intensität, die unterhalb vom Lichtgenussminimum bleibt, zwei Veränderungen wahrnehmen: einmal wird das stationäre Grün nur langsam erreicht, andererseits wird auch die „normale“ Gestalt nicht ausgebildet, die Pflanze beginnt zu etiolieren; mit der Abnahme der Lichtintensität wird dann die Erscheinung des Etiolements immer deutlicher, am deutlichsten bei vollkommener Dunkelheit. Mit dem Beginn des Etiolements vermindert sich aber die Resistenz der Organe gegen äußere Einflüsse; die bei Unterbeleuchtung erzeugten Pflanzen sind gegen Regen und gegen Pilze weniger widerstandsfähig und deshalb können sie sich bei der in der Natur herrschenden Konkurrenz nicht halten. Damit sind aber gewiss die Ursachen der in Rede stehenden Erscheinung noch lange nicht erschöpft.

Das letzte Kapitel behandelt die Lichtmessung im Dienste der Pflanzenkultur und enthält eine Fülle von Beobachtungen, die für den Forstmann, Gärtner und Landwirt, doch auch für den Physiologen von größtem Interesse sind.

Jost.

Zur Kastenbildung und Systematik der Termiten.

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

In der Arbeit „Termiten von Madagaskar und Ostafrika“ (Abh. Senkenb. Naturf. Ges. Frankf. XXI, Heft I, 1897, S. 137 ff.) hatte ich den Vorschlag gemacht und begründet, die Soldatenkaste der Termiten für die generische und subgenerische Charakteristik der nach den Imagines schwer zu unterscheidenden Formen zu benutzen. Im Biolog. Centralblatt 1902, Nr. 23, S. 714 ff. (Einige Bemerkungen zu Sjöstedt's Monographie der Termiten Afrikas) war jener Vorschlag weiter begründet und gegen die von Sjöstedt erhobenen Einwendungen gerechtfertigt worden; ferner in den Ann. Soc. Ent. Belg. 1904 (Bd. 48), Heft 10, S. 370 (Remarques critiques sur la phylogénie et la division systématique des Termitides) gegenüber den Einwendungen von Desneux. Während Sjöstedt und Desneux die theoretische Zulässigkeit und die praktische Möglichkeit bestritten, dass die Soldatenform der Termiten für die generische Systematik verwendbar sei, war F. Silvestri namentlich in seiner Arbeit „Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'America meridionale“ (Redia Vol. I, 1903), S. 16 ff. auf dem von mir 1897 betretenen Wege weitergegangen und hatte dasselbe Prinzip für meine Systematik durchgeführt. Tatsächlich hatte es allerdings auch Desneux akzeptiert, indem er auf Grund von Soldatenformen, deren Imagines noch unbekannt waren, neue Gattungen aufstellte (z. B. *Psammotermes* Desn. in Ann. Soc. Ent. Belg. 1902, p. 436; s. auch *Isoptera*, Fam. *Termitidae* 1904, p. 24).

Neuerdings hat nun Nils Holmgren in seinen „Studien über südamerikanische Termiten“ (Naumburg a. S. 1906) sich ebenfalls für die hohe Bedeutung der Soldatenform in der Systematik der Termiten ausgesprochen (S. 3—9). In seiner Begründung hierfür weicht er jedoch scheinbar von mir ab, indem er nachdrücklich hervorhebt, dass die Soldaten und Arbeiter der Termiten nicht „Anpassungsformen“ seien, sondern „Korrelationsformen“ (S. 7). Dass zwischen unseren Ansichten hierüber keine wirkliche Verschiedenheit besteht, will ich hier zu zeigen suchen.

Wenn man unter „Anpassungsformen“, wie es hier von Holmgren geschieht, solche Formen versteht, deren Charaktere embiontischen Ursprungs sind, d. h. ontogenetisch bloß auf individuell erworbenen Eigenschaften beruhen und nicht in einer bestimmten Keimplasmakonstitution der fortpflanzungsfähigen Geschlechter ihren Grund haben, so ist es ohne Zweifel richtig, dass die Soldaten und Arbeiter der Termiten keine Anpassungsformen darstellen. Mit Recht hebt er hervor, „dass die geschlechtslosen Individuen in einem Termitenstaat ihr Gepräge nicht normal auf die Nachkommenschaft der Geschlechtstiere übertragen können“ (S. 6). Eine Vererbung von individuell erworbenen (embiontischen) Eigenschaften von Seite geschlechtsloser Individuen ist unmöglich, und deshalb kann auf diesem Wege auch der Ursprung einer eigenen Kaste von geschlechtslosen Soldaten oder Arbeitern nicht erklärt werden. Ich bin deshalb mit Holmgren einverstanden, wenn er sagt: „Eine von einem Soldaten individuell erworbene Eigenschaft ist mit dem Tode des Trägers zum Untergang verurteilt, wenn dieser Charakter nicht schon als eine Qualitätseigenschaft in den Zellkonstitutionen (Keimplasmakonstitutionen) des Weibchens oder des Männchens oder beider vorhanden ist.“ Daher kommen wir „zu der wichtigen Schlussfolgerung: Die Hauptcharaktere, welche die geschlechtslosen Individuen von den geschlechtlichen unterscheiden, sind in den Zellkonstitutionen letzterer vorhanden und werden in der Larve bei der eintretenden (diätetischen) Geschlechtsreduktion wahrnehmbar. Dass es hier also nicht denkbar sein kann, dass die Soldaten mehr Anpassungsformen als die Imagines ausmachen, scheint mir ganz sicher zu sein“ (S. 7). Holmgren will daher die Soldaten und Arbeiter als „Korrelationsformen“ bezeichnen. Hierauf zieht er aus dieser biologischen Bedeutung der geschlechtslosen Formen bei den Termiten den Schluss: „Da, wie oben begründet, die Soldaten- und Arbeitercharaktere Charaktere sind, die auf der Konstitution der Imagines beruhen, so ist es selbstverständlich, dass ihnen derselbe systematische Wert wie den Imagines zuerkannt werden muss.“ Auch mit dieser Schlussfolgerung bin ich einverstanden. Worin besteht also unsere Meinungsverschiedenheit?

Dieselbe besteht in unserer verschiedenen Auffassung des Wortes Anpassungsformen. Holmgren versteht nach obigen Zitaten hierunter jene Formen, deren ontogenetische Entstehung gegenwärtig noch auf Vererbung erworbener (embiontischer) Eigenschaften beruht. Ich verstand dagegen unter demselben Worte jene Formen, deren phylogenetische Entstehung ursprünglich ihren äußeren Grund in den Anpassungsbedingungen hatte. Das Wort „Anpassungsmerkmale“ in dem von mir untergelegten Sinne steht im Gegensatz zu den „Organisationsmerkmalen“ der Systematik. Als Organisationsmerkmale bezeichnet man bekanntlich die größeren Gruppen gemeinsamen biologisch indifferenten Charaktere, z. B. die Eigentümlichkeiten des Flügelgeäders bei den Hymenopteren, Neuropteren, Isopteren u. s. w. Im Gegensatze hierzu sind Anpassungsmerkmale jene Charaktere, welche in den biologischen Anpassungsgesetzen ihren phylogenetischen Grund haben, z. B. die Umbildung der Extremitäten bei den wasserbewohnenden Säugtieren, die Entwicklung von Exsudatororganen bei echten Ameisengästen und Termitengästen, die sonderbare Umbildung der Thorakalanhänge (ehemals Flügel) bei *Termitoxenia* u. s. w.

Wir können somit sagen: Die sogen. geschlechtslosen Kasten bei den Termiten wie bei den Ameisen sind keine Anpassungsformen, sondern Korrelationsformen, wenn wir ihre gegenwärtige ontogenetische Entwicklung berücksichtigen; denn sie haben in einer bestimmten Anlage des Keimplasmas der fortpflanzungsfähigen Geschlechter ihren hauptsächlichsten Entstehungsgrund; die Einflüsse der Ernährung und Brutpflege können gegenwärtig nur noch auslösend und teilweise auch modifizierend auf die Entwicklung jener Formen einwirken. Deshalb dürfen wir ihnen auch bei den Termiten denselben systematischen Wert zuerkennen wie den Imagines¹⁾. Wenn wir jedoch die phylogenetische Entstehung und Entwicklung jener Kasten berücksichtigen, so müssen wir sie trotzdem als Anpassungsformen bezeichnen, weil sie der morphologische Ausdruck der Arbeitsteilung sind, welche durch Anpassung an die äußeren Lebensbedingungen bei jenen sozialen Insekten zustande kam.

Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung der verschiedenen Kasten in den Insektenstaaten ist nach seiner morphologischen wie nach seiner psychologischen (instinktiven) Seite ein ebenso interessantes wie schwieriges Problem. Ich möchte hier auf eine neue Arbeit von Wheeler²⁾ hinweisen, welche die Ent-

1) Bei den Ameisen hat man den Arbeitern und Soldaten bekanntlich schon seit 50 Jahren denselben Wert für die Systematik zuerkannt wie den geflügelten Geschlechtern.

2) The Polymorphism of ants, with an account of some singular abnormalities due to parasitism (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. XXIII, p. 1—93 mit 6 Tafeln,

stehung des Polymorphismus bei den Ameisen recht allseitig und gründlich behandelt. In den wesentlichsten Punkten kann ich mich mit den Ausführungen Wheeler's (S. 66—90) einverstanden erklären; dieselben haben ohne Zweifel manches neue Licht in diese dunkle Frage gebracht.

Ein Hauptmoment für die Entscheidung der Frage, wie wir die Entwicklung der Kasten bei den sozialen Insekten phylogenetisch zu erklären haben, ist folgendes. Kann nicht die Geschlechtslosigkeit bestimmter Formen (besonders der Arbeiter und Soldaten) größtenteils eine Folge der schon vóher begonnenen biologischen Arbeitsteilung gewesen sein? In diesem Falle wäre eine Beeinflussung der Kastenbildung durch direkte Anpassung auf dem Wege der Vererbung erworbener Eigenschaften prinzipiell nicht ausgeschlossen, wengleich stets die Keimesvariationen der Imagines als Hauptursache für die Entwicklung bestimmter Kasten anzusehen sind. Wie die äußeren Faktoren auf die Umgestaltung der Keimesanlagen einzuwirken vermögen, ist allerdings ein sehr dunkles Problem. Aber ich bin mit Wheeler ganz einverstanden, wenn er neben der Selektion auch eine bestimmte innere Anpassungsfähigkeit der Formen, sowohl in morphologischer wie in psychischer Beziehung annimmt und sich gegen eine „rein mechanische“ Erklärung der Entwicklungsvorgänge ausspricht (S. 89 und 90).

In meinem Buche „Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen“ (1891, 3. Abschn., 2. Kap., S. 214 ff.) hatte ich zu zeigen versucht, dass die phylogenetische Ausbildung der Arbeitercharaktere und ihrer entsprechenden Instinkte nicht durch

15. Jan. 1907). — Zu der von mir 1895 zuerst aufgestellten „Pseudogynentheorie“, welche einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Pseudogynen bei *Formica*-Arten und der Erziehung der Larven von *Lomechusini* in den *Formica*-Nestern annimmt, bringt Wheeler S. 38 ff. neue interessante Bestätigungen (*Xenodusa cava* und die Pseudogynen von *F. incerta*). Er hält es jedoch (S. 33 f.) für möglich, dass die Pseudogynen nicht durch eine bestimmte Umzüchtung weiblicher Larven, sondern durch bloße Vernachlässigung derselben von Seite der Ameisen entstehen. Sollte es Wheeler gelingen, auch in solchen Versuchskolonien, welche noch keine Larven von *Xenodusa* erzogen haben, Pseudogynen zu erhalten, so wäre dies jedenfalls ausschlaggebend. In meinen Versuchsnestern ist mir seit 12 Jahren Ähnliches noch nicht gelungen. Dass die Ameisen manchmal mit der Erziehung von Pseudogynen noch fortfahren, wenn man ihnen die Käferlarven genommen hat, wie ich 1902 mitteilte (Neue Bestätigungen der *Lomechusa*-Pseudogynentheorie, Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. S. 100, Anm.), bietet jedenfalls keinen Beweis gegen meine Hypothese, dass durch die Erziehung jener Käferlarven eine bestimmte Modifikation des Brutpflegeinstinktes der Ameisen verursacht werde, aus welcher dann die Pseudogynen hervorgehen. S. 90 bemerkt Wheeler, dass, wenn diese Hypothese sich bestätigte, in dem Verhalten der Ameisen ein „splendid example“ von instinktiver Regulation, analog den organischen Regulationen von Driesch, zu sehen wäre. Ich werde später darauf zurückkommen.

Vererbung erworbener Eigenschaften erklärlich seien, sondern in bestimmten Keimplasmavariationen der fortpflanzungsfähigen Geschlechter ihren Grund haben müsse. Aber die Frage, in welchem Zusammenhang die Entwicklung der Arbeiterkaste (und ihrer Instinkte) mit ihrer Fortpflanzungsfähigkeit steht, ist damit noch nicht erledigt. Sogar für die Gegenwart ist es nicht ausgeschlossen, dass durch parthenogenetisch sich fortpflanzende Arbeiterinnen eine Vererbung von Arbeitercharakteren stattfinden könne durch Vermittlung der von den Arbeiterinnen erzeugten Männchen. An einer Kolonie von *Formica pratensis* bei Luxemburg habe ich (1903—1905) in freier Natur und in Versuchsnestern festgestellt, dass in ihr nach dem Verluste der Königin noch mehrere Jahre hindurch Tausende von Männchen parthenogenetisch hervorgebracht wurden³⁾. Derartige Fälle dürften nicht so selten sein, wie man früher glaubte. Ferner darf nicht übersehen werden, dass wir für manche anscheinend neue und sehr auffallende Instinkte nach den Forschungen der letzten Jahre über den Brutparasitismus von *Formica*-Königinnen (Wheeler und Wasmann) gar keine neue Keimplasmavariationen bei den Weibchen anzunehmen brauchen. Für die Entstehung des Sklavereinstinktes von *Formica sanguinea* habe ich dies in der dritten Auflage meines Buches „Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie“ (1906, S. 425—431) näher ausgeführt.

Vielleicht wird sich auch bei den Termiten herausstellen, dass zwischen den geschlechtslosen Kasten und den Trägern des Keimplasmas keine so schroffe Kluft besteht. Wenn neotene Ersatzgeschlechter aus Arbeitern herangezüchtet werden, wie es besonders bei *Eutermes*-Arten häufig vorzukommen scheint⁴⁾, so ist bereits eine Vererbungsmöglichkeit von Arbeitercharakteren gegeben⁵⁾. Grassi und Sandias erwähnen auch fortpflanzungsfähige Soldaten. Wenn wir auch die Arbeiter- und Soldatenkaste der Termiten gegenwärtig, wie Holmgren betont, als Korrelationsformen anzusehen haben, welche in der Keimplasmaanlage der Imagines ursächlich determiniert sind, so scheint mir doch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sie phylogenetisch als Anpassungsformen erklärt werden können, deren Entwicklung mit der fortschreitenden instinktiven Arbeitsteilung in den Termiten-

3) Zur Lebensweise von *Atemeles pratensoides* (Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. 1906, Heft 1), S. 10 ff.

4) Schon 1897 (Termiten von Madagaskar S. 166) beschrieb ich solche Individuen bei *Eutermes laticeps* Wasm. In der Termitenliteratur sind arbeiterähnliche neotene Individuen bereits lange bekannt. Vgl. über diese Frage auch Anmerkung 5.

5) Silvestri hat dies bereits 1901 betont in seiner Studie „Operai ginocoidi di Termes, con osservazioni intorno l'origine delle varie caste nei Termitidi“ (R. Accad. d. Lincei X, 1 sem., ser. 5, fasc. 12).

kolonien ursächlich zusammenhängt. Näher kann ich auf diese interessante Frage hier nicht eingehen⁶⁾.

Ich kehre nun zu Holmgren's „Studien über südamerikanische Termiten“ zurück. Er macht (S. 8) darauf aufmerksam, dass namentlich bei *Rhinotermes* zwei qualitativ verschiedene Soldatenformen vorkommen, sogen. Gabelnasuti und normale Soldaten. Bei *Rh. taurus* Desn. trifft man beide, während *Rh. marginalis* L. nur Gabelnasuti besitzt. Die Wichtigkeit derartiger Unterschiede für die Systematik und die Phylogenie wird von Holmgren mit Recht hervorgehoben. Seine Studie trägt ohne Zweifel viel dazu bei, dass man die systematische Bedeutung der Soldatenkaste bei den Termiten künftig besser wird würdigen lernen. Auch über manche Fragen der Termitenbiologie gibt seine Arbeit neue Aufklärungen und Bereicherungen unserer Kenntnis, z. B. über den Nestbau der Termiten (S. 115 ff.). Bezüglich der Symbiose zwischen verschiedenen Termitenarten (S. 112 ff.) glaubt er, dass bisher kein einziger Fall wirklicher Symbiose nachgewiesen sei. Allerdings versteht er hierunter ein gegenseitiges Nutzverhältnis. Als Diebstermiten, die gelegentlich bei anderen Termitenarten hausen, lässt er *Eutermes microsoma* Silv. und *Mirotermes fur* Silv. gelten. Zur Zahl der Königinnen, die man in Termitenestern findet (S. 90 ff.) sei als Ergänzung noch bemerkt, dass Herr J. P. Schmalz in S. Catarina in den Nestern von *Eutermes areuarius-fulviceps* Silv. nicht selten mehr als eine Königin fand, in einem Falle sogar fünf. (Nach dem in meiner Sammlung befindlichen Sendungsmaterial von Schmalz.)

Zur Methodologie und Geschichte der Deszendenztheorie.

Von S. Tschulok, Fachlehrer (Zürich).

(Fortsetzung.)

An der Grenze zwischen idealistischen und realistischen Transformisten steht Goethe, über dessen Beziehungen zur Deszendenztheorie die Ansichten der Forscher geteilt sind. Während einige (Haeckel, Seidlitz) seinen diesbezüglichen Äußerungen einen vollständig realen Sinn unterlegen und ihn als einen der bedeutendsten Vorläufer Darwin's feiern, sind andere (O. Schmidt, Sachs, Carus) eher geneigt, ihn der rein naturphilosophischen Richtung beizuzählen.

In etwas anderer Weise nimmt auch Lamarck eine Zwischenstellung zwischen idealistischem und realistischem Transformismus

6) Ich verweise nochmals auf Wheeler's neue Studie „The Polymorphism of ants“ (1907), welche auch gute Gesichtspunkte zur Entwicklung der Termitengesellschaften enthält.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Wasmann Erich P.S.J.

Artikel/Article: [Zur Kastenbildung und Systematik der Termiten. 68-73](#)