

FID Biodiversitätsforschung

Decheniana

Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Rheinlande und
Westfalens

Neue Erkenntnisse über die Sozialsteuerung in Insektenstaaten - nach
einem Vortrag, gehalten im Naturhistorischen Verein in Bonn am
2.12.1961

Goetze, Gottfried Karl Ludwig

1963

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im
Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten
Identifikator:

[urn:nbn:de:hebis:30:4-204979](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hebis:30:4-204979)

Neue Erkenntnisse über die Sozialsteuerung in Insektenstaaten

Von Gottfried K. L. Goetze, Bad Godesberg

(Manuskript eingereicht am 19. 2. 1962)

(Nach einem Vortrag, gehalten im Naturhistorischen Verein in Bonn am 2. 12. 1961)

Die Vorstellungen über das Wesen der Insektenstaaten haben sich in den letzten Jahrzehnten grundlegend geändert. Zwar versuchte man schon seit der Jahrhundertwende, auf die Zuhilfenahme geistiger, intellektähnlicher Fähigkeiten, die bei MAETERLINCK und MARAIS noch eine große Rolle spielten, mehr und mehr zu verzichten. Statt dessen führte die naturwissenschaftliche Kausalforschung zur Annahme zahlreicher *I n s t i n k t e* im Sinne vorgegebener („angeborener“) Handlungsbereitschaften, die das Sozialleben rein reflektorisch steuern sollten.

In der Tat bestreitet heute kein Kenner der Insektenstaaten, daß es sich bei fast allen Sozialverhalten, beim Nisten, Bauen, bei der Brutpflege oder beim Nahrungserwerb, um nicht lernbedürftige, angeborene Fähigkeiten handelt. Das Lebensprogramm einer Ameise oder einer Biene ist immer dasselbe, es ist *a r t s p e z i f i s c h*. Und doch kennen wir eine erstaunliche *A n p a s s u n g s f ä h i g k e i t* dieses Programms an allerverschiedenste Verhältnisse und Einzelsituationen. Die Orientierung am Stock oder an einem Futterplatz wird schnell und dauerhaft erlernt. Es gibt also zweifellos Lern- und Gedächtnisleistungen. Jeder Insasse in noch so volkreichen Staaten hat auch Kenntnisse über den Zustand im Nestbau, über den Zustand der Mutter, über die Klimalage (Wärme und Feuchtigkeit), über die Lage im Brutnest und über das Nahrungsangebot in der Natur. Es besteht nicht nur Mitteilung oder Information hierüber, sondern es wird auch das Gesamtverhalten so reguliert, daß ein dem Staatswohl entsprechender Normalzustand aufrecht erhalten bleibt.

Alle Erklärungsversuche hierfür aus starren sich verkettenden Reflexen und Instinkten müssen heute als gescheitert betrachtet werden. Wir benötigen andere Hilfen zum Verständnis der äußerst regulativen, dynamischen Phänomene, eine kausalforschende *S o z i a l d y n a m i k*, wie ich sie s. Zt. (1943) forderte.

In den letzten 20 Jahren sind nun in dieser Richtung wichtige Fortschritte erzielt worden und zwar hauptsächlich unter dem Einfluß von zwei ganz neuen Forschungsrichtungen: Der neuen als „*e t h o l o g i s c h*“ bezeichneten Verhaltenskunde und der biologischen *K y b e r n e t i k*.

Die *E t h o l o g i e* neuer Prägung sucht nicht zu erfahren, was ein Tier unter strengen Laborbedingungen tun kann, sondern was es in seinem Freileben in einer echten *b i o l o g i s c h e n* Situation tatsächlich tut. Das schließt keineswegs Experimentieren aus. Aber alle Experimente sind Fragen an das Tier oder eine Tier-

gesellschaft unter natürlichen Existenzbedingungen. Dabei zeigt sich nun unweigerlich, daß das Leben keineswegs wie ein Film abläuft, für den es nur eine Kopie, ein einziges Programm gibt. Alle Tiere müssen ihr Leben stets mehr oder weniger vollständig selbst programmieren. Dafür stehen sowohl angeborene wie auch erlernte Verhaltens-Elemente zur Verfügung, die situationsgemäß verknüpft werden. Es handelt sich also keineswegs um unregulatives Zwangsverhalten, das, was man früher Instinkte nannte, die „unbelehrbar“ aber auch „unfehlbar“ sein sollten.

Unter *I n s t i n k t e n* verstehen wir heute nur noch hochkomplexe aber streng ritualisierte Verhaltenselemente, die nach *v o l l z o g e n e r* Eigenprogrammierung unter dem Einfluß ganz bestimmter Lebenssituationen *a u s l ö s b a r* sind, dann *z ü g i g a b l a u f e n* und mit Erfüllung ihres biologischen Sinnes sich *e r s c h ö p f e n*. Sie sind also nur Teile des Gesamtprogramms und müssen sich ihm einfügen.

Wir haben hier von Programmierung und situationsgemäßer Verknüpfung gesprochen. Das sind Begriffe, die in der *K y b e r n e t i k* ebenfalls vorkommen und bei der Konstruktion von Elektronengehirnen und Roboter Maschinen eine wichtige Rolle spielen. Diese der Selbststeuerung fähigen Mechanismen haben sicherlich einen wichtigen Modellwert auch für die Biologie. Die „situationsgemäße Verknüpfung“ von Programmteilen erfolgt durch „*I n f o r m a t i o n*“. Die Einschaltung eines Sonderprogrammes (etwa Nahrungssuche bei Hunger) erfolgt durch auslösende äußere oder innere Reize. Die Verhaltensphysiologen nehmen hierfür sog. *A A M = a n g e b o r e n e a u s l ö s e n d e* Mechanismen an, die bis zur Ingangsetzung blockiert sind.

Bei der Anpassung aller Verhalten an die gegebenen Umweltbedingungen sind die verschiedensten *I n f o r m a t i o n e n* im Spiel. Ich kann hier nicht näher auf den kybernetischen Informationsbegriff eingehen, darf aber hinweisen auf die ausgezeichnete Darstellung, die B. H A S S E N S T E I N in der Naturwissenschaftl. Rundschau gegeben hat (1960, Jg. 13, Heft 9 u. 10: „Die bisherige Rolle der Kybernetik in der biolog. Forschung“). Das kausallogisch wichtige Ergebnis für unser Thema ist, daß es durch *I n f o r m a t i o n s ü b e r t r a g u n g* wirksame Steuermechanismen gibt, deren eigener Energiebedarf völlig unabhängig bleibt von den Energieumsätzen im gesteuerten Prozeß selbst. Die Öffnungsregelung eines Wasserhahnes ist unabhängig von der Energiebilanz im Strom der Wasserleitung selbst und wirkt doch auf ihn ein. Beim Stellen des Hahnes muß nun nicht unbedingt ein Mensch im Spiel sein. Ein Rückkoppelungsmechanismus kann dasselbe viel besser leisten. Ähnlich reguliert auch etwa der Quersilbersäulenkontakt beim Thermostaten eine Soll-Temperatur selbständig. Dieses Aufeinanderwirken durch Selbststeuerung nennt H A S S E N S T E I N *S t e u e r k a u s a l i t ä t*. Sie spielt in der Sozialdynamik die allergrößte Rolle.

So kann z. B. im sozialen Zusammenleben beim Zusammentreffen zweier oder mehrerer Individuen jedes gleichzeitig ein steuerndes und gesteuertes Verhaltensglied darstellen. Es herrscht also zwischen ihnen *w e c h s e l s e i t i g e* *S t e u e r k a u s a l i t ä t*.

Die erstaunlichen autoregulativen Vorgänge in den Insektenstaaten sind von den verschiedensten Autoren längst geschildert worden. So hat P. G R A S S É (1952) die durch Informationsaustausch zwischen den Individuen in Gang gesetzten Vorgänge bei der Heranzucht bestimmter Kasten im Termitenstaat als *G r u p p e n e f f e k t* (effet de groupe) bezeichnet. Damit war das Phänomen freilich nur aufgewiesen aber nicht erklärt. E M E R S O N (1952) spricht ganz allgemein von *H o m e o s t a s i e* in

den Staaten als „Superorganismen“ und meint damit die gegenseitige Steuerbeeinflussung der Individuen untereinander. Sie bewirkt, wie er sich ausdrückt, daß sich stets optimale (durchschnittliche) nicht maximale (excessive) Zustände einstellen und aufrecht erhalten werden.

Nach diesen einleitenden Betrachtungen, die erforderlich waren, um den neuen Forschungsstandpunkt zu präzisieren, wollen wir nun einige gut bekannte Fälle sozialdynamischer Zusammenhänge näher betrachten. Dabei müssen wir uns klar sein, daß bei allen staatenbildenden Spezies ein gewisses Programm angeboren sein muß, das die Einzelindividuen überhaupt befähigt, aufeinander anzusprechen und Informationen untereinander auszutauschen. Sie müssen also miteinander **k o m m u n i z i e r e n**.

Das kann auf die verschiedenste Weise geschehen. Am längsten bekannt ist der Austausch von Nahrungs- und Reizstoffen, die teils aus der Umwelt gesammelt werden oder auch im Körper entstehen wie Sekrete und Exkrete. Auch der Kot kann eine Rolle spielen wie bei den Termiten, wo er ein wichtiger Baustoff ist. Die Abgabe kann gezielt von Individuum zu Individuum oder auch unfreiwillig (zufällig) erfolgen. Im ersten Fall sprechen wir von **T r o p h a l l a x i e**. Man war lange bestrebt, sie als **d a s** staatenbildende Prinzip schlechtweg aufzufassen. Heute wissen wir, daß sie jedoch nur begrenzt leistungsfähig ist und daß es viel wirksamere und differenziertere Informationsmittel gibt.

Von den Honigbienen wissen wir, daß jede mit Nektar beladene heimkehrende Sammlerin stets bereit ist, den Inhalt ihrer Honigblase anderen, hauptsächlich jüngeren Bienen anzubieten (FREE 1959). Kaum haben aber solche Spenderbienen ihren Vorrat weitergegeben, so können sie ihrerseits andere um Futter anbetteln. Dieses gegenseitige Anbieten und Abnehmen im raschen Wechsel hat zur Folge, daß einkommender Nektar bereits in wenigen Stunden über den ganzen Stock verteilt ist. NIXON und RIBBANDS (1952) fütterten sechs Bienen eines Stockes mit Zuckersyrup, der radioaktives Phosphat enthielt. Innerhalb von vier Stunden waren 63 % der Flugbienen und 16–21 % der Stockbienen radioaktiv. Nach 27 Stunden waren 76 % der Flugbienen und rund 50 % der Stockbienen radioaktiv. Nach 48 Stunden waren alle Larven der ungedeckelten Zellen radioaktiv. GÖSSWALD und KLOFT (1958) fanden bei ähnlichen Versuchen an Ameisen, Bienen und Termiten, daß bei den Bienen eine viel raschere Futterweitergabe erfolgt als bei Ameisen; der Inhalt einer einzigen Honigblase kann maximal auf 50 Arbeiterinnen verteilt werden. Auch die Drohnen gaben anscheinend ihren Honigblaseninhalte an 30–40 Stockinsassen ab; ob sie sich allerdings tatsächlich aktiv am Futteraustausch beteiligten, konnte bisher in direkter Beobachtung noch nicht bestätigt werden (MINDT, 1962). Auch ohne Angebot von außen betätigten Bienen immer einen **T a s t - , L e c k -** und **F u t t e r k o n t a k t** innerhalb des Stockes. Hingegen suchen sie sich beim Nahrungserwerb auf dem Feld durchaus nicht, ja sie halten sogar Distanz. Dabei hilft ihnen nach neueren Untersuchungen ein **M a r k i e r u n g s s t o f f**, den sie auf den eben besuchten Blüten hinterlassen und der andere Bienen abschreckt. Dieser Stoff muß also in unglaublich geringen Mengen wirksam sein. Er ist gewissermaßen das Gegenstück zu den Kontaktstoffen.

Der ständige absichtliche und zufällige Kontakt aller Stockinsassen führt verständlicherweise zu einer gegenseitigen Angleichung, nicht zu einer Differenzierung. In einem Bienenstock sind aber sehr verschiedene Arbeiten zu verrichten. Wie

kommt es zu einer den tatsächlichen Bedürfnissen entsprechenden Bewältigung? Nach einer berühmt gewordenen Studie von G. A. RÖSCH (1925) besteht eine selbsttiefende Arbeitsteilung nach dem Alter in verschiedene Arbeitsgruppen, die jede Einzelbiene nacheinander durchlaufen muß, etwa in der Reihenfolge, Putzen, Füttern der Brut, Bauen, Futtersuche. Allerdings erkannte auch bereits RÖSCH, daß eine Arbeit sehr verschieden lange beibehalten werden kann und im Notfall eine Rückkehr von späteren zu früheren Aufgaben erfolgen kann. Heute wissen wir durch LINDAUER (1952), daß es eine klare altersmäßige Trennung nur in zwei Gruppen gibt, nämlich in solche Bienen, die sich dem Innendienst widmen und solchen, die Aufgaben außerhalb des Stockes erfüllen, also etwa Stockverteidigung, Nahrungssuche und Kittharzsuche. Der Übergang vom Innendienst zum Außendienst erfolgt im Orientierungsflug, wobei die erstmals ausfliegende Biene sich die nähere Umgebung des Stockes einprägt und unverlierbar im Gedächtnis behält. Auch wenn man den Stock verstellt, fliegt sie stets an den richtigen Ort im Raum zurück.

Beide Gruppen leben in einer gewissen Konkurrenz miteinander, d. h., sie suchen sich gegenseitig Individuen abspenstig zu machen. Die Flug- oder Trachtbienen bieten süßen Nektar an, die Stockbienen aber etwas anderes, nämlich *Futtersaft*. Das ist das Sekret von verschiedenen Drüsensystemen, deren größtes in der Hinterkopfkapsel um den Schlund gelagert ist. Besonders im jüngeren Alter, um 12 Tage, sind diese Pharynxdrüsen wohl entwickelt und funktionstüchtig. RÖSCH nannte dieses Stadium Ammenbienen. Der erzeugte Futtersaft dient nämlich in erster Linie zur Fütterung der jungen Larven, zu denen sich die Ammen besonders hingezogen fühlen. Werden sie das Sekret dort nicht los, so wird es jedoch im Futterraustausch auch anderen Stockgenossen angeboten, ja es kann sogar, wie STECHE (1960) wahrscheinlich machte, in die aufgespeicherten Honigvorräte hineingelangen. Die Königin und wahrscheinlich auch Drohnen sind begierige Abnehmer des Futtersaftes. Auch der Futtersaft wird also trophallaktisch ausgetauscht und gerät in eine mehr oder weniger strömende Verteilung an alle Stockinsassen. Diesen *Futtersaftstrom* hatte F. GERSTUNG bereits 1898 postuliert und darauf seine Futtersaftlehre aufgebaut, mit deren Hilfe er alle Sozialerscheinungen erklären wollte. Auch das gelingt nicht. Der Futtersaft ist sicher ein wichtiges Ausgleichsprinzip des sozialen Nährstoffhaushaltes insbesondere für die Eiweißverteilung. Er ist ferner unentbehrliches Hilfsmittel für die Differenzierung der beiden weiblichen Kasten der Königinnen und Arbeiterinnen. Königinnen-Larven erhalten reines Sekretfutter, Arbeiterinnen-Larven aber stärkere Beimischungen von Nektar und Pollen. Damit besitzen die Ammen in ihren Drüsenfunktionen das Zaubermittel, nach Bedarf Königinnen zu erzeugen. Dazu sind allerdings noch andere Voraussetzungen nötig, auf die wir gleich zurückkommen. Zunächst wollen wir noch bei der Frage der *Arbeitsteilung* verweilen. Sie muß sich im Augenblick regulieren lassen, wenn sie wirklich dem „Bedarf“, wie wir sagten, entsprechen soll. Das geschieht ganz nach dem Muster von Angebot und Nachfrage, gewissermaßen markttechnisch.

LINDAUER (1952) beobachtete einzelne (numerierte) Bienen während längerer Zeit bei allen ihren Verrichtungen. Der Tageslauf einer Biene ist keineswegs so eintönig, wie man auf Grund der RÖSCHSchen These von der Altersabhängigkeit der Arbeiten vermutete. Durch Herumpatrouillieren unterrichtete sich z. B. Biene Nr. 101 am 8. Lebenstag immer wieder selbständig über die Lage auf dem gesamten inneren „*Arbeitsmarkt*“. Kurz nacheinander wird geputzt, werden Larven gefüttert,

Zellen gedeckelt, Zellen gebaut, wird geruht, gefressen und patrouilliert, und zwar Tag und Nacht. Überall, wo die Arbeiterin auf eine ihr angemessene Gelegenheit stößt, wird die Arbeit aufgenommen. Sie springt also 1. dem Bedürfnis des Ganzen entsprechend und 2. gemäß ihrem physiologischen Zustand bald hier bald dort ein. Aber auch der physiologische Zustand kann (RÖSCH 1930) dem Bedürfnis in Notlagen weitgehend angepaßt werden. Die *Arbeitsteilung* ist also *äußerst anpassungsfähig* und regelt sich bei der laufend stattfindenden *Selbsterkundung* durch „Angebot und Nachfrage“ auf dem Arbeitsmarkt. Wo irgend eine Biene zu arbeiten aufhört, kann sofort eine neue Biene anfangen. Die Arbeitserfüllung ist also eine schweifende und keineswegs ortsgebundene. Die physiologische Spezialisierung kann dementsprechend in ganz verschiedene Richtungen gehen, nämlich jeweils dorthin, wo unbefriedigter Bedarf ist. Die Gesetzmäßigkeit nach dem Alter ist lediglich eine Durchschnittsmöglichkeit. Alle feineren Gruppierungen können weitgehend nach den inneren und äußeren Umständen abgewandelt werden. So sind z. B. die Baubienen keine spezialisierte Arbeitsgruppe, und auch die Tätigkeit der Feldbienen ist nicht altersmäßig aufgeteilt. E. GERSTUNG (1902) glaubte, daß zuerst Pollen, später Nektar und schließlich Wasser eingetragen würde. LINDAUER konnte hingegen zeigen, daß sich alles nach Bedarf in schnellem Wechsel nebeneinander in beliebiger Reihenfolge vollziehen kann. Ich selbst habe oft beobachtet, daß je nach Wetter und Angebot in den Blüten sogar *gleichzeitig* Pollen und Nektar eingetragen wird. Wie kommt es aber überhaupt zum Auffinden der Nahrungsquellen? ÖTTINGEN-SPIELBERG (1949) konnte zeigen, daß nur sehr wenige Bienen *Kundschafter* sind, die zu selbständigem Suchen ausfliegen. Die große Mehrzahl läßt sich durch *Tänze* anwerben, befaßt sich aber keineswegs mit dem zeitraubenden individuellen Herumsuchen. Auch hier also die Einschaltung einer Information.

Über diese Tänze der Trachtbienen oder richtiger *Werbetänze* hat K. v. FRISCH sehr aufschlußreiche Arbeiten vorgelegt. Sie stellen in der Tat ganz überraschend genaue Informationen dar. Es handelt sich nicht mehr um eine einfache Kontaktsuche bei der Rückkehr ins Volk sondern um eine *hochspezialisierte Mitteilung* an alle, die es interessiert. Das werden in erster Linie beschäftigungslose Trachtbienen oder auch ältere flugbereite Stockbienen sein. Es erfolgt also eine regelrechte Anwerbung für erfolgssichere Nahrungssuche.

So reizvoll eine genauere Besprechung der Werbetänze und ihres Informationsinhaltes wäre, muß doch hier darauf *verzichtet* werden; das wäre ein eigener Vortrag. Uns interessieren in erster Linie die sozialen Zusammenhänge. Es ist bemerkenswert, daß die Finder neuer Nahrungsquellen gewöhnlich erst tanzen, nachdem sie bereits mit Erfolg Futter (Nektar) abgegeben haben, also gewissermaßen Zuhörer gefunden haben. Diese befinden sich regelmäßig abwartend in der Nähe des Stockeinganges. Einmal aufmerksam geworden, laufen sie dann den Tänzerinnen nach und lassen sich von ihnen unterrichten. Sie verstehen den Inhalt der Botschaft genau und finden den angezeigten Platz dann richtig auch *ohne Führung*, nach Entfernung und Richtung.

Einmal erfolgreich geflogen, kann dann ein solcher angeworbener Neuling ebenfalls tanzen und seinerseits weitere Bienen anwerben. Fängt man die sämtlichen an einem Futterplatz ankommenden Neulinge weg, so erschöpft man die Zuhörerschaft. Die weiterwerbenden Erstfinder finden bald keinen Anklang und unterlassen

dann auch das Tanzen. Eine gute Werbesituation ist also die Voraussetzung für die Wirksamkeit der Tänze und ist entscheidend für ihre Durchführung überhaupt.

Ist aber erst einmal eine größere Gruppe von Sammlern auf einem bestimmten Futterplatz entstanden, so hält sie mitunter streng an der gewissermaßen liebge gewordenen Beschäftigung fest. Das führt dann zur *Blütenstetigkeit* der Bienen. Tiersoziologisch gesprochen ist es die Ausbildung einer *Spezialisten-Gruppe*, also eine echte Arbeitsteilung. K. v. FRISCH gibt an, daß solche Spezialisten auch dann, wenn es in ihrem Fach einmal nichts zu tun gibt, die betreffenden Pflanzen also keinen Nektar bieten, sich nicht ohne weiteres für andere Aufgaben anwerben lassen. Sie bleiben lieber zu Hause und senden nur von Zeit zu Zeit einen Kundschafter nach dem alten Platz, verharren also so lange in Untätigkeit, bis ein neuer Anruf den Wiederbeginn des Nektarangebots meldet. Mit dem viel besprochenen Bienenfleiß ist es also nicht so weit her. Alles regelt sich nach Angebot und Nachfrage und mit einer gewissen Neigung zur Ausbildung von solidarischen Sondercliquen, die gerne tun und lassen, was sie wollen, ohne sich besonders um das „Allgemeinwohl“ zu kümmern. Die Werbetänze sind also differenzierendes Sozialverhalten, sozusagen die Festlegung auf ein Sonderverhalten auf längere Zeit.

Werfen wir noch einmal einen Blick zurück. Die *Arbeitsteilung* erwies sich nicht als eine unerbittliche Zeitfolge von sich ablösenden Leistungen. Sie erfolgt in ständiger Erkundung aller Möglichkeiten, und unter freiwilligen Einsatz, wo es einem beliebt. Wie kann es auf diese Weise dennoch zu einem geordneten Staatsbetrieb kommen, wo alle Bedürfnisse richtig erfüllt werden? Ich glaube, daß das nur mit Hilfe der großen Zahl möglich ist. Es sind für alle notwendigen Aufgaben mehr Individuen vorhanden als unbedingt gebraucht werden. Sollten einmal gewisse Gruppen ausfallen, so können sie gewöhnlich in sehr kurzer Zeit reproduziert werden. Alle Insektenstaaten sind Staaten der *schnellen, großen Fruchtbarkeit*, können sich also notfalls auch einen großen Verschleiß leisten. Doch muß es eine gewisse *Rangordnung* nach der vitalen Bedeutung der einzelnen Gruppen geben, die *von allen* respektiert wird. Sie zeigt sich sehr deutlich, wenn ein Bienenvolk in Hungersnot gerät. Dann werden zuerst die Drohnen abgestoßen. Sie sind besonders leicht reproduzierbar, denn sie entstehen parthenogenetisch. Dann beginnt das Volk die Brut auszusaugen. Endlich sterben die älteren, dann die jüngeren Arbeiterinnen. So kann es vorkommen, daß zum Schluß die Königin mit einigen wenigen betreuenden Arbeiterinnen überlebt. Äußerstenfalls können sie sich dann noch von einem fremden königinnenlosen Nachbarvolk adoptieren lassen. Das Volk verhungert also nach Rang und immer mit deutlicher *Bevorzugung seiner Königin*, die ja allein im Stande wäre, bei Beendigung der Hungersnot alles wieder zu erzeugen.

Man sieht hieraus die überragende Stellung der fruchtbaren, begatteten Königin, die bei Honigbienen-Völkern immer in der Einzahl vorhanden ist. Sie besitzt im Gesamt-Kollektiv eine zentrale Stellung, die von jeher bekannt war. Man hatte aber keine klare Vorstellung, worauf ihr großer Einfluß beruht und welche sozialen Steuerungseffekte von ihr ausgehen.

Im Leben der Bienen gibt es bei zwei Ereignissen sozialen Großalarm, d. h. alle Insassen eines Kollektivs werden zu einem einzigen handelndem Ganzen zusammengefaßt. Das eine ist der Aufbruch eines Bienenschwarmes in eine erwählte Wohnung, hervorgerufen durch den sog. *Schwirlauf*, den uns LINDAUER (1956) sehr an-

schaulich geschildert hat. Es geht gewöhnlich eine lange Wohnungssuche mit Werbentzen voraus, doch wollen wir darauf nicht näher eingehen.

Der zweite Fall ist das Eintreten der sog. *Weiselunruhe* beim Verschwinden der Königin. Alle Bienen rennen aufgeregt „heulend“ in und am Stock umher, gleichsam nach etwas suchend. Schließlich werden einige Wabenzellen mit jungen Arbeiterinnenlarven, die alle die Entwicklungspotenz zu einer Königin besitzen, erweitert und königlich gepflegt. Es entstehen dann daraus in spätestens 10 Tagen junge Königinnen. Man spricht von *Nachschaffungszucht*. Sobald sie eingeleitet ist, flaut die Erregung ab, und das Volk geht ruhig seinen Arbeiten wie bisher nach. Es hat sich gewissermaßen eine Ersatzbefriedigung in den neu errichteten Weiselzellen geschaffen.

Man muß wohl annehmen, daß von der Königin dauernd bestimmte Signale ausgehen, die zu allen Stockinsassen gelangen und Voraussetzung sind für ein geordnetes Funktionieren des Staatsganzen. Es ist offenbar ein sehr langsam arbeitendes Signal, denn es dauert beim Wegnehmen einer Königin doch mitunter bis zu einer Stunde ehe die Weiselunruhe sichtbar wird. Zunächst dachte man an die Wirkung eines Königinnenduftes. Doch hat sich das nicht oder doch nur sehr bedingt bewahrheitet. Zwar sind Duftextrakte von hoher spezifischer Anziehungskraft auf die Stockinsassen vorhanden, wie JORDAN (1961) gezeigt hat. Daneben muß es aber eine Steuerung ganz bestimmter Verhaltensweisen bei der Fortpflanzung im Volksverband geben. Sie sind nur unter dem Einfluß bestimmter hormonartig wirkender Stoffe auslösbar, die offenbar von der Königin selbst erzeugt werden.

C. BUTLER (1954) hat die Königin in einen Käfig mit doppeltem Gitter gesetzt und im eigenen Stock so untergebracht, daß sie von den Arbeiterinnen wahrgenommen, also „gerochen“, aber nicht berührt werden konnte. Nach 30 Minuten trat die Weiselunruhe mit allen ihren Folgen ein. War die Königin jedoch hinter einfachem Gitter eingesperrt, so unterblieb jede Reaktion. Das Erstaunliche ist, daß auch ein leerer Käfig, in dem sich die Königin lange genug aufgehalten hat, die Weiselunruhe zu unterbinden vermag.

BUTLER schloß daraus, daß die Bienen in geringen Spuren von der Königin einen Stoff erhalten, die „queensubstance“ (Königinnen-Substanz). Sie stillt damit nicht nur die Kontakt-Lüsternheit der Arbeiterinnen, sondern verhindert auch, solange sie ihn in genügender Menge erzeugen kann, die Errichtung von Weiselzellen und die Aufzucht von jungen Vollweibchen. Der Stoff wirkt also hemmend auf königliche Brutpflege mit reinem Sekretfutter. Versiegt aber die „Königinnen-Substanz“ plötzlich, so wird eine bisher blockierte aber stets bereitliegende Programmierung, nämlich der *Nachschaffungstrieb*, enthemmt. Alle jungen Arbeiterinnenlarven sind bis zum 3. Tag potentielle Königinnen, d. h. bei Sekretfütterung ergeben sie in verkürzter Entwicklungszeit Vollweibchen. Eine wechselnde Anzahl wird also immer dann in entsprechende Pflege genommen, wenn die Königin von sich aus nicht mehr genügend Hemm-Substanz erzeugt. Das ist der Fall, wenn sie zu alt wird oder sich zum Schwärmen rüstet. Dann erfolgt freilich keine Weiselunruhe; es werden aber an den Wabenrändern besondere napfförmige Zellen, die Weiselnapfe erzeugt, in denen dann junge Königinnen vom Ei an erzogen werden.

Über die chemische Beschaffenheit der Duftstoffe und der Königinnen-Substanz und ihren biologischen Wirkungsmechanismus wird z. Zt. an vielen Stellen intensiv gearbeitet.

Während BUTLER zunächst glaubte, daß es sich um einen im Leckkontakt mehr oder weniger unfreiwillig aufgenommenen Stoff handle, der dann beim Futteraustausch auf alle Stockinsassen verteilt wird, weisen neuere Versuche darauf hin, daß er auch zur Befriedigung von Sinnesreizen dient und geradezu gesucht wird. Man sieht sehr oft, wie Arbeiterinnen die Königin kranzartig umstehen, alle mit den Köpfen ihr zugewendet. Dieser „Hofstaat“ ist kein bleibender. Er wechselt sehr schnell, so daß im Laufe der Zeit viele Arbeiterinnen mit der Königin in Berührung kommen und die Substanz dann weiter übertragen. Ob die Abgabe seitens der Königin unmittelbar über die Mundwerkzeuge, etwa den Rüssel, aktiv erfolgen kann, oder ob ihre ganze Körperoberfläche Stoffträger ist, und die Arbeiterinnen den Stoff ihrerseits dort auflecken, ist noch nicht völlig geklärt. Bisher wird letzteres angenommen, doch ist gegenseitiges Beleckern verhältnismäßig selten zu beobachten. Als Erzeugungsstätten werden die Mandibulardrüsen der Königin angesehen. Von diesen aus müßte also die Verbreitung ausgehen. Doch hat NEDEL (1960) gezeigt, daß auch Königinnen nach Entfernung der Mandibeldrüse weiter anerkannt werden und sogar Eier legen.

Wegen der großen Wirkung in kleinsten Mengen hat man die K. S. als *Ectohormon* bezeichnet. Da es sich aber bei allen Hormonen um Stoffe innerer Sekretion handelt, hat sich jetzt der von LÜSCHER und BUTENANDT (1959) vorgeschlagene Name „*Pheromon*“ eingeführt.

Das Königinnen-Pheromon kann im Sekret der Mandibulardrüse gewonnen werden und ist leicht in Aceton lösbar. Tränkt man Hollundermarkstückchen mit solchen Lösungen, so wirken sie genau wie Originalköniginnen, verhindern also z. B. das Eintreten der Weiselunruhe, oder das Errichten von Weiselzellen.

Inzwischen ist man auch dazu übergegangen, einzelne Fraktionen des Stoffes biologisch zu testen. Es ist aber wohl noch zu früh, darauf näher einzugehen. Es werden bisher drei typische Wirkungen geschildert, nämlich 1. Hemmung der Heranzucht von Weiselzellen, 2. Hemmung der Entwicklung von Eiern in den Ovarien der Arbeiterinnen und 3. Auslösung der Errichtung von Waben im Arbeiterinnenmuster. (Bekanntlich errichten überwinterter Bienen vorzugsweise Waben im größeren Drohnenmuster.) Wie dem immer sei, als gesichertes Ergebnis müssen wir festhalten, daß von der Königin der Bienen, Termiten und wahrscheinlich auch der Ameisen Stoffe abgesondert werden, die im gesamten Staatswesen durch Körper- und Sinneskontakt übertragen werden und je nach Quantität und Qualität ganz bestimmte bereitliegende soziale Verhaltensweisen durch Hemmung oder Enthemmung steuern. Auch tiefgreifende physiologische Veränderungen z. B. an den Ovarien der Einzeltiere können bewirkt werden.

Das sind sicherlich sehr wichtige und weittragende Erkenntnisse, die zum besseren Verständnis der sozialen Regulationen wesentlich beitragen. Dennoch können sie keineswegs alles erklären. Zu unserem großen Erstaunen gelingt es nämlich unter bestimmten Voraussetzungen, die geschilderten Pheromonwirkungen lahmzulegen, z. B. in einem Stock auch bei Anwesenheit einer normalen, pheromonreichen Königin Weiselzellen zur Pflege zu bringen. Dazu bedarf es nur der vorübergehenden Abtrennung eines Volksteiles bis zur Weiselunruhe und der Einleitung einer Nachschaffung. Gibt man jetzt dem in Zuchtstimmung versetzten Stockteil dem Mutterstock zurück, so wird trotzdem richtig weiter gepflegt. Allerdings muß man gewisse Vorsicht walten lassen und die Königin selbst am Betreten der Waben mit Weisel-

zellen hindern. (Das kann mit Hilfe eines sog. Absperrgitters geschehen.) Hingegen ist der Übertritt von Arbeiterinnen, die ja Pheromonträger sind, gänzlich ungefährlich und ohne Einwirkung auf die geordnete normale Weiterpflege der einmal errichteten Weiselzellen. Ja mitunter gelang es sogar, eine solche Zucht dann bis zu Ende erfolgreich durchzuführen, wenn die Königin in nächster Nachbarschaft frei herumfliegt (VUILLEAUME 1957).

Wie erklärt sich dieser scheinbare Widersinn, daß ein erwiesenermaßen hemmend wirkendes Pheromon plötzlich unwirksam wird, trotzdem es in reichlicher Menge vorhanden ist? Müssen wir hier nicht doch wieder zu psychischen Faktoren unsere Zuflucht nehmen, etwa indem man annimmt, daß die einmal züchtenden Bienen sich von ihrem „Vorhaben“ nicht mehr abbringen lassen? Ehe nicht weitere Versuche durchgeführt sind, muß die Frage offen bleiben. Es gibt aber schon heute einige Beobachtungen, die darauf hindeuten, daß sich in einunddemselben Volk mehrere Sozialbezirke großer gegenseitiger Unabhängigkeit herausbilden können. Das Nebeneinanderleben zweier und mehrerer Königinnen in einem Stock kommt gar nicht so selten vor, ja bei einigen afrikanischen Bienenrassen ist es sogar normal. Neben der Monogynie, der „Einmutterigkeit“, gibt es auch die Polygynie, und erstere ist wahrscheinlich aus letzterer entstanden zu denken. Wie in solchen Staaten mit vielen Vollweibchen die Sozialsteuerung durch Pheromone richtig von vielen Zentren aus erfolgen kann, ist natürlich ein Problem. Daß es nicht unlösbar ist, beweisen die geschilderten Fälle. Neben den streng zentral gesteuerten Staaten gibt es offenbar auch bei den Insekten solche, wo Cliquen und Vereine miteinander in Konkurrenz treten, wie wir es ja auch bei den Spezialisten unter den Trachtbienen sehen. Vielleicht ist es aber nicht ganz abwegig, solche Gruppen unerbittlicher Solidarität als *Stimmungsgruppen* zu bezeichnen, und damit in der Tat ein gewisses psychisches Moment in der Organisation der Insektenstaaten anzuerkennen.

Aus diesem kurzen Einblick in die Steuerungsvorgänge einiger wichtiger Sozialleistungen der Insekten — besonders des Bienenstaates — geht hervor, wie ganz anders als ein Menschenstaat sie aufzufassen sind. Wenn man schon den Insektengesellschaften die Bezeichnung „Staat“ zubilligt, so darf man doch nicht verkennen, daß es sich um rein biologische Gefüge höherer Ordnung handelt, die zwar äußerst regulativ sind, aber es niemals zu echten Kulturleistungen bringen. Auch die viehzüchtenden Ameisen oder die Pilzzüchter unter den Termiten treiben nicht etwa Landwirtschaft. Es handelt sich vielmehr um ein biologisch stabilisiertes Zusammenfinden und Zusammenleben, das wir als Symbiose bezeichnen und auch außerhalb der Insektenstaaten häufig finden.

Damit bleibt das Wunder der Insektenstaaten nicht weniger erstaunlich, und man könnte die Frage aufwerfen, wie sie eigentlich entstanden zu denken sind. In Rott am Siebengebirge sind in den Blätterbraunkohlen des oberen Miozäns, also des späten Tertiärs, auch Honigbienen gefunden worden. Sie wurden von STATZ bearbeitet. Für unsere Frage sind sie sicherlich von allergrößter Bedeutung. Leider aber sind diese wertvollen Funde heute im Original nicht zugänglich. In Kisten verpackt und kaum auffindbar liegen sie in Sieburgs Stadtkellern¹⁾.

¹⁾ Der Naturhistorische Verein würde sich ein großes Verdienst erwerben, wenn er Sorge tragen könnte, daß diese wertvollen Funde der Öffentlichkeit und damit auch der Forschung wieder zugänglich gemacht werden könnten.

Die von STATZ (1930) bearbeiteten Funde von Rott am Siebengebirge haben den Namen *Synapis* erhalten. ARMBRUSTER (1938) nannte weitere Honigbienen vom Randecker Maar *Hauffapis*. Funde im Böttinger Marmor bezeichnete ZEUNER (1921) als *Apis (armbrusteri)*. Die Rotter *Synapis* tritt in drei Arten auf. Sie sind dem unteren Miozän zuzuschreiben. Auf Grund der Heliummethode gibt man ihnen ein Alter von rund 30 000 000 Jahren.

Die im Faulschlammschiefer des Randecker Maars bei Göppingen zahlreichen Vorkommen werden von ARMBRUSTER mindestens zwei Arten zugerechnet (*Hauffapis scheutlei* und *H. scheeri*). Eine dritte Art *scharmanni* ist etwas unsicher. Alle sind jünger.

Damals im mittleren Tertiär hat also bereits ein reges Bienenleben bestanden. Nach der gleichzeitig gefundenen Flora an diesen Fundorten Deutschlands bestand ein subtropisches bis tropisches Klima. Wir befinden uns offenbar in einem der Artentfaltung der Honigbienen günstigen Milieu. STATZ nimmt an, daß sich unter diesen Bedingungen die Ausbildung des Staatenlebens vollzogen hat. Die primitiven Vorstufen dazu vermutet er im Zeitalter der oberen Kreideformation, also in jenem Zeitalter, wo die Entfaltung der Blütenpflanzen anhebt.

Die sämtlichen aufgeführten Arten haben die typischen Apparate zum Pollensammeln an den Beinen; sie besitzen Wachsspiegel, stumpfe zur Wachsverarbeitung geeignete Mandibeln und tragen den geraden, für Arbeiterinnen charakteristischen Wehrstachel. Es ist also kaum daran zu zweifeln, daß sie ein Leben geführt haben müssen, das dem unserer rezenten Honigbienen zumindest ähnelte. Vermutlich waren sie kastendifferenzierete Staatenbildner. Königinnen konnten bisher allerdings nicht nachgewiesen werden. ARMBRUSTER wies den bisher einzigen Drohnenkopf nach. Bienennester oder Waben sind nicht auf uns gekommen. Was als solches beschrieben wurde, erwies sich als irrig. ZEUNER fand aber (1931) in einem kleinen Stück roten Sinters des Böttinger Marmors dicht nebeneinander 16 *Apis*-Arbeiterinnen. Er beschreibt sie als den „Teil eines fossilen Bienenschwarmes“. Diese Deutung ist aber wohl anfechtbar, denn die Ansammlung vieler Individuen kann auch andere unbiologische Gründe gehabt haben.

Immerhin neigen alle Bearbeiter der fossilen Honigbienen zu der Ansicht, daß sie bereits in größeren sozialen Verbänden auf selbsterrichteten Wachsbauten gelebt haben müssen und auf den Besuch von nektarspendenden Blüten spezialisiert waren.

Die Artenfülle muß beachtlich gewesen sein. Nach dem Flügelgeäder unserer heutigen Apisformen zu urteilen, ähnelt die ARMBRUSTERSche *scheutlei*, die größte der Funde, ausgesprochen der heutigen Riesenhonigbiene (*dorsata*). Die kleinere, plumpere, von ihm *scheeri* genannte Spezies, ähnelt der Ostalpenbiene *Carnica* mit Anklängen an *Indica*-Zügel. Sollten diese beiden gut unterscheidbaren Arten bereits eine entsprechende Lebensweise geführt haben? Wir wissen es nicht, doch überrascht die große morphologische Ähnlichkeit mit heute lebenden Formen. Seit mehreren Millionen Jahren hat sich also am Körperbau unserer Bienen nichts grundlegend geändert. Leider fehlen uns Angaben über die Bildung der Saugrüssel.

Über die Verwandtschaft der Honigbienen zu anderen primitiven Ahnenformen sind die verschiedensten Spekulationen angestellt worden. Wir kennen eine primitive fossile Art *Electrapis* aus dem Bernstein. Einiges kann

man vielleicht über die Entstehung des Staatenlebens ableiten aus einer vergleichenden Betrachtung der Biologie heute lebender Apiden.

H. VON BUTTEL-REEPEN hat als erster darauf hingewiesen, daß bei der Furchenbiene *Halictus malachurus* (Syn. *quadricinctus*) eine sich jungfräulich (parthenogenetisch) vermehrende Sommergeneration vorkommt, die ursprünglich als eigene Art (*H. longulus*) beschrieben worden ist. Sie bleibt dem Nest der Stammutter treu und hilft bei der Brutzellenversorgung mit Pollen und Nektar, ohne selbst Eier zu legen. Das deutet darauf hin, daß Kastenbildung (Arbeiterinnen) und Generationswechsel miteinander zusammenhängen können. Andere *Halictus*-Arten zeigen ganz ähnliche Ansätze zu subsozialen Lebensäußerungen, wie gemeinsames kolonienweises Nisten, gemeinsame Nistortverteidigung (z. B. auch bei der Wollbiene *Anthophora*), gemeinsame Nachtruhe und gemeinsame Überwinterung in einem Nest.

Eine günstige Eigenart für den echten sozialen Zusammenschluß ist in der häufig bei *Halictus*-Arten feststellbaren Anlage zu überblicken, die Paarungslust durch die frühzeitige Ablenkung auf die Nahrungs- und Fürsorgeverhalten zu verdrängen. Stoßen die noch unbrünstigen Sommergenerationen auf bereits fertiggestellte Niststätten, so konzentrieren sie sich alsbald auf das angeborene Fürsorgeverhalten. Solche Berichte liegen vor von *Halictus maculatus* und *Halictus marginatus* (PLATEAUX-QUÉNU 1959). Von der südafrikanischen Art *Allocladon* sind wir durch BRAUNS (1926) mit Familienkolonien bekannt geworden, die durch ähnliche Instinktverschiebung zustande kommen. Die Stamm-Mütter errichten ihre Nester in hohlen Pflanzenstengeln. In den Hohlräumen werden die Eier in bestimmten Abständen an den Wänden befestigt. Im Unterschied zu *Halictus* erfolgt keine Vorratsversorgung in Brutgefäßen. Den schlüpfenden Larven wird erst nachträglich Futter zugetragen. Sobald nun die ersten Nachkommen herangewachsen sind, beteiligen sie sich sofort an den Fürsorgearbeiten. Sie besorgen eine laufende Atzung der Brut und bleiben unbrünstig. Die Weibchen bleiben also zunächst Nestgenossen. Erst nachträglich machen sie sich selbständig, paaren sich mit inzwischen entstandenen Männchen und schreiten dann solitär zur Neugründung von Nestern.

Aus diesen Lebensläufen verschiedener subsozialer Apiden darf man vielleicht auf ähnliche Vorformen der Organisation und Entstehung der Apisvölker schließen. Wie allerdings die ganz spezielle Fähigkeit des so eigenartigen Wabenbaues entstanden sein mag, wird wohl ein ewiges Rätsel bleiben. Hier scheinen sich mit der Entwicklung von Wachsdrüsen im Zusammenhang mit einer überreichlichen Ernährung mit feinsten schnellassimilierbaren Kohlehydraten (Honig) ganz neue Instinkte einmalig eingestellt zu haben. Sie schreiten vom einwabigen Bau zum Mehrwabenbau weiter.

Sind erst einmal kollektive Zusammenschlüsse entstanden, so bilden die Arbeiterinnen ein eigenes, nämlich soziales Milieu, eine Art Eigenklima, in welchem die Sexualformen nahezu „parasitisch“ leben und einer Selektion durch ihre eigenen Sozialpartner unterliegen. Sie beeinflussen und steuern nicht nur, wie wir es schilderten, die Determinierung und Aufzucht über Nahrungsfürsorge und sonstige Pflege, sondern sie betreiben an ihnen gewissermaßen eine soziale Zuchtauslese. Nicht nur die Brunsthemmung sondern auch die Zeugungsvorgänge der Königin werden vom Ganzvolk, also letztthin von den Arbeiterinnen „in eigener Re-

gie“ gesteuert. Damit werden sie zu den auslesenden Züchtern ihrer eigenen Mütter.

Hier wird also die Tiergesellschaft beim Bienenvolk zu einer Art Institution zur selbstzüchterischen Beeinflussung.

Wir wissen nicht mit Sicherheit, ob die Entwicklung der sozialen Organisation der Bienen sich in Vorweltzeiten wirklich so wie hier geschildert vollzogen hat. Mir scheint aber, daß wir den von CHARLES DARWIN entwickelten Vorstellungen über „natürliche Zuchtauslese“ (die Entstehung der Arten 1859) ein neues Prinzip hinzufügen sollten. Er kennt die selektierende Wirkung der Umwelt sowie die geschlechtliche Zuchtwahl. Die Honigbienen lehren uns, daß es auch so etwas wie aktive soziale Zuchtauslese gibt.

LITERATURNACHWEIS

- Brauns, H. 1926: Nachtrag zu Friese: Bienen Afrikas. Zool. Jb. Abt. System 52, 187—250.
- Butler, C. G. 1954: The importance of „Queen Substance“ in the life of a honeybee colony. Bee World 35, 169—176.
- 1959: Queen substance. Bee World 40, 269—275.
- 1960: Aspects of social organization on honeybee communities. New Scientist 7, No. 168.
- Emerson, A. F. 1952: The superorganismic aspect of society. Coll. Int. C.N.R.S. 34, 333—353.
- Free, J. B. 1959: The transfer of food between adult members of a honeybee Community. Bee World 40, (8), 193—201.
- Frisch, v. K. Aus dem Leben der Bienen, 5. Aufl. 1953, Springer-Reihe. Verständl. Wissensch. 1.
- Goetze, G. 1943: Das Bienenvolk als psycho-physische Einheit. Antrittsvorl. der Rhein. Fr. Wilhelms. Univ. Bonn, Heft 20 (Scheuren, Bonn).
- Gösswald, K. und Kloft, W. 1958: Radioaktive Isotope zur Erforschung des Staatenlebens der Insekten. Umschau (24), 743—745.
- Grassé, P. P. 1952: L'effet de groupe chez les insectes. Bul. S. Fr. U. int. pour l'étude des insectes sociaux. 1, (1) 32—43.
- Jordan, R. 1961: Versuche hinsichtlich des Reagierens der Bienen auf Königinnenduft-Extrakt. Sonderdruck aus „Bienenvater“.
- Lindauer, M. 1952: Die Arbeitsteilung unter den Sammelbienen. Z. vergl. Physiol. 34, 299—345.
- 1956: Schwarmbienen auf Wohnungssuche. Z. vergl. Physiol. 37, 262—324.
- Mindt, B. 1962: Untersuchungen über das Leben der Drohnen. Z. f. Bienenforsch. 6, (1), 9—33.
- Nedel, J. O. 1960: Morphologie und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienen-Arten. Z. Morph. Ökol. Tiere 49, 139—183.
- Nixon, H. L. und Ribbands, C. R. 1952: Food transmission in the honeybee community. Proc. roy. Soc. B. 140, 43—50.
- Oettingen-Spielberg, Th. 1949: Über das Wesen der Suchbienen. Z. vergl. Physiol. 31, 454—489.
- Plateaux-Quénu, C. 1959. Un nouveau type de société d'insectes *Halictus marginatus* Brullé. Ann. Biol. 35, 325—345.
- Rösch, G. A. 1925 und 1930: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat I. u. II. Z. vergl. Physiol. 2, 571—631, 12, 1—71.
- Statz, G. 1931: Unsere fossilen Honigbienen. Dtsch. Bienenzucht in Theorie und Praxis 30, 293—297.
- Vuilleaume, M. 1957: Contribution à la psycho-physiologie de l'élevage des reines chez les abeilles. Insectes Sociaux 4, 113—156.
- Zeuner, Die Insektenfauna des Böttinger Marmors. Fortschr. Geol. u. Palaeontol IX Heft 28.

Anschrift des Verfassers: Professor Dr. G. Goetze, 532 Bad Godesberg, Luisenstr. 32.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1962-1963

Band/Volume: [115](#)

Autor(en)/Author(s): Goetze Gottfried Karl Ludwig

Artikel/Article: [Neue Erkenntnisse über die Sozialsteuerung in Insektenstaaten - nach einem Vortrag, gehalten im Naturhistorischen Verein in Bonn am 2.12.1961 227-238](#)