

Niesienie się robotnic a determinizm płci u mrówek.

La ponte des ouvrières et la détermination du sexe chez les Fourmis.

Podał

ROMUALD MINKIEWICZ

(Instytut Biologii Doświadczalnej im. Marcowego Neukiego w Warszawie).

I. Wstęp. Znaczenie i stan dotychczasowy kwestii.

Sprawa niesienia się robotnic mrówczych ($\tilde{\varphi}$) nie jest li taką ot! sobie ciekawostką owadoznawczą, jedną z tych, którym na imię legion, lecz zagadnieniem ogólnobiologicznym, naprawdę i ze wszech miar pierwszorzędnym. Z chwilą bowiem należytego, z użyciem niezbędnych metod kontroli naukowej, stwierdzenia faktu składania zdolnych do rozwoju jaj, przez niedorozwinięte (morfologicznie¹⁾ i seksualnie) postacie dziewicze błonkówek, fakt ten staje odrazu i automatycznie w punkcie węzłowym zawilego splotu różnorodnych a niezmiernie ważnych zagadnień, bądź to biologicznych i ewolucyjnych, bądź genetycznych i kariologicznych (chromosomalnych), bądź fizjologicznych (czynniki rozwoju embrionalnego i metamorfotycznego, wpływ kształtujący i biochemiczny plemnika itd.), bądź wreszcie etologicznych (specjalnie, społeczno-obyyczajowych).

Mimo to, omawianej tu sprawie nie poświęcono w nauce badawczej uwagi należytej skupionej i wystarczająco długotrwałej. Wprawdzie już przed siedemdziesięciu laty Auguste Forel wzmiankował, że w hodowli *Formica sanguinea* widział „robotnice płodne“, jak zresztą przed nim widzieli to anglik Denny i francuz Lespès, obserwacje te czynione były jednak

¹⁾ Wymienię tylko następujące cechy niedorozwoju robotnic ($\tilde{\varphi}$) mrówczych w porównaniu do samic-matek (φ): 1) brak wszystkich trzech oczek ciemieniowych (czyli oczlinek), 2) brak obu par skrzydeł, 3) brak całego, wielce skomplikowanego aparatu mięsnego, do poruszania skrzydeł służącego, 4) olbrzymia redukcja licznych grzbietowych odcinków tułowia: scutellum, parapterów, metanotum. 5) uproszczenie przez fuzję składników pleuralnych w każdym z trzech odcinków zasadniczych tułowia, 6) brak receptaculum seminis, 7) zmniejszone, tak co do wielkości totalnej, jak co do ilości składników (siatkówecek), oczy.

Ustalił to już w końcu ubiegłego stulecia, w szeregu prac naprawdę klasycznych i wspaniałymi opatrzonych rysunkami, Charles Janet.

w sposób nie dający żadnej gwarancji, że niosące się robotnice nie były uprzednio zapłodnione przez samca, jak to z całą lojalnością podaje Forel¹⁾. Wiadomo bowiem oddawna, że w okresie rójki samce (♂) nieraz pokrywają, a przynajmniej usiłują pokryć robotnice. Spozstrzegł to już ojciec myrmekologii naukowej, szwajcar Pierre Huber²⁾. Sam obserwowałem to nieraz u otworu gniazda różnych *Myrmica*, m. i. u *M. rugulosa* w Wiśniewie pod Warszawą w dniach 15-16 VII 1937, w okresie powszechnej niemal rójki przeróżnych gatunków, z *Lasius niger* i *L. flavus* na czele.

W czasach poforelowskich opisywali niesienie się robotnic, jakoby dziewiczych, J. E. Tanner³⁾ z Trinidadu (1892) u *Atta* (*Myrmicinae*), H. T. L. Reichenbach (1902) u *Lasius* (*Campotoninae*), pani Comstock (podług W. M. Wheelera, 1903), wreszcie Miss A. M. Fielde (1905) u *Aphaenogaster* (*Myrmicinae*), a świeżo H. Eidmann (1926) u *Formica rufa*⁴⁾. Twierdzenia tego ostatniego zostały energicznie zakontestowane, na podstawie głównie badań histologicznych, przez Fritza Weyera⁵⁾ z Tybingi (1929).

Otóż, nietylko ta żywa polemika Weyera z Eidmannem, ale zwłaszcza biegunowo u różnych autorów sprzeczne wyniki hodowli owych rzekomo partenogenetycznych jaj robotniczych, które w przypadkach Tannera, Reichenbacha i pani Comstock dawały postacie żeńskie (bądź robotnice tylko, bądź nawet robotnice i samice, p. Wheeler, 1903), zaś w przypadku pani Fielde dawały wyłącznie postacie męskie,

1) A. Forel. Les Fourmis de la Suisse. II éd. 1920, str. 209-210 i 279.

2) P. Huber. Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes. Paris et Genève, 1810.

3) Patrz u Wheelera, W. M.: Ants, their structure, development a. behavior. N. Y., 1910.

4) H. T. L. Reichenbach. Ueber Parthenogenese bei Ameisen u. andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. Biol. Centr. Bd. 22, 1902, 461-465.

A. M. Fielde. Observations on the Progeny of Virgin Ants. Biol. Bull. v. 9, 1905, 335-360.

H. Eidmann. Die Koloniengründung von *Formica fusca* L. nebst Untersuchungen üb. den Brutpflegeinstinkt von *F. rufa*. Zool. Anz. (Wassmann Festband), Bd. 82, 1929.

5) Fr. Weyer. Die Eiablage bei *Formica rufa*-Arbeiterinnen. Zool. Anz. Bd. 84, 1929, 253-256.

świadczą nazbyt dosadnie o tem, że jak dotąd sprawa była daleka od pełnego wyjaśnienia.

Z przeglądu prac dotychczasowych wyłania się niepokojący dylemat: albo wynik rozwoju jaj dziewiczych jest sprawą gatunkową, zmieniającą się od gatunku do gatunku, co jest ze wszech miar mało prawdopodobne; albo też w którychś z wymienionych prac szwankowała ściślejsza kontrola dziewiczości robotnic.

Właśnie w hodowli Reichenbacha up. kontroli tej brak całkowicie. Początkowe 11 $\bar{\sigma}$ *Lasius niger* wzięte były z natury w stanie dorosłym, bez żadnej próby sprawdzenia histologicznego ich dziewiczości, zaś później gniazdo (bez matki) stąd powstałe dawało co roku szereg samców, których autor nie usuwał, które mogły więc, w braku samicy rozwiniętej, pokrywać tę lub ową z robotnic. A przecie o całe trzydzieści lat wstecz A. Forel sformułował explicite konieczne i niezbędne zasady kontroli dla tej kategorii doświadczeń. Książkę Forela i specjalnie ten jej ustęp, Reichenbach zna i cytuje. Temci mniej znajduje usprawiedliwienia jego wniosek: „Bei *Lasius niger* können also aus unbefruchteten, von Arbeitern erzeugten Eiern Arbeiter entstehen“, jak też sam tytuł jego notatki.

Mnie osobiście przekonywającymi wydają się jedynie wyniki pani Fielde. Nie tylko dlatego, że we wszystkich innych podejmowanych przez nią, a nieraz ogromnie trudnych i zawiłych zagadnieniach myrmekologicznych, wykazała ona naprawdę niezwykłą logikę eksperymentatorską, jakoteż wyjątkową cierpliwość i wytrwałość obok surowej kontroli, budząc szczery zachwyt u takich badaczy, jak Forel¹⁾, ale i dlatego, że wyniki hodowanych przez nią dzieworodnych jaj robotniczych zgadzały się z ustaloną przed siedemdziesięciu laty, przez śląskiego księdza Jana Dzierżonę, z Łobkowie pod Brzegiem (zniemczona nazwa Brieg), dla pszczoły domowej (więc innej błonkówki!) regułą sexuogenną a mianowicie: jaje niezapłodnione daje stale i zawsze płć samczą ($\bar{\sigma}$), podczas gdy udział plemnika determinuje rozwój płci żeńskiej ($\bar{\sigma}$).

Ale nie chęć potwierdzenia reguły mego rodaka z Łobkowie, ani też chęć zamknięcia owego sporu powodowały mną,

¹⁾ A. Forel. Le monde social des Fourmis. Genève 1921 - 23.

gdym się sprawą tą przed paru laty zajął. Nigdy jeszcze, w żadnej z dość licznych i dość różnorodnych prac moich, nie znalazł pobudki twórczej w piśmiennictwie. Z prac obcych, tematu do moich dociekań nie umiałem i nie umiem czerpać. Zapładnia mój umysł badawczy jedynie i wyłącznie natura, bezpośrednia obserwacja wydarzeń życiowych.

Tak było i teraz. Błogosławiony przypadek zrządził, że w jednej z hodowli, założonych w roku 1934 na trwale, zmarła po paru latach matka, i że osierocone robotnice w kilka miesięcy po jej śmierci zaczęły się nieść same. Zastępczo? czy w trybie normalnym? brak mi danych na wypowiedzenie się w tej materii.

II. Stan kwestii w hodowli *Leptothorax clypeatus* Mayr (*Myrmicinae*) w latach 1934-1938.

Jedno z gniazd tej maleńkiej i bardzo dotąd mało poznanej¹⁾ mróweczki, śledzonych przezemnie bacznie od kwietnia 1934 przez cały sezon wegetacji, po rójce w dniu 21 VIII wyciąłem wraz z sęcziem grabowym, w którego dziurach pochrząszczowych się mieściło, i tak w całości przewiozłem do pracowni mej warszawskiej. Tu, wytrząchnięte z sęczonej parę dziesiątków robotnic, wraz z matką i kupą larw umieściłem w specjalnie na ten cel obmyślonym układzie krótkich rurek szklanych o różnej średnicy, osadzonych końcami jedna w drugiej, bądź zapomocą pierścienia z waty, bądź, w razie znacznej różnicy średnic, zapomocą pierścienia z korka. Końcowa rurka prawa, o średnicy 4-5 mm, zatkana stale tamponem z waty, służy do codziennego pojenia mrówek wodą. Końcowa rurka (raczej „rura“) lewa, o średnicy ± 30 mm, służy jako „arena“, i zamknięta jest, na końcu dystalnym, korkiem o dwu otworach, z osadzonymi w nich rureczkami pokarmowymi, z których jedna zawiera stale miód naturalny na tamponie z waty, druga żywność mięsna: bądź drobne

¹⁾ R. Minkiewicz. *Myrmosa bruniceps* Lep. et autres Hyménoptères Aculéates méridionaux ou rares, trouvés en Pologne centrale, en relation avec les aggrégations de nidification respectives. Fragmenta Faunistica Musei Zool. Polon. Warszawa t. 2, 1935, str. 11.

owady suszone, bądź też „mączkę mięsną“ ze zwierząt domowych, oczywiście również zamknięte odzewnątrz kęsem waty.

Szczegóły tej niezmiernie prostej, a niezwykle dogodnej tak do obserwacji jak do wymiany poszczególnych części, aparatury hodowlanej znajdzie czytelnik w innej pracy, opatrzonej rysunkami i fotosami¹⁾. Tu wystarczy nagie stwierdzenie faktu, że obchodzące nas dziś bliżej gniazdo *Leptothorax clypeatus* żyje znakomicie od czterech z górą lat, mimo rozmaitych wy-czynów eksperymentalnych, którym było przezemnie poddawane, i ani razu nie uległo za pleśnieniu, co było dotąd stałą plagą w hodowlach wszystkich niemal badaczy mrówek.

Szczegóły losów tego gniazda (znakowanego Cly p. A, 34), jako też przebieg różnych seryj doświadczeń, m. i. nad tworzeniem nałogów, nad foto- i hydro-tropizmem robotnic (i, niekiedy, samców), nad wytrzymałością robotnic na głód itd., będą podane na innym miejscu. Tutaj wymienimy jedynie w paru słowach to, co dotyczy kolejnego rozwoju prog-enitury na przestrzeni tych czterech lat z okładem, bez czego sprawa partenogenezy nie mogła by być należyście wysświetlona.

Od sierpnia tedy r. 1934 do lutego 1936 trwał wegeta-cyjny wyłącznie okres gniazda. Jaja nowe przez te 1½ roku nie pojawiały się weale, acz matka żyje i bierze udział w pie-lęgnowaniu larw, wziętych przezemnie z natury. Liczba robo-tnic, również z gniazda naturalnego, jak się rzekło, pochodzą-cych, powoli lecz stopniowo maleje, co powoduje, rzecz prosta, wzrastanie ciężaru przypadających na każdą z nich obowią-zków karmienia i pojenia rosnących przecie ciągle larw (i matki), oraz czyszczenia tychże przez szczotkowanie językiem, przeno-szenia ich z miejsca na miejsce, jakoteż usuwania brudów i odpadków, względnie „wypluwanych“ przez nie z woreczka gębowego zgrzebków szczotkowania, częściowo i narazie skła-danych tuż obok na ściankach rureczki obranej za gniazdo s. str. (to zn. na wylęgarnię²⁾), częściowo na brzegu waty

¹⁾ R. Minkiewicz. Metody długotrwałych hodowli mrówek bez pleśnienia. Méthodes des cultures myrmécologiques durables, libres de moisissures. Polsk. Pismo Entomol. t. XVI - XVII.

²⁾ Za wylęgarnię, w naszych warunkach hodowli, obierają mrówki (i to nie tylko *Leptothorax clypeatus*, lecz wszystkie gatunki dotąd prze-zemnie hodowane, więc *Mychothorax acervorum*, *Myrmica laevinodis*

z wodą (!), częściowo zaś wynoszonych do odleglejszych rurek aparatu, hen! ku arenie.

Dopiero po 1½ z górą roku liczba robotnic zaczęła się powiększać w szybkim tempie, zasilana przez wylęgi nowych, z owych larw terenowych powstałych, po przejściu przez nie parudniowego stadium przedpoczwarczego (nieruchoma, sztywna, wyprostowana, napół przezroczysta, zwłaszcza w głowowym końcu, prepupa), oraz kilkutygodniowego (od 4-7 tygodni) okresu poczwarczego, oczywista poczwaraki nagiej, gdyż larwy *Leptothorax*, jak wszystkich *Myrmicinae*, są najzupełniej pozbawione zdolności przędnych¹⁾.

W tym samym czasie (III-IV 1936) inna część owych larw terenowych dała początek dziesiątkowi pięknych, smukłych, czarnych samezyków o długich jasnych nogach i przezroczystych skrzydłach, również po parudniowym okresie prepupalnym i kilkutygodniowym stadium poczwaraki.

Samezyki żyły od 1-go do blisko 6-ciu miesięcy, łąząc po wszystkich częściach aparatury i dając się wszędzie karmić, czyścić i, często, prowadzić siłą pielęgnującym je robotnicom, zarówno starszego pokolenia jak siostrom.

Czy samce te powstały z jaj niezapłodnionych, zniesionych ongiś w gnieździe terenowym przez matkę? czy też z dziewicznych jaj robotnic (o ile takie jaja były w naturalnych warunkach znoszone)? próżno by się nad tem głowić, w braku jakichbądź nezepów rzeczowych.

Tetramorium caespitum, *Solenopsis fugax* z pośród *Myrmicinae*, *Tapi-noma erraticum* z pośród *Dolichoderinae*, oraz *Formica fusca*, *Camponotus ligniperda*, *Dendrolasius fuliginosus*, *Lasius niger* i *L. emarginatus* z pośród *Camponotinae*) stale rurkę najbliższą wody, bez względu na jej średnicę, hyleby tylko woda z tamponika wawowego nie rozciekała się po rurce. Bowiem reszta naszej aparatury jest wybitnie sucha.

¹⁾ Brak oprzędu (t. zw. kokonu) pociąga za sobą pewną konsekwencję natury assenizacyjno-społecznej, mianowicie konieczność usuwania z wylęgarni knotów meconialnych, rezultatów jedyne-go w życiu larwy blonkówek czyszczenia się przedpoczwarczego, które u gatunków przędących znajdują się wewnątrz oprzędu, jako „czarna masa” zalegająca jego dno. Czynność usuwania tych ekskrementów przypada w udziale pielęgnującym poczwaraki robotnicom, które matkami tych poczwarek zazwyczaj nie są. Jest więc zjawiskiem czysto społecznym, poza gatunkami społecznie żyjącymi w świecie owadów nieznanym.

Robotnice pochodzące z terenu żyły w niewoli do dwóch najmniej lat, niektóre, oczywiście.

Matka żyła jeszcze w czerwcu 1936, w połowie lipca znalazłem ją martwą (♀ ≠ VII 1936).

Podkreślam tę datę śmierci matki, gdyż ma ona wielką wagę dla omawianej tu sprawy jaj partenogenetycznych, do której wnet przejdziemy.

Innej samicy-matki w hodowli tej nie miałem. Niema jej po dziś dzień (X 1938).

Ostatni z samczyków r. 1936 zdechł 19 września tegoż roku (♂ ≠ 19 IX 1936). Data niemniej ważna od poprzedniej.

Tymczasem w połowie marca r. 1937 zaczęły się pojawiać w wylęgarni jaja. W dniu 29 III było ich już dwanaście, a później liczba jaj doszła do blisko trzydziestu.

Jaja te zaczęły się pojawiać w ośm miesięcy po śmierci matki, zaś w pół roku po śmierci ostatniego samczyka.

Hodowle moje kontrolują ściśle i osobiście codziennie w sezonie pracownianym, to znaczy od połowy września, aż do maja, lub czerwca. Aparatura, w której hodowle mrówek żyją, jest, powtarzam, całutka z rurek szklanych złożona. Ujść uwadze obserwatora nic tu nie jest w stanie. Gipsu, ziemi, torfu czy drewna nie używam wcale. Wszystko jest à jour. Wylęgarnia jest wprawdzie stale przykryta czarnym papierem, używanym do opakowywania klisz fotograficznych, ale okrywa ta jest w chwilach kontroli gniazda, jakoteż w czasie zwilżania waty lub czynienia jakich bądź obserwacji usuwana. Obserwacje i kontrola dokonywane są bądź na podścielisku czarnym bądź też białym w zależności od tego czy się kontroluje (względnie obserwuje) białą progeniturę (jaja, larwy, prepupy, poczwarki) czy ciemne, wzgl. czarne postacie dorosłe.

W tych warunkach można czasem czegoś nie dojrzeć na razie, ale absolutnie wyłączone jest przeoczenie ruchliwego samczyka w ciągu bodajby paru dni.

Tak więc, jaja z marca-kwietnia r. 1937 zniesione były przez robotnice bez żadnego udziału plemników. Były to jaja dziewicze.

Jak się rzekło wyżej, robotnicom brak receptaculum seminis. Z drugiej strony, wiadomo każdemu kto hodował matki

świeżo w czasie rójki pokryte, że jaja zapłodnione są w bardzo szybkim tempie składane, nieraz już nazajutrz po kopulacji. I to u wszystkich gatunków naszych mrówek. Nonsensem więc byłoby snuć jakieś iluzoryczne domniemania o utajeniu gdzieś plemników, wzgl. jaj zapłodnionych, w jajnikach robotnic w ciągu sześciu miesięcy, jakie ubiegły od zgonu ostatniego samca.

Które z paru dziesiątków żyjących podówczas robotnic się niosły? czy niosła się jedna z nich tylko? czy kilka naraz? tego ustalić się nie dało. Niczem się bowiem nie różniły jedne od drugich, ani też od tych, które były wzięte ongiś z terenu. Ani kolorem, ani kształtem, ani wielkością odwłoka, czy głowy, czy tułowia, jak to bywa z formami pośrednimi między samicą a robotnicą. Znam te postacie ergatogyniczne, nawet u tegoż gatunku (*Leptothorax clypeatus*). Znajdowałem je zrzadka w gniazdach naturalnych, próbuję je obecnie hodować i opiszę z czasem ich morfologię i zachowanie się, ale w hodowli Clyp. A, 34, która nas tu obecnie zajmuje, nie się podobnego nie trafiło.

Stokroć ważniejszą było sprawą, co się z tych jaj partenogenicznych rozwinię: płeć męska? czy żeńska? Jeśli ta druga, to w postaci samic pełnowartościowych (♀), czy też robotnic tylko? Skorobyśmy przypuścili, że dopiero po utracie matki, w celu uratowania losów gniazda (rodu) któremu grozić zaczęła zagłada, robotnice się „wysilać“ zaczęły na zastępcze mioty, należałoby oczekiwać wyhodowania przez nie bodaj jednej samicy zdolnej do życia seksualnego i do naturalnego, pełnego rozrodu. Byłby to z ich strony wyczyn czysto społeczny. Ale możliwe by to było jedynie w wypadku niezdecydowanej determinacji płciowej samego jaja dziewiczego (albo też jego determinacji w kierunku czysto i stale żeńskim, co w rzędzie błonkówek byłoby w sprzeczności z tym, co skądinąd zostało w nauce stwierdzone, nie tylko przez Dzierżonę dla pszczoły domowej w drodze hodowlanej, ale przez cały szereg współczesnych cyto-genetyków, jak Nachtsheim 1913 dla tejże *Apis mellifica*, Patterson a. Hamlet 1923 dla *Paracopidopsis*, Peacock a. Sander 1931 dla *Pteronidea*, zaś Torvik-Greb 1935 dla *Habrobracon*¹⁾.

¹⁾ Patrz choćby C. D. Darlington. Recent Advances in Cytology, bądź w wyd. r. 1932, str. 465 sq., bądź w wyd. r. 1937, str. 376 sq.

Z innej znów strony, gdyby reguła Dzierżona znalazła tu zastosowanie zgodnie z przewidywaniami Forela i Lubbocka oraz z wynikami doświadczeń Miss Fiedle, niezrozumiałym teleologicznie, zaś pragmatycznie zupełnie zbędnym i bezwartościowym staje się fakt niesienia się robotnic, skoro dawałoby ono w wyniku samych tylko sameców (σ), co gniazda nie ratuje, gdy matki brak, a pod obecność matki chybia celu, gdyż zdolna jest ona do składania, obok jaj zapłodnionych, także i jaj kontaktu spermy pozbawionych.

Pasjonujący splot zagadnień, zależny całkowicie od losów tej nikłej kupki jaj przez robotnice złożonych. To też chodziliśmy koło niej odtąd jak koło kogoś niezmiernie drogiego. Mówię: chodziliśmy, bowiem często-gęsto, w okresach nieobecności mej w Warszawie, opiekował się tą hodowlą *Clypeatus*, jak i resztą mych hodowli, zacny mój od lat pomocnik, kol. Zygmunt Czerniewski, z właściwą mu ścisłością i ze zwykłym oddaniem Zakładowi.

Po dwóch miesiącach zaczęły się z tych jaj wykluwać larveczki i między 15 a 30 maja 1937 wyklęły się wszystkie, z górą dwa tuziny. Zwykłym trybem mrówczym, część ich tylko została przez robotnice poddana odżywianiu forsowniejszemu, reszcie udzielano zaledwie minimum niezbędnego do przeżycia w stanie stagnacyjnym lub prawie stagnacyjnym.

15 VI np. było tylko 8 larw większych, reszta maciupańskie.

1 X — 10 larw sporych, reszta małe.

Po roku nareszcie zaczęły pojawiać się poczwarki: w połowie marca 1938 — pierwsza! jaka? nie widać jeszcze.

25 IV — druga,

29 IV — trzecia,

1 V — czwarta,

18 V — piąta itd.,

Na razie niesposób rozpoznać, jaką postać zawiera: męską, czy żeńską? skrzydłą, czy bezskrzydłą (robotniczą)?

Niecierpliwość nasza rośnie. Pod grozą nawet zestraszania robotnic i uszkodzenia tej lub owej poczwarki przez umykające z nimi przed nadmiarem przedłużanego oświetlenia pielęgniarce, stawiamy hodowlę (głównie, wylęgarnię) raz poraz pod silną lupę długo-ogniskową, zbawienny wynalazek Zeiss'a (Fernrohrlupe 6×15).

Nareszcie! widać u jednej z poczwerek „łopatki“ przyszłych skrzydeł. Więc postać płciowa. Ale samiec, czy samica? Jeszcze nie mogę rozpoznać.

No, teraz już poznaję, choć wszystko jeszcze bieluchne: cienki odwłok, główka mała, cała postać smukła. Samiec! (♂).

Oczy już ciemnieją. Wkrótce całe ciało, prócz nóg, zaczyna ciemnieć, coraz bardziej ciemnieć, coraz gęstszej nabierać ciemności.

29 IV 1938, po 1½ miesiącach poczwarczego życia, wyłonił się z osłon pupalnych pierwszy samczyk, z robotnicy dziewiczej zrodzony. Dopomogły mu w tem czynnie a pieczołowicie pielęgnarki, obdzierając szczękami i przednimi łapkami, powlekającą szczelnie wszystkie jego narządy koszulkę przejrzystą.

25 V drugi ♂.

W ciągu VI trzeci, czwarty, piąty itd.

10 ♂♂ gania już po rurkach aparatu, a zanim ostatni z tej serii się wykłuł, już pierwszy, po dwumiesięcznym zaledwie żywocie, skonał, w czerwcu r. 1938.

Inne żyły dłużej, nie dłużej wszakże jak do sześciu miesięcy. Zupełnie tak samo, jak owe samce z larw terenowych w r. 1936 wyhodowane. Między tymi a tamtymi nie zdołałem zresztą dostrzec żadnej różnicy, ani morfologicznej ani etologicznej, jakoteż żadnej różnicy w postępowaniu z nimi robotnic.

Sprawa jednak nie jest wyczerpana. Pozostaje przecież w wylęgarni kilkanaście sporych, lecz niedorosłych larw z tegoż robotniczego, dziewiczego miotu. Co one dadzą? Może dlatego właśnie były pozostawione w stanie opóźnionego rozwoju, że zawierają w sobie zawiązki odmiennej płci?

Nie ustawajmy w pieczołowitości! czekajmy nadal na wynik rozstrzygający i ostateczny!

Oczekiwanie to było bardzo niepokojące z powodu ogromnie zmalałej już garstki robotnic, których od roku (w drugiej połowie 1937) pozostawało zaledwie sześć (6 ♀♀), a w kwietniu r. 1938, gdy sameczki pochodzenia hodowlanego zaczęły się wylęgać, było już tylko cztery. Te cztery robotniczki dawały sobie doskonale rady tak z karmieniem, czyszczeniem, dźwiganiem pozostałych kilkunastu larw, jak z wyluskiwaniem z osłonowych 10 samców, a później z karmieniem tychże. Ale żywot robotnic w hodowli mojej rzadko przekraczał dotąd dwa lata. Czy te cztery ostatnie dotrważą do wyklucia się opóźnionej

serii progenitury? czy bodaj dotrwają do jej przepoczwarczenia się, by płeć można już było rozpoznać?

Dotrwały wszystkie cztery. Żyją jeszcze i dziś (połowa października).

We wrześniu wylęgło się znowu parę samezyków. A w październiku dwie dalsze poczwarki już mają wyraźny wygląd samców.

Reguła Dzierżona potwierdza się w całej rozciągłości u *Leptothorax clypeatus*.

Cała kupka jaj dziewiczych, przez robotnicze złożonych, nie prócz samców dać nie jest zdolna.

III. Wnioski dalsze i zagadnienia.

1. Skoro u *Leptothorax* i *Aphaenogaster* z jaj dziewiczych robotnic powstają wyłącznie samce, niema żadnej racji przypuszczać by rzecz się miała odmiennie u innych rodzajów mrówek. Dane autorów twierdzących inaczej, winny być poddane gruntownej rewizji doświadczalnej, gdyż np. u Reichenbacha, jak wykazaliśmy powyżej, brak elementarnej kontroli dziewiczności niosących się robotnic.

Wynika stąd z żelazną konsekwencją wniosek, że płeć w niezaplodnionym jajku mrówek, jest jednoznacznie zdeterminowana w kierunku męskim. To znaczy także, że udział plemnika w zygocie jest czynnikiem determinującym powstanie płci żeńskiej.

Mimo paradoksalności tego faktu, jest on oddawna i różnostronnie stwierdzony nie tylko u różnych grup błonkówek (*Apis*, *Paracopidosomopsis*, *Pteronidea* itd.), ale również i w innych rzędach owadów, jak Acarina (Schrader 1923) i Hemiptera (Thomsen 1927, Schrader 1929, 1930), a pozatem jeszcze u organizmów tak nieskończenie ustrojowo odległych jak wrotki, Rotifera (Whitney 1929). Znajduje on tłumaczenie cytogenetyczne w stwierdzonej przez wymienionych (i wielu innych) autorów haploidalności chromosomalnej samców, w przeciwstawieniu do diploidalności chromosomalnej samic w rzeczonych grupach zwierząt¹⁾.

¹⁾ T. H. Morgan. Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Berlin 1921, str. 147-151, Fig. 80-81.

C. D. Darlington. Recent Advances in Cytology. 1937, str. 377-379, rozdz. „Haplo-Diploid sex Determination“.

2. Ta haplo-diploidalna teoria determinacji płci, bardzo pociągająca w swej prostocie, napotyka jednak w przypadku mrówek na pewne wcale poważne trudności realizacyjne. Różnice cech ustrojowych między samcem a samicą u *Leptothorax clypeatus* np. nie są, poza zakresem organów rozrodczych wewnętrznych i zewnętrznych, który pomijam, bynajmniej jednoimienne, czy jednokierunkowe, lecz wręcz przeciwnie. Gdy wzrost ogólny, skrzydła, głowa i odwłok są u samca mniejsze, oczy, oczka ciemieniowe, kończyny i rożki są nie tylko względnie, ale i bezwzględnie większe (resp. dłuższe). Barwa ciała samca jest, poza odnóżami, nieporównanie ciemniejsza¹⁾, czarna niemal. Tułów, nie różniący się długością, różni się zupełnie kształtem ogólnym oraz poszczególnymi składnikami morfologicznymi, m. i. brakiem koleców u samca oraz ważnymi taksonomicznie, mezonotalnymi rowkami Mayra („Mayrsche Furchen“), tylko samcem właściwymi. Głowa jest innego kształtu, ma inaczej umiejscowione oczy. Innego też kształtu są oczy, oczlinki i rożki. Rożki samca mają poza tem o jeden człon biczynka więcej, a oczy conajmniej czterokrotnie liczniejsze składniki pierwiastkowe. Zato nasada rożków jest u samca niemal trzykrotnie krótsza²⁾.

Owoż, gdyby się płeć jedna od drugiej różniła cytogenetycznie tylko podwojoną u samicy liczbą jakościowo identycznych składników chromosomalnych, wytłumaczenie rzeczonych różnic ustrojowych zawisłoby w próżni. Trzeba go szukać gdzieindziej. Próbowaliśmy z asystentem moim, cytogenetykiem Henrykiem Teleżyńskim, konstruować różne hipotezy w kategorii mendelistycznej, nawet bardzo skomplikowane, o podwójnych dla tejże pary cech czynnikach letalnych (co już samo przez się jest zbyt wulgarnym trikiem), ale bezskutecznie, zwłaszcza że wszystkie jaja dają żywotnych samców, a niema żadnych danych na brak żywotności którychbyś samic. Poleciłem

¹⁾ R. Minkiewicz. Les lois de la sexualisation des couleurs chez les Insectes. (Prawa różnic płciowych w ubarwieniu owadów). Polskie Pismo Entomol. t. XIV-XV, 1935-1936, str. 146, oraz Tabl. Synopt. Nr 1.

²⁾ R. Minkiewicz. Les sexués du *Leptothorax clypeatus* Mayr (Postacie płciowe mrówki *Leptothorax clypeatus* Mayr.) Polskie Pismo Entomol. t. XVI-XVII. Tabl. I-III.

dr. Teleżyńskiemu, gdy będę miał świeży materiał rozwijającej się progenitury *Lept. clypeatus*, zbadać istotny stan haplo-diploidalności chromosomów u tego gatunku mrówek.

Tymczasem w kategorii czysto fizjologicznej, względnie morfodynamicznej, wiele z owych sprzecznych różnic ustrojowych da się wytłumaczyć. Nie tylko różnice in minus, jak mniejszy wzrost całości, czy części ciała, brak kolców w zatułowiu itp., ale i różnice in plus, przynajmniej niektóre, jak ciemniejsze ubarwienie, lub większa liczba składników oka. Wystarczy po temu niedający się dziś, wobec równorodnych stwierdzeń, zaprzeczyć wyższy potencjał oksydacyjno-redukcyjny, oraz idące z tem w parze szybsze tempo procesów morfogenetycznych rozwijającego się organizmu samczego, jak to dość szczegółowo wyłuszczyłem w mej pracy kongresowej o prawach seksualizacji barw w świecie zwierzęcym¹⁾.

3. Teraz inne niepokojące zagadnienie.

Skoro dziewicze jaja robotnic dają wyłącznie samców, to oczywista i z niezaplodnionych jaj matki również tylko samce mogą się zrodzić (w myśl reguły Dzierżona). A wtedy co za sens miałoby takie dublowanie funkcji arrenotokowej (mężorodnej)?

Skoro robotnice nabierałyby zdolności płodzenia tylko w wypadkach utraty matki, nie miałoby to dla losów gniazda żadnego praktycznego znaczenia, nie będąc w stanie uchronić go od zagłady.

Jeśliby zaś robotnice niosły się sporadycznie i za życia matki, nie miałoby to również nietylko dla gniazda, ale i dla gatunku żadnego pozytywnego znaczenia, wobec bardzo wielkiej wydajności jajników matczynych.

Sens i znaczenie pragmatyczne miałyby arrenotokia robotnic jedynie w tym wypadku, gdyby matka mrówcza, wbrew temu co ma miejsce u pszczoły domowej, była pozbawiona zdolności dowolnego przepuszczania lub wstrzymywania spermy do znoszonych jaj. Innemi słowy, gdyby matka mrówcza

¹⁾ R. Minkiewicz. *Lois de l'hétérochromie sexuelle dans la série animale*. XII Congrès Zoolog. à Lisbonne, 1935. C. R. v. I, 451-521. patrz część II: „Côté dynamique du problème“, 499-512.

składała stale jedynie jaja zapłodnione (przynajmniej, jako regułę).

Nie widzę, by ktoś to zagadnienie poddał ściślejszemu zbadaniu, czy to w drodze cytologicznej czy hodowlanej, a naprawdę, stało się to dziś koniecznością nagłą.

R é s u m é.

Le problème du déterminisme sexuel chez les Fourmis est bien loin d'être résolu, les quelques travaux qui y ont été consacrés¹⁾ n'ayant fourni que des données contradictoires et, souvent, prêtant flanc à d'objections de méthode par ce fait qu'ils ne répondaient pas aux exigences d'une contrôle élémentaire, comme c'est le cas p. ex. de celui de Reichenbach, 1902.

Même, la simple question d'ouvrières-pondeuses fait encore matière des discussions animées, pour ne citer que celle qui a eu lieu entre H. Eidmann et Fritz Weyer, en 1929¹⁾.

Cependant, ces deux problèmes pris conjointement présentent un intérêt scientifique de tout premier ordre, non seulement pour un biologiste et un généticien, mais aussi pour un éthologue. Car, une fois solutionnés, ils suscitent aussitôt d'autres problèmes, fort hétérogènes ceux-ci, et des plus troublants.

On nous saura donc gré d'avoir consacré plusieurs années à en élucider le quid en profitant d'une heureuse coïncidence qui se présenta en 1936-1937 dans une de nos cultures durables²⁾ de *Leptothorax clypeatus* Mayr, faite primitivement dans un but purement éthologique.

Ce n'est pas une femelle venant d'essaimage qui, cette fois-ci, fut mise en culture, au mois d'août 1934, mais bien tout un nid que nous venions de retirer d'un trou de charme (*Carpinus betulus*), dans un bois, près Kazimierz-sur-Vistule, où les *Lept. clypeatus* pullulaient (R. Minkiewicz, 1935). Outre la mère-génitrice, ce nid contenait une vingtaine d'ouvrières ainsi qu'une trentaine de larves. Point d'oeufs. Point de nymphes.

¹⁾ Pour les données bibliographiques, le lecteur voudra bien consulter les bas en page du texte polonais ci-dessus.

²⁾ Notre méthode des cultures de Fourmis durables et exemptes de tout danger de moisissures, faisant matière d'une note à part, nous n'avons qu'à prier le lecteur de s'y reporter.

L'évolution de ce nid in vitro, suivie attentivement durant plus de quatre ans et qui, dans cette heure-ci (15 novembre 1938), n'est pas encor terminée, se trouve portée grosso modo, en ce qui concerne les données qui nous importent ici, sur le tableau ci-joint (Tabl. I). Le tableau, muni d'une légende, étant aisé à lire, il nous semble oiseux d'en reproduire les données dans le texte. Nous nous bornerons donc à relever les quelques points essentiels.

Les larves prises dans la nature (génération F^N), ayant traversé une période larvaire extrêmement longue ($1\frac{1}{2}$ ans) donnèrent en partie des ouvrières, en partie des mâles. Un mois plus tôt, apparaissait un tas d'oeufs. La provenance de ces oeufs est incertaine, la ponte ayant pu être faite aussi bien par la génitrice que par des ouvrières originaires. Pas moyen de nous en assurer. Quoi qu'il en fût, tous ces oeufs de la première génération en culture (F_1^C) n'ont fourni que des mâles.

Deux mois avant que le premier de ces nouveaux mâles (F_1^C) eût-il vu le jour, apparaît un nouveau tas d'oeufs (deuxième génération en culture: F_2^C). La génitrice n'étant plus depuis neuf mois, cette ponte n'a pu être faite que par des ouvrières. Par une? ou bien par plusieurs d'entre celles-ci? impossible de rien dire, aucune n'ayant présenté nulle particularité morphologique, ni celle de comportement, qui aurait permis de la discerner d'entre toutes les autres.

Les dits oeufs venant d'apparaître six mois après la mort du dernier mâle de la génération précédente (celle qui venait de la nature: F^N), l'état vierge des pondeuses $\bar{\varnothing}$ (ou de la pondeuse?) ne saurait être mis en caution.

Et c'est, précisément, ce qui est essentiel.

Eh bien, tous ces oeufs vierges et pondus par les ouvrières n'ont donné naissance qu'à des mâles. La règle de l'abbé Dzierzon¹⁾, énoncée par ce père de l'apiculture moderne pour

¹⁾ Dzierzon, en polonais archaïque, participe passé du verbe *dzierzeć* (=tenir, posséder). *Dzierżak* (subst.) =manche. *Dzierżawa* (subst.) =ferme, bail. La langue allemande ne connaît pas de ces alliajes des consonnes dz, ni rz.

le cas de l'abeille mellifère, se retrouve pleinement chez cet autre Hyménoptère social qu'est une Fourmi.

Ceci dûment établi, voici surgir en foule des problèmes subséquents qui méritent bien l'attention des chercheurs.

1. Est-ce une pure coïncidence que ce fait de retrouver la détermination mâle d'un oeuf vierge, chez des Insectes sociaux? N'y a-t-il plutôt quelque lien intime qui unirait l'état social d'un Insecte à une détermination du sexe bien précise?

2. Fort inclinés à admettre, avec Darlington (1932 et 1937) et d'autres cariologues, le système haplo-diploïdal comme base de ce déterminisme des deux sexes chez les Fourmis (comme chez tant d'autres Hyménoptères), bien que personne, à notre connaissance, n'y ait encor cherché des preuves cytologiques réelles¹⁾, nous ne voyons cependant pas comment s'y prendrait-on pour être à même d'expliquer, en ladite catégorie, la réalisation de toutes ces divergences somatiques extrêmement variées et hétérogènes qui séparent un mâle de *Leptothorax* d'une femelle (R. Minkiewicz, 38)?

3. Et maintenant, la ponte des ouvrières. Si la faculté de pondre ne s'éveille chez celles-ci qu'après la mort de la mère-génitrice, l'on est en plein droit de se demander, à quoi bon servira cet éveil tardif d'une fonction qui ne saurait sauver la race d'un dépérissement fatal, ne pouvant fournir que des mâles désormais inutiles? Ne serait-ce plutôt une dissipation toute distéléologique d'énergie et de matière?

A ces questions d'ordre biologique viennent s'ajouter celles d'ordre psychophysiologique et de celui physiologique. A savoir: comment les ouvrières ayant appris le fait du décès de la génitrice, arrivent-elles à faire déclencher l'évolution de leurs gonades jusque-là arrêtée? Par quelles voies sensorielles et nerveuses? par quels processus physico-chimiques?

4. Si, par contre, les ouvrières gardent toujours, en principe, leur faculté de pondre bien que ne s'en servent que sporadiquement (la chose étant du domaine des variations indi-

¹⁾ Je viens de demander à mon assistant en cytologie, le dr Henryk Teleżyński, d'en vérifier le quid en se servant de mon matériel de culture des diverses espèces de Fourmis, y compris le *Leptothorax clypeatus*.

viduelles et statistiques), et la mère, selon les opinions admises, pouvant mettre bas tantôt des oeufs fécondés tantôt ceux vierges, l'on se demande encor, à quoi bon ce double emploi dans la production du sexe mâle peut-il servir la race, et l'espèce?

5. Toutes ces questions troublantes, tous ces dilemmes pénibles et sans issue, tomberaient du coup si les choses prenaient une tournure inopinée que voici: la parthénogénèse et, partant, la production des mâles, chez les Fourmis, serait réservée à d'ouvrières seules, la mère ne pondant, comme règle, que des oeufs fécondés.

Toute attrayante quelle soit, une telle éventualité pourrait-elle être admise sans déroger à la souveraine réalité des choses? Pour ma part, je le crois. Car, je ne vois pas bien sur quels faits précis reposerait une opinion contraire? Tandis que l'hypothèse que nous venons d'avancer a pour l'étayer ce fait capital, à savoir: une mère isolée, à l'état de nature aussi bien qu'en culture, et chez n'importe quelle espèce de Fourmis, n'a été jamais vue pondre autre chose que des oeufs fécondés.

Nous ne faisons, d'ailleurs, que signaler cette éventualité aux chercheurs. Mais nous tenons à le faire, vu sa valeur scientifique toute exceptionnelle. Il ne s'agit, en fin de compte, de rien moindres que d'être à même de donner une réponse positive à la question visant le principe ultime de l'organisation biologique d'un nid de Fourmis, et notamment: cette organisation, est-elle faite d'une manière économiquement rationnelle et pragmatiquement parachevée? ou bien, n'est-elle qu'absolument quelconque, se trouvant sur une des innombrables étapes de la voie de trial and error?

L'hypothèse signalée n'ayant en soi rien de vague, les recherches des myrmécologues devraient être orientées désormais vers ce but nouveau, passionnant, et parfaitement défini.

Addenda. Nous croyons remplir un devoir vis-à-vis le lecteur en faisant relever quelques faits secondaires qui ressortent de notre Tableau I, et qui ne sont pas dépourvus d'intérêt scientifique, à savoir:

Tableau I.

Evolution d'un nid de *Lentothorax clunensis* MAYR en culture in vitro.

Année	Mois	PN		FN		F1 ^C		F2 ^C		
		Fonda- trice	Formes prises ♀ ca 20	Génération venant de la nature		I-e génération en culture :		II-e génération en culture :		
				Formes développées in vitro	Formes prises Larves ca 30	Provenance indéterminée, ♀ ou ♀	Provenance parthénogénétique ♀			
1984	VIII	1	♀							
	IX									
	X									
	XI									
	XII									
	1985	I								
		II								
		III								
		IV								
		V								
		VI								
		VII								
VIII										
IX			10							
X										
XI										
1986	XII									
	I			Nymphes						
	II									
	III									
	IV			♀		Oeufs				
	V					♂				
	VI									
	VII					(ca 20)				
	VIII									
	IX									
	X									
	XI									
1987	XII									
	I									
	II									
	III									
	IV									
	V									
	VI									
	VII									
	VIII									
	IX									
	X									
	XI									
1988	XII									
	I									
	II									
	III									
	IV									
	V									
	VI									
	VII									
	VIII									
	IX									
	X									
	XI									
1989	XII									
	I									
	II									
	III									
	IV									
	V									
	VI									
	VII									
	VIII									
	IX									
	X									
	XI									
1990	XII									
	I									
	II									
	III									
	IV									
	V									
	VI									
	VII									
	VIII									
	IX									
	X									
	XI									
1991	XII									
	I									
	II									
	III									
	IV									
	V									
	VI									
	VII									
	VIII									
	IX									
	X									
	XI									

1. La vie d'aucun des mâles de *Leptothorax clypeatus*, n'importe la génération à laquelle ceux-ci appartenaient, ne dépassa nulle part une demi année, au maximum.

2. Le stade larvaire a duré, en culture, une année environ. Celui des larves prises dans la nature, se continua en culture durant dix huit mois.

3. Le stade oeuf demandait pour éclore, dans nos conditions de culture, un mois, pour le moins. Celui de nymphe en demandait autant.

4. La vie des ouvrières nées en culture dépasse souvent deux ans et demie.

5. Un tout petit nombre d'ouvrières (quelques six, ou moins que ça) suffit pleinement pour mener à bien l'évolution d'un nombre de larves quatre fois plus grand, leur assurer tous les soins de propreté, de transport et d'alimentation qu'elles demandent. Seule, la vitesse de leur accroissement et de leur métamorphose (et partant, l'apparition des mâles) s'en ressentit, en s'épaçant d'une manière considérable.

Légende du Tableau I:

Evolution d'un nid de *Leptothorax clypeatus* Mayr in vitro.

Un trait fort (—) marque la mort de l'unique, voire du dernier représentant d'une forme adulte (♀ ou ♂). Le nom d'une forme évolutive, inscrit dans une rubrique en pluriel, marque le mois de son apparition. Un (+) marque l'apparition succédanée d'une forme évolutive. Un signe d'interrogation (?) marque notre incertitude sur le nombre d'anciennes ouvrières, vu l'impossibilité d'en distinguer les ouvrières nées en culture; par conséquent, le nombre (ca 20) mis entre parenthèses indique le total d'ouvrières vivant en ce moment. Un astérisque (*) marque un accident désastreux, une noyade qui amena la mort d'une bonne moitié de nos ouvrières. Les nombres indiquent toujours l'état actuel d'individus constatés vivants.

La température de la pièce, pendant ces quatre ans de culture 1934-1938, oscillait généralement entre 15 et 27 C°, et notamment: au printemps 15,5-22, en été 20-26 (rarement 20-27), en automne 16-21, et en hiver 15-20. Ce n'est que fort rarement qu'elle tombait jusqu'à 12 (une fois jusqu'à 10), le chauffage central à l'Institut étant suspendu les jours des Fêtes (Noël, Pâques). Nous parlons des oscillations globales, saisonnières, et non pas de celles journalières qui étaient bien moindres.

La nourriture consistait en du miel-nature et insectes en abondance, sauf la première année, où nous n'avons donné que du miel.