Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgabe und Redaktion:

Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. C. Correns

Prof. Dr. R. Goldschmidt und Prof. Dr. O. Warburg

in Berlin

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

Anzeigen-Annahme: Hans Pusch, Berlin SW. 48, Wilhelmstr. 28

41. Band. **November 1921.** **Nr. 11**

ausgegeben am 1. November 1921

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 30 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Den Herren Mitarbeitern stehen von ihren Beiträgen 30 Sonderabdrucke kostenlos zur Verfügung; weitere Abzüge werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.

Inhalt: P. F. Rüschkamp, Wheelers Trophallaxis und Ursprung der Insektenstaaten. S. 481.
P. G. Unna u. H. Fein, Zur Chromolyse des pflanzlichen Kernkörperchens. S. 495.
A. Rippel, Die Frage der Eiweißwanderung beim herbstlichen Vergilben der Laubblätter. S. 508.
A. Kraufse, Formica fusca fusca-Königin bei Formica rufa pratensis-Arbeiterinnen im künstlichen Nest. S. 523.
Referate: J. Schaxel, Untersuchungen über die Formbildung der Tiere. S. 528.

Wheelers Trophallaxis und Ursprung der Insektenstaaten.

Von **P. F. Rüschkamp S. J.** Maastricht Holl. L.

Das jüngst verflossene Jahr brachte uns aus der Feder des hochverdienten Myrmekologen P. Wasmann eine wertvolle, auf umfassende Fach- und Literaturkenntnis gestützte Studie: Die Gastpflege der Ameisen und ihre biologischen und philosophischen Probleme (s. Literaturangabe). Im ersten Teile seiner Arbeit nimmt der Verfasser Stellung zu Wheelers Trophallaxis-Hypothese von 1918, er vermehrt die von Wheeler beigebrachten Fälle eines „Nahrungsaustausches", lehnt aber die Trophallaxis-Hypothese als Ganzes ab. Das von beiden Forschern herangezogene Beobachtungsmaterial ist wohl geeignet, den Myrmekologen neue Gesichtspunkte für Untersuchungen und neue Anhaltspunkte für den stammesgeschichtlichen Ursprung der Insektenstaaten zu bieten. Darum soll es versucht werden, das Wertvolle aus den Anschauungen Wheelers kurz zusammenzustellen und es in umgemodelter Form zu einer Hypothese über den Ursprung des sozialen Insektenlebens zu benutzen.

1. Die Stillung des Nahrungstriebes bei Ameisenlarven.

Bis in die letzten Jahre war es herrschende Ansicht, daß die Stillung des Nahrungstriebes bei Ameisenlarven einzig durch Pflegeammen, bezw. durch das Mutterinsekt, besorgt wird und zwar durch Darbietung flüssiger Nahrung, die aus dem Vormagen heraufgewürgt wird (Regurgitationsmethode). Neben dieser Art der Fütterung findet sich bei Ameisen gelegentliche, mehr weniger fakultative, bei sozialen Wespen zum Teil gesetzmäßige karnivore Fütterung, indem die Ammen ganze oder zerkaute Insektenstücke den Larven vorlegen. Ja, neben der passiven Bedienung durch Ammen findet sich hin und wieder aktives, selbständiges Ergreifen von Beute, auch bei Ameisenlarven. Stellen wir diese Fälle karnivorer Fütterung und selbsttätige Stillung des Nahrungsbedürfnisses zusammen, so ergibt sich eine Erweiterung und Verbesserung der obigen Ansicht. Ordnen wir die von Wheeler und Wasmann mitgeteilten diesbezüglichen Beobachtungen nach der systematischen Stellung der Beobachtungsameisen.

A. Karnivore Fütterung.

I. Unterfamilie: *Formicinae* (Schuppenameisen, *Camponotinae*).

Formica sanguinea, karnivore Fütterung beobachtet von Wasmann (W. 1920, S. 8),

Formica rufa, karnivore Fütterung beobachtet von Wasmann (W. 1920, S. 8),

Formica truncicola, karnivore Fütterung beobachtet von Wasmann (W. 1920, S. 8),

Formica rufibarbis, karnivore Fütterung beobachtet von Buttel-Reepen 1904 (W. 1920, S. 8).

In dieser, auch psychisch hochstehenden Gruppe (v. W. 1920, S. 73) ist die Regurgitationsfütterung obligat, die karnivore Fütterung wohl fakultativ.

II. Unterfamilie: *Dolichoderinae* (Drüsenameisen).

Tapinoma (erraticum Latr.?), karnivore Fütterung beobachtet von Janet 1904 (W. 1920, S. 8).

Obligat? Fakultativ?

III. Unterfamilie: *Ponerinae* (Stachelameisen).

Odontomachus clavus, karnivore Fütterung beobachtet von Wheeler (Wh. 1918, S. 295),

Pachycondyla montezumae, karnivore Fütterung beobachtet von Wheeler (Wh. 1918, S. 295),

Lobopelta elongata, karnivore Fütterung beobachtet von Wheeler (Wh. 1918, S. 295),

Megaponera foetens, karnivore Fütterung beobachtet von Allnaud (W. 1920, S. 7).

Die (noch) stark entwickelten Mandibeln dieser sowie der australischen *Bothroponera*-Larven weisen auf gewohnheitsmäßige karni-

vore Fütterung hin und dürften der Zerstückelung vorgelegter Insektenteile dienen. Wheeler (1918, S. 296) hält die karnivore Fütterung in der primitiven (!) Gruppe der Ponerinen, wenigstens bei den genannten Arten, für obligat, vermutet aber, daß auch hier den frühesten Larvenstadien flüssige Nahrung durch Regurgitation geboten wird (Wh. 1918, S. 300).

IV. Unterfamilie: *Myrmicinae* (Knotenameisen).

Aphaenogaster fulva, karnivore Fütterung beobachtet von Wheeler und Miß Fielde 1901 (Wh. 1918, S. 299),

Myrmica sanguinea, eine der australischen Bulldog-Ameisen, „the most primitive of existing *Formicidae*", zeigt als Larve große Ähnlichkeit mit gewissen solitär und karnivor lebenden Wespenlarven, z. B. aus der Gattung *Sphezius*, und hat gut entwickelte, dreizahnige Mandibeln. Wheeler nimmt als sicher karnivore, als wahrscheinlich Fütterung mit ganzen Insekten an (Wh. 1918, S. 147 und 296),

Tetramorium caespitum, karnivore Fütterung beobachtet von Janet 1904 (W. 1920, S. 8).

Bei den Knotenameisen scheint karnivore Fütterung nur (noch) fakultativ und höchstens bei *Myrmica sanguinea* obligat zu sein.

Ergebnis: „Unzweifelhaft", meint Wheeler (1918, S. 301), „füttern die *Myrmicinae, Dolichoderinae* und *Camponotinae*, die drei am höchsten spezialisierten Unterfamilien der Ameisen, ihre Brut (heute) durchgehends im Larvenstadium mit heraufgewürgten Flüssigkeiten! Für die von ihm besonders studierten Ponerinen nimmt er für die älteren Larvenstände gesetzmäßige karnivore Fütterung an. Im übrigen steht wohl zu erwarten, daß verschärfte Beobachtung des Larvenlebens der Ameisen die angeführten Beobachtungen bestätigen und bereichern wird, was namentlich bezüglich der beiden folgenden Fälle sehr zu begrüßen wäre.

B. Karnivore Selbsternährung.

Bei *Aphaenogaster fulva* fand Wheeler (1918, S. 300) und bei *Formica rufibarbis* Wasmann (1920, S. 8), daß hungrige Larven ihresgleichen erfaßten und verspeisten (Kannibalismus).

2. Das Problem der Larvenfütterung.

Vom Standpunkt der Entwicklungstheorie aus sind wir zweifellos berechtigt, in den beiden zuletzt genannten Tatsachen kümmerliche Reste ursprünglicher selbständiger Versorgung zu erblicken, die sich auch bei den Larven der spezialisiertesten Ameisengruppen einigermaßen erhalten hat und in Notfällen in angegebener Weise ausgeübt wird. Diese primäre Fähigkeit, die heute bei den solitären Insekten in voller Übung ist, wurde — so müssen wir folgerichtig weiterschließen — durch schrittweise sich entwickelnde Mutter- und Ammenpflege ausgeschaltet.

Ganze Insekten (auch größere?), abgerissene Insektenteile, zerkaute, bisweilen zu Kugeln geballte, zerbissene Insektenleichen (so bei *Megaponera foetens*) bilden heute bei Ameisenlarven festgestellte Vorkommnisse, Stufen karnivorer Fütterung, während die Regurgitationsmethode, die Darbietung flüssiger Nahrung eine weitere, bereits hohe Stufe darstellt. Ihre heutige, unabweisliche Notwendigkeit für die frühesten Larvenstadien der Ameisen setzt eine weitgehende morphologische und psychische Degeneration in der Stammesgeschichte dieser sozialen Larven voraus[1]). Darüber am Schluß einige Gedanken.

Seit der Entdeckung karnivorer Fütterung bei Ameisen sind wir nicht mehr genötigt, dieses Zwischenglied zwischen selbständiger Ernährung und Fütterung durch Regurgitation analogen Vorgängen bei Wespen zu entlehnen, die angedeutete ideale Entwicklungsreihe für die Stillung des Nahrungstriebes bei Ameisenlarven besteht nun aus homogenen Elementen. Aber mag diese Reihe nun auch ein objektives Bild der Entwicklung veranschaulichen, für uns stehen hier die subjektiven Faktoren in Frage, die zu der „artdienlichen", „hingebenden", „altruistischen" Mutter- und Ammenpflege führen konnten. Diese muß uns Wheeler aufdecken, wenn anders seine Hypothese die „raison d'être" des sozialen Insektenstaates bieten soll.

Wenn sich die artdienliche Brutpflege, besonders die Brutpflege im engeren Sinn: Beleckung und Fütterung, auf eigendienliche, egoistische Bestrebungen zurückführen läßt, so gilt das natürlich in gleicher Weise für Pflegeammen und pflegendes Muttertier. Darum ist es für uns gleichgültig, ob wir beim Aufsuchen der zur Brutpflege sensu stricto treibenden Kräfte Ammen oder Mutterinsekten vor Augen haben. Das Institut der Ammen ist naturgemäß sekundär. Zeitlich, stammesgeschichtlich zuerst war die pflegende Mutter und ist es heute noch bei jeder unabhängigen Koloniegründung. Es fragt sich jetzt ganz allgemein: Welches sind die subjektiven zur Beleckung und Fütterung drängenden Faktoren?

Lassen sich solche Faktoren nachweisen, so dürften sich die anderen Bestandteile, die ich als Brutpflege im weiteren Sinn bezeichne, zum Teil leicht analysieren lassen. Das gilt wohl vor allem für Verteidigung und Bergung der Brut bei drohender Gefahr. Denn steht es einmal fest, daß die Brut ihren Ammen zur Befriedigung eigennütziger Bedürfnisse dient, dann ist Verteidigung und Bergung der Brut ebenso selbstverständlich, wie die Handlung eines Hundes, der je nach Temperament und Größe der Gefahr einen Knochen knurrend verteidigt oder flüchtend verbirgt. Teils würde auch der Vergleich mit einem leidenschaftlichen Tabaksraucher zutreffen, der seine Pfeife nur fortstellt, wenn anderweitige Beschäftigungen ihn dazu nötigen. Der weitere Bestandteil der Brutpflege, die „sachkundige Behandlung" der Brut je nach Gunst oder Ungunst der Witterung, je nach dem Grad der Kälte und Wärme, der Dürre und Feuchtigkeit u. s. w.,

---

1) Daß die Entwicklungsrichtung der metabolen Insekten selbst zur Ausschaltung des Puppen- und Imagostadiums und zur Fortpflanzungsfähigkeit im Larvenstadium führen kann, beweist neben anderen Fällen der Paedogenesis auch ein jetzt erstmals für Coleopteren festgestelltes Vorkommnis: Die geschlechtsreife Larvenform von *Micromalthus debilis* Lu. (s. Rüschkamp 1920, S. 385).

scheint allerdings ein viel komplizierteres Element zu sein als Bergung und Flüchtung bei nahender Gewalt. Ob es sich nur darum handelt, persönlich den jeweils unangenehmen Milieufaktoren zu entgehen, die jeweils angenehmen zu suchen und ob in beiden Fällen nur aus eigensüchtigen Motiven die Brut mitgenommen wird? Wheeler dürfte wohl nicht zögern, diese Annahme zu bejahen. Die Amme wäre dann einem Kinde vergleichbar, das seine geliebte Zuckerstange mitnimmt, mag lachender Sonnenschein es ins Freie locken oder rauhes Wetter es an die häuslichen Räume fesseln. Ob aber die „sachkundige" Behandlung der Brut nicht doch mehr besagt? Sie scheint eher mit der sachkundigen Behandlung des „Getreides" bei den Körnersammlern, wie *Messor* und *Pogonomyrmex*, auf eine Stufe zu stellen zu sein. Wenn diese bei eingedrungener Feuchtigkeit und Ansatz von Schimmelpilzen das Getreide aus den Nestspeichern zum Trocknen in die Sonne tragen, ist gar nicht einzusehen, welch unmittelbare Genüsse sich hieraus für die sorgsamen Schnaffnerinnen ergeben. Offenbar liegt bei den Körnersammlern, Ackerbauern, Gemüsezüchtern u. s. w. (v. W. 1911, S. 225 ff.), sowie bei allen Arten des Nestbaues ein ganzes Erbgut von Erfahrungen und Gewohnheiten zugrunde, das zu Handlungen treibt, die nicht unmittelbar, sondern mittelbar und oft sehr indirekt der Stillung egoistischer Bedürfnisse dienen. Wie dem aber auch sei, das eine steht fest: fast alle die hochspezialisierten Gewohnheiten müssen im sozialen Leben nach und nach empirisch erworben sein, bei den stammesgeschichtlichen Anfängen des sozialen Lebens waren sie naturgemäß bei Ameisen ebensowenig vorhanden als bei heute primitiv-sozialen Insekten. Das ursprüngliche Verhältnis war das von Mutter und Brut und es fragt sich, was zur ersten, primitiven Brutpflege führte.

3. Die Trophallaxis in der heutigen Brutpflege. Das Beobachtungsmaterial.

Unter Trophallaxis versteht Wheeler einen auf Nahrungsaustausch beruhenden Mutualismus bei den sozialen Insekten. Dieses Gegenseitigkeitsverhältnis im Geben und Nehmen von Nahrung soll nach Wheeler das ganze soziale Leben beherrschen und durchdringen, der Egoismus soll die Triebkraft des Insektenstaates und ausreichende Erklärung für die phylogenetische Entstehung desselben sein. Wir werden Wheeler am besten verstehen, wenn wir von seinem biologischen Tatsachenmaterial ausgehen, das mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit auf einen „Nahrungsaustausch" hinweist.

A. Trophallaxis sensu stricto.

a) *Paedalgus termitolestes* Wh., eine Myrmicine vom belgischen Kongo. Ihre Lebensweise entspricht der von *Solenopsis fugax* und *molesta*. Die Larven dieser Art haben, wie Wheeler entdeckte, beschrieb und abbildete (Wh. 1918, S. 301 ff.) schon im frühesten Larvenstadium stark, später übermäßig stark entwickelte Speicheldrüsen, die mit klarer Flüssigkeit gefüllt sind. Da sie — wie alle Myrmicinen-Larven — keinen Kokon spinnen, und, eine so reichliche Anhäufung von Speicheldrüsensekret für die Larven kaum notwendig sein würde für ihre eigene Ernährung, zumal die jungen Larven aus dem Munde ihrer Wärterinnen mit flüssiger Nahrung gefüttert werden, so vermutet Wheeler, daß die Speicheldrüsen der Larven hier als Futterspeicher (stor of fod) für die Arbeiterinnen der Kolonie dienen... (W. 1920, S. 8). Wasmann stimmt

Wheeler bei, daß es sich hier wahrscheinlich um Nahrungsaustausch (Trophallaxis) handle.

b) *Pachysima aethiops* F. und *latifrons* Emery, zwei weitere afrikanische Myrmicinen, die gleich *Pseudomyrma* in hohlen Zweigen wohnen. Bei den ganz jungen Larven der genannten beiden *Pachysima*-Spezies fand Wheeler eigenartige, mächtige höcker-, zigarren- und beinförmige Anhänge des Prothorax. Auf Grund histologischer Untersuchung deutet er sie als Exsudatoria, was Wasmann gern annimmt. Ihre Höchstentwicklung zeigen diese Organe im frühesten Larvenstadium („Trophidium-Stadium", Wheeler). Später findet pari-gressu Rückbildung dieser Exsudatoria und Entwicklung der Oberkiefer und Speicheldrüsen statt, weshalb Wheeler auf vikariierende Funktion beider Arten von Organen schließt. Während bei *Paedalgus* die Speicheldrüsen schon bei jungen Larven zu vermutlich trophallaktischen Zwecken neben der normalen Funktion dienen, wird hier die spätere Ausbildung der Speicheldrüse vorläufig durch die Exsudatoria des Trophidiumstadiums ersetzt. Diese eigentümlichen Organe dürften wohl in gleicher Weise wie die mächtigen Speicheldrüsen bei *Paedalgus* einer Hypertrophie normal vorhandener Drüsen ihren Ursprung verdanken.

c) *Tetraponera tessmanni* Stitz, ebenfalls eine afrikanische Knotenameise und in der Lebensweise *Pachysima* gleich, zeigt im Larvenstadium ähnliche, prothorakale Drüsen. Doch sind diese nur kugel- und höckerförmig und bei weitem nicht so stark entwickelt als bei *Pachysima*. „Die erwachsene Larve unterscheidet sich wenig von einer ganz jungen," und „alle Larven von *Tetrasponera (natalensis, allaborans* usw.) sind denen von *T. tessmanni* nicht unähnlich" (Wh. 1918, S. 304 f.). Demnach nimmt Wheeler für die Gattung *Tetraponera* zwischen Larven und Arbeiterinnen einen Austausch von Nahrung, wenn auch in bescheidenen Grenzen, an.

d) *Pachycondyla montezumae*. Bei karnivorer Fütterung sah Wheeler (1918, S. 295 f.) einen reichlichen Erguß von Speichel aus dem Mund der Larve. Offenbar dient der Speichel mit seinen proteolyten Fermenten zunächst zur extraintestinalen Verdauung der Nahrung, er wurde aber zugleich als angenehmer Trank von den Ammen aufgeleckt. Analoge trophallaktische Vorgänge bei „primitiv"-sozialen Wespen werden wir weiter unten bringen.

B. Trophallaxis sensu latiore.

e) Die bekannte Erscheinung, daß adulte soziale Insekten einander füttern, indem die hungrige Ameise, Termite, Wespe usw. durch Trommeln und Streicheln mit den Fühlern und Belecken der Mundpartie einer Genossin bei dieser eine Art Brechreiz erzeugt, der die Abgabe eines Futtertropfens aus dem Kropf zur Folge hat,

ist auch noch ein gewisser Nahrungsaustausch. Denn die heute hungrig bettelnde Ameise kehrt vielleicht morgen mit vollem Kropf aus den Jagd- und Weidegründen heim und ihr Vorrat dient anderen zur Stillung des Hungers. — Diese alltäglichen Vorgänge stechen aber so stark von den obigen actu ausgeübten Fällen des Mutualismus ab, daß wir sie, Wheeler zulieb, höchstens unter Trophallaxis im engeren und weiteren Sinn zusammenbringen können.

f) Bei *Vespa* beobachteten Buysson (1903, 1905), Janet (1903), bei *Belonogaster* sehr eingehend Rouband, daß Arbeiterinnen, Weibchen und Männchen, auch ohne Nahrung zu bieten, durch Zerren des Kopfes der Larven diese zur Abgabe von Sekreten zwingen, „so that there is then no reciprocal exhange of nutritive material", so Rouband (1916, nach Wh. 1918, S. 321). Dieses Ausbeuten der Larven erfolgt natürlich auch bei der normalen Fütterung, damit haben wir bei diesen Wespen einen weiteren Fall echter Trophallaxis.

g) *Synagris callida* und *sicheliana,* Eumeniden vom belgischen Kongo, bauen Eierzellen ähnlich anderen Eumeniden und Oedymeriden. In der günstigen Saison bringen sie eine größere paralysierte Futtermenge auf einmal zu dem Ei in die Zelle und verschließen diese. Rouband (1908, 1910, 1916, nach Wh. 1918, S. 322) und Wheeler rechnen diese Erscheinung noch zum solitären Leben. Hier liegt Brutpflege ohne Trophallaxis vor. In ungünstiger Zeit ist die Aktivität des Mutterinstinktes und die Menge der erforderlichen Futterraupen vermindert, darum werden die Zellen nicht geschlossen, sondern täglich die nötige Futterration beigeschafft. Nach Rouband befolgt *Synagris cornuta* einzig diese Methode, die zum Naschen an den Larvensekreten Gelegenheit bietet und damit die trophallaktischen Beziehungen einleitet und festlegt. Gehen diese Eumeniden nun zur Massenaufzucht von Larven über, so haben wir nach Rouband und Wheeler das Bild der primitiv-sozialen Staaten vor uns, das heute die sozialen Wespen bieten: tägliche Fütterung beruhend auf Trophallaxis. Die beiden Gewährsmänner scheinen also anzunehmen, daß unsere sozialen Wespen ursprünglich ähnlich den noch solitären *Synagris callida* und *sicheliana* lebten. Das scheint aus ihren eigenen Worten zu folgen. Wheeler (a. a. O.) sagt, diese *Synagris*-Arten „stellen bedeutsame Stadien im Übergang von der solitären zur sozialen Lebensform dar". Und teste Wheeler sagt Rouband: „the nursing instinct having evolved in the manner here described in the Eumenids, the waps acquire contact with the buccal secretion of the larva, become acquainted with it and seek to provoke it. Thence naturale follows a tendency to increase the number of larvae to be reared simultaneously in ordre at the same time to satisfy the urgence of oviposition and to profit by the greater abundance of the secretion of the larvae." — Diese Konstruktion hat das Miß-

liche, daß sie von einem bereits hochentwickelten Brutpflegewesen à la *S. callida* ausgeht, um zur viel primitiveren *Vespa*-Methode zu kommen. Deshalb nehme ich mir die Freiheit, Verhältnisse à la *S. cornuta* als die zeitlich früheren zu betrachten, von denen eine Entwicklungsrichtung zu den Eumeniden-Gewohnheiten führte und damit in eine Sackgasse, aus der es keinen Weg zum sozialen Leben gab, während ein anderer Entwicklungsgang, entsprechend den Ansichten von Wheeler-Rouband, zum „Wespenstaat" führen konnte. Damit ist aber unsere Aufgabe nicht gelöst, die Trophallaxis-Hypothese nicht gerechtfertigt, sie muß vor allem die Brutpflege à la *S. cornuta* erklären.

h) Die „Honigameisen", die sich in sechs verschiedenen Gattungen verschiedener Erdteile finden (W. 1911, S. 225), veranschaulichen den höchsten Grad, den die Ausnützung der jugendlichen Formen zur Befriedigung direkt persönlicher Bedürfnisse erreicht. [Bei den Weberameisen ist die Ausnützung der Larven wohl gleich hochgradig entwickelt, dient aber nur indirekt persönlichem Vorteil.] Wheeler betrachtet die unter a und b angeführten Fälle und die Honigameisen als gleichwertige Belege für Trophallaxis. Da aber doch nur eine der Koloniestärke entsprechende Anzahl von Larven der Arbeiterkaste zu „Honigtöpfen" herangefüttert werden, kann höchstens zwischen diesen Honiglarven und der übrigen Kolonie von einem Nahrungsaustausch die Rede sein, und das nur im weiteren Sinn. Die Beziehungen aller übrigen Insassen einer Honigameisenkolonie zueinander sind den trophallaktischen Beziehungen in anderen Ameisenkolonien gleichzusetzen (unter e).

Hiermit schließen wir die biologischen Tatsachen, die für eine Trophallaxis zwischen dem sozialen Mutterinsekt und seinen Nachkommen besonders in Frage kommen, ab. Diese sind die Träger der sozialen Staaten. Ob ihre Beziehungen vorwiegend auf Trophallaxis beruhen, ob Trophallaxis den stammesgeschichtlichen Ursprung der Insektenstaaten erklärt, das steht für uns in Frage. So scharf hat Wheeler seine Aufgabe nicht ins Auge gefaßt, obschon er diese Fragen lösen will. Er verliert sein Ziel aus dem Blickfeld, indem er alle sekundären Erscheinungen des sozialen Lebens nach Belegen für Trophallaxis durchstöbert. Gewiß, auch zwischen sozialen Insekten und Symphilen hat sich öfters ein „Nahrungsaustausch" entwickelt, aber das Gastverhältnis, die trophobiontische Beziehung der Schmarotzer zu den sozialen Insekten, der sozialen Insekten zu den Milchkühen usw. sind teils sekundärer, sämtlich nebensächlicher Art, haben mit Bestand und Entstehung des Insektenstaates als solchem wenig zu tun. Wohl lassen sich alle diese Verhältnisse unter dem Begriff der Nahrungsquellen betrachten (v. W. 1920, S. 20), daß sich aber die angedeuteten Beziehungen nicht alle trophallaktisch erklären lassen, hat Wheeler selbst

erkannt. Welche Rolle spielt nun die Trophallaxis zwischen den eigentlichen Trägern des Insektenstaates, dem Mutterinstinkt und seinen Nachkommen?

4. Die Ausdehnung und Bedeutung der Trophallaxis im sozialen Insektenleben.

a) Bei *Meliponinae, Bombinae, Apinae,* selbst bei *Apis mellifica,* die doch am eingehendsten studiert ist, wurde bislang kein Nahrungsaustausch beobachtet. Wheeler meint (1918, S. [147] 324f.), bei der letzteren habe möglicherweise der Übergang von Tier- zur Pflanzenkost die Trophallaxis ausgemerzt. Wahrscheinlich haben wir es bei diesen drei Unterfamilien heute mit Brutpflege und einem staatlichen Zusammenleben zu tun ohne jede Trophallaxis. Anders liegen die Verhältnisse bei einigen Ameisen und Wespen.

b) Wie erpicht hier die adulten Insassen der Kolonie auf die larvalen Ausscheidungen sein können, geht namentlich aus Roubands Schilderungen hervor. Wird doch den Larven von *Belonogaster* oft kurz hintereinander dieser Trank abgenötigt. Und da, nach diesem Forscher, eine flagrante Disproportion zwischen der Menge des dargebotenen Futters und der Fülle des Speichelergusses besteht, handelt es sich um den reinsten Raubbau an dem für die Assimilation der Nahrung und damit für das Wohl und Gedeihen der Larven so wichtigen Sekretes. Wenn bei Ponerinen und Myrmicinen eine gleich hochgradige Ausbeutung vorliegt, dann kann es nicht wundernehmen, daß unter dem Einfluß der permanent ausgeübten Reize und unter der Tendenz des larvalen, relativ umbildungsfähigen Organismus, sein Bedürfnis nach den entzogenen Sekreten zu decken, Fälle merkwürdiger Hypertrophien entstanden sind. Wo diese Wucherungen aber nicht vorliegen, handelt es sich demnach höchstens im schwachen Maß um trophallaktische Ausbeutung. Denn die Häufigkeit und Ergiebigkeit dieser Ausnützung ist gebunden an die Entwicklungsstärke und Produktionskraft der Drüsen. Bei den Ameisenarten aller vier Unterfamilien sind solche Drüsen vorhanden und damit ist die Möglichkeit trophallaktischer Beziehungen gegeben, ob sie allgemein bestehen, ist eine festzustellende Tatsachenfrage, im allgemeinen bestehen sie heute sicher nicht in großem Maße, weil im allgemeinen die Drüsen nicht übermäßig ausgebildet sind. Ein brutaler Raubbau liegt wohl nur bei vereinzelten Arten vor.

c) Ein Naschen von den Larvensekreten ist nur da zu erwarten, wo karnivore Fütterung den Speichelerguß mit sich bringt. Diese mag heute noch häufiger sein als man bislang feststellte, scheint aber bei der jüngsten Larvenbeständen der Ameisen nicht vorzukommen.

d) Um glaubhaft zu machen, daß Nahrungsaustausch das Phänomen der Brutpflege beherrscht und erklärt, sagt Wheeler, die Pup-

pen „haben einen für die Ameisen anziehenden Geruch (attractive odor) und sondern daher gleichsam flüchtige Exsudate (volatile exudates) aus“ (W. 1920, S. 18; Wh. 1918, S. 325). Selbst beim Bespeicheln der Eier [eine sachkundige Behandlung zwecks osmotischer Feuchtigkeitszufuhr? Escherich 1906, S. 72—73] nimmt er noch Gabe und Gegengabe an. Mir scheint, mit solchen Sätzen reitet Wheeler sein eigenes Pferd zu Tode. Wo Trophallaxis als Austausch von Nahrung nicht zu finden ist, erweitert er den Begriff des Nahrungsaustausches zu dem eines vagen Gegenseitigkeitsverhältnisses, so bezüglich der „Milchkühe“, so hier bezüglich der Eier und Puppen.

Damit komme ich zum gleichen Ergebnis wie P. Wasmann: Die Trophallaxis ist nur eine accidentelle Begleiterscheinung in der Brutpflege. Bei Ausübung der Brutpflege suchen die Wärterinnen auch ihre Vorteile, sie naschen von den larvalen Sekreten und betreiben dies zum Teil exzessiv und leidenschaftlich, wir kennen auch Larven als lebendige Honigtöpfe, und als Webschiffchen bei *Occophylla* und *Polyrhachis* [ex parte], bei *Camponotus senex, Technomyrmex textor* (v. W. 1911, S. 231 f.), die Brutpflege selbst aber ist eine instinktmäßige, triebhaft ausgeübte Gewohnheit.

Sind wir damit wieder angelangt bei der *στοργη* der Alten, bei der Mutterliebe, die sich der hilflosen Kleinen erbarmt? Wheeler sagt sich in der Einleitung seiner Studie von 1918 feierlich von dieser seiner früheren Ansicht los, und daran tut er zweifellos gut. Bei Besprechung der Honigbiene deutet er an, daß, wo heute keine Trophallaxis besteht, dieser doch stammesgeschichtlich die Urheberschaft des Insektenstaates zugeschrieben werden müsse. Ex professo bietet er seine diesbezüglichen Ansichten nicht. Ich will aber im folgenden versuchen, seinen Trophallaxis-Gedanken bis zu Ende durchzuführen. Dabei werde ich aber einzig die Verhältnisse bei Ameisen vor Augen haben. Einmal sind mir diese, durch mehrjährige Arbeiten unter Wasmanns Leitung am besten vertraut, sodann kann ich nicht gut annehmen, daß alle Insektenstaaten auf dem gleichen Wege entstanden sind. Wie wir für morphologische Konvergenzerscheinungen verschiedene Ausgangspunkte und Werdegänge suchen müssen, so wohl auch für unser heutiges soziales Insektenleben.

5. Trophallaxis und Ursprung des Insektenstaates. Ein Konstruktionsversuch.

Stehen wir nun einmal auf dem Boden der Entwicklungstheorie, gilt für uns das Axiom: das Komplizierte ist vom Einfachen abzuleiten (ich vermeide die mißverständlichen Ausdrücke Höheres und Niederes), dann müssen wir wagen, die äußersten Konsequenzen zu ziehen. Demnach haben die stammesgeschichtlichen Ahnen unserer sozialen Insekten solitär gelebt. Bei vielen solitären Insekten ist kaum eine Spur von Brutpflege

bekannt, das vivipare, ovovivipare oder ovopare Weibchen überläßt die Brut seinem eigenen Geschick. Was es nach der Absetzung der Brut tut, ist etwas Negatives: es opfert die eigene Brut nicht seinem stärksten persönlichen Trieb, dem Nahrungstrieb. Das verbietet ihm ein naturhafter, nicht zu analysierender Faktor, ein kategorischer Imperativ: Du sollst die eigene Brut nicht fressen. Worauf dieser physisch-psychische Faktor beruhen mag, ist für uns — hier — belanglos.

Dieses heute für viele Insekten noch geltende Verhältnis muß als das ursprüngliche, jede Art von Brutpflege aber, von animalischem und pflanzlichen Brutparasitismus als sekundär betrachtet werden. Daraus folgt, daß die Larven unserer sozialen Insekten ehemals imstande waren, selbst für ihr Fortkommen zu sorgen und ihre heutige morphologische und psychische Unselbständigkeit ein Produkt der „Brutpflege" ist. Dies Paradoxon verstehe ich wie folgt. In dem Grade als das Heranbringen der Nahrung von seiten der Adulten sich zur fakultativen und obligaten Gewohnheit entwickelte, ging bei den „Larven" die Fähigkeit der Selbstversorgung verloren und parallel damit wurden die im Dienste der Selbstversorgung stehenden Fortbewegungs- und Freßorgane atrophiert und rudimentiert. Sprechende Beispiele dieser Art finden sich unter den Symphilen der Ameisen und Termiten. Schon oben deutete ich an, daß Kannibalismus zwischen Ameisenlarven als kümmerliche Reste früherer Selbständigkeit aufgefaßt werden könne. Wenn diese Gedanken zu recht bestehen, dann ist allerdings die heutige morphologisch-psychische Eigenart der Ameisenlarven ein Produkt der „Brutpflege", dann müssen wir auf den Ursprung des sozialen Lebens zurückgehen, um zum Verständnis und Ursprung der Brutpflege zu gelangen.

Wir setzen für das Folgende voraus, daß die Ameisenbrut ursprünglich selbständig für sich sorgen konnte. Ob sie imago-ähnliches Aussehen hatte, ob die Entstehung des primitiven Ameisenstaates vor die Abspaltung der metabolen von ametabolen Insekten zu legen ist, lassen wir dahingestellt. Zwei Wege konnten nun zur Lebensgemeinschaft der Ameisen führen: Das Rudelwesen und Vergesellschaftung zwischen Mutterinsekt und ihren Nachkommen. Das letztere aber m. E. nur dann, wenn Viviparität, höchstens Ovoviviparität vorlag. Denn war das Stammtier ovopar, dann ist nicht einzusehen, warum es bei den Eiern blieb, während heute noch viele Insekten die Eier sich überlassen. Übrigens erscheint das als eine Frage von keinem weiteren Belang. Es ist schließlich gleichgültig, ob die Urgesellschaft aus fremden adulten Insekten bestand, denen sich die immaturen Nachkommen anschlossen, oder aus einem Mutterinsekt und seinen Nachkommen, die mit ihm die gleiche Lebensweise teilten.

Stellen wir uns eine Urameise räuberisch lebend vor. Bei ihren Jagdzügen fällt sie beträchtliche Beutetiere an. Im Kampf mit diesem kommen hungrige Artgenossen herbei, um gleich Schakalen und Wölfen Anteil an der Beute zu haben. Wiederholte sich des öfteren ein solches Vorkommnis und lehrte die Vorteile gemeinsamer Jagd, so war damit

eine Vergesellschaftung eingeleitet. Wenn nach dem Kampf und Aufzehren der Beute noch Blut des Jagdtieres an einzelnen Körperteilen klebte, war es gegeben, diese abzulecken und zu reinigen, was auch von seiten hungrig ausgegangener Artgenossen geschehen konnte und von den ermüdeten und übersatten Kämpfern vielleicht nicht ungern geduldet wurde. Jetzt bedurfte es aber nur eines Zufalls, die erste reflektorische Auslösung des Brechreizes auf den übervollen Kropf auszulösen, indem auch die „bluttriefenden" Mundteile beleckt wurden. Durch wiederholte Fälle dieser Art konnten die Urameisen die Taktik erlernen, aus dem Kropfmagen einen Futtertropfen zu „erbetteln" (vielleicht besser zu erpressen). Neben dem Vorteil gemeinsamer Jagd festigte dies trophallaktische Verhältnis den Bestand rudelmäßiger Vergesellschaftung der Adulten miteinander und mit den mehr weniger selbständigen Immaturen. Zur Einleitung einer „Brutpflege" war aber noch erforderlich, daß die letzteren sich als besonders wertvollen und angenehmen Bestandteil des Rudels erwiesen.

Die bei fleischfressenden Insekten herrschende Gewohnheit, Verdauungssäfte aus dem Mund über das Beutestück zu ergießen, konnte hier bei dem gemeinsamen Verzehren eines erlegten Wildes Gelegenheit und Anlaß sein, von den Ausscheidungen anderer zu naschen, und dabei — hier liegt der springende Punkt — die Sekrete der Immaturen zu bevorzugen vor denen der Adulten. Die Annahme, daß zwischen diesen Ausscheidungen ein für eine Insektenzunge gut wahrnehmbarer qualitativer Unterschied besteht, dürfte wohl nicht zu gewagt sein. Von vornherein darf man erwarten, bei larvalen Sekreten spezifische Einschlüsse zu finden, die der weiteren Ontogenese dienen, bei Adulten aber nicht mehr erfordert sind. In diesem Sinne dürfen wir wohl eine tatsächlich von Rouband (1916, Wh. 1918, S. 321) gemachte Beobachtung verstehen. Ganz besonders nach Anfertigung einer Futterkugel zum eigenen Gebrauch nötigt *Belonogaster* die Larven zur Abgabe eines Speichelflusses, offenbar als eine besonders bekömmliche, würzige Trankzugabe zur bereiteten Speise. Soweit Rouband. War aber einmal dieser Unterschied zwischen den Sekreten der Adulten und Immaturen entdeckt, wurde die Teilnahme der letzteren an den Mahlzeiten besonders angenehm empfunden, so war es gegeben, ihre Teilnahme zu suchen, sie nach Ameisensitte durch Fühlerschläge einzuladen oder kurzerhand die Beute zu ihnen zu tragen, um sie nicht auf freiem Feld dem Diebstahl auszusetzen, während die Gäste zusammengetrommelt wurden. Damit sind die trophallaktischen Funktionen sowohl des Kropfinhaltes als der Drüsensekrete in ihrem stammesgeschichtlichen Ursprung hypothetisch erklärt, sowie die möglichen Uranfänge der „Brutpflege" bei Ameisen. In dem Rudel aus fremden Adulten spielten die Immaturen eine besondere Rolle. Von dem Tage an, wo die Muttertiere darauf ausgingen die Annehmlichkeiten, die ihre Nachkommen bislang allen boten, mehr und mehr ausschließlich für sich in Anspruch zu nehmen und für sich zu sichern, sei es durch entsprechen-

des Auftreten gegenüber den fremden Gesellschaftern, sei es durch Ausscheiden aus dem Rudel, wenn die Stunde des Gebärens nahte, von dem Tage an war das Rudelwesen aus fremden Individuen im Keim ersetzt durch ein patriarchalisches oder, wenn man will, matriarchalisches Zusammenleben. Und umfaßte dieses zahlreiche Individuen, so ergaben sich die Vorteile der Standquartiere. Damit sind die wesentlichen Faktoren gewonnen, aus denen sich die heutigen komplizierten Ameisenstaaten entwickeln konnten: Vom Jäger- und Nomadenleben zur Seßhaftigkeit, zum Aufblühen des Baustils und der Bautechnik, zu Gastverhältnissen und allen möglichen Weisen, Sitten und Unsitten ihres Lebens von heute. Während sich nach diesen Seiten hin die größten Fortschritte im Gemeinschaftsleben der Adulten anbahnten, vollzog sich gleichzeitig auf Seite der Immaturen eine stets fortschreitende Einbuße an der psychisch-morphologischen Selbständigkeit und führte zu den Kümmerformen, die wir heute als Ameisenlarven kennen. Das Kompliment hierzu ist der parallel entstandene Brutpflegeinstinkt.

Je mehr die Gewohnheit, Beutestücken den Immaturen vorzulegen sich triebhaft festsetzte, desto mehr wurde sie zu einer dira necessitas, zu einer Zwangshandlung, die auch ausgeübt wurde, als die Verkümmerung der Larven fortschritt. Gleichzeitig übten Adulte untereinander und Immaturen gegenüber den „Wärterinnen" die Kitzeltaktik zur Erzeugung des reflektorischen Brechreizes. Ob diese reflektorische Abgabe eines Futtertropfens später auch spontan erfolgte, lasse ich dahingestellt. P. Wasmann nimmt an, daß Brut und Symphilen spontan der Futtertropfen geboten wird, das Heer der Schmarotzer aber durch Nachahmung der Streicheltaktik das gleiche auf reflektorischem Wege erhalte. Zwingend erscheint mir diese Unterscheidung nicht. Gewiß sind heute die Ameisenlarven in keiner Weise befähigt, einer Wärterin gegenüber in gleicher Weise ihr Verlangen nach einem Futtertropfen zu äußern als eine hungrige Ameise es dieser Wärterin gegenüber tut, aber daß die Larven in keiner Weise dies Verlangen ausdrücken können, braucht man nicht anzunehmen. Können sie aber dies Verlangen noch irgendwie äußern, dann kann auch dieses rudimentäre Überbleibsel ehemaliger Kitzel- und Trommelmethode auf die heute so feinfühlige und feinsinnige Amme in äquivalenter Weise brechreizerzeugend wirken. Für solche assoziativ nach und nach entstandene Ersatzmethoden lassen sich aus der experimentellen Psychologie und aus biologischen Beobachtungen Belege bringen; hier würde es uns zu weit führen.

Damit haben wir ein hypothetisches Bild von der stammesgeschichtlichen Entstehung des Ameisenstaates konstruiert. Wir sahen, daß dabei die Trophallaxis eine bedeutende Rolle gespielt haben mag. Sie wurde aber mehr und mehr durch eine triebhaft erstarkende Gewohnheit abgelöst, die als Erbgut, als Instinkt von Generation zu Generation weitergepflanzt sein muß. Nicht Altruismus, sondern größtmögliche Befriedigung egoistischer Tendenzen scheint die Brutpflege erzeugt zu haben, während ein erworbener Instinktdrang das heutige Verhalten der sozialen Insekten

gegenüber ihrer Brut beherrscht, ohne dabei einer stets raffinierteren trophallaktischen und anderweitigen Ausbeutung derselben Schranken zu setzen. Und wenn dieser Egoismus der sozialen Insekten, wie dies bei der blutroten Raubameise infolge *Lomechusa*-Zucht durch Wasmanns Verdienste feststeht, selbst zum Ruin einer Kolonie wird, ja wenn er zum Untergang einer Art führen sollte, so hat das wenig zu bedeuten. Vor unseren Augen sterben in der Klein- und Großtierwelt Arten aus, die Natur wird darum nicht ärmer, denn sie bringt aus ihrem unerschöpflichen Schoß andere Möglichkeiten zur Entfaltung.

Abgeschlossen März 1921.

Literatur.

1914 Allnaud s. Santschi.

1904 Buttel-Reepen, H. v., Biol. u. soziol. Momente aus den Insektenstaaten. C. R. VI. Congr. Intern. Berne. S. 462—479.

1903, 1905 Buysson, R. du, Monographie des Guêpes on Vespa. Ann. Soc. Ent. France, 72, 1903, S. 260ff.; 74, 1905, S. 485ff.

1906 Escherich, K., Die Ameise, Braunschweig.

1901 Fielde, A., A study of an ant. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LIII, S. 425—449.

1903 Janet, Ch., Observations sur les Guêpes, Paris.

1904 — Observations sur les Fourmis.

1908 Rouband, E., Gradation et perfectionnement de l'instinct chez les Guêpes solitaires d'Afrique, du genre Synagris. C. R. Acad. Sc. Paris, 147; S.695—697.

1910 — Recherches sur la Biologie des Synagris. Evolution de l'instinct chez les Guêpes solitaires. Ann. Soc. Ent. France, 79; S. 1—24.

1910a. — Apercus biologiques sur les Guêpes sociales d'Afrique des genres Icaria et Belonogaster. C. R. Ac. Sc. Paris, 151; S. 553—556.

1916 — Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. Ann. Sc. nat. Zool. X. 1; S. 1—160.

1920 Rüschkamp, F., Zur Biol. d. Drilidae u. Micromalthidae (Ins. Col.), Biol. Ztrbl. 40; S. 376—389.

1914 Santschi, F., Voyage de Ch. Allnaud et R. Jeannel en Afrique orientale 1911—1912. Ins. Hym. II. S. 43—148.

1911 Wasmann, E., (Beitrag 184) Die Ameisen und ihre Gäste. Extr. I. Congr. Intern. d'Entom. Bruxelles, II. part. S. 209—234.

1920 — (Beitrag 234) Die Gastpflege der Ameisen, ihre biol. u. phil. Probleme. Berlin. Samml. Schaxel, Abh. z. theor. Biol. H. 4.

1918 Wheeler, W. M., (Beitrag 147) A study of some ant larvae, with a consideration of the origin and meaning of the social habit among Insects. Proc. Amer. Philos. Soc. LVII, Nr. 4; 293—343.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Rüschkamp Felix

Artikel/Article: Wheelers Trophallaxis und Ursprung der Insektenstaaten. 481-494