

schädliche Tabakrauch vorwiegend durch seinen Ammoniakgehalt schädlich wirkt.

Übrigens wäre es nicht ohne Interesse, die Einwirkung des freien Ammoniaks noch bei recht vielen Pflanzen auszuprobieren.

Da auch Ammoniaksalze bis zu einem gewissen Grade mit dem Protoplasma reagieren können, so vermute ich, dass die manchmal beobachtete weniger günstige Einwirkung von Ammoniaksalz (als Stickstoffdünger) auf Pflanzen hierauf zurückzuführen sei.

Das biogenetische Grundgesetz im Leben der Insektenstaaten.

Von G. v. Natzmer.

Im folgenden will ich den Versuch machen, das biogenetische Grundgesetz in übertragender Bedeutung auf die Insektenstaaten anzuwenden und so in der Entwicklung eines einzigen derartigen Staatengebildes die ganze Phylogenie wieder zu erkennen. Zwar sind schon einzelne Erscheinungen des sozialen Lebens, wie z. B. die Entwicklung der Termitennester (Holmgren), zum Gegenstand ähnlicher Betrachtungen gemacht worden, doch fehlte es bisher an einer zusammenfassenden, von der Basis des biogenetischen Grundgesetzes ausgehenden Phylogenie der Insektenstaaten. Die Phylogenien, welche einzig und allein an Hand der auf verschiedenen Entwicklungsstufen stehenden Staatengebilde aufgestellt worden sind, bleiben in ihren Einzelheiten stets nur mehr oder minder Hypothese und können im besten Fall nur einen gewissen Wahrscheinlichkeitswert für sich in Anspruch nehmen. Ich habe es deshalb unternommen, für die Entwicklung der Insektenstaaten auch den wissenschaftlichen Beweis — soweit das innerhalb einer kurzen Abhandlung möglich ist — zu erbringen, indem ich, die induktive Methode anwendend, von der Ontogenie des einzelnen Staatengebildes auf die Phylogenie verallgemeinernd schloss.

Wie eine vergleichende Betrachtung lehrt, muss sich das gesellschaftliche Leben bei den Insekten aus dem solitären, das sich bei den primitivsten Bienen und Wespen vorfindet, entwickelt haben. Die Weibchen dieser Arten legen, jedes für sich, einige meist roh gearbeitete Zellen an, die sie mit Nahrung versehen, bestiften und sodann verschließen, worauf sie bald zugrunde gehen. Diese Bienen (*Prosopis*, *Audrena*, *Antophora*, *Xylocopa*, *Osmia*, *Colletes* u. a.) und Wespen (*Crabronidae*, *Eumenes* u. a.) leben völlig einsam und unterhalten keinerlei Beziehungen zu ihren Artgenossen. Das Weibchen sorgt selbst für Nestbau, Brutpflege und Fortpflanzung, während all diese Funktionen bei den sozial lebenden Arten nur noch von ganz bestimmten Individuen ausgeübt werden, was in dem von E. Goeldi

aufgestellten Gesetz der Kompensation zwischen Gonepitropie (Übertragung der Geschlechtsfunktionen) und Ergepitropie (Übertragung der Brutpflege und Nahrungsfürsorge) zum Ausdruck gelangt¹⁾. Von dieser Entwicklungsstufe hat, wie schon gesagt, nach Ansicht aller Forscher das soziale Leben bei den Insekten seinen Ausgangspunkt genommen. Deshalb ist die Tatsache bemerkenswert, dass die Lebensweise der Hummel- und der sozialen Wespenweibchen im Frühjahr bei der Gründung der Kolonie in allem völlig derjenigen der eben genannten solitären Arten gleicht. Erst wenn dann die Arbeiterinnen erscheinen, bildet sich allmählich jene Arbeitsteilung heraus, die wir in den höher entwickelten Staatengebilden beobachten können. Dieselbe ist aber anfänglich, so lange die Kolonien noch volksschwach sind, durchaus nicht streng durchgeführt, was für eine phylogenetische Betrachtung ebenfalls bemerkenswert ist. Dies gilt vor allem für die Hummeln, die in den einfachsten und in jeder Hinsicht primitivsten Verbänden leben. Bei ihnen sind die Arbeiterinnen nur kleine Weibchen, die sich sonst, im Gegensatz zu den anderen staatenbildenden Insekten, in nichts von den eigentlichen Weibchen unterscheiden. Sie folgen nur, da sie selbst unbegattet geblieben sind, ihren Brutpflegeinstinkten, wenn sie die Nachkommenschaft ihrer Stammutter mit Nahrung versorgen.

Verwerten wir all diese Tatsachen im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes, so ergibt sich damit eine überraschende Bestätigung derjenigen Theorie, welche das Entstehen des sozialen Lebens bei den Insekten daraus herleitet, dass ein ursprünglich solitäres Weibchen unter besonders günstigen Bedingungen das Erscheinen seiner Nachkommenschaft noch erlebte. Dieses Stadium ist nicht hypothetisch, sondern findet sich tatsächlich in der Natur bei manchen *Halictus*-Arten vor.

Besonders interessant ist die Tatsache, dass bei manchen Arten dieser Bienengattung die zweite Generation nur aus Weibchen besteht, denn hiermit nehmen die Dinge eine den Hummelstaat im wesentlichen ganz ähnliche Gestaltung an. Es ist, um mit H. v. Buttell-Reepen zu sprechen, wohl möglich, „dass diese Weibchen, die keiner Befruchtung bedurften, beim Anblick der noch offenen Zellen sofort ihren Fütterinstinkten gehorchten und Nahrung herbeitrugen und so der Mutter zur Hand gingen“²⁾.

Während bisher nur die Wahrscheinlichkeit für diese Annahme sprach, wird es durch die Betrachtung eines

1) E. Goeldi. Der Ameisenstaat. Leipzig 1911.

2) H. v. Buttell-Reepen. Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Leipzig 1903.

der vorher erwähnten Staatengebilde vom Standpunkt des biogenetischen Grundgesetzes bestätigt, dass der Ursprung des sozialen Lebens bei den Insekten ein ganz ähnlicher gewesen sein muss!

Auf ein phylogenetisch früheres Stadium scheint bei den Hummeln auch die erste Anlage des Nestes durch das Weibchen hinzuweisen. Dieses errichtet nämlich anfangs ein Häufchen aus Blütenpollen und Honig, in welches das erste Ei abgelegt wird. Dies ist der Entwicklungsgrad, den wir bei den primitivsten solitären Bienen antreffen, und der erst von dem Hummelweibchen noch einmal kurz durchmessen werden muss, ehe es mit dem Bau von Zellen beginnt.

Auch die Weibchen der Ameisen, deren Staatenleben meist viel höher entwickelt ist, leben anfangs als solitäre Insekten. Nachdem sie nach dem Hochzeitsflug zu Boden gesunken sind und ihre Flügel verloren haben, legen sie in Erde oder Holz eine einfache, allseitig abgeschlossene Kammer an, die sicherlich insofern auf eine phylogenetisch weit zurückliegende Zeit hindeutet, als das Urameisennest jedenfalls in einer ähnlichen, roh gearbeiteten Höhlung bestanden haben wird. Auch bei jungen Kolonien, die noch wenige Einwohner besitzen, ist die Nestanlage die denkbar einfachste. Die Bauten weisen noch in allem den Typus derjenigen der primitivsten Arten auf und lassen noch nichts von jener kunstvollen Architektonik ahnen, welche sie später auszeichnet. Überhaupt kann man in der Entwicklung eines einzelnen Ameisen- sowie auch Termitenstaates in dieser Hinsicht noch deutlich die verschiedensten Stufen der Phylogenie erkennen. Doch ich kann auf dieses Thema hier nicht weiter eingehen, da es allein Stoff genug zu einer besonderen Abhandlung bietet.

Es lässt sich indessen auch hinsichtlich der Insektenstaaten der Satz aufstellen, dass die Wiederholung vergangener Entwicklungsphasen einerseits desto genauer ist, je mehr sich dieselben dem gegenwärtigen Zustand nähern, während es andererseits desto abgekürzter ist, je weiter sie im phylogenetischen Stammbaum zurückliegen.

Dies findet sich durch alle biologischen Tatsachen bestätigt. So spiegelt die Ontogenie der hoch organisierten Staaten die Phylogenie oft nur noch undeutlich und in mancher Beziehung modifiziert wieder. Dies zeigt sich auch darin, dass das Ameisenweibchen den einmal aufgesuchten Schlupfwinkel nie wieder verlässt, sondern von den in seinem Körper aufgespeicherten Fettmassen zehrt, sowie den größten Teil seiner eigenen Eier als Nahrung für sich selbst als auch für die Brut verwendet. Diese Lebensweise hat sich sicherlich erst später herausgebildet und es dürfte früher jedenfalls üb-

lich gewesen sein, dass auch das Weibchen während seines solitären Daseins auf Nahrungssuche ausging. Hochinteressant würden Beobachtungen sein, wie sich die primitivsten Ameisen, so z. B. die Ponerinen oder *Leptothorax* in dieser Hinsicht verhalten, worüber meines Wissens noch keine Berichte vorliegen. Ähnliche Instinktsänderungen, die sich im Lauf der phylogenetischen Entwicklung vollzogen haben, habe ich bei Ameisenweibchen beobachtet. Die Weibchen vieler in höher entwickelten Staaten lebender Arten kümmern sich nämlich nach meinen Wahrnehmungen schon nicht mehr im geringsten um Wohl und Wehe der Brut, wenn erst ganz wenige Arbeiterinnen erschienen sind, während sich beispielsweise die Weibchen von *Leptothorax* auch dann, wenn ihre Kolonien verhältnismäßig hoch entwickelt sind, wie gewöhnliche Arbeiterinnen an allen Beschäftigungen beteiligen. Diese allmähliche Differenzierung der Instinkte und die mit ihr parallel laufende Arbeitsteilung hängt aufs allerengste mit denjenigen Organisationsveränderungen der Einzelindividuen zusammen, die durch das staatliche Leben direkt bedingt worden sind und die demgemäß in den unentwickeltsten Staaten am wenigsten ausgebildet sind. Dies habe ich bereits an anderer Stelle zum Gegenstand einer besonderen Abhandlung gemacht, auf die ich deshalb verweise³⁾.

Ebenso ist selbstverständlich die Art der Koloniegründung bei den dulotischen und parasitischen Ameisen nicht die ursprüngliche, sondern sie ist erst später, verursacht durch besondere Umstände, entstanden. Dies gilt vor allem auch für den Bienenstaat, der bekanntlich nicht durch ein Weibchen allein gegründet wird, sondern der durch Spaltung eines Volkes in zwei Teile mit je einer Königin an der Spitze entsteht. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass dieser Modus nicht den ersten Anfängen des Staatenlebens bei den Vorfahren von *Apis mellifica* entsprechen kann. Fast scheint es also, als ob das biogenetische Grundgesetz hier in willkürlicher Weise in der Ontogenie des einzelnen Staates außer Kraft getreten wäre. Doch diese auffällige Abweichung liegt, wie ich gleich zeigen werde, in anderen Lebensgewohnheiten der Vorfahren von *Apis mellifica*, die mit der phylogenetischen Entwicklung an sich nicht im geringsten Zusammenhang stehen, ursächlich begründet. Das Schwärmen dürfte sich nämlich, wie auch H. v. Buttel-Reepen annimmt, aus dem Wanderinstinkt entwickelt haben, der sich bei zahlreichen Bienen der wärmeren Erdteile vorfindet. Bei diesen Arten zieht, sobald der alte Wohnsitz den Bienen aus irgendeinem Grunde nicht mehr behagt, das ganze Volk ab, um sich wo anders anzusiedeln. In den Nestern dieser Bienen, die biologisch als die Vorläufer von *Apis*

3) G. v. Natzmer. Die Entwicklung der sozialen Instinkte bei den staatenbildenden Insekten. In: Die Naturwissenschaften. Jahrg. II, Nr. 33 (1914).

mellifica zu betrachten sind, leben nun fast stets mehrere Weibchen friedlich nebeneinander. Aus dem Wanderinstinkt dürfte nun die Gewohnheit entstanden sein, dass bei zu großer Bevölkerungszahl, wenn Nahrung und Raum knapp wurden, nicht das ganze Volk, sondern nur ein Teil desselben mit einem der Weibchen abzog. Dieser Koloniegründungsmodus war sicherlich im Kampf ums Dasein gegenüber der Gründung durch ein einzelnes Weibchen von ungeheurem Vorteil und wird deshalb, einmal entstanden, allmählich vorherrschend geworden sein. Da sich nun in der Natur nur das Nützliche erhält und totes Kapital zugunsten anderer Zwecke aufgezehrt wird, so mussten die Weibchen im Lauf der Zeit all jene Fähigkeiten verlieren, die ihnen ehemals zur Gründung einer Kolonie nötig waren. Da sie hiermit aber auch unfähig wurden, sich selbst und ihre Brut am Leben zu erhalten, so musste die einstige bloße Gewohnheit, die Gründung einer neuen Kolonie durch Spaltung vor sich gehen zu lassen, zur Notwendigkeit werden. Die Sachlage ist also die, dass die Staaten von *Apis mellifica* heutigen Tages in Wahrheit überhaupt nicht mehr im eigentlichen Sinne des Wortes neu gegründet werden, sondern dass sie ihr Dasein bereits auf einer hohen Entwicklungsstufe beginnen. Aus diesem Grunde ist es auch nicht möglich, dass diese Staaten eine eigentliche ontogenetische Entwicklung durchmachen. Betrachten wir die Insektenstaaten als einheitliche Organismen höherer Ordnung, so drängt sich bei der verschiedenen Art der Koloniegründung unwillkürlich der Vergleich mit der geschlechtlichen und der ungeschlechtlichen Vermehrung der Schwämme und der Korallpolypen auf. Während bei der ersteren die Flimmerlarven ein phylogenetisch vergangenes Stadium verkörpern, befinden sich die Individuen bei der letzteren, die durch Knospung vor sich geht, bereits von Anfang an in einem relativ fertigen Zustand. Die Verhältnisse liegen also ganz ähnlich wie bei der Gründung eines Insektenstaates durch ein einzelnes Weibchen einerseits und bei der Spaltung einer Kolonie andererseits.

Nicht unerwähnt will ich lassen, dass das Schwärmen bei *Apis mellifica* durchaus nicht gänzlich vereinzelt dasteht und nicht völlig unvermittelt auftritt, sondern dass sich im Gegenteil eine allmähliche Entwicklung dieser Lebensgewohnheit erkennen lässt, die biologisch von den Meliponinen und Trigonon über manche indische *Apis*-Arten bis zu unserer Honigbiene fortschreitet⁴⁾. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass sich das Schwärmen völlig selbständig auch bei manchen brasilianischen Wespen und Hummeln entwickelt

4) Interessant wären Untersuchungen darüber, inwieweit sich parallel mit der Entwicklung des Schwärmens jene Fähigkeiten zurückbilden, die es dem Weibchen ermöglichen, selbständig Kolonien zu gründen.

hat. Die Teilung einer Kolonie in mehrere Zweignester, die bei manchen Ameisenarten, besonders bei *Formica rufa*, vorkommt, ist auch ein ganz ähnlicher Vorgang. Das Weibchen der eben genannten Ameise scheint übrigens nach E. Wasmann auf dem besten Wege zu sein, die Fähigkeit, selbständig Kolonien zu gründen, ebenfalls einzubüßen.

Ist innerhalb des Staates von *Apis mellifica* die phylogenetische Entwicklung nicht mehr deutlich erkennbar, so bietet die Ontogenie des Termitenstaates für die Phylogenie desselben wertvolle Aufschlüsse. Nach übereinstimmenden Berichten verschiedener Forscher beginnt bei den Termiten nicht das Weibchen allein mit der Nestgründung, während das Männchen wie bei den anderen staatenbildenden Insekten nach der Begattung zugrunde geht, sondern beide Geschlechter gehen hierbei gemeinschaftlich ans Werk. So legen nach G. Jakobsen bei *Hodotermes turkestanicus* Männchen und Weibchen zusammen den ersten Schlupfwinkel an, während nach Beobachtungen von C. Tollin an anderen Arten das Männchen sogar allein mit dem Nestbau beginnt. Fest steht auch die Tatsache, dass dem Termitenmännchen anfangs ein Hauptanteil an der Brutpflege zufällt! Nun hat aber auch bei den Termiten die männlich Kaste einen weiteren Ausbau erfahren, der mit dem sozialen Leben im engsten Zusammenhange steht. So setzen sich die Arbeiter und Soldaten sowohl aus Angehörigen des männlichen als auch des weiblichen Formenkreises zusammen. In dieser Hinsicht unterscheidet sich denn auch der Termitenstaat grundlegend von allen anderen Staatengebilden im Insektenreich, denen er sonst in seiner Organisation so überraschend ähnlich ist⁵⁾. Dies veranlasste mich bereits früher, in einer anderen Arbeit den Satz aufzustellen, dass schon in den ersten Urstadien des gesellschaftlichen Lebens bei den Termiten die Männchen im Gegensatz zu den anderen staatenbildenden Insekten an der Brutpflege u. s. w. Anteil genommen haben müssen. Da nun die Entwicklung jedes Staates die ganze Phylogenie noch einmal kurz durchläuft, so erfährt diese bisher allein durch theoretische Erwägungen gestützte Annahme durch die oben mitgeteilten Einzelheiten aus der Koloniegründung bei den Termiten eine schlagende Bestätigung.

So trägt auch beim Studium der Lebenserscheinungen der Insektenstaaten die Heranziehung des biogenetischen Grundgesetzes zur Lösung manches entwicklungsgeschichtlichen Problems bei oder bringt sie wenigstens derselben näher.

5) In einer Arbeit, die demnächst in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie“ erscheinen wird, habe ich es unternommen, Konvergenzen in der Lebensweise, die zwischen Termiten und Ameisen bestehen, auf natürliche Weise zu erklären.

Wenn auch mittels der hier angewandten Betrachtungsweise nichts über die Ursachen der Entwicklung selbst ausgesagt werden kann, so ist sie doch deshalb für die Forschung von bedeutendem Wert, weil sie gestattet, auch die kompliziertesten Erscheinungen des sozialen Lebens bei den Insekten auf eine phyletisch einfache Wurzel zurückzuführen⁶⁾.

Sul Reotropismo nelle Larve dei Batraci (*Bufo* e *Rana*).

Per Osv. Polimanti.

(Dall' Istituto di Fisiologia dell' Università di Perugia.)

Da molti anni, percorrendo nella primavera la campagna romana, osservando stagni e canali di scolo, di maggiore o minore portata di acqua, la mia attenzione fu richiamata da un fenomeno caratteristico che presentavano larve di *Bufo* e *Rana*. Negli stagni, ossia ad acqua completamente ferma, queste larve erano situate nelle più svariate direzioni e cambiavano di posto con molta frequenza. Mentre invece nei canali, dove l'acqua scorre sempre in una determinata direzione, queste larve giacciono immobili, quasi costantemente sul fondo del canale colla superficie ventrale, sempre tenendo l'estremo cefalico verso la direzione della corrente. Un fatto caratteristico, che ho notato anche, si è che si ritrovano quasi costantemente nel filo d'acqua, dove la corrente è minore (ai lati del canale e non nel centro) e specialmente poi dove è minore la profondità di questa. Osservate queste larve nelle diverse ore della giornata, si riscontra che vari sono i movimenti che compiono e sempre di breve durata e sempre vengono eseguiti contro corrente. Talvolta, quando questa è molto forte, vengono travolte le giovani larve, però vanno quasi subito a posarsi in una zona morta della corrente acqua, dove si mettono sempre in direzione cefalica contro la corrente. Nei canali, dove la corrente è molto forte, e quindi le larve non possono adagiarsi sul fondo, non si trovano mai o almeno molto raramente. Forse quelle rare larve che vi si ritrovano risalgono qui dai canali, dove la corrente è molto minore. Un fatto costante da me osservato è difatti questo, che cioè è maggiore il numero delle larve di *Bufo* e *Rana* nei canali, ove la

6) Die eigentlichen Ursachen der Entwicklung der Insektenstaaten, die sich völlig unabhängig voneinander überall im Prinzip ganz gleicher Weise vollzogen hat, habe ich in einer ausführlichen Abhandlung zu erfassen versucht. Siehe: G. v. Natzmer, Die Insektenstaaten. Grundriss zu einer natürlichen Erklärung ihrer Entwicklung und ihres Wesens. In: Entomolog. Zeitschr. Frankfurt a. M., Jahrg. XXVII, Nr. 34 u. s. w. (1913). Diese Arbeit kann jedoch nur als ein allererster Grundriss gelten. Gegenwärtig bin ich mit einer umfassenden Zusammenstellung und gründlichen Ausarbeitung meiner Anschauungen beschäftigt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Natzmer G.v.

Artikel/Article: [Das biogenetische Grundgesetz im Leben der Insektenstaaten. 30-36](#)