imaginal development. The function of the determining substance which may be identical with the deficient hormone, is to repair this deficiency. In this case sexually mature females develop, under hormonal deficiency workers are formed. One can conclude from this theory that a hormone with morphogenetic and metabolic activity is present in all insects, as has been proved with the silkworm. It will be the task of future experiments to test this generalization by the demonstration of determining activity in a series of other non social insects.

Literatur

1. M. Osanai u. H. Rembold, Biochim. Biophys. Acta 162, (1968) 22.
2. R. M. Melampy u. E. R. Willis, Physiol. Zool. 12, (1939) 302.
3. Ch. Czoppelt u. H. Rembold, Z. Physiol. Chem. 348, (1967) 1229.
4. H. Rembold u. G. Hanser, Z. Physiol. Chem. 339, (1964) 251; Uebersicht: H. Rembold, Vitamines, Hormones, 23, (1965) 359. -, Umschau Wiss. Technik 1967, 454; -, Allgem. Deutsche Imkerz. 2, (1968) 75.
5. G. Hanser u. H. Rembold, Z. Naturforschg. 19b, (1964) 938.
6. H. Rembold, loc. cit. 4.
7. G. Hanser u. H. Rembold, Z. Naturforschg. 23b, (1968) 666.

Unterschiede in der Kastendetermination zwischen den beiden Hummelarten *Bombus hypnorum* und *Bombus terrestris*.

P.-F. Röseler (Zoologisches Institut II, D-87 Würzburg, Röntgenring 10)

Bei den beiden Hummelarten *B.hypnorum* und *B.terrestris* unterscheiden sich Arbeiterinnen und Königinnen morphologisch nur in der Körpergröße. Das führte zu der Annahme, daß lediglich die Nahrungsmenge dafür verantwortlich ist, ob sich eine Larve zu einer Arbeiterin oder Königin entwickelt.

An *B.hypnorum*-Völkern ließ sich zeigen, daß das Verhältnis Arbeiterinnenanzahl : Larvenanzahl über die Entwicklung zu Arbeiterin oder Königin entscheidet. So konnte experimentell die Aufzucht neuer Königinnen in jeder Phase der Volksentwicklung dadurch erreicht werden, daß die Anzahl der Larven verringert wurde. Sogar Larven aus den ersten Eiern, die Königinnen nach der Nestgründung legten, entwickelten sich zu Königinnen.

Auch bei *B.terrestris* ist eine ausreichende Ernährung der Larven Voraussetzung für die Aufzucht von Königinnen. Im Gegensatz zu *B.hypnorum* verhindert jedoch die Anwesenheit der Königin im Volk die Entstehung neuer Königinnen, auch wenn das Verhältnis Arbeiterinnenanzahl : Larvenanzahl optimal ist. Erst am Ende der Volksentwicklung erlischt diese Hemmwirkung. Die Determinationsphase zu Königin oder Arbeiterin liegt in den ersten 3,5 Larventagen. In dieser Zeit wird darüber entschieden, ob Larven zu Arbeiterinnen oder Königinnen aufgezogen werden. Die bisherigen Versuche deuten darauf hin, daß die Königin die Larven nicht direkt beeinflußt; die Regulation scheint vielmehr über die Arbeiterinnen zu erfolgen.

(Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützt.)

Répartition des principales espèces de Macrotermes (Isoptera, Termitidae) de la faune éthiopienne.

J.E. Ruelle (Département de Zoologie, Faculté des Sciences, Université Lovanium, B.P. 220, Kinshasa XI, République Démocratique du Congo)

Un certain nombre de points de récolte - 797 - ont été repérés au cours d'un travail de révision systématique du genre Macrotermes (à paraître prochainement). Leur distribution, celle des espèces récoltées en ces points et les questions que posent ces données, sont discutées dans cette communication.

Les Macrotermes ont déjà été abondamment étudiés, en nature et au laboratoire. Leurs nids, toujours volumineux, parfois spectaculaires, peuvent être d'architecture très élaborée, p. ex. celui de M. bellicosus (Smeathman) en Afrique centrale (= M. natalensis)(1). D'où l'abondance des récoltes sur l'ensemble du continent africain: par comparaison avec la sous-famille des Nasutitermitinae, revue sur 2401 échantillons et comprenant 47 espèces pour la même région (2), la redescription des 12 espèces de Macrotermes a impliqué l'examen de 2123 échantillons.

Ce chiffre et les sommes partielles qui le composent, même s'il comprenait la totalité des collections publiques et privées, ne constituerait pas encore un échantillonnage adéquat: telle ne semble d'ailleurs pas avoir été l'intention des récolteurs, bien que certaines régions aient été prospectées plus systématiquement que d'autres (°).

Un traitement statistique de ces données ne

(°) A titre d'exemple, voici quelques pays ou ensembles de pays africains avec leur superficie et le nombre de points de récolte: Pays Superficie Localités

- Ancienne A.E.F. (Gabon, Brazzaville, R.C.A., Tchad)	2 510 000 km ²	13
- Angola + Mozambique	2 017 700	17
- Rép. dém. du Congo	2 345 000	139
- Rép. Sud-Africaine (Cap, Orange, Natal, Transvaal)	1 224 000	202

peut donc être envisagé et les conclusions concernant les densités de population restent qualitatives. On peut néanmoins faire les constatations suivantes :

1) Aire de répartition : M.subhyalinus (Rambur), le M.bellicosus de la littérature, est le plus largement distribué : 206 localités sur l'ensemble de la région éthiopienne, sauf en République Sud-Africaine et dans la partie occidentale du Congo. Son adaptabilité à des conditions semi-désertiques avait déjà été remarquée (3) ; on peut noter cependant que, dans certaines régions, p.ex. le Sud-Ouest africain, la taille des individus récoltés s'avère nettement inférieure à la moyenne.

La même remarque vaut pour M.bellicosus (Smeathman), recensée de 178 localités. Ce fut le premier Macrotermes à être décrit (4). Un travail ultérieur (5) apporta des compléments de description qui s'appliquaient en réalité à M.subhyalinus. Une ressemblance superficielle avec M.natalensis (Haviland) acheva la confusion. En fait, M.bellicosus semble bien être une espèce de climat chaud et humide ; bien qu'on l'ait trouvée à proximité du lac Tchad, elle ne dépasse guère l'Uganda vers l'est et n'a été trouvée nulle part dans les forêts claires à Brachystegia au sud du Congo (6). Les plus grands spécimens viennent d'Afrique centrale, dans des régions forestières où les colonies envahissent rapidement clairières, villages et bords de routes ; les plus petits viennent généralement de régions moins pluvieuses d'Afrique occidentale. La seule morphologie ne permet pas de séparer nettement les échantillons d'Afrique occidentale de ceux d'Afrique centrale ; aussi, malgré l'absence de récoltes du Cameroun, n'a-t-on pas jugé nécessaire de partager M.bellicosus en deux sous-espèces géographiques. Le problème est cependant posé.

Tout autre est le cas du vrai M.natalensis. La Zambie marque la limite septentrionale d'extension de cette espèce, dont les 241 points de récolte se trouvent surtout en République Sud-Africaine (173 points) et dans le Sud-Ouest africain (51 points). Elle est par ailleurs la seule espèce de Macrotermes qu'on ait récoltée dans la province du Cap et l'Etat libre d'Orange, d'où l'on peut supposer une adaptation climatique assez différente de celle de M.bellicosus (sans qu'il soit nécessaire d'en détailler ici les caractéristiques morphologiques).

Une autre espèce assez largement représentée est M. michaelsoni (Sjöstedt), limitée

elle aussi au sud du continent (117 localités). Commune dans le Sud-Ouest africain, où elle supporte des climats à précipitations annuelles de l'ordre de 150 à 200 mm, ainsi que dans la vallée du Zambèze, elle ne dépasse pas sur la rive atlantique l'angle nord-est du Natal, mais remonte jusqu'en Tanzanie.

L'Afrique orientale est la région-type de M. falciger (Gerstäcker)^o, dont les 78 localités de récolte incluent cependant plusieurs échantillons du Transvaal et du Swaziland (où il fut décrit sous les noms de M. swaziae et M. usutu). Pour des raisons encore inconnues, il n'a pas été rencontré à l'ouest de la Zambie et de la Rhodésie ; dans ces dernières régions son habitat de prédilection semble être la forêt claire à Brachystegia.

Négligeant ici les espèces peu répandues (M. herus, M. ivorensis, M. lilljeborgi, M. nobilis, M. ukuzii), on mentionnera pour finir M. muelleri (Sjöstedt) et M. vitrialatus (Sjöstedt). Le premier est typiquement une espèce de forêt, assez abondante (49 localités) et vivant aussi bien dans les forêts-galeries en bordure méridionale du Congo que dans les régions équatoriales. (On serait tenté d'attribuer à cet habitat forestier le fait que les sexués reproducteurs ne sont pas abrités dans une cellule spéciale du nid. Mais d'autres Macrotermes de forêt ont une cellule royale (7), et on n'a pas toujours trouvé cette cellule chez des Macrotermes de savane (8).) - Quant à M. vitrialatus (52 localités), espèce de savane ou de forêt claire, il semble relayer M. muelleri à partir des mosaïques forêt-savane depuis le 4^e parallèle Sud environ jusqu'au Transvaal. - L'idée de relais est suggérée par l'ethologie de M. vitrialatus, coupeur de feuilles et récolteur en plein jour, comme les Macrotermes de forêt. (Incidentement, M. falciger en Rhodésie et en Afrique du Sud peut aussi affronter la lumière du jour^{oo}.)

^o Ce nom a priorité sur la dénomination : M. goliath.

^{oo} W.G.H. Coaton, M.G. Bingham : comm.personnelle.

2) Espèces sympatriques : Une question naît de l'étude des insectes en collections et mérite d'être posée à ceux qui travaillent sur le terrain : celle des espèces sympatriques et plus précisément des hybrides possibles. Dans plus d'un cas, l'échantillon a été difficile à identifier, et la chose semble avoir été plus fréquente dans les régions où cohabitent deux espèces voisines : citons M. michaelseni et M. subhyalinus dans le Sud-Ouest africain, M. bellicosus et M. subhyalinus dans le nord-est du Congo, M. falciger et M. subhyalinus au Katanga, M. natalensis et M. ukuzii au Natal. On n'explique pas tout en invoquant l'insuffisance de l'échantillon (assez fréquente dans le cas d'Insectes sociaux, où manquent la plupart du temps les imagos), ou le mélange d'espèces dans les flacons (possible avec des récolteurs bénévoles).

L'hypothèse d'une hybridation inter-spécifique ne peut être vérifiée que par l'obtention préalable de données précises sur les dates et heures d'essaimage dans les régions citées, ainsi que sur les réactions des colonies de Macrotermes vis-à-vis d'autres espèces du même genre. Elle ne paraît pas devoir être rejetée a priori.

3) Facteurs écologiques : Une comparaison détaillée des données de répartition avec les données climatiques et pédo-botaniques n'a pu encore être faite. L'impression générale, énoncée ci-dessus, est celle d'une sensibilité plus ou moins accusée à la pluviosité - ou à son absence. Mais, même en ce domaine, l'adaptabilité est grande ; et quant aux préférences alimentaires des Macrotermes (s'ils en ont), elles ne se dégagent pas clairement des fiches de récolte. Il appartiendra aux écologistes, dont les recherches ont déjà commencé (9), d'approfondir ce point, aussi bien que celui de la compétition inter-spécifique. Du moins peut-on espérer que le systématicien, malgré les limites classiques de l'identification sur individus conservés (malgré aussi les remaniements nomenclatureaux qu'il aurait préféré éviter !), contribuera à fournir les bases et à poser les questions d'où sortira une meilleure connaissance des équilibres naturels, mieux préservés peut-être - mais pour combien de temps encore ? - en Afrique qu'ailleurs.

(1) P.P. Grassé & Ch. Noirot 1961, Insectes soc. 8, 311-359, pls I et XV ; M. Lüscher 1961, Scientific American 205, 138-145.

(2) W.A. Sands 1965, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Suppl 4, 1-172.

- (3) Grassé & Noirot, o.c., p.325
 - (4) H. Smeathman 1781, Phil.Trans. 71, 139-192.
 - (5) H.A. Hagen 1858, Linn.ent. 12, 1-342.
 - (6) R.W.J. Keay et al. 1959, Vegetation map of Africa South of the Tropic of Cancer. Explanatory notes. Oxford.
 - (7) RP. Grassé & Ch. Noirot 1951, Ann.Sc.Nat., Biol. An. 13, 290-342, figs 15 et 16.
 - (8) H. Weidner 1961, Publ.Cult.Comp.Diam.Angola 54, p. 38.
 - (9) Pour ne citer que deux contributions récentes :
G. Mathot 1965, C.R. Ve Congrès U.I.E.I.S., 117-129.
P. Bodot 1967, Insectes soc. 14, 229-258.
-

(Erratum : L'absence de M.bellicosus du Cameroun n'est pas complète ; au moins un échantillon fut récolté à Mamfe, près de la frontière du Nigéria : mai 1957, W.Wilkinson.)

Die Elimination überzähliger Ersatzgeschlechtstiere bei der Termiten *Kaloterme flavicollis*.

E. Ruppli (Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut, Universität Bern, Schweiz).

Eine Kolonie der Termiten *Kaloterme flavicollis* besitzt normalerweise ein Geschlechtstierpaar, welches für die Vermehrung innerhalb der Kolonie verantwortlich ist. Fällt dieses Paar aus irgendeinem Grunde aus, so sorgt ein Regulationsmechanismus dafür, dass die verwaiste Kolonie nicht ausstirbt: einige der Larven und Nymphen häuten sich zu Ersatzgeschlechtstieren. Dadurch besitzen solche Kolonien meistens weit mehr als nur zwei Ersatzgeschlechtstiere. Schon Grassi und Sandias (1893) haben aber beobachtet, dass nach einer gewissen Zeit nur noch ein Ersatzgeschlechtstierpaar in der Kolonie vorhanden ist, und seither haben andere Autoren beschrieben, dass Larven und Nymphen die überzähligen Ersatzgeschlechtstiere auffressen. Ungelöst blieb jedoch die Frage, wie dieser Eliminationsprozess ausgelöst wird. Nach Grassé und Noirot (1960) und nach Lüscher (1952) sind die Larven und Nymphen allein für die Elimination verantwortlich.

Meine Untersuchungen haben ergeben, dass die Elimination ausbleibt, wenn man den Ersatzgeschlechtstieren die Antennen entfernt. Deshalb liegt die Vermutung nahe, dass die Ersatzgeschlechtstiere selbst aktiv am Eliminationsprozess beteiligt sein müssen. Dauerbeobachtungen kleiner Kolonien mit mehreren Ersatzgeschlechtstieren haben denn auch gezeigt, dass zwischen den Ersatzgeschlechtstieren Aggressionshandlungen stattfinden, die oft zu Verletzungen des einen Tieres führen. Die verletzten Ersatzgeschlechtstiere werden dann durch die Larven und Nymphen gefressen. Der Verlauf dieser Aggressionshandlungen wurde bereits früher beschrieben (Ruppli und Lüscher 1964). Hier sei nur darauf hingewiesen, dass die Aggression - nach einer Latenzzeit von einigen Stunden bis zu mehreren Tagen - von einem bestimmten Ersatzgeschlechtstier ausgeht und sich in der Regel gegen ein bestimmtes anderes Ersatzgeschlechtstier richtet. Letzteres verhält sich dabei passiv und versucht den Angriffen durch Flucht zu entgehen. Dieses Verhalten kann sich über längere Zeit hinziehen und endet meistens damit, dass das angegriffene Tier verletzt und in der Folge durch Larven und Nymphen aufgefressen wird. Es ist bemerkenswert, dass damit die Aggressivität des angreifenden Tieres erlischt.

Da antennenlose Ersatzgeschlechtstiere nicht eliminieren, besteht kaum ein Zweifel, dass der Eliminationsprozess olfaktorisch gesteuert wird. Es wäre denkbar, dass die Regulation durch geschlechtsspezifische Duftstoffe (Pheromone) geschieht: Männchen eliminieren Männchen und Weibchen die Weibchen. Nun habe ich aber beobachtet, dass auch Ersatzgeschlechtstiere des andern Geschlechts angegriffen und verletzt werden. Diese Tatsache zeigt, dass der Regulationsmechanismus komplizierter ist. Denkbar wäre, dass ausser den möglichen geschlechtsspezifischen Duftstoffen auch individuelle Stoffe eine Rolle spielen, die eine individuelle Paarbildung ermöglichen würden. Zwischen den beiden Partnern eines Paares gäbe es dann keine Aggressionen mehr, hingegen würden alle übrigen Ersatzgeschlechtstiere angegriffen und eliminiert.

Literatur

P.P. Grassé und Ch. Noirot 1960, Insectes sociaux 7, 109-123.

B. Grassi und A. Sandias 1893, Atti Accad. Gioenia, Catania 6/7, 1-150.

M. Lüscher 1952, Z. vergl. Physiol. 34, 123-141.

E. Ruppli und M. Lüscher 1964, Rev. Suisse Zool. 71, 626-632.

Photoaktive Substanzen in verschiedenen prädisponierten Eiern und Junglarven von Formica polycтена Foerst.

G.H.Schmidt (Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, DBR)

Der bei Waldameisen bekannte Saisondimorphismus der Oogenese ist mit einem unterschiedlichen Aufbau des gesamten Ovarioleninhalts verbunden¹. In den polytroph-merostischen Ovarien dieser Ameisen zeigen die Nährzellen ausgeprägte Unterschiede. Es ergaben sich Beziehungen zwischen der Größe der Nährzellkerne und der Ausbildung ribonukleinsäurehaltiger Strukturen in den Oocyten der Königin. Aus den im Frühjahr abgelegten Eiern mit großen Polplasmen entwickeln sich normalerweise Geschlechtstiere, aus den polplasmaarmen Sommereiern Arbeiterinnen. Diese unterschiedliche Prädisposition der beiden Eitypen sieht Bier in der Ernährung der Königinnen begründet, für die der Jahreszyklus der Temperatur das auslösende und steuernde Prinzip darstellen soll. Hierbei ist die tropische Potenz der Jungarbeiterinnen schließlich entscheidend². Während der Frühjahrsaktivierung laufen in diesen Jungarbeiterinnen deutlich erkennbare stoffliche Veränderungen ab, die sich anhand der photoaktiven Stoffe demonstrieren lassen⁴. Gerade zur Zeit der Geschlechtstieraufzucht kommt es zur Bildung von Riboflavin-Pteridin-Verbindungen⁵.

Im Anschluß an diese Befunde erhebt sich die Frage nach der Art der unterschiedlichen Prädisposition der beiden Eitypen, und ob die in den Ammen auftretenden Riboflavin-Pteridin-Verbindungen hierbei eine Rolle spielen. Zur Beantwortung der Fragestellungen wurden die photoaktiven Stoffe in den verschiedenen Eitypen und Junglarven nach bekannten Methoden⁴ analysiert. Weiterhin wurden über das ganze Jahr hinweg Königinnen aus Freilandnestern entnommen, die Ovarien herauspräpariert und auch diese sowie ablegereife Oocyten auf die Anwesenheit von fluoreszierenden Stoffen untersucht.

1) K.-H.Bier 1954, Biol. Ztbl. 73, 170-190.

2) K.Gößwald und K.-H.Bier 1954, Insectes sociaux 1, 229-246.

3) K.-H.Bier 1958, Biol. Ztbl. 77, 257-265.

4) G.H.Schmidt 1968, Insectes sociaux 15, 261-270.

5) G.H.Schmidt und M.Viscontini 1964, Helv. Chim. Acta 47, 2049-2052.

Ergebnisse

I. Untersuchung der Eier und Eilarven

1. Wintereiern der Königinnen: Nach Homogenisierung in Methanol:1% wässr. Ammoniaklösung (3:1) tritt momentan eine intensive Gelbfärbung auf; auch das Filtrat ist gelb gefärbt. Auf Filtrierpapier sind nach zweidimensionaler Chromatographie (Papier: S. & S. 2043 b mgl, 1. Propanol:1% wässr. Ammoniak (2:1), 2. Butanol:Methanol:Eisessig:Wasser (4:1:1:1)) fluorescierende Stoffe mit sehr hohen R_f -Werten sichtbar, von denen die gelbgrün fluorescierende Substanz die Gelbfärbung der Lösung verursacht. Aus dieser Substanz kann Riboflavin freigesetzt werden, das offenbar mit anderen fluorescierenden Stoffen gebunden vorliegt. Aus einer rosa-violett fluorescierenden Substanz konnte nach Zersetzung 7-Hydroxylumazin erhalten werden. Besonders auffallend ist die starke Anreicherung von Isoxanthopterin in Wintereiern. Freies Riboflavin ist nur in sehr geringen Mengen nachweisbar. Daneben tritt ein Riboflavinderivat auf⁶. Außerdem wurde Lumazin nachgewiesen.

Unterschiede zwischen befruchteten und unbefruchteten Eiern waren nicht signifikant. Quantitative Unterschiede zwischen Eiern, die im Freiland oder im Labor abgelegt waren, ließen sich nicht sichern.

Das typische Chromatogramm-Muster kann sogleich nach der Eiablage beobachtet werden und bleibt während der 7-tägigen Embryonalentwicklung im Freiland sowie im Labor auffallend konstant.

2. Larven aus Wintereiern: Auch während des ersten Larvenstadiums bleiben im Freilandnest die fluorescierenden Stoffe mit den hohen R_f -Werten und das Isoxanthopterin weitgehend erhalten, um sogleich nach der Determination, also zu Beginn des 2. Larvenstadiums, zu verschwinden. Die Unterschiede zwischen Wintereiern und den aus ihnen im Freiland aufgezogenen Geschlechtstierlarven sind im Hinblick auf das Fluoreszenzmuster gering. Im 2. Larvenstadium tritt zusätzlich eine weitere Riboflavin-Verbindung auf, und Lumazin wird vermehrt.

Ganz anders verhält sich das Fluoreszenzmuster der im Labor aus Wintereiern gezogenen Larven, wenn sie lediglich von wenigen aktivierten Arbeiterinnen gefüttert werden, denen nur Honiglösung gereicht wurde. Bei dieser

⁶) M. Viscontini und G. H. Schmidt 1966, Helv. Chim. Acta 49, 1259-1265.

Mangelfütterung² entwickeln sich nur Arbeiterinnen aus den Wintereiern². Die für das Winterei typischen fluoreszierenden Stoffe verschwinden unter diesen Umständen bereits am 1. Larventag. Auch Isoxanthopterin ist nicht mehr nachweisbar. Riboflavin bleibt vorhanden, und zusätzlich tritt Biopterin auf. Die Extrakte sind nicht mehr gelb gefärbt.

3. Sommereier der Königinnen: Das photoaktive Stoffmuster unterscheidet sich markant von dem der Wintereier. Es fehlen die typischen Riboflavin-Komplexverbindungen mit den hohen R_f -Werten; somit ist die Gelbfärbung des Extraktes nicht vorhanden. Auch Isoxanthopterin ist nicht nachweisbar. Insgesamt ist das Sommerei wesentlich ärmer an fluoreszierenden Stoffen.

4. Larven aus Sommereiern: Das Fluoreszenzmuster dieser Larven ist dem der Sommereier recht ähnlich. Bis zum Ende der Determinationsphase treten auch hier nur geringfügige Veränderungen auf. Das Fluoreszenzmuster ähnelt stark dem der im Labor aus Wintereiern gezogenen Larven. Beide entwickeln sich zu Arbeiterinnen; das Wachstum ist stark verzögert¹.

5. Arbeiterinneneier: Ohne Königinnen können auch Jungarbeiterinnen Eier ablegen, die wesentlich größer sind als die Königinneneier⁸. Sie sind unbefruchtet und können sich zu normalen Männchen entwickeln.

Das Chromatogramm-Muster der Arbeiterinneneier ähnelt dem der Sommereier der Königin. Neben Riboflavin und seinen Derivaten finden wir hier regelmäßig Biopterin, das auch in den Ovarien der Jungarbeiterinnen nachgewiesen werden konnte¹.

II. Untersuchungen am Ovar der Königinnen

1. Ovarien mit Wintereiern: Im Frühjahr wachsen nach der Erwärmung des Nestes die vorgebildeten Wintereier kurzfristig zur Ablegereife heran. Das Fluoreszenzmuster der abgelegten Eier unterscheidet sich deutlich von dem der abgelegten Eier. Neben Riboflavin treten im Ovar 4 verschiedene Riboflavinderivate auf, von denen drei in den abgelegten Eiern fehlen. Die fehlenden Stoffe

7) A. Maidhof 1968, Untersuchungen über die Larvenstadien von *Formica polyctena* Foerst. im Hinblick auf die Kastendifferenzierung. Dissertation, Nat. Fak. Würzburg.
8) H.-J. Ehrhardt 1962, Naturw. 49, 524/25.

fe scheinen Bestandteile der Nährzellen zu sein, die einer getrennten Untersuchung nicht zugänglich sind. Es konnte weiterhin 8-Ribityl-6-methyl-7-oxo-7,8-dihydro-lumazin identifiziert werden. Isoxanthopterin und die photoaktiven Stoffe mit den hohen Rf-Werten fehlen im Ovar. Erst während der Eiablage oder kurz danach treten tiefgreifende Veränderungen im Winterei auf.

2. Ovarien mit Sommereiern: Nach Ablage der Wintereier wird das Fluoreszenzmuster der Ovarien allmählich verändert. Der Gehalt an Riboflavinverbindungen wird verringert, und auch das freie Riboflavin nimmt ab. Zusätzlich treten blau fluoreszierende Stoffe auf, die im Juni-Juli am stärksten angereichert sind. Die abgelegten Sommereier unterscheiden sich von den ablegereifen Eiern nur geringfügig.

Diskussion

Die erhaltenen Ergebnisse verdeutlichen die bekannte Prädisposition der von der Königin abgelegten verschiedenen Eitypen. Das Vorhandensein verschiedener photoaktiver Stoffmuster kann als Ausdruck unterschiedlicher Stoffwechselaktivität angesehen werden. Erst während der Eiablage oder kurz danach tritt in den Eiern das für den Eityp spezifische Fluoreszenzmuster auf, so daß angenommen werden kann, daß das Stoffwechselsystem bei beiden Eitypen der Königin nach der Eiablage verschieden reagiert. In den abgelegten Wintereiern kommt es zu einem Pterinstoffwechsel, der zur Anreicherung von Isoxanthopterin führt. Im Sommeri fehlt dieser Pterinstoffwechsel. Nur im Winterei finden sich Riboflavin-Komplexverbindungen, obgleich freies Riboflavin auch in den Sommeriern vorhanden ist. Es wird vermutet, daß zwischen Pterinstoffwechsel und dem Auftreten von Riboflavin-Komplexverbindungen insofern ursächliche Beziehungen bestehen, als daß letztere aus Mangel an entsprechenden Pterinen nicht synthetisiert werden können. Das Verschwinden der Komplexverbindungen am Ende der Determinationsphase geht einher mit auffallenden cytomorphologischen Veränderungen am Mitteldarmepithel und einer erheblichen Wachstumssteigerung⁷. Das Isoxanthopterin kann nicht als Endprodukt des Pterinstoffwechsels angesehen werden, denn es wird im Stoffwechsel verändert und nicht ausgeschieden.

Die Untersuchungen zeigen weiterhin, daß zur Aufrechterhaltung der Entwicklungspotenz zum Geschlechtstier genügende Mengen an determinierendem Futtersaft vorhanden sein müssen. Die diesen Futtersaft produzierenden sekre-

torischen Kopfdrüsen sind nach Paulsen⁹ die Postpharynxdrüsen, die ein lipidreiches Sekret abgeben, das gelb fluoreszierende Stoffe enthält.

Der die Prädisposition der verschiedenen Eitypen bestimmende blastogene Faktor kann als eine bestimmte Stoffwechsellage angesehen werden, die vermutlich eine Folge der Überwinterung bei tiefen Temperaturen ist. Nach der Eiablage wirkt sich die Prädisposition im Winterei in einem Pterinstoffwechsel aus. Zur Aufrechterhaltung der Stoffwechsellage im Winterei müssen genügend Ammen mit hochwertigen Nährsekreten vorhanden sein. Somit muß ein im Ei qualitativ vorgegebener Prozess durch Zufuhr entsprechender Mengen trophogener Substanzen bis zum Beginn des 2. Larvenstadiums weiterlaufen, damit er in der Gestalt eines Geschlechtstieres zum Ausdruck kommen kann.

Zusammenfassung

Die bei *F. polyctena* Foerst. bekannten Eitypen wurden im Hinblick auf die Kastendetermination auf die in ihnen vorhandenen photoaktiven Stoffe untersucht. Nur in Wintereiern und in Freilandnestern aus solchen gezogenen Larven des 1. Stadiums wurden Isoxanthopterin und Komplexverbindungen des Riboflavins gefunden. Diese Verbindungen fehlen im Ovar und werden erst nach der Eiablage gebildet. Gleich nach der Eiablage läßt sich ein Pterinstoffwechsel erkennen, der zur Anreicherung von Isoxanthopterin führt. Das Wintereimuster bleibt bis zum Ende der Determinationsphase weitgehend konstant und verschwindet mit dem Eintritt der Larve in das 2. Stadium. Bei Mangelfütterung im Labor fehlt das Wintereimuster bereits in der Eilarve. So konnte im Fluoreszenzmuster von zu Geschlechtstieren prädisponierten Eiern und Larven und solchen, die zu Arbeiterinnen prädisponiert sind, ein deutlicher Unterschied gefunden werden. Auch unterscheiden sich die Fluoreszenzmuster von Ovarien mit Wintereiern von solchen mit Sommereiern, diese wiederum von solchen von abgelegten Eiern und Larven. Neben den schon erwähnten photoaktiven Stoffen konnten Riboflavin und Riboflavinderivate in Ovarien, Eiern und Larven, Lumazin in Wintereiern und Larven, Biopterin nur in Arbeiterinneneiern, 8-Ribityl-6-methyl-7-oxo-7,8-dihydrolumazin nur in Ovarien mit Wintereiern identifiziert werden. Daneben wurden mehrere bisher unerkannte Stoffe gefunden.

9) R. Paulsen 1969, Funktionen sekretorischer Kopfdrüsen von Arbeiterinnen der Kleinen Roten Waldameise *Formica polyctena* Foerst. (Hym. Form.). Die Bildung von Verdauungs- und Nährsekreten. Dissertation, Nat. Fak. Würzburg.

Effect of relative humidity on the longevity of starving workers and soldiers of *Heterotermes indicola* (Wasm.) (Insecta : Isoptera)†

P.K. Sen-Sarma (Forest Entomology Branch, Forest Research Institute & Colleges, Dehra Dun, (U.P.) India)

The influence of physical factors such as temperature and relative humidity on termites has been investigated by many workers, e.g., Strickland (1950), Ernst (1957), Collins and Richard (1966) in *Reticulitermes*; Gösswald (1941), Becker (1942), Ernst (1957), Klee (1960), Sen-Sarma (1965) in *Kaloterмес*; Ernst (1957) in *Zootermopsis*; Sen-Sarma & Chatterjee (1966a & 1966b) in *Microcerotermes*; Ernst (1957) in *Nasutitermes*, and Becker (1965) in *Heterotermes*. Termite species differ considerably in humidity requirements and the knowledge of humidity behaviour of a species is of great importance in culturing the species under laboratory conditions. In this investigation, humidity requirements of workers and soldiers of *Heterotermes indicola* (Wasmann) were determined on the basis of their longevity under different relative humidities. Soldier caste was included to record caste difference in humidity behaviour. For a better understanding of social behaviour, isolated single termites and termites in groups were tested in both the castes.

Material.- *Heterotermes indicola* (Wasm.) is a notorious wood-destroying termite damaging timber structures in buildings, houses, etc. It builds diffuse subterranean nests. Roonwal (1955) reports destruction of an entire township by this species. Test termites were collected from infested wood-works of a building at New Forest, Dehra Dun. These were maintained under laboratory conditions at a temperature of $28^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ and relative humidity of $95\% \pm 3\%$. Healthy active workers and soldiers taken out from the infested wood were randomised and used in these experiments.

Method.- Different relative humidities were regulated by means of saturated solution in distilled water of the following inorganic salts: K_2SO_4 , KNO_3 , KCl , NaCl , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$. 100% r.h. and 10% r.h. were maintained by distilled water and ZnCl_2 (anhydrous, used as a dry salt) respectively. All experiments were carried out at a constant temperature of $28^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$. Small desiccators were used for the maintenance of relative humidity.

*Financed from P.L.480 Funds of U.S.D.A.

The percentages of relative humidity obtained are as follows: H_2O , 100%; K_2SO_4 , 98%; KNO_3 , 92%; KCl , 85%; NaCl , 74%; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 50%; $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 33%; ZnCl_2 (anhydrous) 10%. A fluctuation of $\pm 2\%$ was noticed in some cases when checked with a Lambrecht's hair hygrometer. For experiments on isolated termites and termites in groups, 10 individuals were used in case of worker caste and 5 individuals were used in soldier caste. Test termites, either kept singly or in groups, were kept in small plastic containers (diam. 2.5cm) which were arranged inside the desiccator containing the respective salt solution. To avoid any possible injury due to handling, each termite was collected individually on a moist filter paper and transferred to the plastic container by gently tapping the filter paper. During the course of the experiments no food was supplied to the experimental termites. Observations regarding mortality were made thrice daily, at 10 hrs., 14 hrs. and 16 hrs. Dead termites were taken out and examined under a binocular microscope to check mutilation of body parts in experiments with groups. It is worthy of mentioning that no cannibalism was observed during the course of the experiments, ensuring complete starvation. Three replications for each experiment were used.

Results.— The results are presented in Table 1 and 2. It will be observed that the maximum and minimum period of survival, under different degrees of dessication, of termites, either kept singly or in groups were obtained in 100% r.h. and 10% r.h. respectively in workers and 98% r.h. and 10% r.h. respectively in soldiers. The maximum average longevity of ten workers was 157.0 hours in group and 106.0 hours when kept as a single individual at 100% r.h. In case of soldier caste, the maximum average longevity of five soldiers was 70.0 hours in groups and 69.0 hours in experiments with isolated individuals at 98% r.h. The difference in survival period of termites in group and kept individually was not marked in lower relative humidities (92% to 10%) in both the castes. It may be noted that no "huddling" behaviour was noticed in grouped termites.

Discussion.— It is evident from the results that survival time in both worker and soldier castes is longer in grouped termites than in termites tested singly. Grassé and Chauvin (1944) suggest that as a result of sensory stimuli among members comprising a group, survival period increases in groups in special insects, while others

(Alibert, 1959; Sen-Sarma and Kloft, 1965; Sen-Sarma, 1965) have emphasized trophallactic exchange. According to Pence (1956), when clustering behaviour or "huddling" occurs in groups, a reduction of exposed evaporating surface may be responsible to extend the survival period in groups. In case of workers, trophallaxis seems to be the major, if not the sole, contributory factor to the operation of group effect. But as the soldiers cannot feed by themselves, factors other than trophallaxis appear to be involved in greater survival time in groups in soldier caste.

While marked caste difference in the survival period of worker and soldier castes in high humidities (98% - 100%) has been observed, no such difference is apparent at relative humidities below 92%. Similarly, no difference is manifested in survival period for termites tested in groups and tested singly in both worker and soldier castes in an atmosphere having 92% or less relative humidity. This observation confirms the suggestion of Becker (1965) that H. indicola requires high relative humidity and cannot tolerate even minor desiccation. The mechanism to prevent desiccation fails to operate at a relative humidity of 22% and below. However, H. indicola can be called a stenohygrous insect on the basis of its preference to high relative humidity.

REFERENCES

- Alibert, J. 1959, C.R.Acad. Sci. Paris, 248, 1040-1042.
 Becker, G. 1942, Wiss.Abh.Dtsch.Mat.Prüfanst., (II) 3, 55-56.
 Becker, G. 1965, Insectes Sociaux, 12, 151-184.
 Collins, M.S. and Richard, A.G. 1966, Ecology, 47, 328-331.
 Ernst, G. 1957, Acta Tropica, 14, 97-156.
 Gösswald, K. 1941, Mitt.biol. Zentanst.Berl., 65, 33.
 Grassé, P.P. and Chauvin, R. 1944, Rev.Sci., 82, 461-464.
 Klee, O. 1960, Z.angew.Zool., 47, 183-229.
 Pence, R.J. 1956, J.econ.Ent., 49, 563-564.
 Roonwal, M.L. 1955, Z.angew. Ent., 38, 103-104.
 Sen-Sarma, P.K. 1965, Proc.Nat. Inst. Sci.India (B) 30, 300-314.
 Sen-Sarma, P.K. and Kloft, W. 1965, Proc.Zool.Soc. Calcutta, 18, 41-46.
 Sen-Sarma, P.K. and Chatterjee, P.N. 1966a, Indian For. Bull., 255, 1-6.
 Sen-Sarma, P.K. and Chatterjee, P.N. 1966b, Insectes Sociaux, 13, 267-276.
 Strickland, M. 1950, Ecology, 31, 373-385.

Table - 1.

Longevity (in hours) of ten workers of Heterotermes indicola (Wasm.) either kept as isolated single individual or in group under different relative humidities.

Relative humidity (%)	Longevity of termites (in hours)			
	Isolated termites		Termites in group	
	Range	Mean	Range	Mean
100	72 - 168	106.0	120 - 172	157.0
98	48 - 118	85.8	96 - 166	147.2
92	24 - 70	48.4	24 - 70	49.2
85	24 - 48	41.4	30 - 50	46.0
74	22 - 46	36.4	26 - 48	38.8
50	22 - 27	24.4	26 - 40	29.8
33	22 - 26	23.8	22 - 28	25.0
10	15 - 25	22.0	20.- 26	23.2

Table - 2.

Longevity (in hours) of five soldiers of Heterotermes indicola (Wasm.) either kept as isolated single individual or in group under different relative humidities

Relative Humidity (%)	Longevity of termites (in hours)			
	Isolated termites		Termites in group	
	Range	Mean	Range	Mean
100	24 - 84	65.2	48 - 75	70.0
98	42 - 96	69.0	65 - 75	70.0
92	24 - 70	48.2	24 - 70	50.0
85	24 - 50	46.0	24 - 54	49.0
74	22 - 46	34.0	24 - 48	37.0
50	22 - 29	25.6	22 - 30	25.9
33	22 - 26	23.2	22 - 28	25.0
10	15 - 27	23.2	15 - 29	25.0

Influenza dei reali sulla differenziazione dei soldati di *Kaloterme* *flavicollis* Fabr. (Isoptera)

A. Springhetti (Istituto di Zoologia, dell'Università di Ferrara, Italia).

E' noto dalle ricerche di Grassi e Sandias (1893) su *Kaloterme*s e di Miller (1942) su *Prorhinoterme*s che nelle termiti il rapporto numerico tra operai e soldati tende ad essere mantenuto costante : quando il numero di questi ultimi diventa eccessivo, p. es. dopo la sciamatura (Lüscher, 1961), il loro numero viene ridotto per cannibalismo e, viceversa, se il numero è insufficiente, altri ne vengono prodotti. Gli studi di Castle (1934) su *Zootermopsis* e soprattutto quelli di Light (1942-43) fanno ritenere che i soldati esercitino un'azione inibitrice sulla differenziazione di altri soldati e Lüscher (1961) ha avanzato l'ipotesi che questo avvenga per mezzo di feromoni trasmessi per trofallassi.

Studiando l'influenza dei reali sulla differenziazione degli alati di *Kaloterme*s (Springhetti, 1969) si è notato che nei gruppi di ninfe isolati con la coppia reale si differenziava un numero di soldati più elevato che nei gruppi orfani. Questo ci ha fatto pensare che i reali esercitassero un'azione stimolatrice sulla differenziazione dei soldati e che questi ne esercitassero una inibitrice; si è inoltre supposto che le due influenze venissero esercitate attraverso la produzione e la cessione di feromoni trasmessi nella colonia per trofallassi. Per verificare queste ipotesi si sono impostati gli esperimenti seguenti.

Materiale e tecnica.

Le osservazioni sono state condotte sul *Kaloterme*s *flavicollis* Fabr. della Sardegna. Le diverse fasi della ricerca sono state fatte in tempi diversi e su insetti di differenti colonie; per ciascuna esperienza si studiarono almeno 5 gruppi di insetti, provenienti da altrettante colonie. Si sono utilizzate separatamente ninfe ad abbozzi alari lunghi (N_2) e pseudoergati (sensu lato, cioè grosse larve, ninfe ad abbozzi alari corti, ninfe ad abbozzi alari regrediti). Il gruppo sperimentale e quello corrispondente di controllo, furono prelevati sempre dalla stessa colonia ed erano, di norma, costituiti

di circa 20 esemplari ciascuno.

Gli insetti in osservazione erano posti in scatole di plastica con il fondo coperto di carta da filtro mantenuta umida, alla temperatura minima di 24° C, e in atmosfera satura di umidità. Come nutrimento venne offerta agli insetti qualche scheggia di legno secco.

Si osservarono particolarmente le caratteristiche della muta, allontanando sempre gli esemplari mutati. Le osservazioni furono fatte a giorni alterni per 60-90 giorni, cioè finchè tutti gli esemplari (o tutti meno uno, data la difficoltà di mantenere in vita ed in buone condizioni individui isolati di questa specie) compirono la muta. Ma poichè è possibile che nei gruppi orfani la produzione di soldati sia minore perchè gran parte degli insetti è indotta a compiere una muta a reale o ad alato, nei confronti e nel calcolo della probabilità vengono considerate solo le mute di tipo larvale (progressive, stazionarie e regressive) e quelle a soldato, trascurando quelle a reale e ad alato; ciò fa anche aumentare il valore di P, rendendo più certo il significato biologico delle differenze trovate.

Per lo studio della influenza dei reali si usarono coppie di reali, veri o di sostituzione, che non era mai quella della colonia da cui gli esemplari studiati erano stati tratti; per lo studio della influenza dei soldati si usarono invece soldati adulti provenienti dalla stessa colonia da cui erano state tolte le pseudoergati. Altre condizioni sperimentali sono indicate in seguito.

Osservazioni

Influenza dei reali a diretto contatto delle pseudoergati.

Per porre in rilievo l'influenza della coppia reale furono costituiti gruppi di pseudoergati (o di N_2) accompagnati dalla coppia reale e, per confronto, gruppi di pseudoergati (e di N_2) orfane; le coppie di reali erano differenziate da almeno 6 mesi e nel corso delle osservazioni si osservò sempre la deposizione di uova.

Nella sperimentazione con N_2 in presenza della coppia reale, il 18,1 degli esemplari (esclusi gli alati e i reali) si differenziarono in soldati (vengono comprese anche due intercaste ninfa-soldato);

nei gruppi orfani, i soldati comparvero in proporzione del 7,8% : la differenza è al limite della significatività. I saggi fatti con pseudoergati diedero invece risultati nettamente significativi: il 16,7% degli esemplari mutati in presenza di reali divennero soldati, e solo il 3,2% dei controlli orfani divennero tali (TAB. 1, A, B).

Si può perciò concludere che la presenza dei vecchi reali sessualmente maturi stimola la differenziazione dei soldati.

TAB. 1

Influenza stimolatrice della coppia reale sulla differenziazione dei soldati.

	Gruppi	Campioni	mute osservate	alati	reali	larve	soldati	P
A	N + R	8	98	3	1	77	<u>17</u>	0,0702
	N orfane	8	99	37	23	36	<u>3</u>	
B	p + R	12	232	0	29	169	<u>34</u>	0,0003
	p orfane	12	223	0	130	90	<u>3</u>	
A+B	p, N + R	20	330	3	30	246	<u>51</u>	0,001
	p, N orfane	20	322	37	153	126	<u>6</u>	
C	p + R	7	137	0	37	83	<u>17</u>	0,0196
	p orfane	7	132	0	96	35	<u>1</u>	

In A e in B i gruppi con i reali ed i gruppi orfani erano posti in scatole diverse, in C erano separati da una rete. N = ninfe di ultimo stadio; p = pseudoergati; R = coppia reale; P viene calcolato con riguardo alle sole mute larvali e a soldato (vedi testo).

Influenza dei reali separati dalle pseudoergati per mezzo di una rete.

Per saggiare se l'influenza dei reali sulla differenziazione dei soldati dipendesse da un meccanismo feromonale o da uno sensoriale, una scatola venne divisa in due reparti per mezzo di una rete, a maglie tanto fitte da non permettere il passaggio delle antenne; in un reparto venne posto un gruppo di pseudoergati con una coppia di reali differenziati da almeno due mesi, e nell'altro reparto un gruppo di pseudoergati orfane.

Le pseudoergati accumulavano spesso del tritume contro la rete, che venne però costantemente ripulita in modo che la percezione olfattiva della coppia reale non venisse ostacolata.

Il 2,8% delle pseudoergati orfane si differenziarono in soldati, mentre di quelle accompagnate dai reali divennero tali il 17,0 %.
(Tab. 1, C)

Ciò dimostra che la sola percezione olfattiva dei reali non basta a indurre la differenziazione dei soldati, ma è necessario il contatto diretto tra pseudoergati e reali.

Influenza dei soldati a contatto delle pseudoergati.

Per vedere se i soldati esercitassero un'azione inibitrice sulla differenziazione di altri soldati, vennero costituiti gruppi di pseudoergati con la coppia reale e 3 soldati adulti e, per confronto, gruppi di pseudoergati con la coppia reale ma senza soldati e gruppi di pseudoergati orfane e senza soldati.

In questi saggi, delle pseudoergati mutate in presenza di reali e soldati si sono differenziate in soldati il 4,8%, di quelle accompagnate dai soli reali, il 20,2 %, e di quelle orfane il 4,8 %. (tab. 2, A)

Da ciò risulta chiaramente che i soldati adulti esercitano una azione inibitrice sulla differenziazione di altri soldati, azione che è evidentemente antagonistica a quella esercitata dai reali.

Influenza dei soldati separati dalle pseudoergati per mezzo di una rete.

Si trattava di vedere se l'azione inibitrice esercitata dai soldati operasse come fattore sensoriale o dipendesse da un fattore trasmesso per trofallassi.

L'ipotesi venne saggiata in questo modo: una scatola venne divisa in due reparti con una rete a maglie abbastanza larghe da permettere il passaggio delle antenne, ed in uno dei reparti furono poste delle pseudoergati con una coppia reale e tre soldati adulti, nell'altra egual numero di pseudoergati con una coppia reale ma non soldati. Un terzo gruppo di pseudoergati venne tenuto orfano e senza soldati in una diversa scatola, per ulteriore controllo.

TAB. 2

Influenza inibitrice dei soldati adulti sulla differenziazione di altri soldati.

Gruppi		Campioni	mute osservate	reali	larve	soldati	P
A	1) p + R + S	5	96	12	80	<u>4</u>	0,00138
	2) p + R	5	98	4	75	<u>19</u>	
	3) p orfane	5	98	56	40	<u>2</u>	
B	1) p + R + S	7	132	18	112	<u>2</u>	0,00040
	2) p + R	7	132	8	107	<u>17</u>	
	3) p orfane	7	140	83	59	<u>1</u>	

Nei saggi A i campioni 1, 2, 3 erano stati messi in distinte scatole, nei saggi B i gruppi 1 e 2 erano separati da una rete. Simboli come TAB. 1.

Compirono la muta a soldati: 1' 1,8% delle pseudoergati in presenza di reali e soldati; il 13,7% di quelle in presenza di reali ma in assenza di soldati; 1' 1,7% di quelle orfane (tab. 2, B).

Questi esperimenti confermano i risultati già osservati: l'influenza dei reali sulla differenziazione dei soldati, l'azione inibitrice di questi ultimi; dimostrano inoltre che anche l'azione inibitrice dei soldati può esplicarsi soltanto se questi sono a contatto diretto delle pseudoergati.

Conclusioni

Da questo ciclo di esperienze risulta chiaramente che la coppia reale giuoca un ruolo fondamentale nella differenziazione dei soldati di K. flavicollis, stimolando la loro differenziazione; i saggi fatti isolando la coppia reale dalle pseudoergati per mezzo di una rete, fanno ritenere che lo stimolo sia trasmesso per mezzo di fattori diffusi per trofallassi. Allo stimolo attivatore dei reali se ne contrappone uno inibitore dei soldati adulti, anch'esso, probabilmente esercitato per mezzo di feromoni diffusi per trofallassi, visto che anche i soldati isolati dalle pseudoergati per mezzo di una rete non esercitano alcuna azione inibitrice.

Dall'equilibrio degli stimoli (attivatore dei reali, e inibitore dei soldati) dovrebbe dunque dipendere la produzione di nuovi soldati e, in definitiva, la conservazione del rapporto numerico tra pseudoergati e soldati.

Allo stato attuale delle nostre conoscenze è dunque evidente che i reali controllano la differenziazione delle tre caste definitive del K. flavicollis: i reali di sostituzione, gli alati ed i soldati; essi potrebbero quindi produrre tre diversi e indipendenti sistemi di feromoni trasmessi per trofallassi, ma è possibile che le stesse sostanze, operando a diverse dosi, o su diverse fasi della fisiologia delle pseudoergati, (e delle ninfe) inducano diversi effetti nella differenziazione.

Summary

The study of the moults of K. flavicollis pseudoergates and nymphs emphasizes the stimulative action of the reproductives on the differentiation of the soldiers and the inhibitory action of the adult soldiers on the differentiation of other soldiers. For the stimulative and inhibitory action to manifest itself, both the reproductives and the soldiers must be in direct contact with the pseudoergates (and with the nymphs): in fact, if they are separated by a screen, their action does not take effect. It is thus probable that both the reproductives and the soldiers produce pheromones which are transmitted throughout the colony by trophallaxis, analogously to what happens with the pheromones which inhibit the differentiation of the supplementary reproductives.

The conservation of the numerical relationship between termite soldiers and workers therefore probably depends on the balance of the reproductives' stimulative influence and the soldiers' inhibitory one.

Bibliografia

- CASTLE G.B. - 1934 - In KOFOID ed., *Termites and Termite Control*, 2d ed, 1946, Univ. California Press, Berkeley.
- GRASSI B., SANDIAS A. - 1893 - *Atti Accad. Gioenia*, 6-7, 1-151.
- LIGHT S.F. - 1942 - *Quart. Rev. Biol.*, 17, 312-326.
- LIGHT S.F. - 1943 - *Quart. Rev. Biol.*, 18, 46-63.
- LÜSCHER M. - 1961 - In KENNEDY ed., *Insect Polymorphism*, Roy. Ent. Soc., London.
- MILLER E.M. - 1942 - *Bull. Univ. Miami*, 15, 3-27.
- SPRINGHETTI A. - 1969 - *Ann. Univ. Ferrara*, s. III, 3, 73-96.

Hermann A p p e l, ein leidgeadelter Entomologe (1892-1966).
H.Kutter, Männedorf (Schweiz) und R.Stumper, Luxemburg.

Das Image des Entomologen hat sich im Laufe weniger Jahrzehnte mächtig verändert: aus dem originellen, romantischen Sammler ist der mächterne, weissbekittelte Laborzoologe geworden. Dementsprechend hat sich auch die Forschung gewandelt, indem der Anteil der Berufszooologen gegenüber dem der Amateure mehr und mehr zugenommen hat, als Folge wohl des Durchbruches der angewandten Entomologie mit ihren ständig sich vermehrenden Instituten und Lehrstühlen. Zum Nutzen der Wissenschaften übrigens, denn den staatlich oder industriell geförderten Forschungsanstalten stehen ganz andere Mittel zur Verfügung wie den privaten Einzelgängern. Ein Rückblick auf die Entwicklung der uns näher angehenden Myrmekologie veranschaulicht diesen Wandel recht deutlich. Auf die Periode der klassischen Ameisenkunde zurückblendend, stellen wir fest, dass damals die führenden Ameisenforscher fast ausschliesslich sich nebenberuflich, aus Liebhaberei, mit diesen sozialen Insekten beschäftigt haben: A.Forel, F.Santschi, A.Staercke, R.Staeger, R.Brun waren Aerzte; E.Wasmann Jesuitenpater; Ch.Janet, V.Cornetz Ingenieure; H.Viehmeier Volksschullehrer....

Dank der Pionierarbeit dieser Schmalspur-Zooologen und ihrer Ausweitung durch die immer zahlreicher werdenden Berufszooologen ist die Myrmekologie zu einem imponierenden Zweig der Biologie geworden, umfasst doch heute die einschlägige Literatur über 35 000 Beiträge. Die Beherrschung dieses Faches übersteigt die Kapazität eines einzelnen Menschenhirnes, wodurch eine ständig weitergehende Spezialisierung notwendig geworden ist, in systematischer, anatomischer, ethologischer und neuerdings in chemischer bzw. biochemischer Richtung.

Bei aller Hochachtung vor den Erfolgen der Fachzoologen bleibt aber der Fortschritt nach wie vor an die Mitarbeit der Liebhaber gekunden, selbst jener Einzelgänger, ja Autodidakten, die nur über recht bescheidene Mittel verfügen. Ueber die Daseinsberechtigung dieser Amateure urteilt kein Geringerer wie einer der führenden Verhaltensforscher, N.Tinbergen, folgendermassen: "Weitere Mitarbeit von Nicht-Zooologen ist nicht nur möglich, sondern auch höchst erwünscht, denn der Mangel eines geregelten Fachstudiums hat neben seinen Nachteilen auch unleugbare Vorteile. Gewiss gibt Studium, Wissen und Denkdisziplin, aber es kann die Unbefangenheit des Anschauens ersticken. Der Liebhaber geht unvoreingenommen an die Dinge heran und das kann äusserst nützlich sein... Zweifellos danken wir die wertvollsten Beiträge denen, die manches Jahr der geduldigen, liebevollen Beobachtung einer einzelnen Tierart gewidmet haben."

o o o

Eines stillen, bescheidenen, der Fachwelt fast völlig unbekannten Liebhaber-Naturforschers hier ehrerbietend und dankbar zu gedenken, ist nicht nur eine Pflicht kollegialer Anteilnahme, sondern ein Gebot elementarer Menschlichkeit wenn man erfährt, dass dieser verdienstvolle Bienen- und Ameisenfreund über 50 Jahre lang an den Rollstuhl gefesselt war. Mögen seine Leistungen vielleicht als Kleinarbeit, Stückwerk bewertet werden - "ich habe keine wissenschaftlichen Ambitionen," urteilt er selbst - so erhält sein Lebenswerk durch die tragischen Umstände unter denen er es vollbrachte, eine erhabene Grösse, einen seltenen Adel. Trost und Glück hatte H.Appel in seiner Ehe gefunden, aber auch in hohem Masse in dem ständigen, liebevollen Umgang mit seinen Bienen und Ameisen. "Eines möchte ich noch sagen," so beschliesst seine Gattin ihren Brief von 19. November 1968, "unser Leben war sehr reich, trotz der bescheidenen Verhältnisse der letzten Jahre, aber missen möchte ich keinen Tag und taugen mit Niemanden."

o o o

Hermann Appel wurde am 20. Januar 1892 in Butzow (Schwerin) geboren, als Sohn eines Mecklenburgischen Sägewerkbesitzers. Der naturwissenschaftlich begabte Knabe besuchte das Realgymnasium Butzow. Als Sekundaner erhielt er, durch die Lektüre von Möllerlincks Bienenbuch angeregt, seinen ersten Beobachtungsstock. Vor dem Abitur erkrankte er an schwerer Arthritis, die seine Beine vollständig lähmte und ihn für den Rest seines Lebens an den Rollstuhl und zeitweilig ans Bett fesselte. Zur Pflege seines Leidens siedelte er nach Werste bei Bad Oeynhaus (Kreis Minden, Nordrhein-Westfalen) über, wo er bis zu seinem Tode ein Häuschen mit Garten bewohnte. An ein geregeltes Studium war nicht zu denken, auch hat er keinen Beruf ausüben können; seinen Lebensunterhalt bezog er aus einer Rente, die das väterliche Unternehmen abwarf. Durch eifriges Selbststudium eignete er sich mit der Zeit ein erstaunliches Wissen an, das ausser seinen naturwissenschaftlichen auch seine schönggeistigen Interessen befriedigte. Bezeichnenderweise sind Hölderlin und Rilke seine Lieblingsautoren geworden, er kannte ihre Werke fast auswendig.

1914 heiratete er eine Jugendfreundin, die schon seit etlichen Jahren mit ihm zusammen Ameisen gefangen hatte. Seine kongeniale Gattin, die ihm zwei Kinder gebär, teilte Freud und Leid mit ihrem brethaften Mann und pflegte ihn mit einer bewundernswerten, heroischen Aufopferung. Keinen Tag konnte sie ihn allein lassen und sie führte ihn, solange er das Haus verlassen konnte, auf dem Rollstuhl ins Freie, zu seinen 20-25 Bienenstöcken im Garten, zum Ameisenfang und Botanisieren durch Feld, Wald und Flur, daneben besorgte sie den Haushalt, pflegte die Kinder, den Garten, die Bienen. Von 1932 bis 1956 hat sie

ihn, ohne die vorhergehenden Jahre mitzuzählen, auf dem Rollstuhl herum geführt und dabei eine Strecke von insgesamt 41 000 km zurückgelegt, eine Leistung, über die 1967 eine Lokalzeitung mit gebührender Hochachtung berichtet hat. ("Auf dem Oeynhausener Breitekreis rund um die Erde.") Von 1956 an vermochte H. Appel das Zimmer nicht mehr zu verlassen und wurde zunehmend bettlägerig. Zu seinem chronischen Gelenkrheuma gesellten sich andere Krankheiten, das letzte Lebensjahr war besonders schlimm, er bekam Gurtelrose, erblindete vollständig, bis am 20. Juli 1966 der Tod den arg Geprüften im Alter von 74 Jahren von seinem Leiden erlöste. Allerhand andere schwere Schicksalsschläge sind dem tapferen Ehepaar nicht erspart geblieben: Enteignung des Familienbesitzes, Wegfall der testamentarisch gesicherten Rente, Verschleppung des Bruders, Freitod der Schwägerin.... Nach dem Verlust seiner Lebensrente schlug der Wohlfahrtsempfänger Appel sich schlecht und recht mit Privatunterricht durch. Mehrere Hochwasserkatastrophen, besonders eine im Jahre 1946, beraubten ihn seiner Bienenstöcke, seiner wertvollen Notizen und zerstörten teilweise seine Sammlungen und seine Bibliothek.

Sein Arbeitszimmer war gleichzeitig Laboratorium und Museum: auf dem Fensterbrett stand ein Bienenbeobachtungsstock, in dem er übrigens in kleinem Masstab die Experimente K. von Frisch's - den er den "Newton der Bienenforschung" nannte - über die Tanzsprache der Bienen wiederholte und bestätigte. Hier hielt er auch sein "Ameisenzoo", das ihm seine Frau, seine Kinder und Freunde bevölkerten.

Seine eigentlichen Forschungen wie seine besondere Liebe haben von Jugend an den Bienen und Ameisen gegolten, mit denen ihn ein Verhältnis persönlicher Dankbarkeit verbunden hat: "Für mich sind die Ameisen keine interessante Beobachtungsobjekte, sondern (trotz ihrer Instinktgebundenheit) rätselhafte Geschöpfe. Und ich bin ihnen dankbar wie wohl keinem Meiner Freunde, denn sie haben viel dazu beigetragen, dass ich mein Leben als ein Geschenk betrachte, dessen ich mich vor anderen Menschen schämen müsste," schrieb er selbst und dann auch: "Immer muss ich dem Schicksal dankbar sein, dass es mich für die oft so bitter empfundene, fast völlige Trennung von der Aussenwelt überreich durch eine wohl angebotene Tierliebe entschädigt hat."

Was H. Appel aus dem Minimum seiner Bewegungsfähigkeit herausgeholt hat, ist bewunderungswürdig. Glücklicherweise sind seine Finger beweglich geblieben, so dass er die subtilsten Arbeiten damit verrichten konnte. Er seziierte, präparierte mit Leidenschaft und Erfolg und notierte mit beispielhafter Akribie alle seine Beobachtungen, Betrachtungen und oft tief sinnigen Gedankenflüge.

H. Appel hat, mit Ausnahme seiner Reihe kleinerer Abhandlungen in der deutschen Imkerzeitung nichts veröffentlicht wollen. Trotzdem zollte ihm der deutsche Imkerbund seine Anerkennung

indem er ihn 1965 zum Ehrenimkermeister ernannte. Seine myrmekologischen Beobachtungen sind uns teilweise durch seine Briefe zugänglich geworden. Sie zeugen von einer seltenen Beobachtungsgabe, die aber nicht im Detail stecken blieb, sondern ihn oft zu entwicklungsgeschichtlichen Erörterungen führten. Die Betrachtung der Säbepflkiefer der sklavenhaltenden Amazonenameise (*Polyergus rufescens*) löste folgenden Ausruf aus: "Wenn man sich vor Augen hält, dass man hier ein wunderbares Beispiel einer morphologischen umwandlung sieht, die durch eine höchst spezialisierte, nur einem Zweck dienende Lebensweise bewirkt wurde, dass weiss man, dass hier eines der geheimsten und zugleich stärksten Lebensgesetze sichtbar wird." Ähnliche Überlegungen stellte er bei seinen mikroskopischen Untersuchungen über die Ontogenese des tibiotarsalen Putzapparates der Ameisen an. Was dem Philosophen "der gestirnte Himmel über uns" bedeutet, das bedeuteten ihm Einzelheiten der Anatomie, Morphologie oder Lebensweise der Bienen und Ameisen: *natura maxime miranda in minimis*.

Wenn auch die myrmekologische Beschäftigung H. Appels im allgemeinen nur Bekanntes bestätigte, präzisierete, so lieferte sie dennoch Wertvolles, ja Neues.

Im Laufe der Jahre hat er rd. 15 verschiedene Ameisenarten der Gattungen *Camponotus*, *Formica*, *Lasius*, *Leptothorax*, *Myrmica*, *Tetramorium*..... in künstlichen Nestern studiert. Dabei hat er wertvolle Einsichten über ihre Lebensweise und über die optimalen Bedingungen der künstlichen Zucht gewonnen. Er hat dementsprechend verschiedene Typen von Formicarien ausgeklügelt, in der Regel Kombinationen von Holz- und Gipsnestern. Unter anderem hat er die Notwendigkeit einer periodischen Beheizung (25-30°) erkannt, wozu er sich eines eigens dazu konstruierten fahrbaren Thermostaten bediente.

Erwähnenswert sind seine Beobachtungen über Wurzelaphiden bei der Rasenameise *Tetramorium caespitum* und über die ektoparasitische Milbe *Atomus parasiticus*, die er von *Lasius niger* zu *Lasius flavus* überwechseln sah, wobei die befallenen Wirtsindividuen durch *Haemolymph*-Entzug so geschwächt werden, dass die rasch eingehen.

Auch die Problematik der Mono- und Polygynie bei den Ameisen hat ihn beschäftigt und zu wertvollen Einsichten geführt, besonders bei *Lasius niger* und *L. flavus*. Ob die Mono- bzw. die Polygynie artspezifische Merkmale sind, bleibt dahingestellt.

Ein absolutes Novum für die Ameisenkunde, ja die Entomologie, sind die Befunde Appels über die lange Lebensdauer von Ameisen-Königinnen. Während die Ameisenmännchen nach Erfüllung ihrer Lebensaufgabe sehr rasch, etwa nach etlichen Wochen, sterben, beträgt die Lebensdauer der Ameisenarbeiterinnen etliche Jahre; bei der blutroten Raubameise kann sie im Freien 7-8 Jahre erreichen. Im allgemeinen sterben die kleinen Individuen derselben Art rascher als die grossen. Eine *Lasius niger*-Ameisenkönigin kann fast 30 Jahre alt werden. Diese sensationelle Feststellung verdanken wir gerade H. Appel. Er hinterliess darüber fol-

gende Notiz: "Die Ameisenkönigin (*Lasius niger*) wurde im August 1931 nach dem Hochzeitsflug gefangen; sie lebte bis zum April 1950 (also 28 3/4 Jahre!) bei mir in Gefangenschaft. Auch noch in ihrem letzten Lebensjahre hat sie noch befruchtete Eier gelegt! Der Samenvorrat von der einmaligen Begattung wurde also in dieser langen Zeit nicht erschöpft, ebenso wenig wie ihre Eierstöcke. Ein so hohes Alter ist bisher für ein Insekt nicht bekannt geworden. Ich habe diese Königin sehr geliebt!"....."Ist diese Lebensfähigkeit eines zarten Insektes nicht erstaunlich und ist die 1 lange Lebensdauer der Spermatozoen nicht noch wunderbarer?"

H.Appel hielt auch während 20 Jahren eine Königin von *Formica sanguinea* (1943-1963), 3-4 Königinnen von *Lasius flavus* während 18 Jahren und eine *Formica rufibarbis*-Königin während 14 Jahren unter Beobachtung. Schier unglaublich ist die von ihm angenommene aber leider nicht mikroskopisch nachgeprüfte Langlebigkeit der Spermatozoen im receptaculum seminis; man ist geneigt sich zu fragen, ob, entgegen dem Dzierzon'schen Lehrsatz, Arbeitserinnen nicht auch aus unbefruchteten Eiern hervorgehen können. Ueber die Bedeutung der Langlebigkeit der Ameisenköniginnen lassen sich allerhand biologische Überlegungen anstellen; gleicherweise stellen die Physiologie des Alterns und die Ursachen des natürlichen Todes bei diesen Insekten uns vor ungelöste Probleme. Leider hat der vortreffliche Beobachter Appel hierüber keine Notizen hinterlassen.

o o o

Abschliessend wollen wir einen seiner engen Freunde, den Pastor Dr.Hertog, zu Worte kommen lassen. Seiner Grabrede, die er am 25.Juli 1966 auf dem Friedhof Werste gehalten hat, entnehmen wir, zur Charakterisierung des Menschen Appel, folgende Sätze: "Bei allem ging es ihm nicht um eine Anhäufung toten Wissens, Er wollte nichts anderes, als den in uns wirkenden geheimnisvollen Werdekräften auf die Spur kommen. Er wollte über alldem dem Wesen des Menschen und seiner Bestimmung näher kommen. Und wenn er auch wusste, welches Dunkel des Leidens und der Leidenschaft und einhüllt, wusste er doch auch, nichts ist so verheissungsvoll, als o unbegreiflich herrlich, wie dieses, unser armes Leben....Auch ihm ist die Freiheit zum eigenen schöpferischen Tun nicht fremd geworden; wenn er auch nie gelten lassen wollte, was ihm zuteil gewesen war.... Bewährung in der Liebe haben an ihm alle gefunden, die seine Nächsten und Freunde sein durften. Die ihn fanden, die begegneten in ihm nicht nur einem grossen, erstaunlichen Wissen, ihnen trat in ihm das erschütterte Weltgewissen, eine unsäglich trauernde Liebe entgegen....."

Excavation of nests by ants.

John H. Sudd (Department of Zoology, University of Hull, England)

The excavation behaviour of ants can be studied in the laboratory by placing worker ants in moist sand. The way that they dig and the sort of excavations they make, can be to some extent related to the sort of nest they dig in the field.

1. The method of excavation in moist sand.

As the movements of excavation are described in some detail elsewhere¹ only the most important points and their consequences need be mentioned here. First, the method by which ants dig is more or less uniform from species to species, at least in seven common species from Northern England and nine from Nigeria. Even ants of unusual form like Odontomachus and Cataulacus show very slight modification of digging behaviour. The arboreal species of Crematogaster hardly dug at all, but a soil-nesting Crematogaster dug in the ordinary. (Oecophylla longinoda also dug though with little effect.)

The digging movements (at least in moist sand) have three components:-

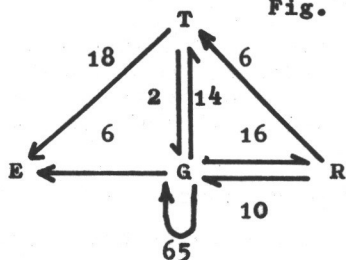
1) The GRAB in which the ant pulls a sand grain or grains from the soil with its mandibles. A large grain is carried away at once, smaller ones are placed on the ground between the ants front feet;

2) The RAKE in which the fore-legs are used to rake deposited grains into a heap;

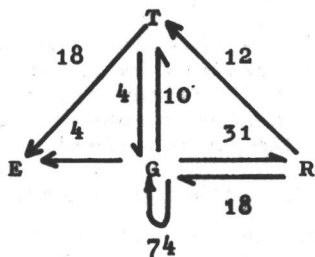
¹Sudd, J.H. 1969 Zeits Tierpsychol. in press.

3) **TRANSPORT** in which the ant carries sand from its heap in its jaws to the end of its tunnel.

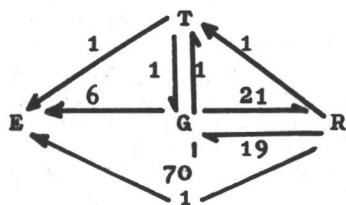
Fig. 1



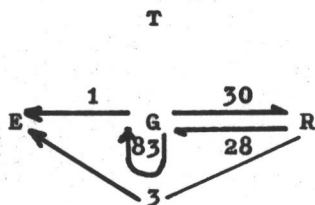
Wet sand, with tunnel



Dry sand, with tunnel



Wet sand no tunnel



Dry sand, no tunnel

Analysis of the sequences of these three components showed that only 3 out of 353 rakes did not follow a grab, though if rakes had occurred at random about 30 would have followed transport and 51 would have begun a bout of digging (fig. 1). Clearly raking is merely a method of handling materials removed by a grab and not, as has sometimes been suggested, a method of digging in its own right. In short tunnels raking suffices to remove sand especially if it is dry, and this may be why Formica fusca has been said to dig with its fore-legs.

It follows that the form of tunnels depends on the location of grab acts, each of which is a separate event, often separated from other grabs by a transport phase.

2. The form of natural nests.

It is relatively well established that different species of ant build nests which differ in form, though these differences may be hard to define. In extreme cases it is clear that ants of dry soils (e.g.

Prenolepis imparis¹) and of deserts and perhaps ants that need a high degree of environmental control (e.g. Atta sp.²) dig nest of great average depth with many vertical shafts; other ants may build much shallower nests with many horizontal passages. It is impossible at present to say how far these differences are due to innate differences in behaviour, and how far to responses (perhaps innate) to characteristics of the soils in which that species nests. The fact that Formica cunicularis digs its nest deeper in winter, seems to argue that local responses are important in determining nest form. Perhaps as important as form is "texture", a combination of tunnel size, convolution and particle size.

3. The tunnels of isolated ants.

Although an ants' nest is the product of communal work over a considerable period of time, tunnels dug in the laboratory by single ants in 24 hours show some specific differences which can be to some extent related to what little we know of the natural nests of those species. Unfortunately they also show a good deal of variation within the species, with some ants digging tunnels of a specific form and others digging tunnels which might have been dug by other species. On a superficial inspection the tunnels dug by single Lasius niger workers are much convoluted so that they work a large proportion of the available soil, have many horizontal sections, often branch and anastomose and may be dug in an upward direction. The tunnels dug in similar conditions by Formica fusca and F. lemani are relatively straight, and in our conditions often nearly vertical. They hardly ever branch or anastomose below the surface, though a single ant may dig 2 or 3 unconnected tunnels.

¹Talbot, M. 1943 Ecology 24, 31 - 45.

²Jacoby, M. 1953 Zeits angew. Entomol. 34, 145 - 169.

³Dlusskij, G. 1967 Ants of the genus Formica (in Russian) Izdatel'stvo "Nauka", Moscow.

Tunnels of Myrmica ruginodis are in general also deep, though much less straight than those of F. fusca, but the tunnels of M. scabrinodis are convoluted something like those of L. niger.

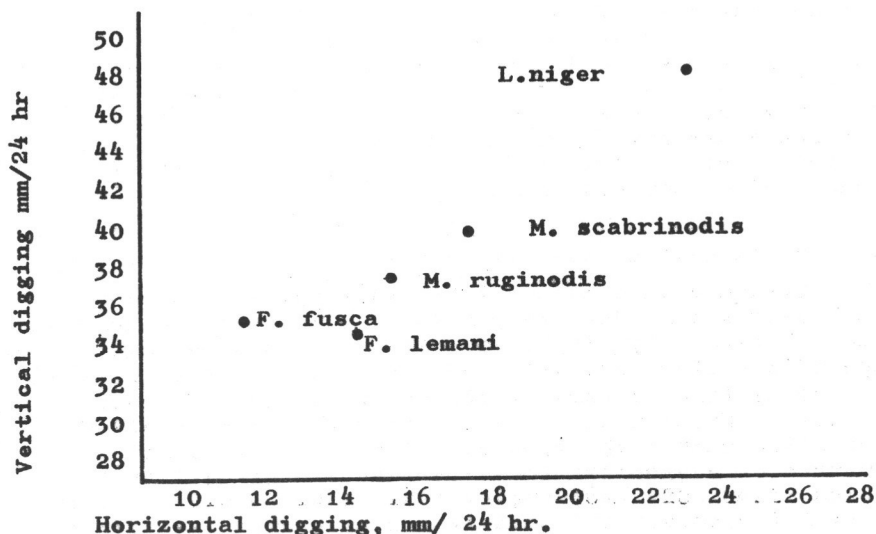


Fig. 2. Horizontal & vertical components of digging.

When the extension of the tunnel each hour (from time-lapse photography) is separated into its horizontal and vertical components this picture is more or less confirmed fig. 2. The relative proportions of horizontal and vertical components are similar in all species and tend towards the limits imposed unavoidably by the container. The tunnels of Lasius niger are significantly longer than those of other species, that is they are more tightly packed into the available space. (They are of course little more than half the diameter of a Formica lemani tunnel so that the volume or weight of sand brought to the surface is less.) The contrast of vertical tunnels in F. lemani and horizontal ones in L. niger was not fully confirmed by this analysis, though differences in horizontal components were more often significant than differences in vertical components.

4. Site and orientation of digging.

Tunnels are extended by distinct grabs and the

extension is along more or less characteristic patterns. It should be possible, therefore, to derive the pattern of excavation from the location of the individual grabs which produce the tunnel. Unfortunately this is not so simple as one might hope. In the first place many grabs are sited well behind the end of the tunnel and so do not extend the tunnel; in the second place the actual location of a grab which does extend a tunnel has a large element of chance in it.

If an ant is placed in a tube of sand and digs, it is almost certain to dig against a wall of the tube or against a vertical object stuck in the surface of the sand. It can, however, be drawn to the centre of the container if a depression is made in the centre of the sand (this is in fact how we control the position of digging in experiments). Ants therefore are likely to dig in depressions and re-entrant corners; they also seem likely to pick up loose or projecting sand grains.

As an ant which is digging moves down its tunnel it may encounter a loose grain of sand - perhaps one it dislodged on its upward journey. It may grab the grain and carry it to the surface. It may on the other hand meet a recess on the tunnel wall and dig in this. The recess thus becomes enlarged and unlike the projecting grain, may attract more digging later. The ant may, in spite of all these temptations, reach the end of its tunnel. Even here it may clear up grains behind the work face of the tunnel, and it does not in any case deliberately choose certain grains. It will usually try several grains before it is able to dislodge one. It is hard to see how far the selection of grains might be affected by orientation to e.g. gravity.

We are now studying the locations of grabs in some detail. At present we have a little evidence that Lasius niger (whose tunnels often branch) is more likely to attack the walls of the tunnel away from the end than Formica lemani is. It is also noticeable that the tunnels of L. niger are less tidy than those of F. lemani. F. lemani seems to spend some time, especially after the first day, in lining its tunnel walls with medium size sand grains. Whether this is related to its tunnel pattern as a cause or as an effect, we cannot say. The greater convolution, or smaller scale, of L. niger tunnels is, I think, only partly explained by its smaller stature, but we do not yet know of any ethological differences.

It would be pleasant to think that this work would open the possibility of explaining, or perhaps simulating, how real ants' nests become the shape they are. But it is clear from our work that local influences (soil texture, soil structure and moisture characteristics for instance) have a very strong influence. We know very little of ants' responses to these. There is, I think, a real possibility that the finer structure (or "texture") of nests may be explained, however.

Essaimage et premiers stades du développement du Messor ebeninus (FOREL) (Hym. -Formicoidea -Myrmecidae).

Georges TOHME (Laboratoire de Zoologie des Invertébrés -Faculté des Sciences- Université Libanaise, Beyrouth -Liban).

Généralités sur la systématique des Messor du groupe semirufus (ANDRÉ)

M. ebeninus est une race du groupe M. semirufus. Ce groupe est caractérisé par un gastre glabre ou ayant peu de poils dressés répartis sur son premier segment. La taille de l'ouvrière major dépasse 8,5 mm. Les 2 faces visibles de l'épinotum forment un angle de 120 à 115°. Les fosses antennaires sont lisses.

La race ebeninus est reconnue grâce à la couleur de tout son corps qui est d'un noir luisant.

D'après nos observations, l'essaimage des 8 représentants, du groupe semirufus au Liban, s'effectue toujours après les premières pluies de l'automne.

Essaimage du Messor ebeninus :

La description de cet essaimage est basée sur différentes observations réalisées sur le terrain dans la région de Beyrouth à la fin de l'automne. Voici à titre indicatif quelques dates d'essaimage :

en 1965 : le 27 novembre

en 1966 : le 30 novembre, le 9, le 13 et le 14 décembre

en 1967 : le 2 et le 9 décembre

en 1968 : le 29 novembre et le 1er décembre.

Les 24 heures qui précèdent la première date d'essaimage de chacune des années précitées présentent une pluviométrie supérieure à 8 mm. L'essaimage a toujours été observé entre 9h30 et 13h. La température à l'ombre de l'air ambiant se situait alors entre 14°, 4 et 17°, 3 et celle des nids à une profondeur de 50 cm s'échelonnait entre 15°, 6 et 18°, 6. La valeur moyenne des radiations de l'heure où l'on observe le vol a toujours été supérieure à 600 calories-grammes par cm².

Le vol nuptial dure une trentaine de minutes, profitant d'une large éclaircie. Si le ciel se couvre ou que la pluie reprend juste au début du vol -comme ce fut surtout le cas en 1966 et 1967- l'essaimage est "reporté" à une date meilleure. C'est ainsi qu'il est courant d'observer pour la même colonie 3 à 4 essaimages par saison se complétant et s'échelonnant sur une ou deux semaines.

Au début de l'essaimage la population du nid est en effervescence et sort par plusieurs orifices. Les mâles et les femelles s'éparpillent sur les brins d'herbe situés à la périphérie de l'aire du nid : sorte d'auréole rase, où rien ne pousse, entourant l'orifice principal de la fourmilière. Les ouvrières s'agitent autour des sexes et méconnaissent la récolte. Puis timidement quelques ailés commencent par s'envoler avant qu'un essor massif ne se manifeste.

L'accouplement est bref. Il a lieu dans l'air et l'on capte parfois un mâle et une femelle accouplés et retombant sur le sol dans cette position.

L'autotomie alaire suit immédiatement l'atterrissage dans 96 à 97 % des cas que nous avons observés.

La femelle désailée recherche à établir son futur nid sur le sol humide : c'est soit une fissure qu'elle élargit en creusant une galerie de 20 à 30 cm de profondeur et où elle se dépêche de s'enfermer ; ou bien c'est sous une pierre généralement plate sous laquelle elle établit, dans l'espace d'une vingtaine de minutes, une logette étroite qu'elle construit autour d'elle avec des boulettes de terre. Elle s'emmure de cette façon en ayant pour plafond la pierre. C'est avant qu'elle ne se dérobe à nos yeux que nous la récoltons pour l'étude en élevage artificiel dans 2 sortes de nids ; le plus utilisé étant du type Janet.

La ponte et les oeufs

Cette étude a été réalisée sur 48 nids artificiels : 2 en 1965 ; 5 en 1966 ; 11 en 1967 et 30 en 1968.

Les résultats numériques du tableau suivant portent sur 40 nids et nous donnent :

- a)- le nombre de jours qui s'écoulent entre le vol nuptial et la première ponte ; (en première ligne)
- b)- le nombre de femelles qui ont pondu (en deuxième ligne).

<u>76 à 80</u>	<u>81 à 85</u>	<u>86 à 90</u>	<u>91 à 95</u>	<u>96 à 100</u>	<u>101 à 105</u>	<u>106 à 110</u>	<u>111 à 115</u>
7	1	5	15	5	4	1	2

Les premiers oeufs apparaissent dans la majorité des cas (75 % en 1968-69) entre 86 à 100 jours après le vol nuptial. C'est-à-dire entre le 25 février et la mi-mars ; parfois vers la mi-avril. Nous avons pu vérifier que les choses se passent ainsi dans la nature : des femelles fondatrices avec 7 ou 8 oeufs ont été captées au même

moment où l'on dénombrerait au Laboratoire un chiffre égal d'oeufs avec la reine en captivité. La première ponte est formée d'un à 4 oeufs. Le rythme de ponte est en moyenne d'un oeuf toutes les 48 h et il continue ainsi après l'apparition des larves et des nymphes.

Avant l'apparition des larves, la femelle a recours, sans doute à l'oophagie pour survivre car le nombre d'oeufs ne croît pas selon une ligne régulière ; c'est à dire que parfois en 24 heures il y a 2 à 4 oeufs qui sont pondus, puis l'augmentation s'arrête, le nombre total des oeufs diminue pour reprendre ensuite d'une façon plus régulière. Cette fluctuation dans le mode des oeufs a lieu 3 à 4 fois en l'espace de 2 mois.

La femelle dispose ses oeufs en un paquet qu'elle maintient entre ses mandibules à la moindre alerte rendant ainsi difficile le comptage des oeufs sans intervention mécanique. Si nous dispersons les oeufs, elle refait son paquet en l'espace de 20 à 25 minutes.

La forme des oeufs est ovoïde. On distingue 3 catégories principales de taille :

0,52 x 0,41 mm ; 0,60 x 0,45 mm ; 0,65 x 0,47 mm.

La couleur des oeufs est d'un blanc laiteux devenant blanc transparent à la veille de l'apparition des larves.

Les larves et le développement larvaire

L'éclosion de la première larve a lieu au bout de 36 à 45 jours après la première ponte avec une moyenne de 43,5 jours sur 35 élevages ayant réussi. Le tableau suivant montre : en première ligne le nombre de jours du développement larvaire ; en deuxième ligne la fréquence des élevages où la première larve a fait son apparition.

<u>30</u>	<u>30 à 35</u>	<u>36 à 40</u>	<u>41 à 45</u>	<u>46 à 50</u>	<u>51 à 55</u>	<u>56 à 60</u>	<u>61 à 65</u>
2	3	8	11	3	1	1	5

La moyenne du nombre d'oeufs au moment de l'apparition de la première larve est de 17 à 18 oeufs par élevage. Chaque deux jours, il y a apparition de 3 larves en moyenne.

Le développement des premières larves passe par 4 stades car nous avons autant de modes de taille :

$L_1 = 0,9 \text{ mm}$; $L_2 = 1,35 \text{ mm}$; $L_3 = 2,1 \text{ mm}$; $L_4 = 2,8 \text{ mm}$

Dans ces mesures nous n'avons pas tenu compte de la région

céphalique qui est souvent rabattue sur la région ventrale.

Notons ici qu'après l'apparition des premières ouvrières, qui prennent soin du couvain, L_4 a alors une taille plus grande.

Les larves les plus jeunes, L_1 , présentent des poils répartis sur tout le corps d'une façon régulière ; L_2 est de forme plus élancée, son corps est recourbé en croissant avec des touffes de poils longs et jaunâtres ; L_3 est plus droite avec une tête rabattue sur la région abdominale et présentant des mouvements plus fréquents ; L_4 a une forme plus cylindrique, les poils sont plus régulièrement répartis, la région céphalique n'est pas cachée sous la région ventrale mais se distingue nettement avec ses mandibules qui tendent à se pigmenter. Toutes les larves des 3 derniers stades sont séparés des oeufs par la femelle.

D'après nos observations, les larves se nourrissent d'oeufs elles aussi. Nous avons maintes fois observé les larves les plus âgées qui percent les oeufs de leurs mandibules et les succent. Après l'apparition des 10 premières larves, le nombre des oeufs s'abaisse d'une façon sensible (3 à 4 oeufs en moins). Ce qui peut s'expliquer par une oophagie des larves s'ajoutant à l'oophagie de la femelle.

Il est fort probable que la femelle se nourrisse aussi de larves dont nous avons observé quantité de fragments.

Durée des différents stades larvaires

Le développement larvaire dure de 23 à 33 jours, la moyenne est de 28. Les calculs ont porté sur 27 élevages. La durée relative des différents stades pour un développement type de 26 jours se présente comme suit : L_1 et L_4 ont une durée égale chacune à 11 jours en moyenne ; L_2 et L_3 , beaucoup plus courts ont chacune une durée moyenne égale à 2 jours.

La nymphose et les premières ouvrières

Lorsque la larve 4 a atteint son plein développement, ses mouvements se ralentissent, la région céphalique devient plus nette et les mandibules sont d'un marron foncé. La première nymphe ou pré-nymphe ne tarde pas à apparaître. Elle est immobile. Les antennes ont une massue bien nette formée de 4 articles dont le dernier est le plus développé. Les articles tarsiens sont gros et courts.

La durée de la nymphose est de 12 à 15 jours. Le stade pré-nymphe est très court. Au début les yeux commencent par se pigmenter, ensuite les dents des mandibules et le gastre se rembrunissent

à leur tour, puis les mandibules en entier et enfin le thorax et la tête.

Quand la nymphose prend fin on obtient une première ouvrière dont la taille oscille légèrement autour de 3,75 mm et qui ne tarde pas à se pigmenter : la tête, le thorax et les appendices sont d'un marron clair, le gastre est noir. Elle est loin de ressembler à l'ouvrière adulte qui est entièrement noire.

Au début, cette ouvrière se nourrit de débris de larves et de débris de nymphes aussi. Mais elle ne tarde pas après 1 à 2 jours à s'occuper du couvain et à ramasser de petites graines de géraniacées et de légumineuses que nous avons pris soin de mettre dans les nids artificiels vers le début de la nymphose.

A ce moment on rattache les nids de Janet à une boîte en plâtre ayant 40 x 30 x 4 cm, recouverte d'une plaque en verre et où l'on dépose la nourriture.

D'autres ouvrières font leur apparition par la suite. Lorsque la nouvelle fourmilière a atteint 12 à 15 ouvrières minor, une première ouvrière de taille moyenne 5,5 à 6,7 mm apparaît.

Le devenir de la jeune colonie

Sept mois après l'essaimage, c'est-à-dire en juillet, la jeune colonie est formée en moyenne : de 8 à 16 oeufs, de 6 à 13 larves, de 3 à 6 nymphes et d'une dizaine de petites ouvrières.

En octobre, la colonie est formée de 50 à 60 ouvrières dont 4 à 7 sont de taille moyenne et d'une trentaine de larves et d'oeufs difficiles à compter avec précision sans risque de perturber les ouvrières.

La ponte s'arrête durant les mois de l'hiver quoique dans deux élevages nous ayons observé durant cette période-ci des oeufs qui n'ont pas évolué. Ces résultats portent sur 6 élevages prospères de l'année 67-68 et qui sont actuellement sous observation. Les élevages des années 65-66 et 66-67 n'étaient pas très prospères : les différentes colonies sont mortes neuf à dix mois après les dates d'essaimage. Les élevages de l'année en cours 68-69 sont prospères mais ne nous permettent pas à l'heure actuelle de tirer des conclusions.

Etude préliminaire du polymorphisme des ouvrières :

Vu le nombre réduit d'élevages prospères dont nous disposons, l'expérience suivante n'a été tentée que sur une seule jeune colonie. Dans le but d'établir une relation entre le nombre d'ouvrières qui

s'occupent du couvain et la taille des ouvrières néonates, nous avons réduit le nombre d'ouvrières d'une jeune colonie à 2 minor et celui des larves à une seule par mois.

Cette expérience fut réalisée avec le 7^e élevage de l'année 67-68 dont voici les caractéristiques :

Date d'essaimage : 9 décembre 67

1^{ère} ponte avec 4 oeufs : 18 mars 68

Nombre maximum d'oeufs = 16 : le 11 avril 68

1^{ère} larve : 15/4 ; 1^{ère} Nymphe : 3/5 ; 1^{ère} ouvrière : 15/5

Nombre maximum d'ouvrières = 14 : le 19 juin

Réduction expérimentale du nombre des ouvrières à 2 minor (taille 3,75 mm et 4 mm) et celui des L₃ à une seule : le 16 juillet 68.

Durant les mois suivants et jusqu'à la fin de novembre, cinq nouvelles ouvrières sont apparues. Les ouvrières n'ont eu à s'occuper chaque fois que d'une seule larve, ce qui a permis d'obtenir des ouvrières de taille de plus en plus grande. En effet, la dernière ouvrière apparue fin novembre a 6,2 mm, celles d'octobre et de septembre ont 5,9. Durant les mois d'hiver il n'y a pas eu de ponte. Le 11 mars 1969 il y avait un paquet d'oeufs porté par une ouvrière.

Ces résultats confirment ce que nous avons déjà constaté dans d'autres élevages.

La taille des ouvrières est fonction du nombre des ouvrières prodiguant leurs soins aux larves. Plus une colonie est importante et plus importante sera la proportion des ouvrières de grande taille. D'ailleurs c'est ce que semble confirmer les premières ouvrières apparues fin mai 69 dans les 6 élevages de l'année 67-68 mentionnés plus haut.

CONCLUSION

Nous voyons donc que l'élevage de femelles essaimantes de Messor ebeninus conduisant à la formation d'une colonie est assez facile. Les échecs partiels des élevages de l'année 66-67 peuvent être considérés comme accidentels. Ils sont dus comme nous l'avons constaté par la suite à un manque de nourriture adéquate ; nous avons présenté : matières sucrées et grosses graines de légumineuses très coriaces, que les ouvrières n'ont pas touché. Par contre les années suivantes les très petites et fragiles graines de géraniacées furent bien appréciées.

Sur 48 femelles essaimantes désailées, 12 ont pondu sans que les oeufs n'évoluent en larves ; 3 d'entre elles sont mortes en septembre 68. L'examen des voies génitales de ces femelles ne donne pas de résultats positifs quant à la présence des spermatozoïdes. Nous attendons des résultats plus concluants avec les femelles actuellement en élevage.

RESUME

D'après différentes observations réalisées sur le terrain, au Liban, nous donnons une description de l'essaimage du Messor ebeninus, Forel. Celui-ci se produit dans la matinée d'une belle journée et se manifeste toujours après une pluie du début de la saison des pluies. La femelle essaimante est élevée dans 2 sortes de nids artificiels. La ponte commence trois mois après, au début de mars. Le rythme de la ponte est relativement lent. La femelle s'adonne à l'oophagie pour survivre. La première larve apparaît au bout de 5 à 6 semaines. Le développement larvaire passe par quatre étapes. Les larves sont nourries par oophagie aussi. La première nymphe fait son apparition après 3 à 4 semaines. La durée de la nymphose est de 12 à 15 jours. Les premières ouvrières sont de petite taille et s'occupent du couvain. L'apparition d'ouvrières de grande taille est en fonction du nombre d'ouvrières prenant soin du couvain.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

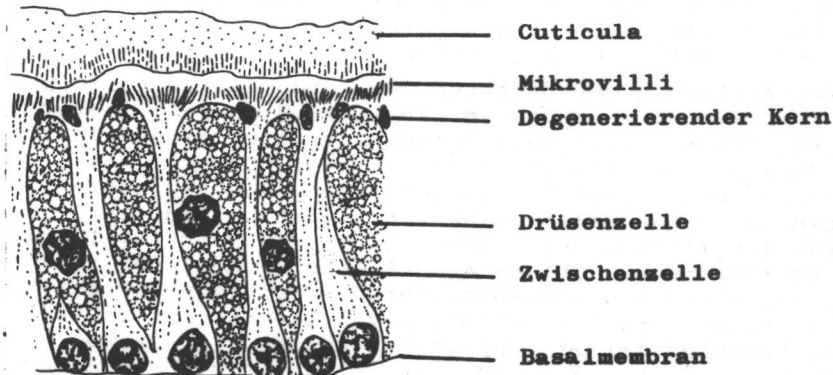
1910. FOREL (A.) - Glanures myrmécologiques (Ann. Soc. Ent. Belg. 54 p. 6 - 14).
1950. LEDOUX (A.) - Recherches sur la biologie de la Fourmi fileuse (*Oecophylla longinoda* Latr.) (Ann. Sc. Nat. Zool. 11^e série, 12 p. 313-461) -
1952 - Recherches préliminaires sur quelques points de la biologie d'*Odontomachus assiniensis* Latr. (Ann. Sc. Nat. Zoologie, 11^e série, 14, p. 231-248).
1969. TOHME (G.) - Répartition géographique des Fourmis du Liban (Thèse - Toulouse).
-

Untersuchungen über die Tergaldrüse der Termit
Kaloterme flavicollis (Fabr.) (Isoptera).

M. Wall (Schweizerisches Tropeninstitut)

Bei den geflügelten Geschlechtstieren der Termit *Kaloterme flavicollis* unterlagert eine aus zwei kissenartigen Teilen zusammengesetzte Hautdrüse, die Tergaldrüse, den Vorderrand des neunten und zehnten Abdominalgiten (1). Sie setzt sich aus zwei Zelltypen zusammen. Langgestreckte Zwischenzellen enden unter der Cuticula mit einem Bürstensaum. Ihre rundlichen Kerne liegen der Basalmembran auf. Die Drüsenzellen erstrecken sich von der Basalmembran bis in die Nähe der Cuticula, von welcher sie durch die Mikrovilli der angrenzenden Zwischenzellen getrennt werden. Ihre Kerne sind von der Basis abgerückt und oft unregelmässig geformt. Das Plasma ist vakuolisiert. Beim Männchen sind diese keulenförmigen Drüsenzellen von geringerer Breite als beim Weibchen und enthalten weniger Vakuolen. In der Mikrovilli-Zone liegen degenerierende Kerne. Die Cuticula über der Tergaldrüse ist unpigmentiert und besteht hauptsächlich aus Mesocuticula, während die übrige tergitale Cuticula des Abdomens schwarzbraun gefärbt und weitgehend sklerotisiert ist.

Die weibliche Tergaldrüse gleicht bei *K. flavicollis* einem andern, bei den Termiten verbreiteten Organ, der Sternaldrüse. Diese liegt über dem fünften Abdominalgiten und gibt Spurpheromone ab (2). Ob sich die Ähnlichkeit auch auf den submikroskopischen Bereich (3) erstreckt, soll noch untersucht werden.



Kaloterme flavicollis. Tergaldrüse eines weiblichen Geschlechtstiers, sieben Tage nach der Imaginalhäutung. Vergrößerung 850 x.

Die Tergaldrüse ist bei den Larven und Nymphen noch nicht ausgebildet. Sie differenziert sich erst nach der Imaginalhäutung und macht während der letzten Reifezeit vor dem Schwarmflug noch eine auffällige Veränderung durch: Anfänglich ist die Zellmembran der Drüsenzellen gegen die Cuticula hin gut ausgebildet, aber zur Zeit des Schwärmens (November, etwa acht Wochen nach der Imaginalhäutung) ist sie kaum mehr sichtbar. Dies könnte als Beginn der Sekretion gedeutet werden.

Bei älteren Geschlechtstieren ist die Tergaldrüse rückgebildet. Diese Reduktion wird auch bei Pärchen beobachtet, welche zusammengesetzt werden, ohne dass Flug und Tandem vorausgegangen sind. Sie findet etwa zur Zeit der Ablage der ersten Eier statt. Die Kerne der Zwischenzellen wandern dabei von der Basalmembran ab, die Höhe des Organs verringert sich, und das Plasma der Drüsenzellen nimmt eine grobwabige Struktur an. Die Rückbildung ist beim Weibchen besonders ausgeprägt. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass die Drüse auch zu einem späteren Zeitpunkt wieder auftreten kann: Wird einer älteren Kolonie das Männchen entnommen, so bildet sich die Tergaldrüse beim Weibchen innerhalb einiger Wochen wieder voll aus.

Histologischer Bau und Zeitpunkt des Auftretens lassen vermuten, dass die Tergaldrüse exkretorisch tätig ist und dass ihre Sekrete während der Koloniegründung als Pheromone der geschlechtlichen Anziehung dienen. Die Tergaldrüse von *K. flavicollis* dürfte den tergitalen Drüsenfeldern der schwärmenden Weibchen von *Syntermes dirus* entsprechen, deren Sekret auf die Männchen anziehend wirken soll (4). Eine solche Funktion könnte bei *K. flavicollis* auch die Sternaldrüse ausüben. Sie ist bei der geflügelten Imago besonders stark entwickelt (5).

Zur Abklärung der Bedeutung der abdominalen Hautdrüse von *K. flavicollis* wurde im Herbst 1968 in Banyuls-sur-Mer mit frisch gefangenen Gelbhalstermiten eine Reihe von Versuchen durchgeführt (M. Wall, im Druck): Verschiedene Organe von Larven und primären Geschlechtstieren wurden an Holzstäbchen zerrieben und auf ihre attraktive Wirkung untersucht. Es wurden geprüft: Tergal- und Sternaldrüse, übriges Abdominalintegument und Verdauungstrakt von Geschlechtstieren verschiedenen Alters sowie Tergal- und Sternaldrüsen von Larven. Schwarmbe-reite Geschlechtstiere und Larven wurden mit diesen Präparaten so über Filterpapier gelockt, dass sie darauf angebrachte Marken in bestimmter Reihenfolge passierten. Die Anzahl der so erzielten Passagen wurde als Mass für die Attraktionswirkung des betreffenden Präparates verwendet.

Zur Kontrolle wurden unbehandelte Holzstäbchen angeboten. Die statistische Auswertung wurde mit einem Rangtest vorgenommen. Die Versuche ergaben folgende Resultate: Tergal- und Sternaldrüsen der geflügelten Weibchen sowie die Tergaldrüsen der geflügelten Männchen übten auf Geschlechtstiere und Larven eine signifikante Anziehung aus ($2\alpha < 0,05$), welche im Falle der männlichen Tergaldrüse und der weiblichen Sternaldrüse geschlechtsspezifisch war ($2\alpha < 0,05$). Die übrigen Präparate zeigten, verglichen mit der Kontrolle, keine attraktive Wirkung, ebenso die beiden Hautdrüsen älterer Geschlechtstiere (ein Jahr nach Koloniegründung).

Verschiedene Beobachtungen weisen ebenfalls darauf hin, dass Tergal- und Sternaldrüse bei der geschlechtlichen Anziehung eine Rolle spielen: Während des Tandems betastet das Männchen mit seinen Antennen das Abdomen des Weibchens und beleckt gleichzeitig mit den Maxillarpapillen dessen letzte Abdominaltergite. Wird das Männchen vorsichtig entfernt, so nimmt das Weibchen oft eine deutliche Lockstellung ein: Das Abdomen wird nach oben gekrümmt, was dem Freilegen der Sternaldrüse dienen könnte, und die Tergaldrüse wird entblösst, so dass ihre unpigmentierte Cuticula deutlich sichtbar wird. Die Imagines berühren während des Tandems im Gegensatz zu den Larven den Boden nicht mit dem Abdomen; sie verwenden das Sternaldrüsensekret zu dieser Zeit also nicht als Spurpheromön.

Weitere Untersuchungen über die Tergaldrüse sind im Gange.

- (1) R. Geigy und M. Wall: Ueber eine Tergaldrüse bei der Termite *Kaloterme flavicollis* (Fabr.). - *Acta Tropica*, 25, (3), 271-272, 1968.
- (2) M. Lüscher und B. Müller: Ein spurbildendes Sekret bei Termiten. - *Naturwissenschaften*, 47, (21), 503, 1960.
- (3) Ch. Noirot et C. Noirot-Timotheé: Organisation de la glande sternale chez *Caloterme flavicollis* F. (*Insecta*, *Isoptera*). - *C.R. Acad. Sc. Paris*, 260, 6202-6204, 1965.
- (4) R. Barth: Ueber die tergitalen Drüsenfelder von *Syntermes dirus* (*Isoptera*). - *Rev. Bras. Biol.*, 15, (3), 257-263, 1955.
- (5) Ch. Noirot et C. Noirot-Timotheé: La glande sternale dans l'évolution des termites. - *Insectes sociaux*, 12, (3), 265-272, 1965.

A Comparative Study of the Nests, Gardens and Fungi of the Fungus-growing Ants, Attini.

Neal A. Weber (Department of Biology, Swarthmore College, Swarthmore, Pennsylvania 19081, U.S.A.)

The Attini or fungus-growing ants are exclusively New World in distribution and are found approximately from 40° N. Latitude to 44° S. Latitude. Their sole food source are fungi, which they grow on substrate brought into the nest. The fungus grows as a vegetative mycelium planted by the ants. First the substrate (leaves or flowers in the higher attines) is prepared by the ants cutting it into small pieces. Then it is pressed by the mandibles so that it becomes a pulpy mass to which saliva has been added. Liquid fecal droplets are either added during the preparation or at some time soon afterwards. The substrate is subsequently forced into the garden with the aid of the fore feet and mandibles. Finally, the ant picks up pieces of the adjacent mycelium and dots the particle with them. These become islands of growth and the garden may grow rapidly under this treatment. When the ants are actively bringing in substrate small gardens may double in weight or bulk in several weeks.

This involved behavioral pattern is repeated by the several hundred species of the entire range of some 12 genera.

External appearance of the nest

The external appearance of the nest tends to be different according to the species. The smallest and most primitive species, such as Cyphomyrmex and Apterostigma, have only a bare hole as an entrance and this could be a crack in rotted wood. Such cracks are partially blocked to leave a small entrance. The tropical Myrmicocrypta and Mycocepurus species pile up the fine grains of soil to make irregular and sometimes furrowed heaps on the soil surface.

The most characteristic entrance to the nest of most species (Fig. 1) is in the form of a symmetrical low crater. The craters may be suggestive of a coral atoll, flat in the center and with a low rim. The hole is usually in the middle. The ants march out from this with their burden of excavated soil to a distance, short in the smallest ants and longer in larger ants, before dumping the soil. The northernmost species (Fig. 1) creates a rim to the crater that is higher in one direction than in the others and it is lunate. The crater of Mycetophylax conformis (Mayr) of the Caribbean seashore is in the form of a circular crater with no part particularly higher than another. The form and size are repeated

after the winds and rain destroy it, sometimes a dozen times in a day of showers. This form and size appears to be a generic character since other species in the interior of semi-desert Argentina are similar to conformis.

The craters of Sericomyrmex urichi Forel of Trinidad are regularly flat and unusually large for the size of the ants. The ants tend to use one part of the crater rim at a time for dumping the soil grains from excavating. If there is a time lag between excavations, one part of the rim may have a bleached color of tropical red clay compared with the brighter red color of freshly excavated soil.

The genus Apterostigma is not ordinarily a crater-former but a nest of mayri Forel formed a lunate crater of 75 mm diameter in Panama. Nearby, a nest of dentigerum Wheeler formed a 50 mm mound of soil at the entrance of the nest.

The grassland species of the subgenus Moellerius of Acromyrmex characteristically have a turret entrance to their nest in the form of grass or grass and soil particles. The ants march out from the entrance for several centimeters before depositing their soil burdens in the form of a more or less lunate crater. This may be concealed in a tuft of grass and the nest is therefore particularly inconspicuous.

The species of Atta retain the general crater-forming habit of more primitive attines but form craters of the largest sizes which more or less coalesce together. Commonly one part of the crater will be highest and this is usually the part on the down slope if the nest is not on level ground.

General nest architecture

The large surface area covered with craters and the great volume of sub-surface soil occupied by the cells of the mature Atta colony obscure the general plan of attine nests. These are much simpler, as the smaller populations of ants would necessitate.

The simplest of all is the irregular, pre-formed cavities occupied by the yeast-culturer, Cyphomyrmex rimosus (Spinola). The nests may be in the soil, under bark of rotted wood, in humus about roots of epiphytes (once observed as high as 30 meters in a 60-meter tree in rain forest), or in a dead snail shell on the ground.

Other species of the genus also nest in the soil or in humus among roots of epiphytes. The type nest of longiscapus Weber in Colombia was unusual in being in the form of a sack of agglutinated humus suspended from rootlets in a densely forested steep ravine. The sack was 2-7 mm thick and surrounded a single garden 40 mm high and 30 mm wide.

The ants of such genera of small ants as Mycocrepus, Mycetophylax and Myrmicoxypta form one or several chambers in the soil. The tunnel entrance of one Mycocrepus tardus Weber

nest was less than 1 mm in diameter and led irregularly to a 20 mm cell at a depth of 205 mm. That of Mycetophylax conformis was similarly tenuous and led by a tortuous route to a total depth of 650 mm, having several small cells branching off enroute. The nests of Myrmicocrypta buenzlii Borgmeier consisted of one or several chambers of comparatively large size, some 100 mm in diameter, and at depths of 25 to 90 mm. A nest of the common Apterostigma mayri had the single cell about 7 cm in diameter at a depth of 45 mm. Other Apterostigma nests were barely beneath the hard shell of rotted wood. Common sites include the humus at the base of epiphytic plants.

The nests of Sericomyrmex generally resemble those of Trachymyrmex, sometimes having a single cell or two or three. One of harekulli Weber had the first cell 85 mm high by 95 mm broad at a depth of 200 mm. The next was at a depth of 380 mm and the third was 500 mm underground. A nest of urichi had seven gardens at depths from 10 to 22 cm. The cells containing the garden varied from 3 cm to 12 cm in height and from 5 to 9 cm in diameter.

The nests of the small species of Trachymyrmex such as bugnioni Forel have correspondingly small cells, one colony having a 20 mm single chamber at a depth of 200 mm. Slightly larger species, such as the widespread cornetzi Forel, may have a turret entrance and a main cell some 45 mm in diameter at a depth of 70 mm. More shallow is the cell made initially by the new queen. The larger species, such as the widespread urichi Forel, will have multiple chambers in a vertical series. One of urichi had five, one above the other to a depth of 30 cm; another had six cells at depths from 2.5 to 27 cm. They were from 3 to 12 cm in diameter. One of zeteki Weber had a single chamber at a depth of 80 mm that was 80 mm broad and 60 mm high. Such rather shallow nests of a single large cell may occur in other large species but more commonly as the colony grows more cells will be added at greater depths. In some cases of the northern septentrionalis they are in a vertical series while in others they branch off at several levels. (Fig. 2).

In general, the size of the nest itself is indicated by the size of the external craters or turret. Most species have only one crater or turret but the nest may consist of 1-7 or more chambers. The most shallow chamber is regularly at the site which the female first excavated when she dug into the ground after her nuptial flight. This is enlarged by her first broods. Chambers are added later as the colony grows, both deeper and laterally.

The mature nests of Acromyrmex often differ markedly from those of Atta despite the general similarity in habits of the ants. Quite commonly those of octospinosus (Reich) and hystrix Latr. nest above soil level in trash at the base of trees. One

of the former occurred at a height of 5 meters in the crown of a large palm, where dead fronds accumulated. One of hystrix was in the mass of aerial roots at the base of a tree in rain forest, the mass being some 174 cm high and 150 cm broad. Several score fungus gardens were scattered in this well-aerated pile of humus and roots. Other nests in the soil are much smaller and simpler and appear to lack the organization of Atta. That of lundi Guérin is noteworthy in having a large cell one-half meter or more in diameter. The mound builders have a large central chamber under a few centimeters of thatch cover.

The nest of the ants of the subgenus Moellerius of grasslands is more like that of a large Trachymyrex but has larger cells. Bruch figures one of silvestrii Emery that consists of three vertical tunnels (converging at the top), one with three cells in vertical series and the other two with 11-15 cells, some of them forming opposite pairs. The widespread landolti Forel nest may have three or more cells in a vertical series.

The Atta nest

Excellent diagrams of the mature Atta nest, both in surface view and in section, have been published by South American authorities. Brazilian investigators have examined Atta sexdens L. particularly, and those of this species and cephalotes L. have been the general subjects of economic investigations. Amante (1967) compares the nest architecture of capyguara Gonçalves with other species in the same area. Bucher and Zuccardi (1967) have correlated the nest of vollenweideri Forel with the calcium carbonate layer of the soil and shown general effects on soil of this ant (see also Weber 1966a, b). In recent years nests of the United States species have been described by Moser.

The fungus garden

The fungus garden is the distinctive feature of the life of attine ants. It is the source of food and the place where the brood is kept. The queen resides here and the garden is the focus of the activities of the ants. As the queen lays eggs, the workers take them and distribute them to adjacent cells of the garden.

The garden is the creation of the workers and does not last long if they are removed. Their salivary and anal secretions, added to the garden, are necessary. The contribution of these excretions is being elucidated by current biochemical research.

Whatever the fungus will grow on is called substrate. This, however, is not a simple matter of the ants bringing in anything to the garden. Whatever is brought has to be rigorously treated, as described earlier.

While vegetal substrate is generally used, some of the smaller ants use insect excrement, especially of caterpillars (Lepidoptera) or wood-boring beetles (Coleoptera). In addition, smaller ants may regularly use carcasses of insects, often of ants. These seem to be insects that have died and fallen to the forest floor, since arboreal ant carcasses may be found in terrestrial fungus gardens of species not known to climb trees. As good a growth of fungus may be found on shiny, hard pieces of insect chitin as on succulent substrate, indicating the ability of the fungus to grow for some time on ant excretions when the mycelium is not in contact with nutritive substrate.

An odd situation is the fact that the ants treat their own brood at times like pieces of substrate, similarly embedded in the walls of the garden cells. This is particularly the case with young pupae, which need no care until ready to emerge as callows (young adults). Larvae, when embedded, have the head capsule out so that they can easily be fed.

There is an extensive list of plants known to be harvested by Atta and Acromyrmex. Moeller in 1893 concluded that in South Brazil the ants would take almost any plant. Cherrett (1968) lists 36 species of Guyana plants exploited by Atta cephalotes at one site.

The garden of Cyphomyrmex rimosus minutus, Mayr and its close allies consists of cheese-like masses about $1/4$ to $1/2$ mm in diameter that are placed on pellets of insect excrement brought into the nest by the ants. These masses consist of tightly packed cells that look like ordinary yeast. The garden of other species of Cyphomyrmex and of other genera of similarly small ants consist of fine filaments or hyphae growing from small pieces of substrate. This could be insect excrement, small fragments of rotted wood or insect carcasses, or pieces of leaves and flowers. Such gardens in Cyphomyrmex, Mycocrepus and many Trachymyrmex are from 3-8 cm in diameter. In Apterostigma the entire garden is enclosed in an extremely thin and fragile veil of hyphae.

Despite the general similarity, generic differences may be recognized. The gardens of Cyphomyrmex often are 20-50 mm in diameter, corresponding to the 2-3 mm size of the ants. Those of Mycocrepus are also small but looser. The gardens of Myrmicocrypta are large (50-80 mm) compared with the small size of the ants. All three genera have cells (using the word to mean a hollow compartment as in a sponge) a few mm in diameter. The ants of Apterostigma use insect excrement and the particles of substrate are correspondingly rounded. The gardens of Trachymyrmex tend to have a laminated structure, the septa being hung from rootlets entering the ceiling of the chamber. In other cases the fragile garden may consist of masses suspended independently from rootlets and loosely held together by mycelial threads. Some gardens rest completely on stones on the floor of the excavation. The gardens of Sericomyrmex are disproportionately large and the substrate is

often pale golden brown, fruity and succulent.

The most fragile gardens are those of species like Mycetophylax conformis and Acromyrmex (Moellerius) landolti balzani Emery which use grass for substrate. Such material is relatively long and narrow, creating an irregular mesh of cells, and the mycelium is scanty.

The largest gardens are those of the largest ants, Acromyrmex and Atta. The former may have a single very large garden or may have a number in the 8-12 cm range. Those of Atta appear to be more consistently globular, except where flattened at the base, and 10-13 cm.

Many species of various genera show versatility in suspending the garden from the flat underside of partially buried rocks.

The Fungus

The only true fungi considered here are those that are actually cultured by ants in their normal nests in nature. This rules out all those fungi reported from abandoned substrate, which would be of great variety.

Aside from the yeast-like form of the fungus of Cyphomyrmex rimosus minutus and its allies, all attines culture fungi in the form of a mycelium consisting of hyphae or filaments. Current research is showing the variety and nature of these ant fungi from cultures which I have supplied to mycologists.

The forms taken by the ant fungi have been given various names. The name, Kohlrabi clusters, was early applied to the fungus of Acromyrmex and other ants that was in the form of clusters of inflated hyphae. The term, staphyla, from the Greek for a cluster of grapes, was suggested as more appropriate. A gongylidium is an individual hyphal swelling. The term bromatium was early used for the mass of yeast-like cells and is retained for the Cyphomyrmex that has this type.

The terms used in these studies, then, are: gongylidium for the individual swollen hypha characteristic of nearly all ant fungi, staphyla for the naturally occurring cluster of gongylidia and bromatia for the fungus of Cyphomyrmex rimosus type.

The identity of the ant fungi is currently being investigated and Lepiota sp. appears to be the valid name for the fungus grown by ants of at least two genera.

Fig. 1. External indication of the same nest of Trachymyrmex septentrionalis McCook being excavated in sand by a young colony after winds and rain removed the crater (10-12 cm in diameter) during a week in July in Florida.

A - July 1 B - July 3 C - July 7 D - July 8
Craters of these shapes are commonly formed by species of the genera Sericomyrmex, Trachymyrmex, Acromyrmex and Atta, the size varying according to the species.

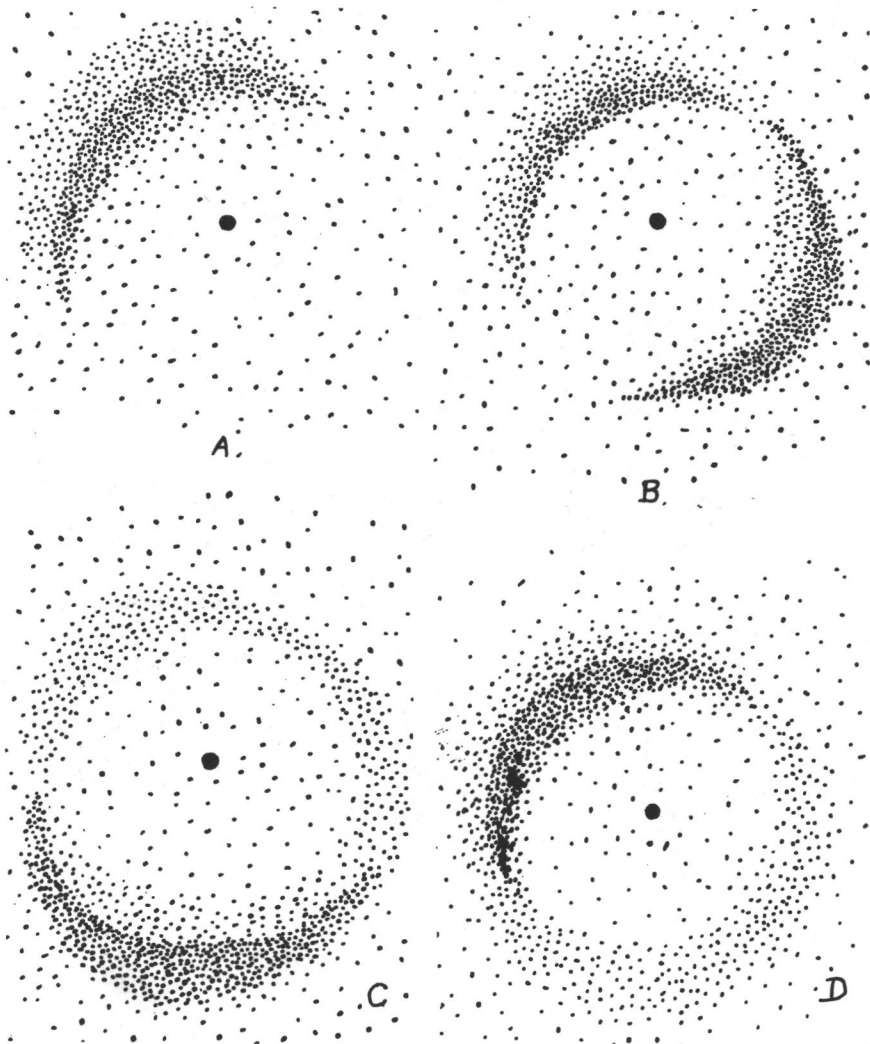
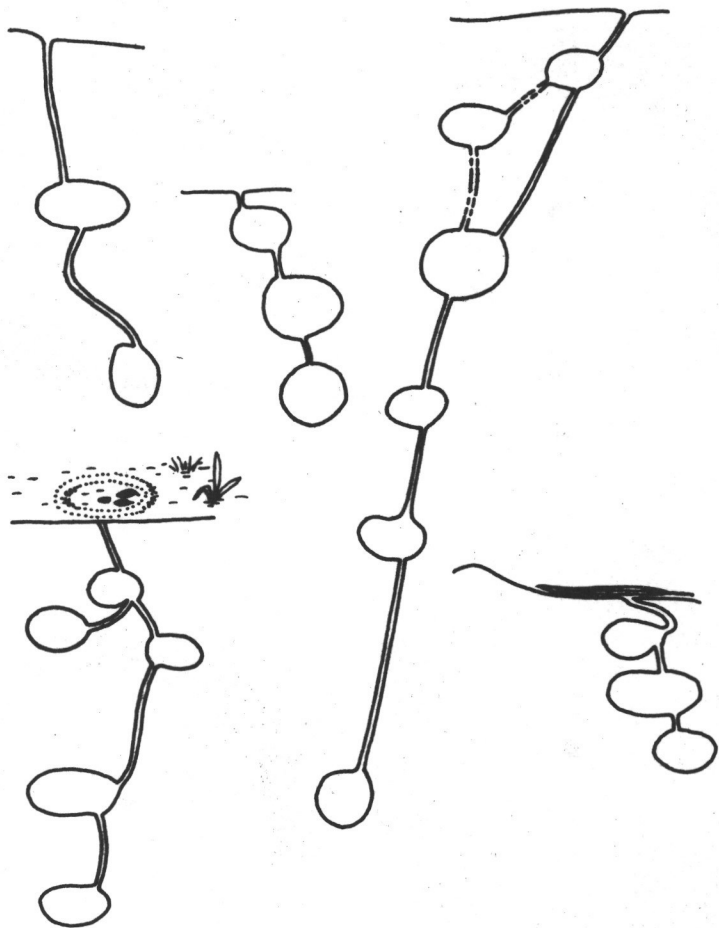


Fig. 2. Some of the chambers and their relationships in Trachymyrmex septentrionalis (after Wheeler 1911). Such multiple chambers are found in many attines. In Atta there may be several hundred and with more than one entrance to the surface. Externally the most common indication is some variation of the craters shown in Fig. 1.



Bibliography

- Amante, E. 1967. Saúva tira boi da pastagem. Coopercotia (São Paulo), XXIII (Jan.), pp. 38-40.
- Autuori, M. 1942. Contribuição para o conhecimento d a saúva (Atta spp). III. Excavação de um saueiro (Atta sexdens rubropilosa Forel, 1908). Arg. Inst. Biol. 13:137-148 (São Paulo)
- Bonetto, A. 1959. Las Hormigas 'cortadoras' de la Provincia de Santa Fe (generos Atta y Acromyrmex). Dir.Gen. Rec. Nat. (Santa Fe), pp. 1-76.
- Bruch, C. 1917. Costumbres y nidos de hormigas. An. Soc. cient. Argentinos, 84: 154-168.
- Bucher, E. H. and Zuccardi, R. B. 1967. Significacion de los Hormigueros de Atta vollenweideri Forel como alteradores del Suelo en la Provincia de Tucumán. Act. Zool. Lilloana XXIII, pp. 83-95.
- Cherrett, J. M. 1968. The foraging behaviour of Atta cephalotes L. (Hymenoptera, Formicidae). I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. J. Anim. Ecol. 37: 387-403.
- Moser, J. L. 1963. Contents and structure of Atta texana nest in summer. Ann. Entomol. Soc. Amer. 56: 286-291.
- _____. 1967. Mating activities of Atta texana (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc. 14: 295-312.
- Weber, N. A. 1958. Evolution in fungus-growing ants. Proc. 10th Internat. Congr. Entomol. 2:459-473, (Montreal).
- _____. 1966a. Fungus-growing ants. Science 153: 587-604 (see also for other references).
- _____. 1966b. Fungus-growing ants and soil nutrition. Act. Prim. Coloq. Latinoamericano Suelo. Monogr. 1, pp. 221-256. Unesco, Montevideo, Uruguay.
- Wheeler, W. M. 1907. The fungus-growing ants of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 23: 669-807.
- _____. 1911. Descriptions of some new-fungus-growing ants from Texas, with Mr. C. G. Hartman's observations on their habits. Jour. N. Y. Entom. Soc. 19:245-255.

List of Papers which could not be included in
the Proceedings

- A. Bouillon, Kinshasa: Termites inquilins chez *Cubitermes exiguus* Mathot (Isoptera, Termitidae).
- E. Hauschteck-Jungen, Zürich: Quantitative DNS-Bestimmung bei Ameisen.
- J. Soulié, Abidjan: Rapports particuliers entre termites et fourmis en Basse Côte d'Ivoire.

