Zur ständischen Gliederung und Ernährungsbiologie der Termiten.

Von Dr. H. Morstatt, Regierungsrat an der Biologischen Reichsanstalt, Berlin-Dahlem.

Es hat den Anschein, daß für die Termitenbiologie die Zeit gekommen ist, wo man von der mehr spekulativen Ausnutzung einzelner Tatsachen abgeht und sich exakt lösbaren Fragen zuwendet. Insbesondere sind es amerikanische Arbeiten, die unsere Kenntnis von der ständischen Gliederung der Termiten geklärt haben und dafür alte, auf Kombinationen beruhende Vorstellungen beseitigen. Solche Forschungen haben um so mehr Bedeutung, als gerade dieses Gebiet der Biologie früher meist phantastische Darstellungen gefunden hat. Es ist an sich schon durch die Benennung der einzelnen Stände als Arbeiter, Soldat, König und Königin belastet, die Mißdeutungen veranlaßt und ein sachliches Verständnis erschwert. Die Amerikaner führen jetzt die Bezeichnung adulte und postadulte Form für Geschlechtstiere, bei denen bekanntlich noch ein teilweises Wachstum des fertigen Vollkerfs vorliegt, ein, haben aber für Arbeiter und Soldaten noch keine besseren Namen. Daß sie für Jugendstadien, die wir als 1., 2., 3. Stadium usw. oder einfach als Larven bezeichnen, das Wort Nymphen gebrauchen, widerspricht allerdings unserem Sprachgebrauch gerade in bezug auf die Termiten. — Nach Grassis bei Escherich wiedergegebener Theorie sollen Nebenformen der Geschlechtstiere, „Ersatz- oder neotenische Könige resp. Königinnen" von Arbeitern aus Vorstadien fertiler oder steriler Stände im Bedarfsfalle herangezogen werden. Hier setzen die neueren Forschungen ein. Die Arbeiten von Bugnion und Thompson haben gezeigt, daß fertile und sterile Typen als Nymphen (= Larven) schon zur Zeit des Ausschlüpfens innerlich differenziert sind und daß sich schon sehr früh in ihrer postembryonalen Entwicklung alle erwachsenen Stände unterscheiden lassen. Aus weiteren Untersuchungen von Miß Thompson und Snyder (C. B. Thompson und Th. E. Snyder, The „third form", the wingless reproductive type of Termites: Reticulitermes and Prorhinotermes. Journ. of Morphol., 34, 1920, Nr. 3.) ergab sich, daß man im ganzen 3 fertile Stände bei Termiten, neben 2 sterilen (Arbeiter und Soldaten), zu unterscheiden hat. So gibt es bei *Reticulitermes flavipes* Kol. (l. c. S. 591) „drei reproduktive Stände oder Typen, die sich 1. durch lange Flügel während der Schwärmzeit, von denen nachher nur kurze Stummel, sogen. Schuppen, übrig bleiben; 2. durch kurze schuppenähnliche Flügelpolster, Spuren von Flügeln; 3. durch Fehlen von Flügeln oder Flügelpolstern unterscheiden. Die 2 sterilen

Stände sind ganz flügellos, es sind Arbeiter und Soldaten . . . . . Diese 5 Stände kommen bei den meisten Termiten vor, mit Ausnahmen je nach Familie oder Gattung, und alle Stände enthalten beide Geschlechter". Die drei reproduktiven Stände mit langen Flügeln, kurzen Flügelpolstern und ohne Flügel werden nun nach Miß Thompson als Erwachsene der I., II. und III. Form bezeichnet. Von *R. flavipes* sind alle 3 Formen, und zwar in allen 3 Stadien, als Larven (nymphs), Adulte und Postadulte beschrieben. Von verschiedenen anderen amerikanischen Arten kennt man die Formen und Stadien bisher wenigstens größtenteils.

Bei weiteren Untersuchungen hat es sich für alle bisher beschriebenen Fälle bestätigt, daß die verschiedenen Formen auch anatomische Unterschiede aufweisen, nach denen sie sich schon auf sehr früher Entwicklungsstufe trennen lassen. „Zwei morphologische Tatsachen (l. c. S. 594), die sich auf alle hier beschriebenen Termiten beziehen, muß man festhalten: 1. daß zugleich mit gewissen äußeren Eigenschaften, wie Flügeln, eine Korrelation in Größe, Bau und Entwicklungsgrad von Gehirn, Augen und Geschlechtsorganen besteht; 2. daß im allgemeinen bei allen vertretenen Ständen eine Abstufung in der Größe dieser Organe von der ersten Form bis herab zum Arbeiter oder Soldaten vorliegt." Einzelheiten über feinere Unterschiede der Eier und der Entwicklung der verschiedenen Stände sind von Miß Thompson in einer besonderen Arbeit beschrieben (C. B. Thompson, The development of the castes of nine genera and thirteen species of Termites. Biol. Bulletin, 36, 1919); diese umfaßt 13 Arten aus 9 Gattungen der Familien Pro-, Meso- und Metatermitidae. Dagegen liegen innerhalb der Stände der Arbeiter und Soldaten, soweit von diesen mehrere verschiedene Typen vorkommen, nur quantitative Unterschiede vor. Unter den nordamerikanischen Termiten sind bisher nur 2 Arten mit Soldaten verschiedener Größe bekannt, während z. B. in Afrika zahlreiche Arten mit großen und kleinen Soldaten und Arbeitern, bei Eutermes sogar ausnahmsweise 3 Größen von Soldaten vorkommen.

Die Frage, wie sich die verschiedenen Formen fortpflanzen, wenn sie nicht, wie bisher behauptet wurde, durch Ernährungsunterschiede gezüchtet werden, ist noch etwas ungeklärt. Es ist sehr schwierig, Termiten in künstlichen Nestern zu halten, und außerdem gehören bei der Langsamkeit ihrer Entwicklung viele Jahre zu solchen Beobachtungen. Nach einzelnen Befunden muß man vorläufig annehmen (Thompson & Snyder. The question of the phylogenetic origin of Termite castes, Biol. Bull. 36, S. 125), daß fertile Individuen der

ersten Form wahrscheinlich Larven aller 3 fertilen Formen hervorbringen können. Dagegen scheint es, daß die zweite und dritte Form jeweils außer Arbeitern und Soldaten nur ihre eigenen fertilen Typen, dagegen niemals Larven der ersten Form hervorbringen können. — Jedenfalls liegt bei den Termiten der exzeptionelle Fall vor, daß die Arteinheit, die normalerweise bei Tieren in 2 Individuen (♂♀) in Erscheinung tritt, durch 5 verschiedene Formen, 3 reproduktive und 2 sterile gebildet wird, von denen jede in beiden Geschlechtern vorkommt. Das sind 10 verschiedene Individuen und dazu kommt noch das Auftreten von je 2—3 Größen von Soldaten und Arbeitern und die Ausbildung der postadulten Form bei den reproduktiven Ständen. Bei Insekten (und Pilzen) findet sich eine Aufteilung der Art, aber in ganz anderer Weise, nur noch in dem mit Parasitismus verbundenen Generationswechsel. Auch dort treten vielerlei Formen auf, wenn sie auch nicht eine solche Mannigfaltigkeit erreichen; sie steht aber in jenen Fällen im Zusammenhang mit der durch Parasitismus bedingten gesteigerten Vermehrung und beruht in der Ausbildung ungeschlechtlich sich vermehrender Formen.

Man hat auch bei Termiten Einflüsse der Ernährung als Ursache der Kastendifferenzierung anzunehmen gesucht und nach Analogie der Honigbiene die Kaste als eine postembryonale Eigenschaft des Individuums angesehen. Diese Theorie ist nach den obigen Feststellungen über die Entwicklung der Termiten nicht mehr haltbar, sie ist aber interessant, weil sie uns zu wichtigen allgemeinen Fragen der Ernährungsbiologie führt. Holmgren hatte sie in seinen Termitenstudien (vgl. auch: Banks und Snyder, A revision of the nearctic Termites. Washington 1920, S. 111ff.), wo er die Exsudatgewebe der Termiten beschrieb, in Beziehung zu diesen gebracht. Alle Stände, und besonders die Königin, haben ausgedehnte Fettgewebe im Abdomen. Das Fett geht durch Poren im Chinin an die Oberfläche und wird dort begierig von anderen Mitgliedern der Kolonie abgeleckt. Daraus entwickelte Holmgren seine Exsudattheorie, wonach eine Beziehung zwischen der Menge des Exsudatgewebes und der Pflege, die eine Termite durch Belecken und Nahrung erhält, besteht. An Stelle eines Brutpflegeinstinktes soll Exsudathunger vorliegen. Schließlich betrachtet er die Exsudatsekretionen nicht nur als Ursache der Fütterung, sondern auch als Ursache der Kastendifferenzierung.

Die Bewirkung reproduktiver Formen durch besondere Fütterungsart seitens der Arbeiter ist nun widerlegt und war eine, wie oft geschieht, zu weitgehende Ausdeutung einer interessanten neuen Beobachtung. Immerhin spielt aber der Exsudatinstinkt eine große Rolle

bei Termiten und ist allgemein-biologisch von besonderer Bedeutung. Wir finden ihn wieder in dem Wheelerschen Begriff der Trophallaxis (Nahrungsaustausch), der die gegenseitigen Beziehungen zwischen Erwachsenen und Larven sozialer Insekten zusammenfassen soll. — Dieser Begriff „Trophallaxis" ist in englisch redenden Ländern sehr populär geworden, wie etwa früher bei uns Mutationstheorie oder Mendelsche Regeln. In Deutschland ist er weniger bekannt und neuerdings einer einschränkenden Kritik unterzogen worden, wie dies auch im folgenden an unserem Beispiel der Fall sein wird. Er bedeutet also eine Ernährungssymbiose, die die verschiedensten Formen des Zusammenlebens zum Zwecke der Ernährung zusammenfaßt. — Über ihre Bedeutung sagt Wheeler: „Wenn auch erhebliche Gründe dafür sprechen, Trophallaxis als Quelle des sozialen Verhaltens bei Wespen, Ameisen und Termiten zu betrachten, so muß doch zugegeben werden, daß diese Erscheinung bei sozialen Bienen nicht zu beobachten ist. Wenn wir unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich auf Ameisen beschränken, so kann, glaube ich, gezeigt werden, daß Trophallaxis, die sich ursprünglich als gegenseitige trophische Beziehung zwischen Mutterinsekt und Larvenbrut entwickelt hat, sich mit dem Wachstum der Kolonie weiterhin ausbreitete, bis sie schließlich umfaßt: 1. alle Erwachsenen mitsamt der Brut (die ganze Kolonie), 2. eine große Zahl von fremden Insektenarten, denen es gelungen ist, im Nest Fuß zu fassen, als Nestreiniger [scavengers] (Inquilinen), Räuber oder Parasiten (Symphile), 3. Fremde soziale Insekten, d. h. andere Arten Ameisen (sozialer Parasitismus) [wie er etwa auch bei kleinen pilzzüchtenden Termitenarten vorkommt, die wallnußgroße Pilzgärten in dem Mantel der Erdnester großer Arten haben, ohne daß man ein eigentliches Nest findet. Sie sind biologisch noch unerforscht, man weiß nur, daß die großen afrikanischen Termes je eine besondere Art Microtermes bei sich haben. D. Ref.], 4. Fremde Insekten, die außerhalb des Nestes leben und von den Ameisen gemolken werden (Trophobiosis), 5. gewisse Pflanzen, die von Ameisen besucht oder zuweilen teilweise bewohnt werden (Phytophilie)." Das wären also alles Fälle von Trophallaxis.

Banks und Snyder fügen noch als einige hierher gehörende Beobachtungen an Termiten hinzu: „Bei Störungen der Kolonie sieht man Arbeiter und junge Larven der reproduktiven Form die Eier und Jungen wegtragen, sie reizen zur Exsudation vom Anus der Königin und reinigen ebenfalls eifrig, d. h. sie belecken den Körper anderer Arbeiter und Larven, indem sie sie mit den Maxillartastern bürsten. Wenn in eine Kolonie eingebrochen wird, machen Arbeiter und Soldaten

Alarm, wenn sie in der Nähe der reproduktiven Form sind, d. h. sie machen konvulsivisch stoßweise Bewegungen des Körpers, vielleicht ein Mittel, um die Gefahr anderen Mitgliedern der Kolonie mitzuteilen. [Das Klopfen der Soldaten läßt sich aber auch sonst z. B. auf Karton beobachten, wenn man die Tiere reizt. D. Ref.] Zur Zeit des Herauskommens der geflügelten kolonisierenden Erwachsenen versammeln sich Arbeiter und Soldaten an den Ausgangsöffnungen mit dem Kopf nach außen. [Sie kommen auch nach außen. Ref.] Reproduktiven Formen der Termiten fehlt oft ein Bein oder Fühler und bei Nymphen der reproduktiven Formen sind die Flügelstummel zuweilen teilweise weggebissen, ebenso am Prothorax die Basis der Seitenränder möglicherweise die Folge von Exsudathunger. Die meisten dieser Handlungen oder Tatsachen können durch die Trophallaxis erklärt werden. In Fällen abgebissener Flügelstummel der Nymphen mag dies nur beginnender Kannibalismus sein. Eine weitere Form von Trophallaxis oder sogenanntem sozialen Parasitismus muß vorliegen bei *Anoplotermes fumosus* Hagen in Mexiko und Texas, der gewöhnlich in den Kolonien anderer Termiten vorkommt oder mindestens mit anderen Termiten in einer Kolonie zusammenlebt. Die anderen Termiten sind Arten von *Amitermes*. Auf alle Fälle sind diese biologischen Tatsachen des Verhaltens genau ebenso interessant, wenn sie in Trophallaxis begründet sind, als sie es wären, wenn man sie psychologisch nach den phantastischen Theorien älterer Autoren erklärt, über die man mit Lächeln hinweggehen kann."

Soweit Banks und Snyder, beziehungsweise Wheeler. Die Äußerungen des Exsudatinstinktes sind mit den erwähnten Beispielen nicht erschöpft. Ich möchte noch einige hinzufügen, so zunächst den berühmten Liebesspaziergang der Termiten, den man anscheinend bei vielen Arten beobachtet und der mir u. a. besonders von den kleinen Eutermes in Erinnerung ist. Wenn die Sexuales nach kurzem flatterndem Fluge ihre Flügel abgeschüttelt haben, so sieht man sie häufig paarweise hintereinander herlaufen, indem ein Tier sich am Hinterleibsende des anderen festhält. Man hat früher angenommen, daß es sich um Pärchen handele und daher den Namen Liebesspaziergang aufgebracht. Es ist aber festgestellt, daß die Paare auch gleichen Geschlechts sein können; auch sind die inneren Geschlechtsteile zu diesem Zeitpunkt noch gar nicht reif[1]). Somit bleibt nur Exsudat-

[1]) Offenbar gibt es auch bei diesen Zuständen und Gewohnheiten große Unterschiede der einzelnen Arten; vergl. Cl. Fuller (Observations on some South African termites, Ann. Natal Museum III, pt. 2, 1915), der schon in der 1. und 2. Woche nach dem Flug Eiablage beobachtete.

instinkt als Erklärung. Er kann vielleicht auch mit der Erscheinung in Zusammenhang gebracht werden, daß Escherich eine Termitenkönigin beobachtete, von deren Leib Hautfetzen durch Arbeiter abgerissen waren. Wichtiger ist die Beobachtung Holmgrens, welcher bei einem Zuchtversuch fand, daß einzelne Termitenarbeiter bei jungen Larven, deren Weiterentwicklung beobachtet werden sollte, bald eingingen. Wenn er aber mehrere Arbeiter zusetzte, die sich gegenseitig belecken konnten, blieben sie länger am Leben. Ferner ist noch Holmgrens Angabe von großer Bedeutung, daß der so stark vergrößerte Hinterleib der Termitenkönigin nicht nur den Eierstöcken, sondern zu einem wesentlichen Teil einer Fettschicht, also dem Exsudatgewebe, seinen Umfang verdankt. Ich möchte aber betonen, daß Trophallaxis nicht als das primäre oder entscheidende bei der sozialen Organisation angesehen werden darf, wie ja auch Wheeler zugibt, daß sie bei den sozialen Bienen nicht bekannt ist. Staatenbildung ist genau ebenso möglich ohne Trophallaxis, aber nicht ohne Brutpflege; anderseits dehnt sich Trophallaxis ja auch auf artfremde Mitbewohner des Nestes aus. Das Wesen der Insektenstaaten, die Gliederung in Stände oder Kasten, liegt in der Brutpflege und der Insektenstaat ist meines Erachtens nichts anderes als eine große Familie — im biologischen, nicht im systematischen Sinne —, die zum Zwecke der Brutpflege beisammen bleibt. Nebenbei bemerkt, könnte man ja darin eine merkwürdige Analogie zu menschlichen Verhältnissen finden, und der Gedanke ließe sich leicht weiter ausspinnen. Aber im allgemeinen ist es etwas Mißliches um solche Ausdrücke wie Staat, Familie, Stand, Kaste, Arbeiter, Soldaten u. dgl. Sie verleiten nur allzu leicht dazu, auch dort Analogien zu sehen, wo sie nicht vorhanden sind. Es kommt dann, wie Dexler in einer Abhandlung über die Zulässigkeitsgrenzen biologischer Analogie neuerdings (Naturwiss. Wochenschr., 1920, 42) richtig bemerkt, zur Verwendung von wissenschaftlich untauglichen Ausgangsbegriffen für naturhistorische Vergleiche, zu mangelnder Rücksichtnahme auf objektive Korrelate der Vergleichsbetrachtungen und zur Überdehnung biologischer Gesetzlichkeiten.

Brutpflege, um darauf zurückzukommen, bleibt in der Tat die Hauptsache im Leben der Termitenstaaten, sie ist nur kompliziert durch Trophallaxis. Man könnte sagen, daß Exsudatinstinkt sich nachträglich über den primären der Brutpflege geschoben hat und so als das dominierende Motiv erscheint. — Wir sehen Arbeiter und Soldaten weite Wege machen und ihre Straßen, wie auch die Fraßobjekte selbst, mit Erde überwölben, wodurch der Zusammenhang mit dem Neste gesichert wird und zugleich die lebensnotwendige

Luftfeuchtigkeit erhalten bleibt. Wir sehen Nestbauten bis zur Größe von vielen Kubikmetern und in den kompliziertesten davon vielerlei Räume, wie Königszelle, Larvenkammern, Pilzgärten, Verbindungsgänge und Luftschächte; wir sehen dauernden inneren Umbau der festen Lehmwohnungen, Pflege der eingemauerten Elterntiere und Sorge für die dauernd produzierten Eier, für die zarten Larven, die niemals das Nest verlassen; alles Einrichtungen, die wie die ganze Organisation des Baues einschließlich der Kastendifferenzierung nur in der Brutpflege ihre letzte Erklärung finden können. — Der Erscheinung der Gesellschaftsbildung begegnen wir bei verschiedenen Insekten und in einer Fülle von Ausprägungen. Ich erwähne nur Anhäufungen, die von starker lokaler Vermehrung herrühren und dann zu besonderen Gewohnheiten führen, wie bei Heuschrecken und Schmetterlingen, Blattläusen, oder andere, die enger mit der Ernährungsweise zusammenhängen, wie die als Commensalismus, Symbiose und Parasitismus bekannten Vereinigungen. In solchen Gesellschaften sind aber keine Anfänge oder Vorstufen der Staatenbildung zu erkennen, d. h, wir finden sie nirgends in dieser Richtung weitergebildet, sondern die Staaten sind eben nur aus der Brutpflege hervorgegangen. Ich brauche nur an Brutpflegeeinrichtungen der nicht sozialen Bienen, wie z. B. Holzbienen, oder an Borkenkäfer zu erinnern und man wird gleich den Zusammenhang übersehen. Tatsächlich sind auch neuerdings soziale Züge von Nestbau und geselligem Verhalten bei solitären Bienen, bei *Halictus*-Arten beschrieben worden (vgl. Naturw. Wochenschr., 1918, 644). Bei der Brutpflege nichtsozialer Insekten werden die Jungen schon in einem frühen Stadium oder mit der rasch vollendeten Verwandlung selbständig. Bei den sozialen dagegen beteiligt sich die Hauptmenge der Filialgeneration mit an der weiteren Brutpflege („fraternal care"), es tritt dadurch eine Arbeitsteilung zwischen Fortpflanzung und Brutpflege ein und die Folge ist die weitere Differenzierung der die Brutpflege betreibenden Filialgeneration, Reduktion der Geschlechtsorgane und dafür Spezialisierung für die Aufgaben der Nahrungsbeschaffung und Verteidigung. Hierin liegt das Wesen der Kastenbildung oder ständischen Gliederung im Insektenstaate, der tatsächlich im Gegensatz zu anderen Gesellschaften aus einer Familie von Elterntieren und ihren Kindern besteht. Man darf also die Staaten auch nicht vom Zusammenleben mehrerer Familien ableiten, wie dies von Natzmer in dem später noch erwähnten Aufsatze tut.

So leiten sich auch von der Brutpflege die besonderen Probleme der sozialen Insekten ab, wie morphologische und funktionelle Differenzierung, Nestbau, Koloniegründung. Von hier aus betrachtet, erscheint

Trophallaxis nur als Komplikation der Brutpflege, nicht als wesentlicher Teil derselben. Man soll nicht jede neu entdeckte Gewohnheit, und wäre sie noch so interessant und bedeutsam, gleich zur Grundlage für die Erklärung des Gesamtverhaltens machen.

Neolamprima Gestro = Lamprima Latr. Neolamprima mandibularis M'Leay = Lamprima Latreillei M'Leay (Col. Lucan.).

Von Telegraphendirektor Nagel, Hannover.

Mit 4 Abbildungen im Text.

Vor längerer Zeit erhielt ich 350 ♂ und 150 ♀ der prächtigen Lucanide *Lamprima Latreillei* M'Leay von einem Herrn Peters, der die Tiere zu Tausenden an den Stümpfen der weißen Zeder — white cedar — bei Atherton in Nordqueensland gefangen hatte. Gleichzeitig empfing ich auch 2 ♂♀ *Neolamprima mandibularis* M'Leay von ihm, die er aber als *L. Latreillei* mit großen Mandibeln bezeichnete. Er hatte häufig beobachtet, daß *L. Latreillei* und *N. mandibularis* sich mit denselben ♀ paarten, ja er fand sogar einmal ein ♀ in gleichzeitiger Copula mit je 1 ♂ *L. Latreillei* und *N. mandibularis*. Eine eingehende Untersuchung bestätigte seine Angabe, denn außer der Mandibelform weisen beide Arten auch nicht die geringsten Unterschiede auf; selbst der Forceps ist völlig gleich gebildet (vgl. Fig. 1a, b, c). Wenn M'Leay in der Beschreibung seiner Art *N. mandibularis* sagt (Proc. of the Lin. Soc. of N.S.Wales, vol. X, 1885, p. 139), sie ähneln sehr der *L. aurata* Latr., so ist dies nicht zutreffend; er hätte vielmehr eine große Ähnlichkeit mit *L. Latreillei* M'Leay feststellen müssen, denn gerade die Merkmale, die *L. Latreillei* von *aurata* trennen (Färbung, Zähnung des Mandibelendes, Punktierung des Prothorax, Form des Mesosternalfortsatzes) finden sich bei seiner *N. mandibularis* wieder. Jeder Zweifel, ob *N. mandibularis* wirklich identisch ist mit *L. Latreillei* wird aber behoben durch das in meiner Sammlung befindliche, in Abbildung 2 dargestellte monströse Stück, das der eingangs erwähnte Sammler mir zum Geschenk machte und das von mir so präpariert wurde, daß beide Mandibeln beweglich sind. Dieses Stück hat links die gewöhnliche Mandibel von *L. Latreillei*, rechts dagegen die von *N. mandibularis*. Hierdurch ist der Beweis erbracht, daß *N. mandibularis* M'Leay nichts anderes ist als *Lamprima Latreillei* M'Leay.

Wenn aber somit nachgewiesen ist, daß die eigenartige Form der Mandibeln, die die Grundlage für Gestros Gattung *Neolamprima* bildet, sich bei dem älteren Genus *Lamprima* ebenfalls vorfindet,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologische Mitteilungen

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 11_1922

Autor(en)/Author(s): Morstatt Hermann

Artikel/Article: Zur ständischen Gliederung und Ernährungsbiologie der Termiten. 9-16