

DÉTERMINISME DES CASTES CHEZ

MÉLIPONES ET TRIGONES

B. DELAGE-DARCHEN et R. DARCHEN

*Université P. et M. Curie, Station Biologique,
24620 Les Eyzies, France*

RÉSUMÉ

On effectue ici une revue des publications récentes concernant le déterminisme des castes chez les *Meliponini*, les *Trigonini* et *Apis mellifica*. L'analyse des différents travaux, y compris ceux des auteurs de ce travail, conduit à considérer que le déterminisme des castes chez toutes les Abeilles sans dard n'est pas fondamentalement différent de celui découvert chez *Apis mellifica*. Un contrôle trophogénique explique les résultats des expériences sur le déterminisme des castes beaucoup mieux que l'hypothèse génétique.

Finalement, ce travail conclut que la somme des informations sur le déterminisme des castes chez les Apidés est encore hétérogène et difficile à coordonner. Bien qu'on reconnaisse à la nourriture un rôle initiateur essentiel dans la détermination des castes, jusqu'ici, on attend encore le fin mot de l'explication.

SUMMARY

The trophic grounds of caste determination in *Melipona* and *Trigona* (Hymenoptera, Apidae)

Recent work is reviewed concerning caste determination in *Meliponini*, *Trigonini* and *Apis mellifica*. The analysis of different studies, including the author's own results leads them to consider that caste determination in the Stingless Bees is not fundamentally different to that found in other social bees, especially in *Apis mellifica*. A trophogenic

control explains the results of the experiments on the female caste better than the genetic hypothesis.

Finally, this work attempts to show that the amount of information on caste determination in *Apidae* is still relatively heterogenous and difficult to synthesize. Although the triggering role of diet in caste determination is now recognized by almost all specialists, the final explanation is still waiting.

INTRODUCTION

Une des caractéristiques des abeilles sans dard, trigones et mélipones est d'élever leur couvain dans des cellules approvisionnées une fois pour toutes avant la ponte de l'œuf et scellées ensuite jusqu'à l'éclosion de l'imago. Elles s'opposent en cela au genre *Apis* et même aux bourdons qui pratiquent une alimentation progressive des larves.

La nourriture larvaire des abeilles sans dard est constituée de régurgitations stomacales auxquelles s'ajoutent vraisemblablement des sécrétions salivaires. En effet, si l'on juge par analogie, on voit que les ouvrières de trigones et mélipones ont des glandes salivaires bien développées et en particulier, les glandes hypopharyngiennes, toutefois même si les présomptions sont fortes, aucune preuve réelle n'a été donnée jusqu'à présent d'un apport de salive à la préparation alimentaire distribuée au couvain.

La particularité des trigones est de posséder des cellules à couvain de taille différente selon qu'il s'agit de reine, de mâle ou d'ouvrière. Les cellules de reines, construites en assez petit nombre et, semble-t-il, suivant un rythme saisonnier sont nettement plus grandes que les autres. Quant aux cellules de mâle et d'ouvrières, elles sont nettement plus petites, mais indiscernables entre elles.

Les mélipones, au contraire, (et c'est là, la différence essentielle entre ces 2 groupes d'abeilles) construisent des cellules absolument identiques qu'il s'agisse de mâle, d'ouvrière ou de reine et lors des éclosions ces 3 catégories d'individus sont présents constamment. Dès leur apparition les reines, abondantes et inutiles sont chassées du nid par les ouvrières qui les expulsent de la ruche.

On sait depuis longtemps que chez *Apis mellifica*, les castes sont déterminées par la qualité de la nourriture distribuée aux larves par les ouvrières, la gelée royale, sécrétée par les nourrices étant réservée aux larves destinées à devenir des reines. Mais qu'en est-t-il chez les abeilles sans dard ? Jusqu'en 1971 la question était entière, époque à laquelle nous avons entrepris les premières expériences avec les trigones africaines. Puis, nous avons élargi notre

champ de travail à une mélipone mexicaine, *Melipona beechei*. C'est le bilan de ces recherches que nous allons exposer ici.

PRINCIPES DE CES RECHERCHES

Le principe de notre expérimentation était simple : il s'agissait de modifier la quantité de nourriture déposée par les ouvrières de ces diverses abeilles pour leurs larves, et voir à l'issue de l'élevage quelles sortes d'individus allait apparaître.

Expériences avec les Trigones

Nous avons vu que chez les Trigones les cellules royales sont nettement distinctes des cellules de mâles et d'ouvrières. On sait donc, au départ, quelle est, pour le sexe femelle, la destinée des différentes larves.

Expériences de suralimentation : des larves d'âge avancé sont extraites de petites cellules (donc, larves d'ouvrières ou mâles) alors qu'elles ont terminé ou presque la ration alimentaire dont elles disposent. Elles sont suralimentées grâce à de la nourriture larvaire provenant de petites cellules juste operculées (ne contenant que des œufs ou une très jeune larve). Les larves en expérience acceptent assez facilement la suralimentation et grossissent d'une façon remarquable. Nous avons arrêté la suralimentation de ces larves lorsqu'elles eurent atteint la taille de larves de reines en fin de croissance. Mais nous nous sommes heurtés à une difficulté insoupçonnée : ces larves, gorgées de nourriture ne se sont pas métamorphosées.

Une étude ultérieure de la biologie du couvain royal de différentes trigones nous a appris que les larves de reines de ces abeilles entrent en une sorte de diapause après leur dernier repas et avant la mue nymphale. Ainsi, des prénymphe de reines, produites dans des conditions naturelles n'étaient toujours pas nymphosées après plus de 2 mois, alors que dans les mêmes conditions tout le couvain mâle ou ouvrières était éclos depuis longtemps. Cette observation contraste étrangement avec ce qui se passe chez *Apis mellifica* et même chez les mélipones, où la larve de reine a un temps de développement plus bref que celui de la larve d'ouvrière. En cela les trigones ressemblent aux bourdons.

Nous avons donc tourné la difficulté en arrêtant la suralimentation au moment où les larves dépassaient juste la taille habituelle des larves mâles ou ouvrières en fin de croissance. Dans ce cas nous avons vu se produire les nymphoses. Les résultats ont été nets. Les larves mâles ont donné des mâles géants, les larves femelles qui devaient obligatoirement donner des ouvrières, ont toutes, sans exception donné des reines. Ces reines étaient plus petites que les reines normales, néanmoins elles étaient bien constituées dans leurs caractéristiques essentielles.

Notons que nous avons obtenu ces résultats en suralimentant des larves à l'aide de nourriture provenant de petites cellules (mâles ou ouvrières) de la même espèce que les larves testées, ou bien d'espèces, et même de genre différents. La qualité spécifique de la nourriture n'intervient pas, seule la quantité semble avoir de l'importance. On a même obtenu des reines à partir de couvain d'ouvrière nourri d'un mélange miel-pollen prélevé dans les réserves du nid et non plus dans les cellules d'élevage.

Expériences de sous-alimentation : il nous a fallu ouvrir de très nombreuses ruches de trigones variées pour obtenir une très jeune larve royale dont la taille fut encore inférieure à celle d'une larve d'ouvrière en fin de croissance. Cette larve royale mise à jeun s'est métamorphosée en ouvrière.

Il est à noter que des larves d'ouvrières ou de mâles mises à jeun sont capables de se nymphoser elles aussi en donnant respectivement des ouvrières et des mâles miniaturisés.

Expériences avec les Mélipones

Le principe de nos expériences avec les mélipones était le même, à ceci près que le sexe et la caste des individus testés étaient totalement indiscernables à l'avance. Il nous a donc fallu expérimenter sur un plus grand nombre de larves et comparer les résultats obtenus avec les proportions respectives des différentes catégories d'individus venant à éclore dans les conditions naturelles au moment de nos expériences.

Expériences de sous-alimentation : nous avons pris dans différentes ruches des lots de larves n'ayant pas tout à fait fini leur ration alimentaire. Ces larves mises à jeun dans des cellules vides se sont nymphosées et ont donné soit des mâles miniatures, soit de petites ouvrières, ces dernières en proportion significativement plus grandes que dans les conditions normales. Parfois, mais exceptionnellement, on a obtenu aussi des reines miniatures. Dans le meilleur des cas toutes les larves femelles se sont nymphosées en ouvrières (100 %).

Expériences de suralimentation : ces expériences sont plus délicates à réaliser qu'avec les trigones, car les larves ayant terminé leur ration ont tendance à refuser un apport supplémentaire de nourriture. Néanmoins, on est arrivé à inverser le rapport reines/ouvrières comparé à celui des conditions naturelles. Dans le meilleur des cas on a obtenu 71,4 % de reines et 28,6 % d'ouvrières alors que la ruche d'origine fournissait à ce moment là 22,3 % de reines et 77,7 % d'ouvrières.

La suralimentation des larves a été pratiquée en injectant dans les cellules d'élevage de la nourriture prélevée au hasard dans de jeunes cellules où l'œuf n'était pas encore éclos.

Les individus obtenus lors de ces expériences avec les mélipones ont pu être classés sans ambiguïté en reines et ouvrières. Cependant, une observation attentive a permis de déceler des caractères intercastes chez un certain nombre d'entre eux. Les résultats fournis

par ces abeilles sont plus difficiles à interpréter que ceux obtenus avec les trigones. Il est vrai que l'inconnue qui pèse sur la destinée du couvain est un problème d'importance. D'autre part, on ne sait rien non plus de la composition du contenu alimentaire des cellules d'élevage avec lesquelles on expérimente. Malgré tout, l'ensemble des résultats acquis au cours de nos expériences de sous-alimentation et de suralimentation prouvent d'une façon indubitable que les facteurs alimentaires influencent le devenir des larves, tout comme chez les Trigones et chez *Apis*. Il ne semble donc pas justifié d'invoquer pour ces abeilles un déterminisme des castes par voie génétique, comme cela avait cours jusqu'ici.

Comparaison avec *Apis mellifica*

La nourriture larvaire des Trigones et des Mélipones est constituée de deux phases, une phase sirupeuse, à base de miel et une phase solide constituée par des grains de pollen. Lors du remplissage des cellules ces deux phases sont régurgitées en mélange homogène mais au cours de la croissance de la larve, le pollen se stratifie progressivement si bien que la larve au fur et à mesure de son évolution absorbe une pâtée de plus en plus sèche et solide. On ignore, pour l'heure, si ce processus a une signification biologique pour les larves en croissance. De toute façon, cette évolution dans le temps de la nourriture ingérée par le couvain de ces abeilles est sans commune mesure avec la complexité de l'alimentation réservée aux différentes catégories de larves d'*Apis mellifica*. Rien qu'en ce qui concerne le sexe femelle on distingue déjà plusieurs types de nourriture.

Larves d'ouvrières : elles sont nourries pendant les 3 premiers jours d'une gelée nourricière (gelée ouvrière) comprenant deux phases, une phase limpide et une phase opaque, blanche. Ces deux phases sont dans les rapports 3/1 ou 4/1. — Passés 3 jours, les larves d'ouvrières ne reçoivent pratiquement plus de la nourriture blanche mais seulement la phase limpide accompagnée d'une pâtée jaune à base de pollen. Ces deux derniers types d'aliment sont alors dans les rapports 2/3, 1/3 et constituent ce que l'on appelle la gelée ouvrière modifiée.

Larves de reines : les deux composants limpides et blancs se retrouvent tout au long du nourrissage de la larve royale dans des proportions d'environ 1/1. Toutefois, pendant les 3 premiers jours la sécrétion blanche domine puis l'inverse se produit à partir du 4ème jour où, alors, c'est le composé limpide qui est le plus abondant. On trouve seulement quelques traces de pollen dans la nourriture des larves âgées.

On estime que le composé blanc est issu des glandes mandibulaires tandis que le composé limpide est un mélange à la fois de sécrétions des glandes hypopharyngiennes et de regurgitation du miel du jabot. En somme, si on appelle gelée royale, la nourriture des larves de reines, on voit que cette dernière évolue, elle aussi, en fonction de l'âge de la larve et qu'elle est composite.

QUELQUES RÉSULTATS D'EXPÉRIENCES

De nombreuses expériences ont été tentées avec ce matériel de choix, néanmoins tout n'est pas encore dit sur le rôle joué par les divers composants alimentaires au cours de la détermination des castes d'*Apis mellifica*.

C'est Weiss qui récemment (1978) a donné les meilleures précisions quant à l'époque de fixation des castes chez les différentes catégories de larves. La larve d'ouvrière de 4 jours 1/2 peut donner une reine si on lui change sa nourriture pour de la gelée royale. (Elle s'alimente pendant 5 jours). Une larve de reine donnera une ouvrière si elle est sous alimentée et ce, pratiquement jusqu'à la fin de sa période de consommation de nourriture qui, pour elle, dure un peu plus de 5 jours.

Chez *Apis*, ces expériences de modification de nourriture larvaire entraînent parfois l'apparition d'intercastes. C'est l'ovaire qui est le premier à réagir à un supplément de nourriture royale en accroissant le nombre des ovarioles. En revanche, les caractères morphologiques externes (pattes, mandibules etc.) sont affectés plus tardivement.

CONCLUSION

Il ressort de ces travaux et des nôtres, qu'*Apis*, Trigones et Mélipones sont susceptibles de réagir à des changements alimentaires, presque jusqu'à la fin de leur période d'alimentation en modifiant plus ou moins, mais souvent d'une manière totale leur devenir initial. La caste ne se fixe donc qu'au cours du stade V, le dernier, et même, parfois en fin de celui-ci. La plasticité de ces larves est donc appréciable. Quels sont les facteurs alimentaires qui infléchissent le devenir des larves ?

Aussi surprenant que cela puisse paraître, malgré toutes les analyses qui ont pu être faites des différentes nourritures larvaires d'*Apis*, on ne connaît pas à l'heure actuelle le rôle précis des divers constituants dans la détermination des castes. L'acide pantothénique, la biopéridine, qui sont des composants très caractéristiques de la gelée royale et à des taux remarquables, ne se sont pas révélés à l'analyse comme les agents déterminants de l'apparition des reines.

Au cours de diverses publications Dietz et coll. ont indiqué que la variation du taux d'humidité de la nourriture larvaire jouerait un rôle dans l'obtention des reines, toutefois ces résultats sont contestés par Weaver (1974) qui a observé que les larves élevées avec de la gelée royale pouvaient supporter sans dommages apparents diverses modifications de composition de leur

gelée nourricière. Cet auteur souligne entre autres l'intérêt d'un apport de sucres pour améliorer les rendements de l'élevage. Par ailleurs, des recherches concomitantes et indépendantes de Weiss (1975) et de Asencot & Lensky (1976) viennent de montrer qu'une adjonction de sucres à de la simple gelée d'ouvrière suffit à produire à partir de larves d'ouvrières des intercastes et même des reines. D'après les derniers auteurs, le sucre interviendrait, peut-être, comme phagostimulant.

Enfin, il semble bien démontré que la gelée d'ouvrière (celle qui est donnée à la toute jeune larve) est incapable d'assurer seule un développement complet de quelque caste que ce soit ; les larves nourries uniquement avec elle meurent toutes avant la nymphose.

Tout ceci ne représente qu'un petit aperçu de la somme des données que l'on possède à l'heure actuelle sur ce sujet chez *Apis mellifica*. Toutefois, ces masses d'informations sont relativement disparates et encore difficiles à coordonner. Bien qu'on reconnaisse à la nourriture un rôle initiateur essentiel dans la détermination des castes jusqu'ici, on attend encore le fin mot de l'explication.

Rien d'étonnant par conséquent que les recherches encore fort peu nombreuses chez les abeilles sans dard n'aient pas livré tous leurs secrets. D'ailleurs, il n'est pas exclu de penser que des études comparées entre ces diverses abeilles permettraient peut-être d'accéder plus rapidement à la connaissance que nous cherchons. Les études actuelles d'endocrinologie chez diverses abeilles sociales permettent de se faire une idée des schémas physiologiques sur lesquels est basé le déterminisme des castes. Reste à définir encore la nature véritable des mécanismes trophiques qui président à leur mise en place.

Bibliographie

- ASENCOT M. and LENSKEY Y., 1976. — The effect of sugars and juvenile hormone on the differentiation of the female honey bee larva (*Apis mellifera* L.) to queens. *Life Sic.*, 18(7), 693-700.
- BUTENANDT A., REMBOLD H., 1958. — Uber den Weiselzellenfuttersaft der Honigbiene, II Isolierung von 2-Amino-4-hydroxy-6-(1-2 dihydroxy-propyl)-pteridin. *Hoppe Seyler's Z., physiol. Chem.*, 311, 79-83.
- CANETTI S.J., SHUEL R.W., DIXON S.E., 1964. — Studies in the mode of action of royal jelly in honey bee development. IV. Development within the brain and retrocerebral complex of female honey bee larvae. *Can. J. Zool.*, 42, 229-233.
- DARCHEN R., 1973. — Essai d'interprétation du déterminisme des castes chez les Trigones et les Mélipones. *C.R. Acad. Sci. Ser. D*, 276, 607-609.
- DARCHEN R., DELAGE B., 1970. — Facteur déterminant les castes chez les Trigones (Hyménoptères, apidés). *C.R. Acad. Sci. Ser. D*, 270, 1372-1373.

- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1971. — Le déterminisme des castes chez les Trigones (Hyménoptères apidés). *Insectes Sociaux*, 18, 121-134.
- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1974a. — Nouvelles expériences concernant le déterminisme des castes chez les Mélipones (Hyménoptères apidés). *C.R. Acad. Sci., Ser. D*, 278, 907-910.
- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1974b. — Les stades larvaires de *Melipona beecheii* (Hyménoptère, Apidé). *C.R. Acad. Sci., Ser. D*, 278, 3115-3118.
- DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B., 1975. — Contribution à l'étude d'une abeille du Mexique *Melipona beecheii* B. (Hyménoptère, Apidé). *Apidologie*, 6, 295-339.
- De CAMARGO C.A., 1972a. — Determinação de castas em *Scaptotrigona postica* Latreille (Hymenoptera, Apidea). *Rev. Bras. Biol.*, 32, 133-138.
- De CAMARGO C.A., 1972b. — Produção «in vitro» de intercastas em *Scaptotrigona postica* Latreille (Hymenoptera, Apidae). In «Homenagen a Warwick E. Kerr», pp. 37-54, Rio Claro, Brazil.
- DIETZ A., 1972. — The nutritional basis of caste determination in the honey bees. In «Insect and Mite Nutrition» (O.OO ed.), pp. 271-279. North-Holland Publ., Amsterdam.
- DIETZ A., 1973. — Longevity and survival of honey bee larvae on artificial diets. *J. Ga. Entomol. Soc.*, 8, 59-63.
- DIETZ A., 1975. — Effect of three relative humidities and homogenizing royal jelly on body weight and survival of honey bee larvae in the laboratory. *J. Ga. Entomol. Soc.*, 10, 261-264.
- DIETZ A., HAYDAK M.H., 1970. — The effect of royal jelly refrigerated for several years on growth and development of larval female honey bees. *J. Ga. Entomol. Soc.*, 5, 203-206.
- DIETZ A., LAMBREMONT E.M., 1970. — Caste determination in honey bees. II. Food consumption of individual honey bee larvae, determined with P-Labeled Royal Jelly. *An. Entomol. Soc. America*, 63 (5), 1342-1345.
- DIETZ A., HAYDAK M.H., 1971. — Caste determination in honey bee. 1. The significance of moisture in larval food. *J. Exp. Zool.*, 177, 353-358.
- DIXON S.E., SHUEL R.W., 1963. — Studies in the mode of action of royal jelly in honey bee development. III. The effect of experimental variation in diet on growth and metabolism of honey bee larvae. *Canadian Journal of Zoology*, 41, 733-739.
- HANSER G., REMBOLD H., 1960. — Über den Weiselzellenfuttersaft der Honigbiene. IV. Jahreszeitliche Veränderungen im Bioteringehalt des Arbeiterinnenfuttersaftes. *Hopp-Seyler's Z. Physiol. Chem.*, 319, 200-205.
- HAYDAK M.H., 1943. — Larval food and development of castes in the Honey bee. *J. econ. Entom.*, 36 (5), 778-792.
- HAYDAK M.H., 1968. — Nutrition des larves d'abeilles. In Chauvin : *Traité de Biologie de l'abeille I*, 202-333. Masson et Cie, Paris.
- HAYDAK M.H., 1970. — Honey bee nutrition. *Annu. Rev. Entomol.*, 15, 143-156.
- JAY S.C., 1964. — Starvation studies of larval honey bees. *Can. J. Zool.*, 42, 455-462.
- JOHANSSON R.S.K., JOHANSSON M.P., 1958. — Royal jelly II. *Bee world*, 39, 254-264, 277-286.
- JUNG-HOFFMAN I., 1966. — Die determination von Königin und Arbeiterin der Honigbiene. *Z. bienenforsch.*, 8, 296-322.
- KLEIN J., 1925. — Futterbrei und weibliche Bienenlarve. *Die Bienenzucht*, 26, H. (1904) ref. bei Zander u. Becker *Erl. Jb. Bienenkunde*, 3, 161-246.
- LENSKY Y., 1971. — Rearing queen honey larvae in queen right colonies. *J. Apic. Res.*, 10, 99-101.

- LINGENS F., REMBOLD H., 1959. — Über den Weiselzellenfuttersaft der Honigbiene. III. Vitamingehalt von Königinnen und Arbeiterinnefuttersaft. *Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem.*, 314, 141-146.
- LUKOSCHUS F., 1956. — Untersuchungen zur Entwicklung der Kastenmerkmale bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Z. Morph. Okol. Tiere*, 45, 157-197.
- MATSUKA M., WATABE N., TAKEUCHI K., 1973. — Analysis of the food of larval drone honeybees. *J. Apic. Res.*, 12, 3-7.
- NELSON J.A., STURTEVANT A.P., 1924. — Growth and feeding of honeybee larvae. *Bull. U.S. Dept. Agr. Nr.*, 1222, 1-24.
- NYE M.J., SHUEL R.W., DIXON S.E., 1973. — Gluconic acid in the food of larval honeybees. *J. Apic. Res.*, 12, 9-15.
- PAIN J., 1968. — La biochimie des nourritures larvaires des reines et des ouvrières d'abeilles (*Apis mellifica* L.). Revue des travaux du Max Planck Institut. *Ann. Abeille*, 11 (1), 49-62.
- PEARSON P.H., BURGIN C.J., 1941. — The pantothenic acid content of Royal Jelly. *Proc. Soc. expt. Biol. Med.*, 48, 415-417.
- REMBOLD H., 1957. — Zur Kenntnis des Weiselzellenfuttersaftes (Gelée royale) der Honigbiene. Von der Technischen Hochschule Stuttgart zur Erlangung der Würde eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) genehmigte Abhandlung.
- REMBOLD H., 1964. — Die Kastenentstehung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Naturwiss.*, 51 (3), 49-54.
- REMBOLD H., 1965. — Biologically active substances in Royal Jelly. *Vitam et Hormones*, 23, 359-382 (traduction Dietz A.).
- REMBOLD H., 1974. — Die Kastenbildung bei der Honigbiene, *Apis mellifica* L., aus biochemischer Sicht. In «Sozialpolymorphismus bei Insekten» (G.H.Schmidt, ed.) pp. 350-403. *Wiss. Verlagsges. Stuttgart*.
- REMBOLD H., 1975. — Steps in honey bee caste determination. *Symp. IUSSI Pheromones Defensive Secretions Soc. Insects*, Dijon, 189-195.
- REMBOLD H., 1976. — The role of determinator in caste formation in the honeybee. *Int. Congr. Entomol.*, 15th Washington, D.C.
- REMBOLD H., BUSCHMAN L., 1962. — Trennung von 2-Amino-4-hydroxy-pteridinen durch Ionenaustausch-Chromatographie. *Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem.*, 330, 132-139.
- REMBOLD H., HANSER G., 1960. — Über den Weiselzellenfuttersaft der Honigbiene, V. Untersuchungen über die Bildung des Futtersaftes in der Ammenbiene. *Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem.*, 319, 206-212.
- REMBOLD H., HANSER G., 1960. — Über den Weiselzellenfuttersaft der Honigbiene, VI. Der Stoffwechsel des Bipterins in der Honigbiene. *Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem.*, 319, 213-219.
- REMBOLD H., HANSER G., 1964. — Über den Weiselzellenfuttersaft der Honigbiene. VIII. Nachweis der determinierenden Prinzips im Futtersaft der Königinnenlarven. *Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem.*, 339, 251-254.
- REMBOLD H., LACKNER B., GEISTBECK I., 1974b. — The chemical basis of honey bee, *Apis mellifera*, caste formation. *J. Insect Physiol.*, 20, 307-314.
- SACCHI R., BATTAGLINI M., 1969. — In vitro rearing of the larvae of *Apis mellifera ligustica* and biological control of Royal Jelly. *L'Apic. d'Italia*, 10, 1-12.
- SHUEL R.W., DIXON S.E., 1960. — The early establishment of dimorphism in the female honeybee, *Apis mellifera* L. *Insectes Sociaux*, 7, 265-282.

- SHUEL R.W., DIXON S.E., 1968a. — The importance of sugar for the pupation of the worker honeybee. *J. Apic. Res.*, 7, 109-112.
- SHUEL R.W., DIXON S.E., 1973. — Regulatory mechanisms in caste development in the honeybee, *Apis mellifera* L. *Congr. IUSSI*, 7th London, 349-360.
- SMITH M.V., 1959. — Queen differentiation and the biological testing of royal jelly. *Cornell Univ. Agric. Exp. Stn. Mem.*, 356, 1-56.
- TABER S., III, POOLE H.K., 1973. — Caste determination in honeybees. The production of queen-worker intermediates. *J. Apic. Res.*, 12, 111-116.
- TOWNSEND G.F., LUCAS C.C., 1940. — The chemical nature of Royal Jelly. *Biochem. J.*, 34, 1155-1162.
- Von RHEIN W., 1933. — Über die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienens-taate. *Arch. Entwicklunsmech. Orig.*, 129, 601-665.
- WANG D.I., 1965. — Growth rates of young queen and worker honeybee larvae. *J. Apic. Res.*, 4, 3-5.
- WANG D.I., SHUEL R.W., 1965. — Studies in the mode of action of royal jelly in honey-
bee development. V. The influence of diet on ovary development. *J. Apic. Res.*, 4,
149-160.
- WEAVER N., 1957. — Effects of larval age on dimorphic differentiation of the female
honey bee. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 50, 283-294.
- WEAVER N., 1974a. — Control of dimorphism in the female honeybee. 2. Methods of
rearing larvae in the laboratory and of preserving royal jelly. *J. Apic. Res.*, 13, 3-14.
- WEAVER N., 1974b. — Control of dimorphism in the female honeybee. 3. The balance
of nutrients. *J. Apic. Res.*, 13, 93-101.
- WEAVER N., 1974c. — Control of dimorphism in the female honeybee. 4. Techniques
for fractionating royal jelly into its major components. *J. Apic. Res.*, 13, 103-111.
- WEISS K., 1975. — Zur kastenspezifischen ernährung der Weiblichen bienenlarve (*Apis
mellifica* L.). *Apidologie*, 6 (2), 95-120.
- WEISS K., 1978. — Zur mechanik der kastenentstehung bei der Honigbiene (*Apis melli-
fica* L.). *Apidologie*, 9 (3), 223-258.
- WIRTZ P., 1973. — Differentiation in the honey bee larva. *Meded. Landbouwhoges. W-
geningen*, 73-75.