

Sozialpolymorphismus bei Insekten

Probleme der Kastenbildung im Tierreich

Herausgegeben von

Prof. Dr. Gerhard H. Schmidt, Hannover

Mit Beiträgen von

*M. Autuori, C. Baroni Urbani, J. K. A. van Boven, M. V. Brian, A. Buschinger,
P. Cassier, R. A. Ceusters, B. Delage-Darchen, W. D. Hamilton, W. E. Kerr, W. Kloft,
G. Knerer, H. Kunkel, A. Ledoux, H. Löwenthal, M. Lüscher, Ch. D. Michener,
Ch. Noirot, L. Pardi, L. Passera, A. M. J. Raignier, H. Rembold, P-F Rösel,
Sh. F. Sakagami, G. H. Schmidt, Cl. Torossian*

2., unveränderte Auflage (Studienausgabe)
mit 281 Abbildungen und 83 Tabellen

FACHBEREICH BIOLOGIE (10)
der Technischen Hochschule Darmstadt
- Bibliothek -
D - 6100 Darmstadt / B. R. D.
Schnittsahnstraße

Inv.-Nr. 10 680

WVVG

Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH Stuttgart 1987

Inhaltsverzeichnis

GERHARD H. SCHMIDT

Polymorphismus, Arbeitsteilung, Kastenbildung	1
I. Phänomene des Polymorphismus	1
1. Allgemeines	1
2. Aufgliederung des Polymorphismus	2
II. Vergemeinschaftung und Arbeitsteilung	4
1. Allgemeine Einteilung und Kennzeichnung der Tierkollektive	4
2. Sub- und praesoziale Phänomene	11
a) Leben in der Gemeinschaft	11
b) Aggregationen	12
c) Brutvorsorge	15
d) Brutfürsorge und Brutpflege	17
3. Arthropodenfamilien	18
a) Adult-Larven-Familien	18
b) Mono- und heteromorphe Adultfamilien	22
c) Geschwisterverbände	23
d) Sippen	24
4. Tierstaaten	25
5. Der Gruppeneffekt	25
III. Das Problem der Kastenbildung	28
1. Vespiden	29
2. Apiden	32
3. Formiciden	37
a) Geschlechtstiere und Arbeiterinnen	43
b) Arbeitsteilung und Größenunterschiede: Polyethismus	47
c) Alter und Funktionswechsel	49
4. Termiten	49
IV. Schlußbetrachtung	52
V. Literatur	54

WILLIAM D. HAMILTON

Evolution sozialer Verhaltensweisen bei sozialen Insekten	60
I. Einführung	60
II. Inclusive Fitness (Verwandtschaftsfitness)	62
III. Arbeiter von Termiten und andere Gruppen	66
IV. Hymenopteren: Die matrilineale Gemeinschaft	70
V. Vergemeinschaftung, Polygynie und Parasitismus	77
VI. Die Evolution der Männchen-Haploidie	87
VII. Symbiose	88
VIII. Literatur	90

WARWICK E. KERR

Genetik des Polymorphismus bei Bienen	94
I. Einleitung	94
II. Cytogenetische Aspekte	96
III. Verhalten von Allelen in Populationen	97
IV. Geschlechtsgebundene Gene	99
V. Genetische Variation bei Hymenopteren	100
VI. Bevölkerungsdichte und Anzahl der Nester	105
1. Populationsdichte	105
2. Genetisch aktive Population (N)	107
3. Populationsstruktur	107
VII. Literatur	108

PIERRE CASSIER

Der Phasenpolymorphismus der Wanderheuschrecken	110
I. Einleitung: Die Phasentheorie	110
II. Die wichtigsten Arten der Wanderheuschrecken	111
1. Taxonomische Merkmale	111
a) <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (R. und F.)	111
b) <i>Locusta migratoria capito</i> SAUSS.	112
c) <i>Locusta migratoria migratoria</i> L.	112
d) <i>Locusta migratoria malinensis</i> MEYEN	113
e) <i>Locusta migratoria gallica</i> REMAUDIERE	113
f) <i>Schistocerca gregaria</i> FORSKAL	113
g) <i>Nomadacris septemfasciata</i> SERVILLE	114
h) <i>Doclostaurus maroccanus</i> THUNBG.	114
i) <i>Locustana pardalina</i> WALKER	114
j) <i>Chortoicetes terminifera</i> WALKER	115
III. Der Phasenpolymorphismus: Die Wirkung der Bevölkerungsdichte	115
1. Direkte Wirkungen	115
a) Bei den Larven	115
b) Bei den Imagines	116
2. Durch die Abstammung übertragene Wirkungen: Die Junglarven	123
IV. Die pluri-faktorielle Determinierung des Phasenpolymorphismus:	
Die Rolle der ökologischen Faktoren	126
V. Das Verhalten der Wanderheuschrecken	128
1. Die Wanderphase	128
a) Der Tagesablauf der gregären Larven	128
b) Die Wanderung der Larven	130
c) Das Verhalten der gregären Imagines auf dem Boden: Marsch, Paarung, Eiablage	131
d) Der Flug der gregären Tiere	132
2. Die solitäre Phase	133
a) Der Tagesablauf der Larven und Imagines	133
b) Der Nachtflug der solitären Imagines	133
VI. Die Etappen der Phasenumwandlung. Die Auflösung der Wanderpopulation	134
1. Die Konzentrierung	134
a) Die reelle Konzentrierung	135
b) Die virtuelle Konzentrierung	135

2. Die Aggregation	135
3. Der eigentliche Gregarismus	136
4. Auflösung und Zerstreuung der gregären Populationen	136
VII. Die endokrine Kontrolle der Phasendifferenzierung. Experimentelle Beobachtungen und Gegebenheiten	137
1. Die Rolle der Corpora allata	137
2. Wirkung der Ventraldrüsen	138
3. Rolle des Gehirns und der Pars intercerebralis	139
VIII. Schlußfolgerungen	141
IX. Literatur	142

HARTWIG KUNKEL UND WERNER KLOFT

Polymorphismus bei Blattläusen	152
I. Einleitung	152
II. Gruppeneffekt und Polymorphismus	155
1. Abklärung des Begriffs GE bei Aphiden	156
2. Zur Frage des Wirkungsmechanismus	160
III. Andere, den Polymorphismus bedingende Faktoren	165
1. Nahrung	165
2. Temperatur	171
3. Luftfeuchte	172
4. Photoperiode	173
5. Ameisen und Parasiten	177
6. Innere Faktoren	177
a) Generationstrend	178
b) Alaten-Hemmfaktor	178
c) Oviparen-Hemmfaktor	180
d) Männchen-Hemmfaktor	181
IV. Schlußbetrachtung zur Morphendetermination	182
1. Innere Sekretion	182
2. Photoperiode	183
3. Ernährungssituation	188
4. Spezielle Eingriffe	195
V. Literatur	196

GERHARD KNERER

Soziale Adaptationen bei solitären Wespen	202
I. Einleitung	202
II. Bionomie der Symphyta	203
III. Bionomie der Apocrita	204
IV. Physiologische Präadaptation zum sozialen Leben	207
1. Gruppeneffekt	207
2. Nestbau, Brutvorsorge und Brutpflege	208
3. Geschlechtsbestimmung und Entwicklungsplastizität	210
V. Diskussion	212
VI. Literatur	214

LEO PARDI

Polymorphismus bei sozialen Faltenwespen	216
I. Einleitung	216
II. Kastenunterschiede	219
1. Stenogastrinae	219
2. Ropalidiinae	220
3. Polybiinae	221
4. Polistinae	225
5. Vespinae	227
III. Faktoren der Kastendifferenzierung	230
1. Präimaginale trophisch bedingte Differenzierung	230
2. Primäre imaginale Differenzierung	235
3. Sekundäre imaginale Differenzierung	235
a) Differenzierung in polygynen Gemeinschaften	235
b) Auftreten fertiler Arbeiterinnen	237
IV. Zusammenfassung mit Schlußfolgerungen	239
V. Literatur	241

CHARLES D. MICHENER

Polymorphismus bei allodapinen Bienen	246
I. Einleitung	246
II. Vorkommen von Sozietäten mit zwei oder mehr Weibchen	247
III. Polymorphismus	249
IV. Schlußfolgerungen	255
V. Literatur	255

SHÔICHI F. SAKAGAMI

Sozialstruktur und Polymorphismus bei Furchen- oder Schmalbienen (Halictinae)	257
I. Einleitung	257
II. Lebensweise und Sozialstruktur	258
1. Allgemeines über die Lebensweise	258
2. Nestbau und Brutpflege	259
3. Lebenszyklus und Sozialstruktur	261
III. Kastensystem und Polymorphismus	269
1. Allgemeines über den kastenbedingten Polymorphismus	269
2. Matrifilialer Polymorphismus bei <i>Evyllaëus</i>	271
3. Matrifilialer Polymorphismus bei <i>Dialictus</i>	273
4. Matrifilialer Polymorphismus bei <i>Halictus</i> s. lat.	274
5. Matrifilialer Polymorphismus bei <i>Augochlorella</i>	277
6. Polymorphismus bei semisozialen Arten	278
7. Polymorphismus bei der pleometrotischen Phase von matrifilialen Arten	279
8. Kasten und äußere Morphologie	281
IV. Schlußbetrachtungen über das Wesen des Kastensystems bei Furchenbienen	284
V. Literatur	289

SHÔICHI F. SAKAGAMI

Sozialstruktur und Polyethismus bei Prachtbienen	294
Zusammenfassung	296
Literatur	297

PETER-FRANK RÖSELER

Größenpolymorphismus, Geschlechtsregulation und Stabilisierung der Kasten im Hummelvolk	298
I. Einleitung	298
II. Arten und geographische Verbreitung	299
III. Formen des Polymorphismus	300
IV. Jahreszyklus eines Hummelvolkes	301
V. Probleme des Sozialpolymorphismus	304
VI. Unterschiede zwischen Königinnen und Arbeiterinnen	304
VII. Modifikabilität der Körpergröße	307
1. Beobachtungen über das Auftreten der verschieden großen Formen	307
2. Experimentelle Untersuchungen	309
3. Einfluß der Körpergröße auf die Arbeitsteilung	313
VIII. Entwicklung der Larven	314
1. Entwicklungszeiten	314
2. Wachstum von Arbeiterinnenlarven	315
3. Einfluß der Lage auf die Körpergröße	316
4. Determination der Larven	318
5. Bedeutung von Kopfdrüsensekreten für die Larvenaufzucht	320
IX. Korrelierte Aufzucht von Königinnen und Drohnen	322
X. Stabilisierung der Kasten innerhalb eines Volkes	327
XI. Schlußbetrachtung	331
XII. Literatur	333

WARWICK E. KERR

Geschlechts- und Kastendetermination bei stachellosen Bienen	336
I. Einleitung	336
II. Geschlechtsbestimmung	337
III. Kastenbildung bei den Meliponen	342
IV. Determination von Königinnen bei Trigonon	347
V. Literatur	348

HEINZ REMBOLD

Die Kastenbildung bei der Honigbiene, <i>Apis mellifica</i> L., aus biochemischer Sicht	350
I. Einführung	350
II. Ökologische Voraussetzungen für die Kastenbildung	351
III. Morphologie der Bienenkasten	352

IV. Die Nahrung der Bienenlarven	357
1. Zusammensetzung der Futtersäfte	358
a) Lipide der Bienenfuttersäfte	359
b) Niedermolekulare, wasserlösliche Inhaltsstoffe	360
c) Eiweißbestandteile	364
2. Bildung der Futtersäfte	364
V. Duftstoffe als Sozialhormone der Honigbiene	368
1. Pheromone der Arbeiterin	369
a) Der Sterzelduft	369
b) Der Alarmstoff	371
c) Pheromone mit noch unbekannter Struktur	372
2. Pheromone der Königin	372
a) Nachzuchtkontrolle durch die Königinsubstanz	372
b) Schwarmkontraktion	374
c) Der Sexuallockstoff	376
3. Zusammenfassung	377
VI. Die Postembryonalentwicklung der weiblichen Bienenkasten	378
1. Morphologische Entwicklungsunterschiede	378
2. Vergleichende biochemische Untersuchungen	383
a) Unterschiede im Energiestoffwechsel	384
b) Kastenspezifische Proteinsynthese	388
3. Der Determinator	392
VII. Schlußbetrachtung	395
VIII. Literatur	398

GERHARD H. SCHMIDT

Steuerung der Kastenbildung und Geschlechtsregulation im Waldameisenstaat	404
I. Einführung	404
II. Biologisches Verhalten des Waldameisenstaates im Jahreszyklus	405
1. Aufbau eines Waldameisenstaates	405
2. Verhalten der Arbeiterinnen	408
3. Verhalten der Königinnen	411
4. Geschlechtstieraufzucht	412
5. Begattung und Staatsgründung	413
6. Arbeiterinaufzucht und Einwinterung	416
III. Imaginale Kastenunterschiede	417
1. Körpergröße und Körperbau	417
2. Innere Organe und Arbeitsteilung	420
3. Soziales Verhalten (Alterspolyethismus)	423
a) Speicherphase	424
b) Aktivierungsphase	424
c) Brutpflegephase	426
d) Nestbau- und Verteidigungsphase	427
e) Außendienstphase	427
f) Schlußfolgerungen	428
4. Energiehaushalt und Reservestoffe	430
IV. Ökologische Voraussetzungen für die Kastenbildung	433
1. Volksstärke	433
2. Wärmehaushalt und Feuchtigkeit	433
3. Bedeutung der Jungarbeiterinnen	435
4. Einfluß der Nahrung	440

V. Bedeutung der sekretorischen Kopfdrüsen für die Kastenbildung	441
1. Lage und Morphologie der Drüsen	441
a) Labialdrüsen	443
b) Propharynxdrüsen	444
c) Mandibulardrüsen	444
d) Maxillardrüsen	445
e) Postpharynxdrüsen	445
f) Schlußfolgerungen	445
2. Ontogenetische Entwicklung und Funktionszyklen	446
a) Leydig'sche Hautdrüsen	446
b) Postpharynxdrüsen	447
c) Imaginale Labialdrüsen	449
3. Produzierte Sekrete und ihre Bedeutung	451
a) Propharynxdrüsen	451
b) Postpharynxdrüsen	452
c) Labialdrüsen	454
d) Kropfinhalt	456
4. Mechanismen der Sekretweitergabe	456
VI. Bedeutung der verschiedenen Eitypen für die Kastendetermination	457
1. Wintereier der Königin	458
2. Sommereier der Königin	460
3. Prädisposition der beiden Eitypen der Königin	462
4. Eier von Arbeiterinnen	466
VII. Bekanntes über Determinationsfaktoren	468
1. Physiologische Disposition des Volkes	468
2. Mögliche Determinationsstoffe	469
3. Mechanismus der Determination	471
VIII. Differenzierung der Kasten	472
1. Larvale Entwicklung	473
a) Anzahl und Unterscheidung der Larvenstadien	473
b) Larvenwachstum und Ernährung	474
c) Der larvale Mitteldarm unter dem Einfluß unterschiedlicher Ernährung	476
d) Trophogene Steuerung der Oenocytenaktivität und Reservestoffeinlagerung	480
e) Nutritiver Polymorphismus und Bildung von Interkasten	483
2. Metamorphose der Kasten	484
a) Äußere und innere Metamorphose der imaginalen Organe	485
b) Hormonale Steuerung und Stoffwechsel	487
c) Ausnutzung und Umwandlung der Speicherstoffe	492
d) Energiebilanz und Energieverbrauch	496
IX. Schlußbetrachtung	497
1. Männchenproduktion	498
2. Königinentstehung	501
3. Arbeiterinentwicklung	503
X. Literatur	504

LUC PASSERA

Kastendetermination bei der Ameise <i>Plagiolepis pygmaea</i> LATR.	513
I. Einleitung	513
II. Von der Königin abhängige Faktoren	515
1. Einfluß der Königin auf die Weibchenaufzucht	515

2. Untersuchung von Pheromonen	516
a) Epikutikuläre Pheromone	516
b) Wirkung von künstlichen Pheromonen	516
3. Sinnesreize	517
a) Visuelle Stimulation	517
b) Reizung der Geruchssinnesorgane	518
c) Reizung der Tastsinnesorgane	518
4. Schlußfolgerungen	519
III. Von den Arbeiterinnen abhängige Funktionen	519
1. Quantitative Nahrungsfaktoren	520
a) Einfluß des Fastens auf die Ammen	520
b) Einfluß der Ammenzahl	520
2. Qualitative Nahrungsfaktoren	520
a) Verschiedene Ernährungsweisen	520
b) Variation des trophischen Effektes	520
Bedeutung der Jahreszeit	
Physiologische Erschöpfung der Ammen	
c) Verhältnis zwischen Königin und Arbeiterinnen	522
3. Schlußfolgerungen	522
IV. Von den Larven abhängige Faktoren	522
1. Entwicklung der Larven des 1. Stadiums	523
2. Entwicklung der Larven des 2. Stadiums	523
3. Veränderung der Bipotenz der Larven des 3. Stadiums	523
a) Entwicklungstendenz der Sommerlarven	523
b) Notwendigkeit der Hibernation	524
4. Schlußfolgerungen	524
V. Determination unter natürlichen Bedingungen	524
1. Königinabhängige Faktoren	524
2. Arbeiterinabhängige Faktoren	524
3. Larvenabhängige Faktoren	525
4. Prozentanteil an erhaltenen Arbeiterinnen und Jungweibchen	525
VI. Einfluß von Parasiten-Königinnen	525
1. Einfluß der Königin von <i>Plagiolepis xene</i> Stärke	526
2. Wirkung der Königin von <i>Plagiolepis grassei</i> Le Masne et Passera	526
VII. Allgemeine Schlußfolgerungen	526
a) Königin vorhanden	526
b) Abwesenheit der Königin	528
VIII. Diskussion	529
1. Wirkung der Königin	529
2. Bedeutung der Winterruhe	530
3. Bedeutung der Ernährung	530
IX. Literatur	531

ANDRÉ LEDOUX

Polymorphismus und Kastendetermination bei den Weberameisen	533
I. Einleitung	533
II. Zusammensetzung der Sozietäten	533
1. Arbeiterinnen	534
2. Geschlechtstiere mit Flügeln	534
3. Verteilung der Brut	534

III. Biologischer Zyklus	536
1. Ursprung der verschiedenen Morphen des weiblichen Geschlechts	537
2. Cytologie der Gameten	538
a) Die Spermatogenese	538
b) Die Oogenese	538
IV. Schlußbetrachtung	539
V. Zusammenfassung	540
VI. Literatur	541

CESARE BARONI URBANI

Polymorphismus in der Ameisengattung <i>Camponotus</i> aus morphologischer Sicht.	543
I. Einleitung	543
II. Material und Methoden	545
III. Die wesentlichen Linien des Polymorphismus und der Kastendifferenzierung	547
1. Gruppe I	547
2. Gruppe II	548
3. Gruppe III	548
4. Gruppe IV	549
5. Gruppe V	549
6. Gruppe VI	549
7. Gruppe VII	551
IV. Polymorphismus in der Arbeiterinkaste	554
1. Untergattung <i>Myrmopsamma</i> , Forel	554
2. Untergattung <i>Camponotus</i> s. str.	554
3. Untergattung <i>Tanaemyrmex</i> , Ashmead	555
4. Untergattung <i>Myrmosericus</i> , Forel	558
5. Untergattung <i>Myrmothrix</i> , Forel	558
6. Untergattung <i>Myrmentoma</i> , Forel	558
7. Untergattung <i>Colobopsis</i> , Mayr	558
8. Untergattung <i>Myrmobrachys</i> , Forel	561
V. Schlußfolgerungen	561
VI. Literatur	563

MICHAEL V. BRIAN

Kastendetermination bei <i>Myrmica rubra</i> L.	565
I. Einleitung	565
II. Larvalentwicklung im Frühjahr	566
1. Merkmale der Entwicklung	566
2. Merkmale der Weiblichkeit	567
3. Normale Entwicklung der Weibchen	567
a) Gewicht/Zeit-Beziehung	568
b) Der Ablauf der Reifung	568
c) \log Gewicht/Reife	569
d) Flügelfläche/Reife	570
4. Entwicklung von Weibchen unter Mangelbedingungen	572
5. Vernalisation der Larven	573
6. Interkasten	575

7. Histologie des larvalen endokrinen Systems	576
8. Männchen	577
9. Einflüsse der Königinnen	578
III. Veränderung der Larvalentwicklung im Sommer	578
1. Die Qualität der Arbeiterinnen	578
2. Arbeiterinnenzahl	580
3. Futtermittelsversorgung	581
4. Temperatur	582
5. Anwesenheit von Königinnen	582
IV. Bipotenz der Eier	583
V. Diskussion	584
VI. Literatur	588

BERNADETTE DELAGE-DARCHEN

Polymorphismus in der Ameisengattung Messor und ein Vergleich mit Pheidole	590
I. Allgemeine Bemerkungen	590
II. Aspekte des Polymorphismus bei Messor	591
III. Fruchtbarkeit der Messor-Arbeiterinnen	592
IV. Entwicklung im Jahreszyklus	593
1. Winter bis Frühjahrsbeginn	593
2. Frühlingsbeginn	593
3. Ende des Frühlings	595
4. Während des Sommers	595
5. Ende des Sommers	596
6. Herbst	597
7. Schlußfolgerungen	593
V. Vergleich mit <i>Pheidole pallidula</i> Nyl.	598
VI. Das Problem der Larvenernährung	601
VII. Schlußbetrachtung	602
VIII. Literatur	603

ALFRED BUSCHINGER

Polymorphismus und Kastendetermination im Ameisentribus Leptothoracini	604
I. Einführung	604
II. Polymorphismus verschiedener Arten	605
1. Untergattung <i>Leptothorax</i> , EMERY (L.)	607
2. Untergattung <i>Mychothorax</i> , Ruzsky (M.)	609
3. Untergattungen <i>Temnothorax</i> , MAYR (T.), <i>Myrmammophilus</i> , FINZI, <i>Goniothorax</i> , EMERY und <i>Dichothorax</i> , EMERY	611
4. Sozialparasitische Genera	612
III. Kastenbildung	616
IV. Pathologische Formen	620
V. Übersicht und Schlußfolgerungen	620
VI. Literatur	622

Biologie und Polymorphismus von pilzzüchtenden Ameisen 624

HANS LÖWENTHAL

A. Allgemeine Übersicht 624

MARIO AUTUORI

B. Der Staat der Blattschneiderameisen 631

I. Entstehung eines <i>Atta</i> -Staates	631
1. Beginn der Nestgründung	631
2. Ernährung der Königin und ersten Arbeiterinnen	634
3. Eiablage	635
4. Brutpflege	635
5. Bevölkerung der Jungnester	637
6. Entwicklung der Jungbauten	640
II. Ausbreitung der Arten	642
1. Hochzeitsflug	642
a) Vorbereitung im Mutternest	643
b) Der Abflug	643
2. Zahl der geflügelten Geschlechtstiere	645
3. Reduktion der Zahl der Jungnester	646
III. Aufbau eines <i>Atta</i> -Staates	648
1. Monogynie	648
2. Pilzgärten und Zahl der Ameisen	649
3. Konstruktion eines Geschlechtstiere produzierenden Nestes von <i>Atta sexdens</i>	649
4. Aufbau und Pflege der Pilzgärten	652
5. Die Abraumkammern	653
IV. Literatur	654

CLAUDE TOROSSIAN

Polymorphismus und Kastendifferenzierung bei Dolichoderiden 657

I. Einleitung	657
II. Hauptsächlichste europäische Arten	658
1. <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (L.)	658
a) Biologische Grundlagen	658
b) Polymorphismus	658
c) Entstehung der Männchen	658
d) Differenzierung der weiblichen Kasten	661
2. <i>Tapinoma erraticum</i> LATR.	663
a) Polymorphismus	663
b) Entstehung der Männchen	663
c) Differenzierung der weiblichen Kasten	663
d) Vergleich mit <i>Dolichoderus</i>	664
3. <i>Iridomyrmex humilis</i> MAYR	664
III. Weitere Gattungen	664
1. In Europa: <i>Bothryomyrmex</i> , <i>Liometopum</i>	664
2. Außerhalb Europa: <i>Aneuretus</i> , <i>Azteca</i> , <i>Zatapinoma</i>	665
IV. Schlußbetrachtung	665
V. Literatur	666

ALBERT RAIGNIER, JOSEF VAN BOVEN UND ROBERT CEUSTERS.

Der Polymorphismus der afrikanischen Wanderameisen unter biometrischen und biologischen Gesichtspunkten	668
I. Allometrien bei Arbeiterinnen	668
1. <i>minima</i> -Arbeiterinnen (2,3 bis 3,1 mm)	670
2. <i>minor</i> -Arbeiterinnen (3,1 bis 4,3 mm)	672
3. <i>media</i> -Arbeiterinnen (4,3 bis 7,3 mm)	673
4. <i>major</i> -Arbeiterinnen (7,3 bis 13 mm)	674
II. Variabilität der Königinnen	675
III. Zur Biologie der Arbeiterinnen	681
1. Das Nest	681
2. Die Proviantierungszüge	682
3. Die Emigrations- oder Wanderkolonnen	683
IV. Zur Biologie der Königinnen	685
V. Rolle der Männchen in der Biologie der Kasten	689
VI. Literatur	692

MARTIN LÜSCHER

Kasten und Kastendifferenzierung bei niederen Termiten	694
I. Einleitung	694
II. Die Kasten und ihre Entwicklung	700
1. <i>Mastotermitidae</i>	700
2. <i>Kalotermitidae</i>	700
3. <i>Termopsidae</i>	705
4. <i>Rhinotermitidae</i>	705
5. <i>Hodotermitidae</i>	705
6. Allgemeine Bemerkungen zur Entstehung der Kasten	707
III. Die Regulation der Kastendifferenzierung	708
IV. Die Mechanismen der Kastendetermination	711
1. Die Kompetenz der Larven, Pseudergaten und Nymphen	711
2. Die Hemmwirkung der differenzierten Kasten	713
3. Stimulierende Faktoren	718
4. Die Verteilung der Pheromone im Staat	719
5. Äußere Faktoren der Kastendetermination	721
6. Die hormonalen Grundlagen der Kastendetermination	721
a) Die endokrinen Drüsen	721
b) Hormone und Ersatzgeschlechtstierbildung	724
c) Die Hormonabhängigkeit der Soldatenbildung	727
d) Die hormonale Steuerung der progressiven und regressiven Entwicklung	730
V. Der Mechanismus der Kasten-Elimination	733
VI. Schlußbetrachtung	734
VII. Literatur	736

CHARLES NOIROT

Polymorphismus bei höheren Termiten	740
I. Einleitung	740

II. Merkmale der verschiedenen Kasten	741
1. Imagines	741
a) Morphologie – Anatomie	741
b) Jungfernflug, Bildung der Paare	741
c) Funktionelle Geschlechtstiere	744
2. Arbeiter	745
a) Morphologie – Anatomie	745
b) Arbeitsteilung	746
3. Soldaten	746
4. Ersatzgeschlechtstiere	749
III. Bildung der Kasten im Verlauf der postembryonalen Entwicklung	749
1. Allgemeines	749
2. Die einzelnen Unterfamilien der <i>Termitidae</i>	751
a) <i>Termitinae</i>	751
b) <i>Apicotermitinae</i>	752
c) <i>Nasutitermitinae</i>	753
d) <i>Macrotermitinae</i>	754
3. Einfluß des Alters der Sozietät	755
4. Einfluß des Jahreszeitenzyklus	755
IV. Determination der Kasten	756
1. Das Individuum	756
2. In der Sozietät	756
V. Besonderheiten des Polymorphismus der Termiten. Seine Evolution innerhalb der <i>Termitidae</i>	759
1. Die Soldaten	759
2. Die Männchen und Weibchen	760
3. Zur genetischen Evolution des Polymorphismus	761
VI. Literatur	762

GERHARD H. SCHMIDT

Mechanismen der Kastenbildung und Steuerung des Geschlechtsverhältnisses	766
I. Einleitung	766
II. Psycho-physiologische Kastendetermination	767
1. Trophische Praedisposition	768
2. Bedeutung der Begattung	769
3. Attraktivität und Rangordnung	770
4. Disposition des Volkes	773
5. Vergleich Hymenopteren – niedere Termiten	775
III. Trophogene Determination	777
1. Rein trophogene Determination	779
2. Hibernäre und blastogene Praedisposition	782
3. Genetische Prädisposition	783
4. Manifestation der trophogenen Determination	784
IV. Entstehung der Soldaten, Dinergaten und Zwerge	787
1. Soldaten der Termiten	787
2. Dinergaten der Ameisen	788
3. Zwerge der Ameisen und Bienen	790
V. Steuerung der Männchenproduktion	791
1. Allgemeines zur Sexualität	791
2. Männchenentstehung bei diploider Geschlechtsbestimmung	793
3. Männchenproduktion bei haplo-diploider Geschlechtsbestimmung	794
a) Zustand der begatteten Königin	794

b) Nichtbegattete Weibchen und Arbeiterinnen	795
c) Nicht begattete „Königinnen“	796
d) Nahrungsfaktoren	797
e) Klimafaktoren	797
f) Regulation der Besamung durch die Königin	797
g) Diploide Männchen	798
VI. Schlußbetrachtung	799
VII. Literatur	804

GERHARD H. SCHMIDT

Soziogenese und Evolution des Sozialpolymorphismus	807
I. Einleitung	807
II. Prinzipien der Soziogenese	807
1. Die genetische Basis	808
2. Das Verwandtschaftskonzept	811
3. Der Sozialisierungsprozeß	814
a) Termiten	821
b) Faltenwespen	822
c) Bienen	826
d) Ameisen	831
e) Spinnen	834
f) Säugetiere	835
III. Evolution des Sozialpolymorphismus	839
1. Die Modifizierbarkeit des Individuums	839
a) Bedeutung der Nahrung und anderer ökologischer Faktoren	839
b) Bedeutung der Begattung	841
c) Regulierbare Alterung und Plastizität im Verhalten	844
2. Die Steuerungsfunktion der Nahrung	845
a) Entstehung von Königin und Arbeiterin	845
b) Entstehung des Arbeiterinpolymorphismus der Ameisen	850
c) Ernährung und Männchenproduktion	852
IV. Vergleichender phylogenetischer Ausblick	854
V. Literatur	858

ALFRED BUSCHINGER

Monogynie und Polygynie in Insektensozietäten	862
I. Einführung	862
II. Definitionen, Erscheinungsformen von Monogynie und Polygynie	862
III. Nachweise, Vorkommen und „Steuerung“ der verschiedenen Formen von Monogynie und Polygynie	867
1. Obligatorische Haplometrose	867
2. Obligatorische Monogynie	868
3. Funktionelle Monogynie	872
4. Oligogynie	873
5. Fakultative Polygynie	874
6. Obligatorische Polygynie	878
IV. Bedeutung der Monogynie und Polygynie für den Insektenstaat	880
1. Morphologie und Anatomie	880

2. Verhalten	882
3. Physiologie	883
V. Phylogenetische Aspekte der verschiedenen Formen von Monogynie und Polygynie	885
1. Beziehungen zwischen der allgemeinen Spezialisierung und Mono- bzw. Polygynie	885
2. Selektionsfaktoren für Monogynie oder Polygynie	887
3. Die Evolution von Monogynie und Polygynie	888
VI. Literatur	892

ALFRED BUSCHINGER

Polymorphismus und Polyethismus sozialparasitischer Hymenopteren	897
I. Einführung	897
1. Gastameisen	898
2. Temporäre Sozialparasiten	898
3. Sklavenhalter	899
4. Permanente Sozialparasiten	899
II. Der Polymorphismus der Sozialparasiten	900
1. Wespen und Bienen	900
2. Ameisen	900
a) Gastameisen	900
b) Temporäre Sozialparasiten	901
c) Permanent parasitische Ameisen mit Dulosis	902
d) Permanent parasitische Ameisen ohne Dulosis	904
III. Physiologische und ethologische Kastenmerkmale bei sozialparasitischen Ameisen	911
1. Die Geschlechtstiere	912
2. Die Arbeiterinnen	917
IV. Zur Evolution des Polymorphismus sozialparasitischer Hymenopteren	919
1. Bienen und Wespen	919
2. Ameisen	919
a) Entstehung und Weiterentwicklung permanenter Parasiten	926
b) Entstehung und Weiterentwicklung dulotischer Parasiten	926
c) Entstehung und Weiterentwicklung temporärer Parasiten	927
V. Schlußbetrachtung	929
VI. Literatur	930
Erläuterungen von Fachausdrücken	935
Verzeichnis der verwendeten Taxa	942
Autoren- und Namenverzeichnis	955
Sachverzeichnis	963