

COMPTES RENDUS DU V^e CONGRÈS
DE
L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Toulouse 5 - 10 Juillet 1965



Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

LABORATOIRE D'ENTOMOLOGIE DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

**UNTERSUCHUNGEN ZUM ATMUNGSSTOFFWECHSEL
DER ARBEITERINNEN VON *FORMICA POLYCTENA* FOERST.
(HYM., FORMICIDAE)**

von Gerhard KNEITZ

Am Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg stehen unter Leitung des Institutsvorstandes, Professor Dr. K. GößWALD die Untersuchungen zur vorbeugenden Wirkung der Waldameisen gegenüber Schadinsekten der Wälder im Vordergrund. Besonders die Art *Formica polyctena* hat sich dabei für einen praktischen Einsatz und eine künstliche Weitervermehrung als besonders bedeutende Art erwiesen. Es ist naheliegend, daß gleichrangig mit diesen Untersuchungen Arbeiten zum Lebensablauf im Waldameisenstaat und angrenzende Problemreise stehen. Beide Forschungsrichtungen nehmen Einfluß aufeinander und werden gleichstark gepflegt. Gegenwärtig haben besonders Untersuchungen zum saisonalen Ablauf des Lebens im Waldameisenstaat eingesetzt (GößWALD 1940, 1951 a, b, KIRCHNER 1964, KNEITZ 1963, 1964). Dieser Problemkreis ist eng mit den Fragen zur Entwicklung des Wärmehaushaltes im Waldameisenstaat verknüpft. Gerade hier werden nun Untersuchungen zum Atmungsstoffwechsel der Waldameisenkasten sehr wichtig, da sie wesentliche Aussagen über die Stoffwechsellage und damit die physiologische Konstitution der Einzeltiere ermöglichen. Nachstehend wird vor allem der Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit von Außen- und Innenfaktoren bei den Arbeiterinnen von *Formica polyctena* herausgestellt.

STAND DER UNTERSUCHUNGEN

Während von anderen sozialen Insekten wie der Honigbiene (PARHON 1909, KOSMIN 1932, JONGBLOED und WIERSMA 1934, 35, MELAMPY und WILLIS 1939, HSUEH und TANG 1944, SOTAVALTA 1954, ALLEN 1959, FREE und SIMPSON 1963, ROTH 1965) und den Termiten (COOK 1932, GHIDINI 1932, GILMOUR 1940, OSMAN und KLOFT 1961, STUSSI und HEUSSNER 1963, HÉBRANT 1964) umfangreiche Untersuchungen zum Atmungsstoffwechsel vorliegen, finden sich bisher nur sehr geringe Angaben zum Atmungsstoffwechsel der Ameisen (SLOWTZOFF 1909, HOLMQUIST 1928, DREYER 1932, AGRELL 1947, GößWALD und SCHMIDT 1961, SCHMIDT 1961). Das liegt nicht zuletzt an der Ungunst des Untersuchungsobjektes, klammerte doch KITTEL (1941) bewußt Ameisen aus ihren

umfangreichen Versuchen aus, da diese « meist rasch ermatten und absterben ». HOLMQUIST (1928) führte Messungen an jeweils 100 Arbeiterinnen der nordamerikanischen Art *Formica ulkei* durch. DREYER (1932) bearbeitete bei der gleichen Art Versuchseinheiten mit 25 Individuen.

Beide Autoren stellten als wesentlichstes Ergebnis ihrer Untersuchungen heraus, daß der Atmungsstoffwechsel und speziell der Sauerstoffverbrauch temperaturabhängig ist und jahresrhythmisch ebenfalls nur von dem jeweiligen Temperaturzustand der Umwelt geprägt wird. AGRELL (1947) brachte 5-8 Versuchstiere der Art *Formica rufa* L. (die systematische Zuordnung ist nach der neueren Systematik nicht ganz klar, YARROW 1955, BETREM 1960) in die einzelnen Versuchsgefäße ein und stellte besonders die Wirkung einer Adaptation der Arbeiterinnen bei bestimmten Temperaturen auf den Sauerstoffverbrauch fest. Die gelieferten Meßergebnisse schwanken zum Teil sehr stark und sind zwischen den einzelnen Autoren nur schwer vergleichbar.

Das erste Bestreben mußte deshalb sein, die Versuchsergebnisse der eigenen Meßreihen zumindest vergleichbar zu machen, sie zu standardisieren.

ZUR METHODIK

Die Messung der Komponenten des Atmungsstoffwechsels, wie der Sauerstoffverbrauch, die Kohlenstoffdioxid-Produktion und der Respiratorische Quotient, erfolgte mittels der manometrischen Methode nach Warburg (KREBS 1928, UMBREIT, BURRIS und STAUFFER 1957). Als Gerät wurde eine Warburg-Apparatur der Firma BRAUN (Melsungen) vom Modell VL mit 14 Manometern pro Versuchseinheit eingesetzt. Das Volumen der Reaktionsgefäße lag zwischen 7,51 und 9,24 ml. Um auf das lästige, die Aktivität der Versuchstiere stets beeinflussende Schütteln der Gefäße verzichten zu können, wurde nach Vorversuchen ein eigener Gefäßtyp entwickelt und verwendet, der in dieser Form von der Firma freundlicherweise erstellt wurde. Er besteht aus einem Tiergefäß und einem Bodengefäß zur Aufnahme der prozentigen KOH. Beide Einheiten können über einen Schliff miteinander verbunden werden (Abb. 1). Diese Versuchsgefäße haben sich in der Güte der gewonnenen Werte nicht nur den gängigen Gefäßen mit zentralem Behälter — zur Aufnahme der Kalilauge — als überlegen erwiesen, sondern vor allem auch in Hinblick auf die praktische Durchführung der Versuche. Eine Verätzung der Versuchstiere war nicht mehr möglich. Außerdem wurden die Versuche stets im Verdunkelungskasten durchgeführt. Unter solchen Bedingungen saßen die Tiere dann ruhig in den Versuchsbehältern und bewegten sich bei niederen bis mittleren Temperaturen nur wenig von der Stelle. Erst ab ca 25-30° C begannen sie unruhig zu werden, um mit steigender Temperatur eine immer höhere Bewegungs-Aktivität aufzuweisen, die um 40° C für die weiblichen Kasten ihr Maximum erreichte. Diese Wirkung mußte in Kauf genommen werden, da eine Fixierung der Tiere in Säckchen oder mit « Tesafilm » sie bereits bei niederen Temperaturen stark beunruhigte. Gemessen wurden in den

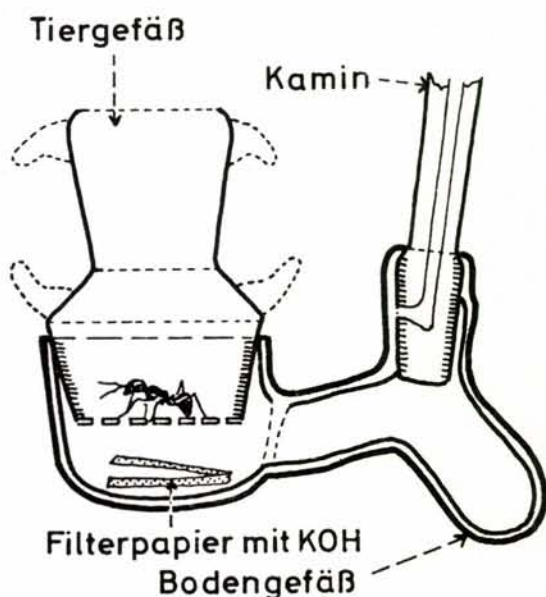


Abb. 1. — Spezial-Warburggefäß zur Messung lebender Insekten. Das Tiergefäß (oben) ist von dem Bodenteil zur Aufnahme der Kalilauge getrennt.

Gefäßen entweder 4 Tiere oder ein Einzeltier, die Ablesungen wurden im Abstand von 1/2 Stunde oder einer Stunde vorgenommen.

Als ein sehr schwerwiegender, den Atmungsstoffwechsel stark beeinflussender Faktor ist die im Verteidigungsfalle von den Ameisen abgespritzte Ameisensäure zu betrachten. Diese besteht nach Untersuchungen von STUMPER (1922, 1951, 1959 a, b, OSMAN und BRANDER 1961) zu ca. 50-60 % aus reiner HCOOH und 3-4 % weiteren organischen Begleitsubstanzen. OSMAN und KLOFT (1961) zeigten, daß diese Säure wie verdünnte technische Ameisensäure (50 %) den Sauerstoffverbrauch von Arbeiterinnen der Gelbhalstermitte *Calotermes flavicollis* reduzierte. Bei unseren Warburg-Untersuchungen ergab sich, daß sich die Arbeiterinnen in den Versuchsgefäßen zuweilen selbst abtöteten. Vergleichende Untersuchungen ergaben allerdings, daß die Einwirkung der Ameisensäure keinen Dauereffekt im Atmungsstoffwechsel hinterläßt, wenn nicht sofort eine radikale Schädigung erfolgt. Deshalb wurden zu Beginn der Versuche die Arbeiterinnen durch Reizen zur Abgabe der Säure gezwungen oder die Versuchsgefäße mit den spritzenden Tieren mittels Preßluft ausgeblasen. Das zur Ermittlung des Tiervolumens notwendige spezifische Gewicht der Ameisen wurde mit der Überlaufmethode als $s = 0,81$ ermittelt (Mittel aus 240 Werten). Zwei Manometer dienten stets als Thermo- manometer ohne Tiere. Mittels eines Kühlaggregates (Colora, Type Kt 20) war es möglich, alle gewünschten Temperaturstufen zwischen

0° und 45° C einzustellen. Die Versuchstiere von *Formica polyctena* entstammten der Kolonie Thüngersheim Aasig, nördlich von Würzburg.

ERGEBNISSE

1) Der Atmungsstoffwechsel der Arbeiterinnen in Hinblick auf Größe und Gewicht.

Der Gasaustausch vermittelt bei den aerob lebenden Organismen die Aufnahme des Sauerstoffes und die Abgabe des Kohlenstoffdioxids, des gasförmigen Endproduktes der in den Zellen ablaufenden Verbrennungsvorgänge. Das Verhältnis beider Komponenten (RQ-Wert) liefert so einen summarischen Einblick über die Menge und Art der Stoffwechselvorgänge. Die Ermittlung des Sauerstoffverbrauches mittels der manometrischen Methode liefert bessere Ergebnisse als die Messung der CO_2 -Produktion mit der gleichen Methode. Das ist einmal auf die indirekte Ermittlung der Werte für CO_2 , zum anderen auf eine wahrscheinlich schubweise Abgabe des Kohlenstoffdioxides zurückzuführen (SCHNEIDERMAN und WILLIAMS 1955, BUCK und KEISTER 1955, PUNT 1956, SCHMIDT 1956 u.a.). Der individuelle Verbrauch ergab sich für die Arbeiterinnen bei 25° C mit $7,48 \pm 0,42 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{h}$ und Individuum bzw. mit der Entwicklung von $8,42 \pm 0,84 \text{ mm}^3 \text{ CO}_2/\text{h}$ und Individuum. Auf die Gewichtseinheit Gramm berechnet bedeuten diese beiden Werte $867 \pm 78 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{g}$ und h bzw. $965 \pm 95 \text{ mm}^3 \text{ CO}_2/\text{g}$ und h. Der RQ-Wert ermittelt sich daraus mit 1,1. Diese Ergebnisse stimmen mit den Werten von AGRELL (1947) sehr gut überein. Auf die Gewichtseinheit Gramm bezogen bedeutet dies, daß die Arbeiterinnen mit ihrer Stoffwechselaktivität über den adulten Weibchen ($610 \text{ mm}^3/\text{g}$ und h), aber unter jungen geflügelten

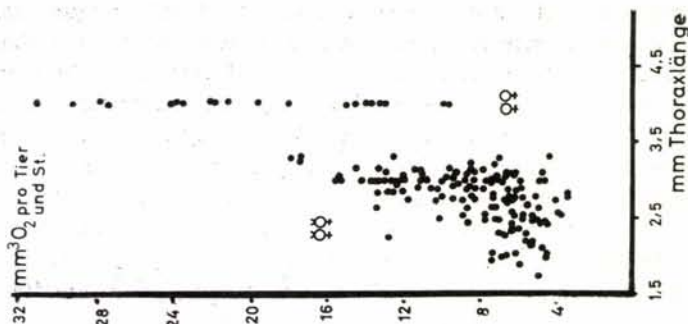


ABB. 2. — Zunahme des Sauerstoffverbrauches mit der Größe der Arbeiterinnen und Weibchen, ausgedrückt in Thoraxlänge. Obgleich die Meßwerte stark schwanken werden die Relationen sehr deutlich. Die Schwankungen sind auf verschiedene physiologische Konstitution der Tiere, aber z.T. auch darauf zurückzuführen, daß die Meßergebnisse Mittelwerte von jeweils 4 größtmäßig ausgesuchten Arbeiterinnen in einem Versuchsgefäß darstellen. Abszisse: Thoraxlänge in mm. Ordinate: Sauerstoffverbrauch pro Einzeltier und Stunde.

Weibchen ($1063 \text{ mm}^3/\text{g}$ und h) und Männchen ($1236 \text{ mm}^3/\text{g}$ und h) stehen.

Innerhalb der Arbeiterinnengruppen ergeben sich beträchtliche individuelle Unterschiede, deren Herkunft nicht immer sicher zu deuten ist. Größe und Gewicht spielt dabei eine Rolle. Abb. 2 zeigt sehr deutlich die Zunahme des individuellen Sauerstoffverbrauchs mit der Körpergröße. In dieses System gliedern sich interessanterweise die weiblichen Geschlechtstiere ohne Bruch ein. Trägt man die Werte für den Sauerstoffverbrauch gegenüber den individuellen Werten für das Körpergewicht im doppellogarithmischen System ein, so ergibt sich eine Proportionalität des Sauerstoffverbrauches zum Gewicht. Wie aus der hier gültigen Funktion $(O_2) = c : G^x$ oder $\log(O_2) = \log c + x \log G$ hervorgeht, muß in diesem Falle $x (= \text{tg } \alpha) = 1$ sein (Bergmann-Rubnersche Oberflächenformel). Dabei bedeutet (O_2) die pro Zeiteinheit aufgenommene Sauerstoffmenge, G das individuelle Tiergewicht, x die Potenz des Gewichtes. Dieses gewonnene Ergebnis stimmt sehr gut mit anderen Untersuchungen an holometabolen Insekten überein, während für die Hemimetabolen sich meist eine Oberflächenabhängigkeit ergibt (v. BUDDENBROCK 1939, KITTEL 1941, ZEUTHEN 1947, 1953, ROEDER 1950, ROEDER 1953, WIGGLESWORTH 1955). Auch hier gliedern sich die weiblichen Geschlechtstiere direkt in das System ein, wenn auch zwischen Arbeiterinnen und Weibchen durch den Gewichtsunterschied bedingt eine Lücke klappt (Abb. 3).

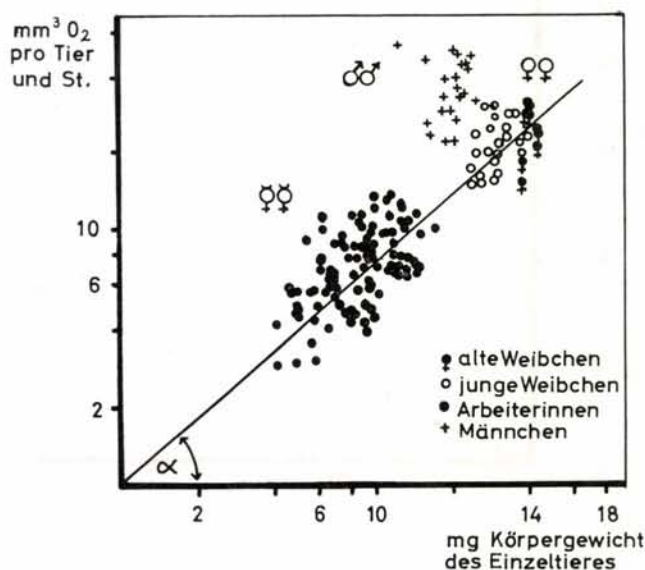


ABB. 3. — Der Sauerstoffverbrauch von Arbeiterinnen, Weibchen und Männchen ausgedrückt in Verbrauch von $\text{mm}^3 \text{ O}_2$ pro mg Tiergewicht und Stunde. Doppellogarithmisches System. Temperatur: 25°C . Der Sauerstoffverbrauch steigert sich bei Weibchen und Arbeiterinnen gewichtsabhängig ($\text{tg } \alpha = 1$).

2) Zur Temperaturabhängigkeit des Atmungsstoffwechsels der Arbeiterinnen.

Neben Größe und Gewicht erweist sich vor allem die Temperatur als entscheidend für die Intensität des Atmungsstoffwechsels; ein Ergebnis wie es bei wechselwarmen Organismen nicht anders zu erwarten ist. Dabei folgt die Kurve in ihrem Verlauf etwa der Kurve einer Exponentialfunktion, wenn man Gruppen von vier Arbeiterinnen in den Versuchsgefäßen vermißt. Dies gilt allerdings nur zwischen 0°C und ca. 40°C . An der oberen Grenze der Überlebensfähigkeit d.h. bei ca. 45°C steigert sich die Erregung der Tiere so sehr, daß auf eine kurzfristig übersteigerte Stoffwechseltätigkeit ein Zusammenbruch erfolgt. Die hier als Mittelwerte einer halbstündigen Messung gewonnenen und auf eine Stunde übertragenen Werte liegen deshalb sehr niedrig. (Abb. 4.) Bei Einzeltieren entsprechen die Werte niemals Exponentialfunktionen, sondern weisen Verflachungsstrecken auf, was für Regulationsbereiche spricht (KOZHANTSCHIKOW 1934, ZENJAKIN 1938, SCHMIDT 1956).

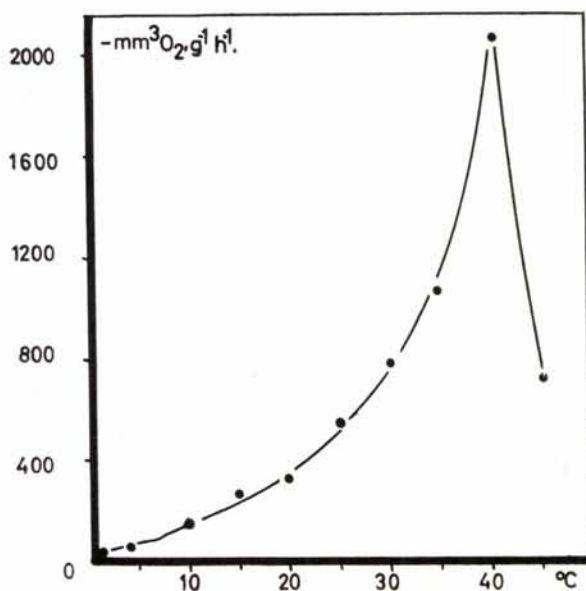


ABB. 4. — Versuch Nr. 53 an Winterarbeiterinnen, jeweils 4 Tiere pro Gefäß. Mittelwerte aus einem Satz mit 12 Gefäßen. Der Sauerstoff wurde im Abstand von 5°C von 1°C bis 45°C jeweils eine halbe Stunde gemessen und auf eine Stunde umgerechnet. Versuch vom 2.5.1962.

3) Atmungsstoffwechsel und jahreszeitliche Veränderungen der Arbeiterinnen.

Der physiologische Zustand des Organismus nimmt einen wesentlichen Einfluß auf die Stoffwechselrate. So konnte entsprechend DREYER (1932) eine Reduktion des Sauerstoffverbrauches bei Hungertieren festgestellt werden. Von besonderem Interesse sind aber Unterschiede, die sich möglicherweise aus jahreszyklischen Veränderungen

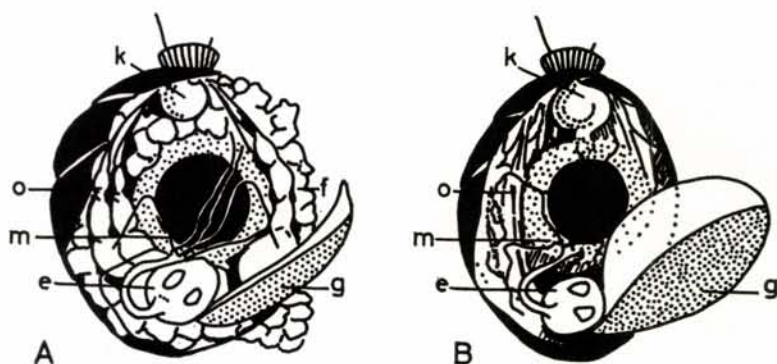


ABB. 5. — Außendiensttiere aus der Nestkuppel im Winter. Der Hinterleib ist klein und kompakt. Entsprechend wirken meist alle Sommertiere. Foto Kneitz.

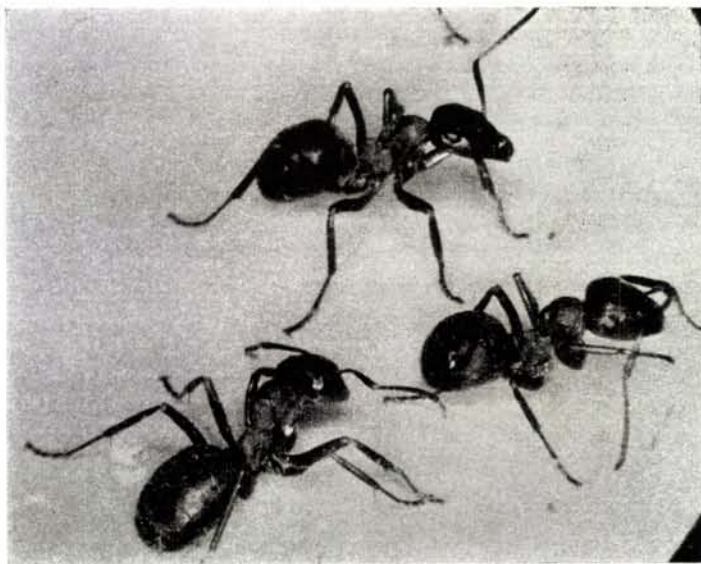


ABB. 6. — Innendiensttiere im Winter. Rechts zwei ausgeprägte Speichertiere. Die Fettkörper sind so stark entwickelt, daß die Intersegmentalhäute weiß hervortreten. Foto Kneitz.

im Waldameisenstaat ergeben können. Solche Unterschiede wurden z.B. von HOLMQUIST (1928), GÖßWALD (1940), OTTO (1958), KIRCHNER (1964), KNEITZ (1963, 1964) bei Waldameisen aufgezeigt. Mit Abschluß der spätsommerlichen Brutperiode kommt es im Herbst zur Anreicherung von Reservestoffmaterial in den Speichergeweben sogenannter « Speichertiere » (KNEITZ 1963). Diese Tatsache manifestiert sich in der äußeren Morphologie, dem Gewicht, dem inneren Aufbau der Organe und der Menge gespeichert er Reservestoffe. Bei den Außendiensttieren und einem Teil der Innendiensttiere bleibt die Reservestoffeinlagerung gering. (Abb. 5, 6, 7.) In der inneren Morphologie fällt bei den Speichertieren im Gegensatz zu den anderen Arbeiterinnengruppen eine besondere Entwicklung des Speichergewebes und der Ovariolen auf. Auch deutliche Verhaltensunterschiede sind zu beobachten: sie lassen sich häufig transportieren (KNEITZ 1964), sind negativ phototaktisch, suchen die tiefen Nestbereiche auf. Aus diesen Gründen ist eine Überprüfung des physiologischen Zustandes sehr naheliegend. Nachfolgende Tabelle zeigt für Außendiensttiere im Sommer und im Winter, sowie für Innendiensttiere im Sommer und



ABB. 7. — Schematische Darstellung der Konstitution von winterlichen Speichertieren (A) und der winterlichen Außendiensttiere (B). Die oberen Tergite sind abpräpariert, in A ist der dorsale Fettkörper entfernt. Die Giftblase ist seitlich herausgelegt (g). Bei den Speichertieren sind neben den Fettkörpern mit Reservestoffen die Ovariolen stark entwickelt (o), bei den Außendiensttieren fehlt der Fettkörper fast ganz, die Ovariolen sind total, reduziert. k = Kropf, m = Mitteldarm, e = Enddarmblase, f = Fettkörper, g = Giftblase, o = Ovariolen.

im Winter und für Speichertiere im Winter sehr deutlich, daß letztere nicht nur ein stark erhöhtes Gewicht aufweisen, sondern auch einen reduzierten Sauerstoffverbrauch.

Saison	Art der Tiere	mittleres Körpergewicht eines Tieres in mg	n	— mm ³ O ₂ pro Tier und Stunde	— mm ³ O ₂ g — l _h — l	n
Winter	1) Speichertiere	15,20 ± 1,95	100	5,70 ± 0,53	738	71
	2) « Außendienstiere »	10,52 ± 0,69	100	7,49 ± 1,14	901	76
	3) « Innendienstiere » ohne besondere Speicherfunktion	12,81 ± 0,90	100	7,39 ± 1,65	805	108
Sommer	4) « Außendienstiere »	7,36 ± 0,81	100	7,38 ± 1,38	1121	99
	5) « Innendienstiere »	8,60 ± 0,75	100	8,43 ± 0,93	1082	40

Überprüft man diese Mittelwerte auf ihren Aussagewert mittels des T-Testes (WEBER, E. 1948), so läßt sich ein gesicherter Unterschied zwischen dem individuellen Sauerstoffverbrauch der Speichertiere und der anderen Arbeiterinnengruppen feststellen ($P < 0,27\%$). Der mittlere RQ-Wert der Speichertiere liegt bei 1,2, der Sommertiere bei 1,0. Der sehr niedrige RQ-Wert DREYERS (1932) für Wintertiere ließ sich also hier im Freiland nicht nachweisen.

Vergleichen wir dieses Ergebnis mit den Untersuchungen von HOLMQUIST (1928) und KIRCHNER (1964), welche beide bei Waldameisen zeigen konnten, daß die in der Tiefe des Nestes sitzenden Speichertiere eine verringerte Transpiration aufweisen, so mag man den Zustand dieser Tiere als eine « fakultative Diapause » im Sinne von H. WEBER (1954) deuten. WEBER versteht darunter den Zustand eines Organismus zu gewisser Jahreszeit, der meist nur eine Gruppe von Tieren innerhalb einer Population erfaßt, von Außenfaktoren wie Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung u.a.m. mitbestimmt sein kann, und sich z. B. in einem Entwicklungsstop der Eier, Larven oder Gonaden äußert. Es hat sogar den Anschein, daß diese Diapause ohne Nahrungsaufnahme vorliegt, denn eigene Untersuchungen mit Radioisotopen an Speichertieren im Frühjahr 1963 weisen darauf hin. Das Besondere an dieser Erscheinung ist hier, daß die Diapausetiere nicht in einer Population von Einzeltieren auftreten, sondern in einer Staateneinheit. Die Frage, um welche Arbeiterinnen es sich dabei handelt, etwa nur um Jungtiere der letzten Brutauzucht (wenig wahrscheinlich!), wann die Tiere in das Stadium eintreten bzw. sich daraus lösen und welche Faktoren als Ursache in Frage kommen, bleibt zu klären und wird weiter verfolgt.

ZUSAMMENFASSUNG

Die meisten Meßwerte zum Verlauf des Atmungsstoffwechsels verschiedener Tierarten werden manometrisch gewonnen und sind nur schwer zu vergleichen. Deshalb wurde zu vorstehenden Untersuchungen besonderer Wert auf eine Reproduzierbarkeit der Ergebnisse gelegt. Es wurde zu diesem Zwecke ein neuer Typ von Warburg-Gefäß entwickelt. Die Ameisensäure der erregten Arbeiterinnen mußte zu Beginn der Versuche entfernt werden.

1) Bei 25° C liegt der individuelle Sauerstoffverbrauch der Arbeiterinnen bei $7,48 \pm 0,42 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{h}$, die Menge gebildeten Kohlenstoffdioxids bei $8,42 \pm 0,85 \text{ mm}^3 \text{ CO}_2/\text{h}$, d.h. $867 \pm 78 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{g}$ und h bzw. $965 \pm 95 \text{ mm}^3 \text{ CO}_2/\text{g}$ und h. Der RQ-Wert liegt bei 1,1.

2) Es tritt eine deutliche Abhängigkeit der Atmungsintensität von der Körpergröße hervor, die sich ohne Bruch zu den weiblichen Geschlechtstieren hin fortsetzt. Aus der Darstellung des Sauerstoffverbrauches zum Gewicht im doppellogarithmischen System folgert deutlich eine Gewichtsabhängigkeit. ($\alpha = 1$). Die Männchen fallen aus diesem System heraus.

3) Der Gasaustausch ist in seiner Höhe temperaturabhängig und folgt etwa von 0-40° C der Kurve einer Exponentialfunktion. Zu 45° C hin, der oberen Lebensgrenze, folgt ein starker Abfall der Kurve. Bei Untersuchungen an Einzeltieren treten in mittleren Temperaturbereichen Regulationen auf.

4) Für die Arbeiterinnen ergaben sich Hinweise auf eine jahreszeitliche Veränderung des Atmungsstoffwechsels. Dies gilt zumindest für den Teil einer Kolonie, welcher während des Winters als Speichertiere gekennzeichnet ist. Diese Erscheinung wird im Sinne H. WEBERS 1954 als fakultative Diapause bezeichnet. Die Reduktion muß während des Frühjahrs, mit der Geschlechtstieraufzucht und dem Abbau der Speicherstoffe aufgehoben werden. Die Frage der Auslösung dieser Diapause und der Stellung der Speichertiere im Staat bleibt zu klären.

RÉSUMÉ

**Recherches sur les échanges respiratoires des ouvrières
de *Formica polyctena* Foerst. (Hym., Formicidae)**

Dans l'Institut de Zoologie appliquée de Würzburg il y a actuellement — à côté des expériences d'utilisation pratique des fourmis forestières — des recherches sur le cycle saisonnier et sur la climatisation intérieure du nid. Pour ces problèmes, l'examen des échanges

respiratoires des diverses castes étaient très importants. On donne ici particulièrement les résultats concernant les échanges respiratoires des ouvrières.

Les valeurs relevées ont été obtenues par la méthode manométrique et sont toujours comparables. C'est pour cela que l'on a attaché une valeur particulière à la possibilité de reproduire ces expériences. L'acide formique a été exclu du récipient au début de l'expérience. Un nouveau type de récipient a été mis au point avec lequel on a pu obtenir des très bons résultats.

1) A une température de 25° C la consommation de l'oxygène est de $7,48 \pm 0,42 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{h}$ et par individu, la formation de gaz carbonique est de $8,42 \pm 0,84 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{h}$ et par individu. Ce qui fait par gramme et par heure $867 \pm 78 \text{ m}^3 \text{ O}_2/\text{g et h}$ et $965 \pm 95 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{g et h}$. Le quotient respiratoire est de 1,1.

2) Il y a une relation entre l'intensité respiratoire et la grosseur du corps qui est comparable pour les ouvrières et les femelles. La représentation de cette relation à l'aide du double système logarithmique permet de déduire une dépendance de la consommation d'oxygène par rapport au poids ($\lg \alpha = 1$). Les mâles n'entrent pas dans ce système.

3) La valeur des échanges gazeux dépend de la température et suit de 0-40° C une courbe exponentielle. A 45° C il y a une chute très brusque de cette courbe. Les insectes se trouvent là à la température létale supérieure. L'examen d'individus permet de voir qu'il y a chez les ouvrières isolées des zones de régulation entre 20-30° C.

4) On a trouvé chez les ouvrières des indications des variations saisonnières et des échanges respiratoires. En hiver un tiers de la population totale de la colonie des fourmis forestières se présente comme des « Speichertiere », c'est-à-dire comme des fourmis avec des tissus cellulaires de réserve fortement développés. Ces animaux montrent également des ovarioles très développées et une réduction de la consommation d'oxygène par rapport aux ouvrières du service extérieur et des ouvrières d'été. Les « Speichertiere » sont aussi des animaux qui sont transportés saisonnièrement à l'automne et au printemps. Ce phénomène doit être désigné sous le nom de diapause facultative en sens donné par H. WEBER 1954. La réduction de métabolisme disparaît au cours du printemps et lors de l'élevage des sexués et avec la mobilisation des substances de réserve. La question du déclenchement de la diapause et de la position des animaux dans la colonie reste encore à expliquer.

SUMMARY

Investigations in respiratory metabolism of warther ants
(*Formica polyctena* Foerst., Hym., Formicidae)

At the Institute of applied Zoology (Würzburg) emphasis is laid on the investigations of seasonal life-history and temperature regulation by the forest ants (specially *Formica polyctena* Foerst.), besides their use in the biological control of forest pests. For these problems investigations in the respiratory metabolism of the different castes are very important. Here the results on the respiratory metabolism of worker caste, employing manometric techniques, are presented.

Lot of literature on this aspect is available for various species, but the results obtained by employing different techniques are very often not comparable. Therefore a great importance was attached to reproducibility of the results. Very good results were obtained by employing a new type of Warburg vessels and removal of formic acid from the ants at the beginning of experiments.

1) On 25° C the oxygen consumption per individual was 7.48 ± 0.42 mm³ O₂/h, carbon-dioxide production at the same temperature per individual was 8.42 ± 0.84 mm³ O₂/h. The values of oxygen uptake and CO₂ output were calculated in terms of mm³/gm and h : 867 ± 78 mm³ O₂ and 965 ± 95 mm³ CO₂. RQ was 1.1.

2) Respiratory intensity is proportional to the body size of workers and female ants. If we specify the relation of O₂ consumption to weight in double logarithmic system it is directly proportional to the ant weight. The males are outside of this relationship.

3) The gas exchange is directly proportional to temperature range 0-40° C. At 45° C the respiratory curve declines sharply. The animals at this temperature are at the upper limit of life. If individual animals were used in respiratory experiments they regulate their rate of respiration in the temperature range of 20-30° C.

4) We have noticed that workers have a seasonal variation in their rate of respiration. In winter the colony of forest ants is comprised of approximately 1/3 overwintering forms (« Speichertiere ») with high fat contents. These individuals have reduced oxygen consumption. We regard this phenomenon as a facultative diapause (H. WEBER 1954). This reduction is again restored to normal during spring and sexual reproductive period. During this time the body fat is consumed. The reasons for the beginning and termination of diapause must now be cleared and also what sort of individuals transform into overwintering forms.

LITERATUR

- AGRELL (I.): Some Experiments concerning Thermal Adjustment and Respiratory Metabolism in Insects. *Ark. f. Zool.*, 39A, 1-48 (1947).
- ALLEN (W. R.): Respiratory rates of worker honey bees of different ages and at different temperatures. *J. Exper. Biology*, 36, 92-101 (1959).
- BETREM (J. G.): Über die Systematik der *Formica rufa*-Gruppe. *Tijdschrift voor Entomologie*, 103, 51-81 (1960).
- BUCK (J.) and KEISTER (M.): Cyclic CO_2 -release in diapausing *Agapema pupae*. *Biol. Bull.*, 199, 144-163 (1955).
- BUDDENBROCK (W. v.): Grundriß der vergleichenden Physiologie. Bd. 2, 2. Aufl. Berlin, 1939.
- COOK (S. F.): Respiratory Gas Exchange in *Termopsis nevadensis*. *Biol. Bull.*, 63, 246-257 (1932).
- DREYER (W. A.): The effect of hibernation and seasonal variation of temperature on the respiratory exchange of *Formica ulkei* Emery. *Physiol. Zool.*, 5, 301-331 (1932).
- FREE (J. B.) et SIMPSON (J.): The respiratory metabolism of honeybee colonies at low temperatures. *Entomol. exper. appl.*, 6, 234-238 (1963).
- GHIDINI (G. M.): Studi sulle termiti. 6°. Ricerche sul quoziente respiratorio nelle diverse caste di *Reticulitermes lucifugus*. *Riv. Biol. Col.*, 2, 385-399 (1939).
- GILMOUR (D.): The anaerobic gaseous Metabolism of the Termite, *Zootermopsis nevadensis* Hagen. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 15, 331-342 (1940).
- GÖBWALD (K.): Die Rote Waldameise im Winter. *Dtsch. Forstz.*, 9, 6-7 (1940).
- Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Lüneburg, 1951 a.
- Über den Lebenslauf von Kolonien der roten Waldameisen. *Zool. Jb. Abt.*, 80, 27-63 (1951 b).
- GÖBWALD (K.), SCHMIDT (G. H.): Untersuchungen zum Flügelabwurf und Begattungsverhalten einiger *Formica*-Arten (*Ins.*, *Hym.*) im Hinblick auf ihre systematische Differenzierung. *Ins. sociaux*, 7, 297-321 (1960).
- HÉBRANT (F.): Mesures de la consommation d'oxygène chez *Cubitermes exiguus* Mathot (*Isoptera*, *Termitinae*). *Etudes sur les Termites Africains*, 153-173, Léopoldville (1964).
- HOLMQUIST (A. M.): Studies in arthropod hibernation. II. The hibernation of the ant *Formica ulkei* Emery. *Physiol. Zool.*, 1, 325-357 (1928).
- HSUEH (T. Y.) et TANG (P. S.): Respiration and growth, bee. *Physiol. Zool.*, 17, 71-78 (1944).
- JONGBLED (J.) and WIERSMA (C. A. G.): Der Stoffwechsel der Honigbiene während des Fliegens. *Z. vergl. Physiol.*, 21, 519-533 (1934).
- KIRCHNER (W.): Jahreszyklische Untersuchungen zur Reservestoffspeicherung und Überlebensfähigkeit adulter Waldameisenarbeiterinnen (*Gen. Formica*, *Hym.*, *Formicidae*). *Zool. Jb., Physiol.*, 71, 1-72 (1964).
- KNEITZ (G.): Tracerversuche zur Futterverteilung bei Waldameisen. *Symposia genetica et biologica italica*, 12, 38-50 (1963).
- Saisonales Trageverhalten bei *Formica polyctena* Foerst. (*Formicidae*, *Gen. Formica*). *Ins. sociaux*, 11, 105-130 (1964).
- KITTEL (A.): Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. II. Der Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergröße.
- KOSMIN et al.: Zur Kenntnis des Gaswechsels und des Energieverbrauches der Bienen in Beziehung zu ihrer Aktivität. *Z. vergl. Physiol.*, 17, 408 (1932).
- KOZHANTSCHIKOW (I. W.): Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. 2: Über die Temperaturabhängigkeit einzelner Physiologischer Prozesse und ihre Beziehung auf das Lebensoptimum des Organismus. *Z. angew. Ent.*, 20, 590-610 (1934).
- KREBS (H. A.): Stoffwechsel der Zellen und Gewebe. *Methodik d. wiss. Biol.*, 2, 1048-1084 (1928).
- MELAMPY (R. M.) and WILLIS (E. R.): Respiratory metabolism during larval and pupal development of the female honey bee (*Apis mellifica* L.). *Physiol. Zool.*, 12, 302-311 (1939).
- OSMAN (M. F. H.) und BRANDER (J.): Weitere Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Giftes von Ameisen aus der Gattung *Formica*. *Z. f. Naturforsch.*, 16 b, 749 (1961).

- OSMAN (M. F. H.) und KLOFT (W.): Untersuchungen zur insektiziden Wirkung der verschiedenen Bestandteile des Giftes der Kleinen Roten Waldameise *Formica polyctena* Foerst. *Ins. sociaux*, 8, 383-395 (1961).
- OTTO (D.): Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis minor* Gößw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. *Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin*, 30 (1958).
- PARHON (M.): Stoffwechsel der Honigbiene in Beziehung zur Temperatur. *Ann. Sci. Natur., Zool.*, 9, 9 (1909).
- PUNT (A.): Further investigations on the respiration of insects. *Physiol. comp. et oecol.*, 4, 121-131 (1956).
- RODBARD (S.): Weight and body temperature. *Science*, 111, 465-466 (1950).
- ROEDER (K. D.): *Insect Physiology*. New York, London, 1953.
- ROTH (M.): La Production de Chaleur chez *Apis mellifica* L. *Ann. Abeille*, 8, 5-77 (1965).
- SCHMIDT (G. H.): Der Stoffwechsel der Caraben (*Ins. Coleopt.*) und seine Beziehung zum Wasserhaushalt. *Zool. Jb., Physiol.*, 66, 273-294 (1956).
- Histologische Untersuchungen zur Funktion der Corpora alata während der Metamorphose von *Formica polyctena* Foerst. *Symposia genetica et biol. it.*, 10, 43-72 (1961).
- SCHNEIDERMAN (H. A.) and WILLIAMS (C. M.): An experimental analysis of the discontinuous respiration of the *Cecropia* silkworm. *Biol. Bull.*, 109, 123-143 (1955).
- SOTAVALTA (O.): On the thoracic temperature of insects in flight experiment. *Ann. Soc. Zool. Bot.*, 16, 1-27 (1954).
- SLOWTZOFF (B.): Über den Gaswechsel der Insekten und dessen Beziehung zur Temperatur der Luft. *Biochem. Zeitschr.*, 19, 497-504 (1909).
- STUMPER (R.): Nouvelles observations sur le venin des Fourmis. *C. R. Acad. Sci.*, 174, 413-415 (1922).
- Sur la sécrétion d'acide formique par les fourmis. *C. R. Acad. Sci.*, 233, 1144-1146 (1951).
- Über neue Komponenten des Ameisensäuresekretes der Formicinen. *Mitt. der Schweizer. Ent. Ges.*, 32, 374-380 (1959 a).
- STUSSI (T.) et HEUSSNER (A.): Variation nyctémérale de la consommation d'oxygène chez quelques espèces d'insectes. *C. R. Soc. Biol.*, 157, 1509-1512 (1963).
- UMBREIT (W. W.), BURRIS (R. H.) and STAUFFER (J. F.): *Manometric Techniques*. Minneapolis, 1957.
- WEBER (E.): *Grundriß der biologischen Statistik*. Jena, 1948.
- WEBER (H.): *Grundriß der Insektenkunde*. Stuttgart, 1954.
- WIGGLESWORTH (V. B.): *Physiologie der Insekten*. Basel und Stuttgart, 1955.
- YARROW (J. H. H.): The British ants allied to *Formica rufa* L. (*Hym., Formicidae*). *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 12, 1-48 (1955).
- ZENJAKIN (L. A.): Zur Frage über den Zusammenhang der thermischen Präferenz und der Temperaturreaktion des Gasaustausches bei *Operophtera brumata* L. und *Chloridea obsoleta* F. (*Lepidoptera*). *Rev. Ent. U.R.S.S.*, 27, 174-180 (1937).
- ZEUTHEN (E.): Body size and metabolic rate in the animal kingdom, with special regard in the marine micro-fauna. *C. R. Lab. Carlsberg, Sér. chim.*, 26, 17-161 (1947).
- Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biol.*, 28, 1-12 (1953).

Anschrift des Verfassers : Dr. G. KNEITZ, 87 Würzburg, Institut f. angew. Zoologie der Universität. Röntgenring 10.

Intervention de M. HOWSE.

Ich möchte fragen, ob Sie die Aktivität der verschiedenen Kasten im Warburgapparat untersucht haben und ob ein Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffverbrauch und der Aktivität besteht?

Réponse de M. KNEITZ.

Es besteht sicher eine Beziehung zwischen Aktivität und Sauerstoffverbrauch. Allerdings bleiben die untersuchten Tiere zwischen 0° und 30° C in den Warburggefässen unter den angegebenen Bedingungen sehr ruhig sitzen und es ist kein äusserer Unterschied in der Aktivität der Kasten zu beobachten. Über 30° C tritt zu dem Ruhestoffwechsel ein Betriebsstoffwechsel hinzu, der durch gesteigertes, erregtes Laufen der Tiere bedingt ist. Auch diese gesteigerte Aktivität erscheint bei allen Kasten gleichmässig mit Ausnahme der Männchen, welche sich maximal bei 35° C in eine Überaktivität steigern, welche zu einem raschen Absterben der Tiere bereits bei 40° C führt.

Interventions de M. WOYKE.

1° Wie können Sie erklären die Differenzen im Sauerstoffverbrauch zwischen jungen und alten Weibchen?

2° Der Unterschied im Sauerstoffverbrauch der jungen und fertilen Weibchen erscheint mir sehr interessant, wie können Sie ihn erklären?

Réponses de M. KNEITZ.

1° Sie beruhen sich mit Ihrer Frage auf den Unterschied im Sauerstoffverbrauch zwischen jungen (geflügelten) und alten fertilen weiblichen Geschlechtstieren, welche pro Gramm Gewichtseinheit angegeben sind. Dieser Unterschied tritt bezogen auf das Individuum kaum auf, bzw. ist gering. Natürlich ist es interessant, dass die Steigerung des Körpergewichtes, welche vor allem auf eine Zunahme des Ovariengewichtes zurückzuführen ist, sich kaum im individuellen Sauerstoffverbrauch widerspiegelt. Vergleichende Sauerstoffmessungen an fertilen Weibchen im Sommer und Winter stehen bisher noch aus.

2° Die Verschiedenheit des Sauerstoffverbrauches, welche Sie meinen, bezieht sich auf die Werte, welche auf die Gewichtseinheit: Gramm bezogen sind. In diesen Wert sind die höheren Gewichte der fertilen Weibchen eingegangen. Bezogen auf das Individuum sind die Werte nicht wesentlich unterschieden. Hier liegt die Höhe des Sauerstoffverbrauches für die fertilen Weibchen sogar etwas höher. Trotzdem ist der Unterschied natürlich bemerkenswert. Saisonale Veränderungen des Atmungsstoffwechsels der weiblichen Geschlechtstiere wurden bisher nicht untersucht.