

Deutsche Entomologische Zeitschrift

Jahrgang 1927, Heft 1.

Hauptprobleme des Insektenstaates.

I.

Geschlechtsbestimmung, Verwandtschaftsverhältnisse und Staatenbildung.

Von Dr. Hermann Legewie, Berlin.

Ungewöhnliche Naturerscheinungen wurden häufig genug Grundpfeiler ganzer Theoriengebäude, die einer exakteren Untersuchung jedoch nur in seltenen Fällen standhalten konnten. So erklärlich diese Forschungsweise in psychologischer Beziehung auch sein mag, die Schwierigkeiten, Tatsachen und Theorie voneinander zu lösen und jenen eigenartigen, einmaligen oder ständigen Vorkommnissen den Platz anzuweisen und die Bedeutung zuzuschreiben, die ihnen wirklich gebührt, sind oft ungeheuer groß, da eben die angedeuteten psychischen Motive für eine derartige Methode ausschlaggebend sind.

Zu diesen ungewöhnlichen Erscheinungen gehört auch die Parthenogenese, die Entwicklung unbesamter Eier zu lebensfähigen Tieren. In der Natur ist sie in den verschiedensten Variationen, besonders bei Tieren, häufig zu beobachten, aber auch im Laboratorium konnte eine Entwicklung wenigstens bis zu gewissen Larvenstadien von Seeigeleiern z. B., die sonst auf Besamung angewiesen sind, auch ohne Befruchtung künstlich erzielt werden.

Bei den Hymenopteren, besonders bei den höherstehenden Aculeaten, ist diese Jungfernzeugung weit verbreitet und vielfach dahin variiert, daß aus unbefruchteten Eiern nur die ♂ entstehen, während die Keimzellen, aus denen ♀ sich entwickeln sollen, der Besamung bedürfen. Hier haben wir die nach ihrem Entdecker benannte Dzierzonsche Geschlechtsbestimmungsweise.

Daß die Staatenbildung der Hymenopteren, der Hummeln und Wespen, Bienen¹⁾ und Ameisen mit der eben erwähnten Dzierzonschen Geschlechtsbestimmungsart in ursächlichem Zusammenhange stehe, ist auch heute noch die landläufige Ansicht der Biologen. Von dem unermüdlichen Bienenforscher von Buttel-

¹⁾ Zu denen wir Trigonen, Meliponen und die verschiedenen Formen der *Apis* zählen.

Reepen am nachdrücklichsten und, so weit ich sehe, wohl zuerst vertreten, fand diese Anschauung auch bei vielen Zoologen anderer Gebiete, wie z. B. bei den Vererbungsforschern Richard Goldschmidt und Hans Nachtsheim Anerkennung und Aufnahme. Es wird deshalb kaum wundernehmen, daß Untersuchungen über das Gesellschaftsleben der Hymenopteren sich auf die nun einmal durch die Literatur dokumentierte obige Ansicht stützen¹⁾, sofern man es nicht vorzieht, rein soziologischen — und damit im Zusammenhang — Fragen nach der Stammesgeschichte der Insektenstaaten gänzlich aus dem Wege zu gehen.

Bei einem genaueren Studium zeigt sich eine gähnende Kluft in der Beweisführung für jenen ursächlichen Zusammenhang. Die Behauptung stellt in der Tat die einzige Stütze der Theorie dar. Das Fehlen eines einleuchtenden Beweises legt den Gedanken nahe, es handle sich hier um die eingangs erwähnte Überschätzung einer Naturerscheinung, die in ihrer Seltsamkeit eine Klärung der ebenso geheimnisvollen wie fast unzugänglichen sozialen Verhältnisse des Insektenstaates zu zeitigen vermöchte. Dieser Vermutung nachzugehen ist eine Hauptaufgabe meiner Abhandlung.

Ich deutete oben bereits an, daß bei den bekannteren staatenbildenden Hautflüglern²⁾ die Dzierzonsche Geschlechtsbestimmungsart Geltung hat. Ebenso gesichert ist die Feststellung, daß das Gesellschaftsleben dieser Formen in mehr oder minder größeren Zeitabschnitten ein eigenartiges Verwandtschaftsverhältnis aufweist, das kurzweg als Mutter-Kinderverhältnis bezeichnet werden kann. Der Terminus: Einfamilienstaat findet hierin seine Erklärung. Unter den Kindern sind die weiblichen Tiere von ausschlaggebender Bedeutung, da nur sie zur Verrichtung von Brutpflegearbeiten befähigt sind, eine Erscheinung, die wir fast bei allen Hautflüglern beobachten können.

Hummel- und Wespenstaaten, um vorerst nur die einfacher organisierten und einjährigen Gesellschaftsformen³⁾ unserer Tiergruppe zu erwähnen, die in soziologischer und stammesgeschichtlicher Beziehung gerade dieser Einfachheit wegen seit je besonderes Interesse erweckt haben, bestehen aus einem befruchteten ♀, der ursprünglich solitären Gründerin des Gemeinwesens, und seinen

¹⁾ Ein typisches Beispiel hierfür bietet E. Stöckert, der sich in seiner *Halictus*-Arbeit (Konowia II 1—6) aufs engste an von Buttler-Reepen anschließt.

²⁾ Bei Hummeln, Wespen, Bienen und Ameisen. Bei den beiden ersteren Gruppen nur unter gewissem Vorbehalte (s. weiter unten).

³⁾ Auch der *Halictus malachurus* lebt in einjährigen Verbänden. Da er sich aber in mancher Hinsicht von den übrigen Formen nicht unwesentlich unterscheidet, werden wir ihn an anderer Stelle behandeln.

Kindern, die zunächst nur weiblichen Geschlechtes sind; diese unterstützen anfangs die Mutter in der Aufzucht weiterer Brut, um später, wenn sie zahlreich genug sind, die Brutpflege ganz zu übernehmen, während die Nestgründerin und Mutter sich mehr und mehr der bloßen Eiablage widmet. Diese letztere Verrichtung ist jedoch keineswegs auf die Königin, wie die Nestmutter häufig genannt wird, allein beschränkt; auch ihre Kinder beteiligen sich, jedoch in geringerem Maße, regelmäßig an der Ablage von Eiern, aus denen allerdings — der Dzierzonregel zufolge — nur ♂ sich entwickeln, da diese ♀ fast ausnahmslos unbegattet sind. Die ♂ unserer Hummel- und Wespenstaaten erscheinen nämlich erst im Spätsommer oder Herbst kurz vor Auflösung des Verbandes. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß unter den Kindern der Hummel- und Wespenkönigin nur die gegen Ende des Flugjahres mit den ♂ erscheinenden ♀, die der Mutter in allem gleichen, nach der Begattung einzeln zur Winterruhe sich begeben, um im nächsten Frühjahr mit der solitären Nestgründung von neuem zu beginnen. Alle übrigen weiblichen Formen, ganz besonders die zuerst erschienenen, weichen von der Mutter nicht unerheblich ab, allerdings und, soweit bekannt, vor allem in der Größe, besonders der des Geschlechtsapparates. Wohl sämtliche Forscher sind sich darin einig, daß die kleineren ♀, die ihrer Lebensweise gemäß kurzweg Hilfsweibchen genannt werden, begattungsfähig sind. Allerdings kommen hierfür nur die kleineren, bzw. die ihrer Größe entsprechenden ♂ in Frage. Für alle Individuen dieser Gemeinwesen finden die Unterschiede der Körpergröße und des Geschlechtsapparates eine gesicherte Erklärung in der Menge des während der Larvenzeit gebotenen Futters, das im Frühjahr, zu einer Zeit also, in der die Nestmutter noch allein arbeitet, den einzelnen Larven naturgemäß in kleineren Quantitäten zur Verfügung steht, als später, wenn zahlreiche Tiere an der Herbeischaffung der Nahrung sich beteiligen. Von hier aus gesehen, werden auch die mannigfaltigen Übergänge zwischen den kleinsten, ersten Kindern bis zu den gegen Ende erscheinenden großen und der Mutter völlig gleichenden ♀ durchaus verständlich. Ein Ähnliches gilt auch, jedoch nicht in demselben Maße für die erst später erscheinenden ♂.

Aus dem Bisherigen ergibt sich, daß die Möglichkeit einer Beziehung zwischen Dzierzonregel und Staatenbildung gegeben ist, zumal wir ja diese Art der Geschlechtsbestimmung, sowie teil- und zeitweise wenigstens, auch das Mutter-Kinderverhältnis auch bei den übrigen staatenbildenden Hautflüglern vorfinden¹⁾.

¹⁾ Bei den bekanntlich mehrjährigen Staaten der Ameisen ist das Mutter-Kinderverhältnis ebenso wie bei unseren einjährigen Hummel- und Wespenstaaten stets zu beobachten.

Schon das Zusammentreffen einer in mancherlei Hinsicht so bedeutsamen Erscheinung des Dzierzontyps mit dem Gesellschaftsleben legt jenen Zusammenhang nahe. Hier aber auch liegt die Gefahr einer Überschätzung dieser Parthenogenese, die wie angedeutet auch bei vielen solitären Hymenopteren zu finden ist, liegt die Möglichkeit vor, daß etwas, das an die Tier spe z i e s gebunden sein kann, ohne Berechtigung für das Gesellschaftsleben selbst verantwortlich gemacht wird.

Die Beziehung zwischen Dzierzonschem Geschlechtsbestimmungsmodus und dem Gesellschaftsleben der Insekten überhaupt ist für v. Buttell-Reepen nicht nur ohne weiteres gegeben, beide Erscheinungen sind seiner Ansicht nach, wie ich bereits ausführte, auch k a u s a l miteinander verkettet¹⁾, da das so häufig anzutreffende Verwandtschaftsverhältnis: Mutter — Kinder, das allerdings bis zu einem gewissen Grade durch die Dzierzonregel bestimmt wird, als ausreichender Entstehungs- und Daseinsgrund dieser Vergesellschaftungen aufgefaßt wird.

v. Buttell-Reepen argumentiert ungefähr folgendermaßen:

Bei allen bekannten Hautflüglerstaaten²⁾ entstehen aus den Eiern der Hilfweibchen bzw. Arbeiterinnen der Dzierzonregel zufolge nur ♂, und zwar aus den bei den einfacher organisierten Staaten regelmäßig, bei den komplizierteren (Bienen und Ameisen) nur ausnahmsweise abgelegten Keimzellen. Infolge des späten Erscheinens der ♂ sind die Hilfweibchen der Hummeln und Wespen unbegattet, sie verbleiben bei der Mutter und helfen ihr. Diesen Kontakt von Mutter und Kindern finden wir auch bei Bienen und Ameisen, mit den Unterschieden jedoch, daß die ♂ zwar auch jährlich und nur zu ganz bestimmten Zeiten, nicht aber wie bei Hummeln und Wespen erst zur Auflösungszeit des Gemeinwesens auftreten³⁾, daß weiterhin eine Begattung der Arbeiterinnen auch aus morphologischen Gründen ständig unterbleibt.

Diese Argumentation v. Buttell-Reepens zeigt uns ohne weiteres alle die Erscheinungen im Staatenleben der Insekten, die zur Geschlechtsbestimmung in Beziehung stehen können. Da ich, wie bereits mehrfach ausgeführt, nicht den Standpunkt v. Buttell-Reepens

¹⁾ In seiner Arbeit „Leben und Wesen der Bienen“ (1915) schreibt v. Buttell-Reepen: „Bei mir persönlich stand dieses Resultat (der zytologische Nachweis nämlich, daß aus befruchteten Bieneneiern sich die weiblichen Formen, aus unbesamten dagegen die ♂ sich entwickeln — Leg.) längst fest. Grundet sich nach meiner Ansicht doch die ganze Staatenbildung auf dem Vorhandensein einer parthenogenetischen Zeugung.“

²⁾ Über die Ausnahmen vgl. w. u.

³⁾ Diese Staaten sind, wie bereits erwähnt, von mehrjähriger Dauer.

teilen kann, so ergibt sich zwangslos eine Gegenbeweisführung nach folgenden Gesichtspunkten:

1. Ist die Dzierzonsche Geschlechtsbestimmungsart bzw. die mit ihr verbundene mögliche Willkür bei der Determination von ♂ und ♀ Ursache für das späte Erscheinen der ♂?

2. Würde ein Staatenleben unmöglich sein, wenn — selbst unter Voraussetzung des Dzierzontyp — die ♂ früher erscheinen würden? Bleiben, mit anderen Worten, die Hilfswelchen nur dann bei der Mutter, wenn noch keine ♂ vorhanden sind?

3. Welche ursächlichen Faktoren bestimmen die Entstehung des Mutter-Kinderverhältnisses oder, wie wir es von jetzt ab kurz bezeichnen wollen, des Matriarchats¹⁾?

Ist das Matriarchat der Hummeln und Wespen dem der höheren Staaten der Bienen und Ameisen homolog, wie v. Butteler-Reepen ohne Beweis annimmt, oder aber haben wir zwei grundsätzlich verschiedene Erscheinungen vor uns, die lediglich infolge gleicher und allgemeiner Faktoren, die selbst mit dem Staatenleben nichts zu tun haben, einander ähnlich sind?

4. Was hat jede Form eines Matriarchats mit dem Staatenleben der Insekten zu tun? Gibt es uns etwa Aufschluß über sein Wesen, ist es die Ursache seiner Entstehung in jedem Einzelfall oder auch in phylogenetischer Beziehung, gibt es Staatsformen auch bei Hymenopteren, die zwar mit den andern in allem Wesentlichen übereinstimmen, nicht aber matriarchalisch konstituiert sind?

In der Fragegruppe 4 liegt, methodisch gesehen, eine große Schwierigkeit. Man wird mit selbstverständlichem Rechte vor der Auseinandersetzung über die Bedeutung des Matriarchats für das Staatenleben eine Erläuterung über das Wesen des letzteren selbst erwarten müssen. Diese aber fehlt bisher so gut wie ganz, vorausgesetzt natürlich, man gibt sich mit der bereits dargelegten Argumentation v. Butteler-Reepens und seiner Anhänger über jenen ursächlichen Zusammenhang zwischen Dzierzontyp — Matriarchat — und Staatenleben nicht zufrieden. Wohl finden sich bei v. Butteler-Reepens Andeutungen, er gibt jedoch weder eine genauere Beschreibung des in dieser Richtung zu Beobachtenden, noch eine Analyse dieses Matriarchats nach öko-, physio- und psychologischen Gesichtspunkten. Das, wovon er naturgemäß ausgehen und für das er die Bedeutung der Dzierzonregel darlegen sollte: das

¹⁾ Ohne Anlehnung an soziologische Verhältnisse beim Menschen und ohne Bezugnahme auf psychische Beziehungen irgendwelcher Art bezeichnet dieser Abdruck lediglich das Zusammenleben von Mutter und Kindern.

Staatenleben nämlich, scheint übergangen bzw. bleibt stillschweigende Voraussetzung.

So sagt er in seiner Arbeit über „die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates“ (Leipzig 1903, G. Thieme) und in dem schon erwähnten Werke „Leben und Wesen der Bienen“:

„Wir brauchen unter den Vorfahren der Hummeln nur eine Bienenart anzunehmen, bei der sich die Eigentümlichkeit ausgebildet hatte, daß aus unbefruchteten Eiern nur ♂ entstanden sind, wie wir es heute noch bei den solitären Tenthrediniden (Blattwespen) sehen, ferner auch bei Vespiden und sozialen *Apis*-Arten und höchstwahrscheinlich auch bei den Meliponen und Trigonon. Wenn nun die zuerst ausschlüpfenden ♀, wie geschildert, der Mutter helfen und zur Eiablage schritten, so blieben diese unbefruchtet, da die Brunst nicht eintrat. Diese Annahme steht auf guten Füßen, denn wir sehen bei *Apis mellifica*, wenn die Königin z. B. durch widriges Wetter am Hochzeitsfluge verhindert, schließlich zum Eierlegen schreitet, die Brunst bei ihr vergehen und nie wiederkehren. Eine solche Königin legt zeitlebens Eier, aus denen natürlich Drohnen entstehen“. Wir sehen diese Probleme jedoch wesentlich anders:

Nicht: Wenn die zuerst ausschlüpfenden ♀ der Mutter helfen, usw., sondern: Warum bleiben die Kinder bei der Mutter und helfen ihr? Dieses hier nur flüchtig angedeutete Problem scheint mir nicht nur in soziologischer Beziehung das Wesentlichste des Insektenstaates, seine Erläuterung sollte auch unbedingte Voraussetzung sein für eine fruchtbare Diskussion über die Bedeutung der Dzierzonschen Geschlechtsbestimmungsart für das Staatenleben der Insekten.

Aber auch wir lassen zunächst unser Hauptproblem¹⁾ etwas abseits liegen und beschäftigen uns zunächst mit den ersten Punkten unserer Fragestellung, da gerade durch die Klarstellung dieser Zusammenhänge im Gesellschaftsleben der Hymenopteren der Knäuel der verschiedensten ineinander eingreifenden, sich gegenseitig bedingenden, verursachenden und ergänzenden Faktoren etwas gelockert werden kann, so daß eine Analyse des eigentlichen Problems: Was ist der Insektenstaat, worauf beruht das Gesellschaftsleben der Tiere überhaupt und wie kommt es zustande, leichter möglich sein wird. Nur auf diesem Wege, glaube ich, wird es angehen, im methodischen Anschluß an herrschende Ansichten reinlich die Erscheinungen voneinander zu trennen, die für die Art oder aber ihr Gesellschaftsleben charakteristisch

¹⁾ Es sei erlaubt, auf frühere Arbeiten des Verfassers hinzuweisen, die sich mit diesen wichtigen Fragen ausführlicher befassen.

sind, alle die Faktoren der Vergesellschaftung voneinander abzuheben, die teils infolge allgemeiner organischer Gesetzmäßigkeit auftreten, teils aber erst durch das Gesellschaftsleben bedingt oder verursacht werden und ihrerseits wiederum bestimmend auf es einwirken.

Der Dzierzontyp und die Erscheinungszeit der Männchen.

Die Art und Weise der Entstehung verschiedener Geschlechter, in unserm Falle der ♂ aus unbesamten, der ♀ aus befruchteten Eiern, hat selbstverständlich mit der Erscheinungszeit der Geschlechter zu bestimmten Zeiten noch nichts zu tun. Fragen wir aber nach den Ursachen der letzteren Erscheinung, so haben wir zunächst zu erwähnen, daß bei den solitären wie vergesellten Hymenopteren, die dem Dzierzontyp folgen, die ♂ nur zu gewissen Zeiten auftreten, und zwar, wenn wir von den komplizierteren Staaten der Bienen und Ameisen zunächst absehen, erst gegen Ende des Flugjahres. Bedenken wir weiter, daß die gleiche Erscheinung auch bei einander nächst verwandten, solitären und staatenbildenden Formen mit anderer Geschlechtsbestimmung festzustellen ist — für die systematisch verhältnismäßig tiefstehende Bienengattung *Halictus*¹⁾ — so erscheint der Gedanke, hier seien ökologische Faktoren, wie z. B. Klima, ursächlich an dem späten Erscheinen der ♂ beteiligt, durchaus nicht unbegründet. Bei gänzlich anderen Tiergruppen, Rotatorien (*Vermes*), Daphniden (*Crustaceae*) und Aphiden (*Insecta*) finden wir übrigens ganz ähnliche Erscheinungen.

Bei den Staaten der Bienen und Ameisen liegen die Verhältnisse schon weit verwickelter. Diese Gesellschaftsformen sind von mehrjähriger Dauer, die Erscheinungszeit der ♂ liegt dementsprechend auch nicht am Ende des Flugjahres, wie bei Hummeln, Wespen und dem staatenbildenden *Halictus malachurus* K., zur Zeit der Auflösung des Gemeinwesens also, sondern im regsten Staatsbetrieb, im Früh- oder Hochsommer. Hier scheint eine „willkürliche“ Bestimmung des Geschlechtes im Rahmen des Dzierzontypes schon eher möglich, willkürlich zunächst im Sinne einer psycho- oder physiologischen Selbständigkeit der Königin, unabhängig von der sie umgebenden Gesellschaft und ihrer Arbeitsprodukte, unabhängig auch von ökologischen Faktoren, über das Geschlecht zu entscheiden.

Eine derartige Willkür in psychischer Beziehung scheint mir außerhalb jeder Diskussionsmöglichkeit zu stehen, da der Ge-

1) S. 11.

danke, das Geschlechtstier besitze bei seiner auch „geistigen“ Degeneration Einsicht in die Zweckmäßigkeit einer willkürlichen Geschlechtsbestimmung (s. w. u.) durch nichts gerechtfertigt erscheint. Gewisse physiologische Zustände der Königin sind jedoch bei dem Entscheid über das Geschlecht als Ursache denkbar, nie aber zu beweisen, da ein gänzlich isoliertes, d. h. solitäres Geschlechtstier in einem Gesellschaftsverband einfach unmöglich ist. Schon die Tatsache, daß die von den Arbeiterinnen der *Apis* hergestellten Wachszellen für die einzelnen Individuengruppen (Königin, Arbeiterinnen und Drohnen) verschiedener Größe sind, widerlegt ohne Zweifel eine diesbezügliche absolute Selbständigkeit der Königin.

Von anderer Seite wurden schon seit langem in zythologischer Beziehung gegen die willkürliche Geschlechtsbestimmung Bedenken geäußert, so z. B. von Correns, Beard, von Leu-Hossek, Wheeler. Diese Forscher erkennen zwar auch die Geltung der Dzierzonregel bei diesen Tieren an, stehen zugleich aber auf dem Standpunkt, daß Eindringen des Samens, das durch die vorhandene Spermapumpe geregelt werden kann, entscheide noch nicht über das Geschlecht. Man könne z. B. zweierlei Eier annehmen, solche, die von vornherein zu ♂ bestimmt sind, keiner Befruchtung bedürfen (bzw. kein Sperma einlassen leg.) und andere, die zu ihrer Entwicklung zu Weibchen unbedingt auf Besamung angewiesen sind. Aber auch das Organ, das eine willkürliche Geschlechtsbestimmung, morphologisch gesehen, erst ermöglicht, die Spermapumpe, scheint nach den Untersuchungen Adams, Breslaus u. a. m. keineswegs die Gewähr für die Besamung eines bestimmten Eis, das nach „königlichem Beschluß“ ein Weibchen liefern soll, übernehmen zu können.

Zusammenfassend stellen wir fest: Als solcher hat der Dzierzontyp naturgemäß mit der Erscheinungszeit der ♂ nichts zu tun. Letztere wird bei Solitären und den einfacher organisierten Vergesellschaftungen (Hummeln, Wespen, *Halictus malachurus* K.) wahrscheinlich durch rein ökologische Faktoren bestimmt. Bei Bienen und Ameisen scheint jedoch eine „willkürliche“ Geschlechtsbestimmung teilweise möglich, wenn sie auch bei weitem nicht nachgewiesen ist.

Dzierzonregel und Staatenbildung.

Wir kommen nunmehr zur zweiten unserer Hauptfragen, über den Zusammenhang zwischen der Erscheinungszeit der ♂ bzw. der willkürlichen Geschlechtsbestimmung und der Staatenbildung.

Zunächst betrachten wir als das Wesentliche im Staatenleben der Insekten, ganz oberflächlich gesehen und definiert: Das verträgliche mit- und füreinander Arbeiten einer Reihe zusammen-

wohnender Individuen im Sinne einer gemeinsamen Brutpflege ohne Rücksicht auf die eigene Nachkommenschaft.

Ich erinnere hier nochmals an den Gedankengang v. Buttler-Reepens (s. S. 6). „Wie bei der Bienenkönigin die Brunst, d. h. der Trieb zur Begattung z. B. beim Ausbleiben eines zum Hochzeitsflug geeigneten Wetters vergehen kann, so auch bei den Hilfsweibchen der Hummeln, oder denen eines hypotetischen Ur-Bienenstaates, wenn die ♂ erst später erscheinen, die Hilfsweibchen also mit der Versorgung der eignen und fremden Brut bereits begonnen haben.“

Es fragt sich nun, was dieses Brunst-Vergehen mit der Erscheinungszeit der ♂ und dem Staatenleben zu tun hat. Für v. B.-R. ist das gleiche Vorkommnis bei der *Apis*-Königin und den Hilfsweibchen, z. B. der Hummeln Beweis genug, weil eben für ihn die bei beiden gleiche Geschlechtsbestimmung im Mittelpunkt steht. Erscheinen die ♂ nach der Brunstzeit, dann entstehen natürlich aus den abgelegten Eiern der unbegatteten ♀ und ♀ nur männliche Tiere.

Wo aber liegt hier die Beziehung zur Staatenbildung? Da in der Literatur keine Antwort zu finden ist, so zerlegen wir den ganzen Komplex in eine Reihe von Teilproblemen, um auf diesem analytischen Wege das Ziel zu erreichen.

Wir fragen uns zunächst, ob mit dem Vergehen der Brunst¹⁾ bzw. mit dem Fortfall der Begattung auch die Eiablage gestört wird bzw. die Zahl der gelegten Eier abnimmt, und ob die Verrichtung der Brutpflegearbeiten von der Begattung abhängig ist. Es wäre doch z. B. denkbar, daß der im *Receptaculum seminis* vorhandene bzw. fehlende Same auf Eiablage und Brutpflege von irgendeinem positiven oder negativen Einfluß sein könnte.

Jenes Vergehen der Brunst ist zweifelsohne eine höchst interessante aber keineswegs nur bei den staatenbildenden Hymenopteren zu beobachtende Erscheinung. Zahlreiche Fälle kennen wir, denen zufolge aus irgendwelchen Gründen unbegattet bleibende solitäre ♀ die Eiablage und ihre Brutpflegearbeiten mit der gleichen Sorgfalt verrichten wie befruchtete Tiere. Bei Arten mit Dzierzonscher Geschlechtsbestimmungsweise sind derartige Erscheinungen nur durch künstliche Eingriffe, die die Begattung verhindern sollen, zu erzielen. Bei der Gattung *Halictus* z. B. aber ist es auch normaler Weise Regel, daß unbegattete ♀ zur normalen Fortpflanzung und Brutpflege schreiten.

¹⁾ Über den Zusammenhang von Brunst und Begattung wissen wir bei Insekten so gut wie nichts. Für uns ist dieser von keiner Bedeutung.

Ähnliches gilt auch für systematisch tiefer stehende Hautflüglergruppen, für zahlreiche Blatt- und Holzwespen usw., die ihre Brut allerdings nicht selbst versorgen, sie nur an günstigen Orten unterbringen. Hierher gehören eben alle die vielen über zahlreiche Tierkreise verbreiteten Fälle bedingungsloser Parthenogenese gänzlich unbegatteter ♀.

In vielen Fällen, z. B. bei Echinodermen und vielen Fischen, bedürfen zwar die weiblichen Keimzellen der Besamung, von einer Begattung bzw. von einer Einwirkung des Spermas auf die Eiablage selbst kann aber keine Rede sein, da zuerst die Eier abgestoßen werden und dann erst mit dem Samen in Berührung kommen.

Mit den oben geschilderten Verhältnissen bei Solitären stimmen die entsprechenden bei den staatenbildenden Insekten ziemlich überein. Auch hier entscheidet die Begattung bzw. das mit Sperma gefüllte Receptaculum seminis keineswegs über die Eiablage bzw. die Verrichtung von Brutpflegearbeiten. Dafür sind die unbegatteten Hilfsweibchen und Arbeiterinnen Beispiel genug. Nur wird man sich hier, wie angedeutet, fragen müssen, ob vielleicht der Begattungsausfall für die geringere oder überhaupt nicht mehr vollzogene Eiablage verantwortlich zu machen ist und ob auf diese Weise vielleicht das Verbleiben der Kinder bei der Mutter, ihre „Hilfsbereitschaft“ bei der Aufzucht der künftigen Geschwister, Basen usw. erklärbar ist. Aber auch auf diesem Wege kommen wir zu keinem Resultat. Erinnern wir uns wieder an den von Buttler-Reepen angeführten und gar nicht so seltenen Fall einer unbegattet gebliebenen jungen Bienenkönigin. Schon nach kurzer Zeit nimmt sie ihre Arbeit: die Eiablage in vollem Umfange auf. Ich verweise auch auf die in früheren Arbeiten häufig erwähnte Kapbiene, eine nahe Verwandte unserer *Apis*, deren Staatenleben eine Königin, ein Geschlechtstier vermissen läßt. Dagegen schreiten die Arbeiterinnen, oder wenigstens eine Reihe von ihnen, regelmäßig zur Eiablage, aus denen sich auf parthenogenetischem Wege weibliche Formen entwickeln.

Etwas ganz Ähnliches ist ja auch bei den sog. drohnenbrütigen Völkern der *Apis mell.* zu beobachten; hier aber entstehen aus den von den Arbeiterinnen abgelegten Eiern der Dzierzonregel zufolge nur ♂.

Wie wenig Begattung und Eiablage miteinander zu tun haben, zeigt uns weiterhin das Staatenleben des *Halictus malachurus* K. (s. S. 20), das zwar von recht primitiver Konstitution ist, anderseits aber das Wesentliche eines jeden Insektenstaates, das wir später noch ausführlich zu betrachten haben, auf um so eindringlichere Art uns vorhält. Unbegattete ♀ leben ohne Nest-

mutter zusammen, legen Eier, die auch von den andern Staatsgenossen versorgt werden. Auch die in der Regel unbegattet bleibenden Hilfsweibchen der Hummeln legen ständig Eier, die, wenigstens nach den bisherigen Beobachtungen, im Gegensatz zu *Halictus malachurus* K. stets ♂ liefern.

Wir sahen, der Ausfall der Begattung hängt mit der Eiablage und mit der Verrichtung von Brutpflegearbeiten auch bei den staatenbildenden Insekten keineswegs zusammen. Aber immer noch nicht ist die entscheidende Frage gelöst, ob der Ausfall der Begattung bei den Hilfsweibchen ausschlaggebend sei für ihr Verbleiben im Nest bei der Mutter und für ihre gemeinsame Brutpflege (s. oben). Würde sich dies bestätigen, so hätte zweifelsohne von Buttell-Reepen in wichtigen Punkten recht. Für ihn spricht die Tatsache, daß die meisten Hilfsweibchen, sowie sämtliche Arbeiterinnen¹⁾ des Insektenstaates tatsächlich unbegattet sind und bleiben. Sicherlich aber wird es ab und zu vorkommen, daß ein Hilfsweibchen der Hummeln und Wespen gelegentlich mal von den mitunter recht frühzeitig auftretenden ♂ begattet wird. Ganz besonders wird dies bei den tropischen perennierenden Formen festzustellen sein, da hier ständig ♀, Hilfsweibchen und ♂ im Neste anzutreffen sind.

Daß aber diese Hilfsweibchen unbegattet bleiben, liegt nicht an dem zu späten Erscheinen der ♂, — man denke wieder an tropische Hummeln und Wespen —, sondern an dem Mangel eines Begattungstriebes oder doch wenigstens an seiner schwächeren Ausbildung als bei den normalen Weibchen²⁾. Auch wenn die ♂ noch so früh erscheinen würden — eine Begattung würde deshalb ausbleiben, weil diese Hilfsweibchen, von den Arbeiterinnen der komplizierteren Staaten ganz zu schweigen, gar nicht zur Begattung neigen. Man stelle in dieser Richtung nur einmal Beobachtungen an.

Die geringe Begattungsneigung ist aber nur eine Folge des bei Hilfsweibchen und Arbeiterinnen rückgebildeten Geschlechtsapparates³⁾.

¹⁾ Die Arbeiterinnen der komplizierten Staaten sind morphologisch zur Begattung (nicht aber zur Eiablage) unfähig.

²⁾ Aus diesen Gründen verliert auch das Zitat v. B.-R. (s. o.) seine letzte Bedeutung. Die Bienenkönigin ist unbedingt auf Begattung angewiesen und begibt sich auf den Hochzeitsflug. Die Hilfsweibchen aber sind in keiner Weise an den ♂ interessiert. Der Vergleich, eine Hauptstütze der v. B.-R. Beweisführung, hinkt also nicht unbeträchtlich.

³⁾ Bei Bienen und Ameisen sind es qualitative, bei Hummeln, Wespen und *H. malachurus* quantitative Nähr-Unterschiede, die die Entwicklung zu Arbeitstieren, Geschlechtstieren usw. verursachen (s. S. 3).

Es dürfte wohl einleuchten, daß ein direkter Beweis gegen die Behauptung: Das Verbleiben der Kinder im Nest usw. sei nur durch den Ausfall der Begattung erklärbar, nicht zu führen ist, da es ja — allerdings nicht durch Dzierzonregel und spätes Erscheinen der ♂ — zu keiner Begattung kommen kann oder doch nur ganz ausnahmsweise.

Und doch glaube ich, läßt sich unschwer dartun, daß die Rückbildung des Geschlechtsapparates auch an dem Verbleiben der Kinder im Nest und an ihrer sozialen Arbeitsweise als wesentlichste Ursache beteiligt ist.

Wir sahen oben bereits, daß bei den Insekten die Beziehung zwischen Eiablage und Brutpflege eine viel innigere ist als zwischen Begattung und Eiablage bzw. Brutversorgung. Nicht das Sperma veranlaßt Eiablage usw., sondern die relative Größe des Ovariums, der Reifezustand und die Zahl der legreifen Eier entscheiden über den Zeitpunkt der Eiablage und den Beginn der Brutpflege. Dafür lassen sich gerade aus der Unzahl solitärer und Staaten bildender Hautflüglerarten mit oder ohne Dzierzon'scher Geschlechtsbestimmungsweise zahlreiche Beispiele anführen. Wir sehen, daß nach erfolgter Begattung eine lange Ruhepause den Winter durch eintritt, daß erst im darauffolgenden Frühjahr die Fortpflanzung beginnt, weil nun erst durch die günstige Jahreszeit und die damit verbundene bessere Ernährungsmöglichkeit die Keimzellen des ♀ wachsen und reifen.

Da die ganze Staatenbildung der Insekten sich im wesentlichen und in ihren Anfängen fast ausschließlich auf gemeinsame Brutpflege konzentriert, da die Brutversorgung als solche, wie wir sahen, mit dem Geschlechtsapparat, nicht aber mit der Begattung aufs engste zusammenhängt, so werden wir annehmen dürfen, daß für das Verbleiben der Kinder im Nest, gegebenenfalls bei der Mutter, und ihre gemeinsame Arbeit an der Aufzucht auch der nicht eigenen Brut, Veränderungen des Geschlechtsapparates als Ursache in Betracht zu ziehen sind. Diese tatsächlich gegebenen Veränderungen, d. h. Rückbildungen, zeitigen einen Fortfall oder doch wenigstens eine nur geringe Entwicklung des Brutegoismus. In ihm liegt das Zentralproblem der solitären oder gemeinsamen, aktiven Brutpflege bei Insekten, ja sämtlicher anderen Organismen. Seine Stärke entscheidet darüber, ob wir einzellebende Individuen während der Brutpflegeperiode vorfinden oder aber wirklich gemeinsame Versorgung der Nachkommenschaft.

Der bei den im Geschlechtsapparat rückgebildeten Tieren teilweise oder ganz fehlende Brutegoismus bewirkt das friedliche Verhalten dieser Tiere zueinander, beseitigt die bei normalen solitären, d. h. stark brutegoistischen Individuen zu beobachtende

„Abneigung“ gegeneinander und läßt sie ohne Störung an den von anderen ♀ desselben Nestes stammenden Brutarbeiten wirken, d. h. sozial¹⁾ tätig sein. Vorbedingungen für dieses soziale Arbeiten sind naturgemäß auch rein psychische Faktoren der Gewöhnungsmöglichkeit usw., und nicht zuletzt auch ein Nestbau, der ein Zusammenleben und -arbeiten mehrerer Tiere ermöglicht. Mit diesen Fragen habe ich mich früher bereits ausführlich befaßt. Ich muß deshalb auf jene Arbeiten hinweisen bzw. auf die kurze Erörterung über den Begriff des Brutegoismus wenige Seiten später.

An Hand des oben Ausgeführten zeigt sich ohne weiteres, daß eine Begattung der Hilfsweibchen bei Hummeln und Wespen, wenn sie wirklich erfolgen könnte, für das Staatsganze nur förderlich wäre. Während nämlich diese Tiere de facto nur ♂ erzeugen können, die sich bei den Hautflüglern gar nicht²⁾ an der Brutpflege beteiligen, so könnte im Begattungsfall die Zahl der weiblichen brutarbeitenden Formen nicht unwesentlich erhöht werden. Es wäre sogar eine Nestmutter, eine Hummel- oder Wespenkönigin²⁾ nicht mehr erforderlich. Verwirklicht finden wir ein derartiges Gemeinwesen bei dem schon öfters erwähnten *Halictus malachurus* K.

Kurz müssen wir noch auf die willkürliche Geschlechtsbestimmung zurückkommen, da ihr unter diesem Gesichtspunkte eine nicht unbeträchtliche Bedeutung zukommen kann. Unbeschadet aller Gegenargumente nehmen wir an, sie sei wirklich vorhanden. Die Folge wäre die, daß die Königinnen das Zahlenverhältnis arbeitender, d. h. weiblicher Tiere zu ungunsten des, abgesehen von der Begattung, untätigen männlichen Geschlechts regulieren könnten³⁾.

Das Staatsganze wäre zu Zeiten größerer Futterknappheit, nach feindlichen Angriffen usw. in erhöhtem Maße sichergestellt. Damit ist jedoch ein kausaler Zusammenhang zwischen diesen Vergesellschaftungen selbst und der Dzierzonschen Geschlechtsbestimmung keineswegs dargelegt, denn die Zahl der arbeitenden Staatsglieder besagt gar nichts für das Wesen und die Entstehung dieser Tierverbände, die innerhalb der spezies bezügl. der Volksstärke in Abhängigkeit von den verschiedensten Faktoren außerordentlich variieren, ohne darum von ihren typischen Eigenheiten etwas einzubüßen.

Die Frage nach der Bedeutung der Dzierzonregel usw. für das Staatenleben der Hautflügler haben wir, glaube ich, nach allen nur möglichen Richtungen hin zu klären versucht, ohne zu einem

1) Sozial natürlich nicht im Sinne irgendeiner z. B. ethischen Bewertung, sondern lediglich als naturwissenschaftlicher Terminus.

2) Vgl. weiter unter tropische Hummeln und Wespen.

3) Irgendwelche Einsicht in die Zweckmäßigkeit dieser Bestimmung scheint mir, wie angedeutet, ausgeschlossen.

positiven Ergebnis im Sinne v. Buttler-Reepens zu kommen. Im folgenden stellen wir kurz alle die Fälle eines geordneten Staatenlebens, deren Vertreter keine Dzierzonregel aufweisen, zusammen.

Bei Ameisen (*Lasius niger* z. B.) wurde ausnahmsweise, von verschiedenster Seite — Reichenbach, Tanner, Wheeler u. a. —, die Entwicklung weiblicher Formen aus Arbeiterinneneiern festgestellt. Es kann nach den Angaben dieser Forscher wohl als sicher gelten, daß diese Arbeiterinnen unbegattet waren.

Ein völlig geordnetes und mit allem Wesentlichen versehenes Staatenleben ohne die Dzierzonsche Geschlechtsbestimmungsart zeigt uns ständig der *Halictus malachurus* K. und auch die ebenfalls schon erwähnte Kapbiene¹⁾.

Schließlich dürfen wir auch die bislang außer acht gelassenen Termiten nicht vergessen, deren Staatenleben im Großen, vielfach sogar in Einzelheiten, dem der Ameisen prinzipiell gleich ist, mit dem Unterschiede allerdings, daß auch die ♂ sich an der Brutpflege beteiligen. Die Dzierzonsche Geschlechtsbestimmungsweise fehlt aber gänzlich.

Es sei dem Leser überlassen, den bisherigen Gedankengang wie auch die angeführten Tatsachen mit der v. Buttler-Reepenschen Ansicht in Übereinstimmung zu bringen. Mir persönlich war es unmöglich.

Das Mutter-Kinderverhältnis.

Wir beschäftigen uns nunmehr mit der 3. Fragegruppe (S. 15) und suchen zunächst die zum Mutter-Kinderverhältnis (Matriarchat) führenden Faktoren klar zu stellen.

Unsere Hummel- und Wespenstaaten werden von einem einzigen ♀, der späteren Nestmutter oder Königin, im Frühjahr gegründet. Die solitäre Überwinterung dieser Tiere scheint Erklärung genug zu sein, aber schon der Hinweis auf gemeinsames Überwintern mehrerer ♀, wie wir es von vielen solitären, aber

¹⁾ Eine eigenartige Parallele zwischen den einfacheren und komplizierteren Staaten wird dem Leser bereits aufgefallen sein. Wie bei den Staaten der Bienen die Kapbiene in der Art der Geschlechtsbestimmung eine Ausnahme macht, so bei den einfacheren Vergesellschaftungsformen der *Halictus mal.* K., mit dem Unterschiede jedoch, daß bei *Hal. mal.* die andere Geschlechtsbestimmungsweise gattungsgebunden ist, während bei der Kapbiene, deren allernächste Verwandte die Dzierzonregel zeigen, außergewöhnliche Verhältnisse, die vielleicht im Staatenleben selbst zu suchen sind, für diese Erscheinung verantwortlich zu machen sind. Beide Formen haben aber ein weit Wesentlicheres gemeinsam, auf das wir noch später zu sprechen kommen, das ist das Fehlen jeden matriarchalischen Verhältnisses, daß bei anderer als Dzierzonscher Geschlechtsbestimmung eben überflüssig ist (s. w. u.).

auch, wie Stöckhert berichtete, beim *Halictus malachurus* K. beobachten, muß uns veranlassen, weiter zu suchen.

Die solitäre Nestgründung bzw. die alleinige Brutversorgung normal entwickelter Tiere ¹⁾, wie es die Solitären und die Nestgründerinnen der sozialen Hummeln, Wespen und des *Halictus malachurus* K. nun einmal sind ²⁾, hat seine eigenste und letzte Ursache in der normalen Ausbildung des Geschlechtsapparates, der in dem Zustand seiner Geschlechtsreife mit anschließender Eiablage jenes charakteristische Verhalten bewirkt, das ich als Brutegoismus bezeichnete.

Dieser Egoismus erklärt das feindliche Verhalten einzeln lebender und arbeitender Tiere zueinander, das sich besonders an zahlreich bevölkerten guten Nistgelegenheiten zu zeigen pflegt. Mit aller Energie werden Tiere der eignen Art ³⁾, die die bereits von andern geleistete Arbeit für ihre Brut ausnutzen wollen, abgewiesen ⁴⁾.

Da bei den Hautflüglern die ♂ an der Brutpflege nicht beteiligt sind und nach erfolgter Begattung absterben, so ergibt sich ganz von selbst bei den Tieren dieser Gruppe, deren Verbände sich nicht durch Spaltung des Volksganzen, wie z. B. bei der *Apis mell.* vermehren, daß die Nestgründung nur durch ein

¹⁾ Auch von der Faltenwespe *Polistes gallica* [siehe zunächst Leg. II, S. 281 Anmerkung], wurde durch v. Siebold, P. Marchal, Fertou, Cornel Schmitt und Bischoff die gemeinsame Nestgründung im teils mutmaßlichen, teils sicher festgestellten Anschluß an gemeinsame Überwinterung festgestellt. Diese Beobachtungen sind aber im Verhältnis zur Zahl der solitären Nestgründungen dieser Wespe derart verschwindend, daß wir sie hier kaum zu berücksichtigen brauchen, zumal von einer wirklich gemeinsamen Arbeit nie etwas zu sehen war. Hierher gehört auch die gelegentliche Benutzung eines gemeinsamen Nestganges von einigen begatteten und im Geschlechtsapparat normal entwickelten ♀, wie z. B. beim *Halictus sexcinctus*, einer von Lepeletier nicht näher beschriebenen Panurgusart u. a. Tiere mehr. In allen diesen Fällen kann von einer gemeinsamen Arbeit ebensowenig die Rede sein, da nachweislich jedes Tier seine Brutkammern von denen der andern weit entfernt anlegt und auch allein versorgt, also typisch solitäres Verhalten zeigt wie die Hummel- oder Wespenkönigin zur Zeit der Nestgründung.

²⁾ Soziale Hummeln und Wespenköniginnen stehen wenigstens in keinerlei Weise unter den Hilfswelchen.

³⁾ Natürlich auch die Schmarotzer (eine Ausnahme soll *Nomada* bilden)

⁴⁾ Über das Verhalten der Geschlechtstiere bei Hummel-, Bienen- und Ameisenfamilien siehe später. Über die ganz besonders interessanten Fälle bei Wespen berichtet Bischoff in dem großen Werke über die Biologie der Hymenopteren (Springer, 1927) an Hand der Roubandschen Untersuchungen. Das vortreffliche eben erwähnte Werk bringt zu den hier behandelten Fragen eine Fülle wichtigsten Materials.

Tier, eben die Nestmutter, sich vollziehen kann. Daraus resultiert naturgemäß eine Mutterfamilie, ein Mutter-Kinderverhältnis, welches bei allen diesen Formen dahin spezialisiert ist, daß die Nachkommen dieser Mütter eine ganze Zeit hindurch rein weiblichen Geschlechts sind unbeschadet der Fragen, ob hierfür nun die Dzierzonregel verantwortlich zu machen ist oder andere Faktoren (s. o.). Für die Bildung einer derartigen Mutterfamilie ist selbstverständlich ein ständiger Kontakt der Staatsgründerin mit ihren Kindern erforderlich. Über die Gründe des Verbleibens der Kinder im Nest und bei der Mutter habe ich früher bereits berichtet. Sie sind in erster Instanz in der Reduktion des Geschlechtsapparates und damit in Zusammenhang in dem nur mäßig oder überhaupt nicht entwickelten Brutegoismus zu suchen.

Bei Hummeln und Wespen löst sich das Gemeinwesen gegen Ende des Jahres im Herbst auf. Klimatische Faktoren sind mit ziemlicher Sicherheit hierfür verantwortlich zu machen.

Eine Reihe von Ursachengruppen sind also bei unsern Hummeln und Wespen an der Entstehung der Mutterfamilie beteiligt: 1. Der Brutegoismus, der die solitäre Nestgründung nach sich zieht, 2. alle die Faktoren, die ein Verbleiben der Kinder im alten Nest ermöglichen, 3. Faktoren der Geschlechtsbestimmung, die das spätere Erscheinen der ♂ veranlassen und 4. endlich Ursachen ökologischer Art: des Klimas z. B., die zur Auflösung dieser Gemeinwesen Veranlassung geben.

Von den höheren Staatsformen hat die Mutterfamilie der Ameisen mit den eben beschriebenen noch die meiste Ähnlichkeit. Auch hier wird in der Regel das Gemeinwesen von einem einzigen begatteten Weibchen aus brutegoistischen „Motiven“ gegründet, auch bei den Ameisen bleiben die Kinder aus prinzipiell gleichen Ursachen wie bei Hummeln und Wespen bei der Mutter.

Zwei wesentliche Unterschiede bestehen jedoch. Der Ameisenverband löst sich nicht wie bei den oben beschriebenen Tieren im Herbst auf, er ist von mehrjähriger Dauer, perennierend, wie der terminus technicus lautet; die Nestgründung bzw. die Erscheinungszeit der ♂ ist also nicht an das Ende des Jahres geknüpft. Der zweite Unterschied ist in den Königinnen oder Nestmüttern dieser beiden Gruppen zu suchen. Während die Nestgründerinnen der Hummeln und Wespen¹⁾ als die größten, und im Geschlechtsapparat am weitesten entwickelten weiblichen Tiere durch die stets zunehmende Zahl der fütternden Tiere (L. II. T.) und, teil-

¹⁾ Das gleiche gilt für den *Halictus malachurus* K., dessen Ausnahmestellung im Mutter-Kinderverhältnis wir später besprechen werden.

weise im Zusammenhang hiermit, durch die Menge des gebotenen Larvenfutters, automatisch möchte man sagen, gegen Ende des Flugjahres erst erscheinen, sind die Königinnen der Ameisen (das gleiche gilt für Bienen und Termiten) Zuchtprodukte der Arbeiterinnen und verdanken ihre Entwicklung einer Nährmasse, die im Gegensatz zu den einfacheren Staatsformen von der die Arbeiterinnen¹⁾ liefernden qualitativ verschieden ist. Umweltfaktoren, wie Klima und die Menge des in der Natur gebotenen Futters, bestimmen bei den einfacher organisierten Vergesellschaftungen mit fast mathematischer Notwendigkeit ein kontinuierliches Zahlreicher- und Größerwerden der Individuen im Laufe eines Jahres. Die Aufzucht der Geschlechtstiere bei Ameisen (das gleiche gilt auch für Bienen und Termiten) ist aber durch Ursachen bestimmt, die der Vergesellschaftung selbst entspringen infolge einer hinreichend langen sozialen Betätigung im Laufe ihrer Entwicklung (s. w. u.). Daher auch die Erscheinung einer gleichzeitigen Aufzucht von Königinnen, ♂ und Arbeiterinnen wenigstens zu jener Zeit der Staatsvermehrung im Gegensatz zu dem zeitlichen Hintereinander: kleine Hilfsweibchen, große Hilfsweibchen, Geschlechtstiere ♂ und ♀ — alles in allmählichen Übergängen natürlich — bei Hummeln, Wespen und auch dem *Halictus mal. K.*

Die Mutterfamilie der Bienen ist nun noch weiter spezialisiert als die der Ameisen. Eine solitäre Nestgründung kommt überhaupt nicht in Frage, da diese Staaten durch Spaltung der ganzen Gesellschaft in mehrere Teile sich vermehren. Wohl aber finden wir in der Regel wie bei den andern beschriebenen Formen nur ein Geschlechtstier, als Folge jenes brutegoistischen Verhaltens der im Geschlechtsapparat stark entwickelten Tiere.

Ich glaube, die aufgezählten einzelnen Mutterfamilien geben Veranlassung genug, nicht so ohne weiteres von dem einen Mutter-Kinderverhältnis bei den Insekten schlechthin zu sprechen und ohne genauere Analyse es zum Mittelpunkt und Vergleichsobjekt deszendenztheoretischer Betrachtungen zu machen.

Keineswegs sind die einzelnen Mutterfamilien der staatenbildenden Hymenopteren Gruppen einander homolog. Das ihnen allen Gemeinsame ist das Zusammenleben einer Mutter mit zahlreichen rückgebildeten Kindern weiblichen Geschlechts, ist das Auftreten der ♂ nur zu kurzen Zeiten.

Nur das Vorhandensein des einen Geschlechtstieres ist bei allen diesen Insektenstaaten auf eine gemeinsame Ursache

¹⁾ Das gleiche gilt natürlich auch für die bei vielen Insektenstaaten dieser Entwicklungsstufe vorkommenden andern Kasten: Soldaten usw.

zurückzuführen, den Brutegoismus¹⁾. Bei allen andern aber bestehen nur äußerliche Ähnlichkeiten. Die Erscheinungszeit der ♂ ist bei den einfacheren Staaten sicherlich durch andere Ursachen bestimmt als bei den übrigen. Die Aufzucht der Geschlechtstiere erfolgt bei Hummeln und Wespen²⁾ unter ganz andern Gesetzmäßigkeiten als bei Bienen, Ameisen und auch Termiten. Auch die einzelnen Staatsgliedergruppen sind bei den verschiedenen Formen wesentlich voneinander verschieden. Eine Hummel- oder Wespenkönigin ist ein auch in psychischer Beziehung hochentwickeltes Weibchen im Gegensatz zu dem Geschlechtstier der Ameisen, das allerdings zur Nestgründung und primitivsten Brutpflege noch imstande ist, von der Bienenkönigin gar nicht zu reden. Umgekehrt geben zwar die Hilfswelbchen der Hummeln und Wespen bzw. die im Geschlechtsapparat reduzierten ♀ der Mutter an „Intelligenz“ nichts nach³⁾, sie sind im großen und ganzen nur kleinere Vertreter ein und desselben Typs. Bei den andern Staatsformen jedoch sind die Arbeiterinnen etwas gänzlich anders, wenigstens phänotypisch gesehen, als die Königinnen. Starke Degeneration des Propagationsapparates geht mit starker Entwicklung des Zentralnervensystems und aller mechanischen Umweltsorgane Hand in Hand.

Wir behandeln nunmehr den wichtigsten Fragekomplex über die Bedeutung des Mutter-Kinderverhältnisses des Matriarchats, für das Staatenleben der Insekten. Bei dieser Untersuchung werden für uns folgende Gesichtspunkte maßgebend sein müssen:

Ist das Verwandtschaftsverhältnis als solches von Bedeutung, würde mit andern Worten nur dann von einem Staatenleben zu reden sein, wenn die Mutter samt ihren Kindern in ihm als tätige Faktoren nachzuweisen sind; würde das Fehlen der Mutter eine derartige Vergesellschaftung unmöglich machen, ist es unbedingt nötig, daß die reduzierten ♀ Geschwister oder überhaupt verwandt sind? Welche Beziehungen bestehen zwischen Nestmutter (Geschlechtstier) und den reduzierten Formen, welche Beziehungen bestehen innerhalb der letzten Gruppe allein? Ist die Funktion, die z. B. die Nestmutter ausübt, an ihr Verwandtschaftsverhältnis zu den andern Staatsgliedern gebunden und wie weit kann sie ersetzt werden?

Oben bereits (S. 8) habe ich das Wesentliche des Insektenstaates kurz hervorgehoben. Auch hier mag ja summarische De-

¹⁾ Ob das neue Gemeinwesen solitär oder durch Spaltung eines Staates entsteht, ist in dieser Beziehung ja gleichgültig.

²⁾ Auch dem *Halictus mal. K.*

³⁾ Das Gehirn scheint allerdings relativ ein wenig kleiner zu sein (vgl. von Alten, Armbruster usw.).

inition noch genügen. Daß in einem Insektenstaat, der solitär gegründet wird, bzw. nur ein Geschlechtstier aufweist, das arbeitende Formen zu erzeugen vermag, jenes enge Verwandtschaftsverhältnis notwendig gegeben ist, dürfte klar sein. Nicht aber erwiesen ist die Notwendigkeit dieser Verwandtschaftsbeziehung für das Staatenleben selbst.

Schauen wir uns um. Die nächsten Verwandten unserer Hummeln und Wespen in den Tropen leben zu einem großen Teil in perennierenden Staaten, die stets eine größere Zahl von Geschlechtstieren ♀ und ♂ neben den Hilfsweibchen aufweisen. Diese Königinnen sind aber, wie wir aus der mehrjährigen Lebenszeit dieser Vergesellschaftungen mit Sicherheit entnehmen können, nicht nur Nestmütter, sondern z. T. auch Geschwister der Hilfsweibchen. Und trotz allem ein wohlgeordnetes Staatenleben, im Prinzip von dem unserer Hummeln und Wespen in Nichts zu unterscheiden.

Auch bei Ameisen sind häufig eine oft große Zahl von Geschlechtstieren in einem Nest festgestellt worden. Auch diese Tiere sind sicherlich nicht die Nestgründer oder -mütter gewesen. Das wird jeder Kenner bestätigen.

Häufig sind auch die Fälle, in denen wir zwar nur eine Königin haben, die aber, wie in den oben geschilderten Fällen, als Schwester der Hilfsweibchen anzusprechen ist. Das gilt regelmäßig zu gewissen Zeiten bei der *Apis mell.* und wahrscheinlich auch bei Meliponen und Trigonen. Bekanntlich bleibt die eben geschlüpfte Königin mit einem Teil der Arbeiterinnen, ihren Schwestern, im Stocke zurück und ist erst nach deren Tode als wirkliche Nestmutter zu betrachten. Wer wollte aber behaupten, das Staatenleben dieser Tiere sei zu beiden Zeiten etwas Verschiedenes?

Ganz ähnlich liegen die Fälle, in denen regelmäßig oder nur bei Verlust der Geschlechtstiere junge Larven, die eigentlich zu Arbeiterinnen bestimmt waren, zu Königinnen umgezüchtet werden, eine Erscheinung, die bei allen komplizierten Staaten und natürlich nur bei diesen oft genug zu beobachten ist. Auch hier wird ohne Änderung am Staatsbetriebe eine beliebige weibliche Larve auf hinreichend niedriger Entwicklungsstufe zum Geschlechtstier. Nicht selten sogar wurden mehrere derartige Nachschaffungsköniginnen in einem Tierverband festgestellt.

Auch die Termiten sind hier zu erwähnen. Ihre Staaten werden in der Regel von einem Pärchen gegründet¹⁾, wir haben also eine typische Elternfamilie. Aber auch hier finden wir alle

¹⁾ Die Brutarbeiten werden bekanntlich bei diesen Tieren von reduzierten ♂ und ♀ verrichtet.

Ausnahmen, von denen wir eben gesprochen haben, nur unter Einbeziehung des männlichen Geschlechts. Wir finden bei ihnen regelmäßig oder nur ausnahmsweise eine oft große Zahl echter Geschlechtstiere, wir finden ebenso Nachschaffungsköniginnen.

Es gibt aber auch Fälle, in denen die Nestmutter oder Königin überhaupt fehlen kann. Ich erinnere an den *Halictus malachurus* K., der in der ersten Generation eines Jahres solitär, in den beiden andern aber in einem wenn auch einfachen, so doch nicht minder typischen Staatsverband lebt. Das Gemeinwesen wird im Frühjahr von einem solitären normalen ♀ gegründet, das zum mindesten in 50 % aller Fälle vor dem Erscheinen der ersten Kinder stirbt, in den andern Fällen infolge Altersschwäche in der Eiablage oder jeder Art Brutpflege sich überhaupt nicht betätigt. Die sämtlich mehr oder minder reduzierten Tiere II. ¹⁾ oder III. Generation sind wie die Hilfswibchen der Hummeln und Wespen zur Eiablage befähigt, vermögen aber, wie erwähnt, auch ohne Begattung neue weibliche Tiere zu erzeugen.

Hierher gehört auch die Kapbiene, deren Arbeiterinnen regelmäßig die gesamte Erzeugung auch neuer brutarbeitender Tiere, der Arbeiterinnen also, übernommen haben (s. S. 10) und ausnahmsweise auch die *Apis mell.* zu Zeiten der Weisellosigkeit (drohnenbrütig).

Aber auch ein Verwandtschaftsverhältnis weiterer Art ist weder bei der Beziehung zwischen der Königin und den Hilfswibchen bzw. Arbeiterinnen, und auch noch innerhalb der letzten Gruppe allein notwendig. Unter natürlichen Lebensbedingungen sind natürlich infolge der Entstehungsart der Insektenstaaten die Tiere irgendwie miteinander verwandt. Jedem Imker aber ist es ganz geläufig, daß man unter Beachtung der nötigen Vorsichtsmaßregeln einem weiselosen Volk eine fremde Königin sogar anderer Rasse zugeben kann, ohne den Betrieb wesentlich zu stören. Auch Ameisen nehmen unter Umständen fremde Geschlechtstiere auf. Andererseits lassen sich auch zwei Bienenvölker selbst verschiedener Rassen, von denen eines weisellos gemacht ist, ohne Mühe zusammenschlagen. Die Arbeiterinnen der verschiedenen Stöcke vertragen sich sehr bald und finden sich bald zu einem geordneten Staatsbetrieb mit vereinten Kräften zusammen. Das gleiche gilt für Ameisen; die verschiedenen Arten sind hier sogar natürlicherweise zu sogenannten gemischten Kolonien vereinigt. Aus den von einer Art geraubten Puppen entwickeln sich Arbeiterinnen, die die Brut der Räuber wie sonst die ihrer eignen Artgenossen aufziehen. Würde man die Artzugehörigkeit derartiger

¹⁾ Also ihre Kinder.

gemischter Kolonien nur nach der Betätigung im Staatshaushalt feststellen, so würde man auf die größten Schwierigkeiten stoßen, da alles wie in einem normalen Volk seinen Lauf nimmt. Aber auch künstlich können junge und alte, wenige und zahlreiche Arbeiterinnen nahe verwandter Arten, die stellenweise sogar andern Unterfamilien angehören, zu einem einheitlichen Ganzen, einem neuen Staat vereinigt werden (s. Brun, Escherich, Fielde, Forel, Wasmann u. a.).

Über die Beziehungen der Königin zu den der übrigen Volksgenossen liegt bei den komplizierten Staaten eine reiche Literatur vor. Ganz allgemein läßt sich sagen, daß die Nestmutter sich der regsten „Anteilnahme“ seitens der Arbeiter erfreut. Die Königin wird gefüttert, geputzt, vor jeglicher Gefahr sorgsam behütet und dergleichen mehr, verhält sich aber im großen und ganzen den ♀ gegenüber passiv, es sei denn, daß sie ihren „Wunsch“ zur Nahrungsaufnahme durch Betrillern mit den Fühlern oder auf sonst eine Weise kundgibt. All diese Erscheinungen haben sich erst im Laufe der Insektenstaaten-Entwicklung herausgebildet und sind nur aus der Verschiedenheit der Arbeitsleistung, nicht aber des Verwandtschaftsverhältnisses zu verstehen, das, wie ich oben zeigte, keine Rolle spielte. Ursächlich begründet aber werden sie durch die Arbeiterinnen selbst, die die Zucht der „geistig“ und in mancher Beziehung auch „körperlich“ degenerierten Tiere zur Erhöhung der Eiablage übernommen haben¹⁾. Diese Zuchtfähigkeiten der ♀ hängen mit ihrer sozialen Tätigkeit, mit der Rückbildung des Geschlechtstraktus und einer damit verbundenen erhöhten Leistungsfähigkeit des Gehirns aufs engste zusammen. Darüber soll später ausführlich berichtet werden.

Auch die Beziehungen der arbeitenden reduzierten Formen (gegenseitige Fütterungsmaßnahmen usw.) zueinander sind ganz ähnlich begründet. Auch sie ergeben sich mit Notwendigkeit aus der stets zunehmenden Komplikation mit der ständig wachsenden Zahl der Arbeitsarten, die auch aus jenen oben erwähnten sich entwickelnden geistigen Fähigkeiten und durch die oft ungeheure Zahl der Staatsglieder verständlich wird.

Selbstverständlich ist das eigentliche soziologische Problem die Frage nach der Notwendigkeit des Zusammenschlusses einer Reihe von Individuen zu einem irgendwie geordneten Verband keineswegs angeschnitten, wenigstens soweit hier diese Notwendigkeit in „Bedürfnissen“ des Individuums zur Gesellung in Betracht

¹⁾ In Wirklichkeit sind die Merkmale „geistig“ und „körperlich“ aufs innigste verknüpft. Es handelt sich in allen diesen Fällen um die Rückbildung der Organe, die die Beziehung zur ursprünglichen Umwelt verringern, Gehirn, Sinnesorgane, Sammelapparate usw.

gezogen wird. Mit dem übel beleumderten sozialen Instinkt, mit Geselligkeitstrieb wird man hier ebensowenig auskommen wie in der Soziologie des Menschen, die sich in der modernen formalen Richtung in Ablehnung jeder kausal-analytischen Methode lediglich auf die Beschreibung der einzelnen Gruppen, ihre Beziehungen zueinander usw. beschränken muß.

Die primitiven Staatsformen der Hummeln, Wespen und des *Halictus mal. K.* weisen so gut wie gar keine Beziehungen der einzelnen Individuen untereinander auf, das gilt sowohl von dem Verhältnis der Mutter zu den Kindern¹⁾ wie auch von dem der Kinder untereinander. Natürlich können die Tiere eines Nestes wie bei den später entwickelten Formen Volksgenossen von Individuen einer anderen Gesellschaft unterscheiden, das vergesellte Tier ist auch hier in den Wahrnehmungskreis des anderen einbezogen, es weicht z. B. vor einem andern aus, läßt ein anderes erst in das Flugloch hinein usw.

Arbeitsleistungen der Nestbewohner gleichwelchen Verwandtschaftsgrades am anderen Individuum des gleichen Staates fehlen hier. Auf diesem Stadium, aus dem sich allerdings die komplizierteren Formen entwickelt haben, entspricht ihre Arbeitsleistung im wesentlichen der eines solitären Tieres nur mit dem Unterschied, daß eine Reihe von Arbeiten nicht wie beim Einsiedler hintereinander, sondern von einer mehr oder minder großen Tierzahl gemeinsam und gleichzeitig verrichtet wird.

Von einer verwandtschaftlichen Rangordnung in soziologischer Beziehung, derart nämlich, daß die Königin, weil sie Nestmutter ist, den Kindern übergeordnet ist, kann bei den Insekten keine Rede sein. Ebensowenig sind alle anderen Verwandtschaftsverhältnisse von Bedeutung für das Staatenleben. Das dürfte aus dem Vorangegangenen klar geworden sein, selbst wenn wir vom rein Gesellschaftlichen absehen, wenn wir lediglich an den Sinn des Staatenlebens denken, der in einer zwangsläufigen und natürlich keineswegs beabsichtigten gemeinsamen Brutpflege zu suchen ist, so kommt der Nestmutter im Anfangsstadium der Staatsphylogenese nur dann eine Bedeutung zu, wenn die Geschlechtsbestimmung der betreffenden vergesellten Spezies der Dzierzonregel folgt. In diesem Fall ist es aber eine spezifisch an die solitäre Nestbegründerin gebundene Funktion der Besamungsfähigkeit, deren die Kinder, weil sie unbegattet sind, nicht fähig sind, die jedoch die Königin nicht als Mutter, sondern als alleinige Weibchen-erzeugerin notwendig macht. Wie ich oben zeigte, fällt diese an die Nestgründerin gebundene Funktion als notwendig fort,

1) Fehlt natürlich beim *Halictus mal. K.*

wenn, wie z. B. beim *Hal. mal.* K.¹⁾ auch die unbegatteten Hilfsweibchen zur Weibchenerzeugung befähigt sind.

Mit der Weiterentwicklung der Hilfsweibchen zu Arbeiterinnen, zu Tieren also, die zur Eiablage selbst immer weniger in der Lage sind, fällt die Entwicklung eines oder nur ganz weniger Tiere zu alleinigen Erzeugern weiterer Nachkommen zusammen. Diese Geschlechtstiere haben auch allen Ansprüchen eines erheblich verstärkten Propagationsgeschäftes zu genügen. Das in der Regel in der Einzahl vertretene Geschlechtstier ist meistens die Mutter der andern Staatsglieder, braucht es aber keineswegs zu sein, denn seine Entstehung ist ganz in den Machtbereich der Arbeiterinnen gegeben, die gegebenen Falls aus der Reihe ihrer noch unentwickelten Schwestern eine Königin oder Nestmutter ziehen können. Schon oben habe ich den Beweis erbracht, daß in keinem Falle die Funktion der Königin an ihr Verwandtschaftsverhältnis zu den andern gebunden ist. Sie ist auf alle Fälle durch ein Tier von der selben Leistungsfähigkeit, durch mehrere Individuen von geringerer Fortpflanzungskraft ersetzbar. Immer handelt es sich für die Arbeiterinnen um das Geschlechtstier, dem sie einen großen Teil der Arbeitskraft widmen, nicht aber um die mütterlichen Qualitäten der Eierlegemaschine, wie man treffend die Königin genannt hat. Daß Geschlechtstier aber und Nestmutter auch bei diesen höheren Staatsformen so häufig zusammenfallen, wird durch eine Reihe allgemeiner Faktoren bewirkt u. a.: Den Brutegoismus der Geschlechtstiere, den geringen oder überhaupt nicht vorhandenen Begattungstrieb der Arbeiterinnen und die im Laufe der Entwicklung ständig abnehmende Eierlegetätigkeit der arbeitenden Formen. Dazu kommt noch die Sinnesempfindlichkeit der Staatsglieder, die unabhängig vom Brutegoismus, als bloße Geruchsantipathie eine Durchsetzung mit Geschlechts- oder Arbeitstieren — ein Ähnliches gilt für die einfachen Staaten — aus anderen Nestern verhindert²⁾: Die Exklusivität der Insektenstaaten.

Als Quintessenz unserer bisherigen Untersuchung ist festzustellen, daß weder die Dzierzonregel bzw. die willkürliche Geschlechtsbestimmung allein noch in Verbindung mit dem Mutter-Kinderverhältnis, noch das letztere als solches für das Staatenleben von grundlegender Bedeutung ist. Überall finden wir Ausnahmen unter Beibehaltung eines typischen Staatsverbandes. Es gibt ein Staatenleben ohne Dzierzontyp und ohne Kontakt von Mutter und Kind. Da aber, wo wir in einem Insektenstaate einem

¹⁾ Hier stirbt bekanntlich die Nestmutter meist vor dem Ausschlüpfen der ersten Hilfsweibchen.

²⁾ Abgesehen von künstlichen Eingriffen.

besonderen Verwandtschaftsverhältnis: Der Mutter bzw. Eltern ¹⁾ mit ihren Kindern begegnen, verbirgt sich unter diesem verwandtschaftlichen Gewande ein Funktionsverhältnis zwischen der Unfähigkeit zur Erzeugung brutarbeitender Formen (Hummeln, Wespen) oder teilweiser Sterilität (Bienen, Ameisen, Termiten) bei den Hilfswelbchen bzw. Arbeiterinnen und erhöhter Fortpflanzungsfähigkeit i. d. R. bei einem Tier, das aus allgemeinbiologischen Gründen, die ich oben auseinandersetzte, häufig genug über mehr oder minder lange Zeit auch die Nestmutter ist. Die in diesem Verhältnis ausgedrückten Funktionen der Staatsglieder sind allein entscheidend, nicht aber die Verwandtschaftsbeziehungen ihrer Träger zueinander. Auch die innerhalb der großen Gruppe der reduzierten Tiere, hauptsächlich bei den komplizierten Staaten, den Arbeiterinnen evtl. Soldaten usw. zu beobachtenden gegenseitigen Bezugnahmen zwecks Ernährung oder gemeinsamer und gleichzeitiger, aber gruppenweise geteilter Verrichtung einander ergänzender Arbeiten an der Brut usw., erklären sich ebensowenig aus dem Verwandtschaftsverhältnis dieser Tiere zueinander, sondern erweisen sich als Folgen einer mehr oder minder großen Zahl zusammenlebender Individuen im Dienste gemeinsamer Brutpflege.

Es ist noch nicht allzulange her, daß die Geschlechtsbestimmung der Honigbiene fast das einzige Problem im Bienenstaate war, das sich des Interesses der Zoologen erfreuen durfte. Alles andere trat zurück und wurde erst durch die Untersuchungen von Frischs, Röschs u. a. einer exakten wissenschaftlichen Forschung zugänglich gemacht. Aber auch heute noch sind die eigentlichen Probleme des Insektenstaates selbst: gemeinsame Arbeit und Arbeitsteilung, sind die rein soziologischen Fragen kaum in Angriff genommen. Hier eröffnet sich auch entomologisch geschulten Laien, vor allen Dingen dem Imker, ein weites Feld fruchtbarer wissenschaftlicher Arbeit, das zuerst einmal von allem befreit sein muß, das den Anspruch wirkliche Klärung zu bringen nicht zu rechtfertigen vermag, ja nur zur Verschleierung der eigentlichen Probleme beiträgt. Der große Widerstand, den die Vertreter der Dzierzonschen Geschlechtsbestimmungsweise bei den Imkern fanden, ist m. E. in der, man möchte fast sagen, instinktiven Abneigung des Bienenzüchters gegen das Etwas zu suchen, das zwar an sich wirklich gegeben ist, aber wie er ständig wahrnimmt, nur einen geringen Platz in der ganzen Problematik des Insektenstaates-lebens einnimmt. Dieses Etwas ist eben die Dzierzonsche Geschlechtsbestimmungsweise.

1) Termiten.

Literaturverzeichnis.

1. v. Alten, H., Zur Phylogenie des Hymenoptereengehirns. Jenaische Zschr. Naturw. v. 46 (N. F. 39), Heft 2, 1910.
2. Armbruster, L., Bienen- und Wespengehirne. Arch. f. Bienenk. v. 4, 1920.
3. Bischoff, H., Hymenoptera, aus Biologie der Tiere Deutschlands. Teil 42. Berlin 1923.
4. Ders., Biologie der Hymenopteren. Berlin 1927. (Nach der Umbruch-Korrektur des Autors.)
5. v. Buttell-Reepen, H., Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Leipzig 1903.
6. Ders., Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig 1915.
7. v. Frisch, K., Die Sprache der Bienen. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. u. Phys. v. 40, 1923.
8. Legewie, H., Beiträge zur Biologie der Bienengattung *Halictus*. Mitt. Bad. Landesver. f. Naturk. N. F. v. 1, Heft 9, 1922.
9. Ders., Zur Theorie der Staatenbildung I. Teil. Die Biologie der Furchenbiene *Halictus malachurus* K. Zschr. wiss. Biol. Abt. A. v. 3, 5. Heft, 1925.
10. Ders., Zur Theorie der Staatenbildung II (allgemeiner Teil). Ebenda v. 4, Heft 1—2, 1925.
11. Ders., Zum Problem des tierischen Parasitismus I. Teil. Ebenda v. 4, 3. Heft, 1925.
12. Ders., Tier- und Menschenstaat. Pressedienst „Das Wissen“ II. Jahrg., Ausgabe Januar 1925. Berlin, Arthur Lehmann.
13. Rösch, G. A., Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I. Teil. Zschr. wiss. Biol. Abt. C v. 2, 6. Heft.
14. Stöckhert, E., Über Entwicklung und Lebensweise der Bienengattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer (Hym.). Konowia v. 2, Heft 1—6, 1923.

Die hinreichend bekannten Schriften von Escherich, Wasmann usw. über Ameisen und Termiten wurden aus Gründen der Raumersparnis nicht ausdrücklich mitangeführt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Deutsche Entomologische Zeitschrift \(Berliner Entomologische Zeitschrift und Deutsche Entomologische Zeitschrift in Vereinigung\)](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [1927](#)

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

Artikel/Article: [Hauptprobleme des Insektenstaates. I. Geschlechtsbestimmung, Verwandtschaftsverhältnisse und Staatenbildung. 1-25](#)