

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/ www.zobodat.at

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXI. Band.

15. November 1901.

Nr. 22.

Inhalt: **Wasmann**, Gibt es thatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? — **Fuchs**, Der Gang des Menschen. — **Imhof**, Der Bau der Cicaden.

Gibt es thatsächlich Arten, die heute noch in der
Stammesentwicklung begriffen sind?

Zugleich mit allgemeineren Bemerkungen über die Entwicklung der Myrmekophilie und Termitophilie und über das Wesen der Symphilie.

(118. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von **E. Wasmann S. J.** (Luxemburg).

I.

Plate hat kürzlich in einer Kritik des Fleischmann'schen Buches gegen die Descendenztheorie die Besorgnis ausgesprochen, die „orthodoxe Theologie und Philosophie“ werde sich des Buches mit großer Freude bemächtigen und darin ein Zeichen sehen, dass die „Schöpfungslehre“ wieder in ihr Recht eintrete. Sie werde aus ihm nicht allein den Zusammenbruch der „Abstammungslehre“, sondern auch den der spekulativen Naturforschung herauslesen¹⁾. Ich glaube jedoch, dass Plate hierin zu schwarz sieht und die von dem Fleischmann'schen Buche drohenden Gefahren überschätzt. Man wird, davon bin ich fest überzeugt, auch auf philosophischer und theologischer Seite die richtige Mitte zu finden wissen zwischen den von Fleischmann einerseits und, wie ich leider beifügen muss, von Plate andererseits vertretenen Extremen.

Auf Plate's interessanten Versuch, das Darwin'sche Selektionsprinzip gegen die neueren Einwände zu verteidigen²⁾, brauche ich hier

1) Biol. Centralbl. 1901, Nr. 6, S. 172.

2) L. Plate, Die Bedeutung und Tragweite des Darwin'schen Selektionsprinzips (Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1899, S. 59—208).

um so weniger einzugehen, da das Ergebnis der Plate'schen Untersuchung (S. 199) ein recht maßvolles und von einer Ueberschätzung des Selektionsprinzips weit entferntes ist. Nicht so maßvoll scheinen mir manche Behauptungen Plate's in seiner Kritik Fleischmann's im Biologischen Centralblatt. Dort steht z. B. (Nr. 5 S. 142) als zweiter Hauptbeweis für die Richtigkeit der Descendenztheorie der folgende Satz: „Die Erfahrungen der Systematiker lehren mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, dass eine Art überhaupt nicht scharf zu umgrenzen ist, weil die Variabilität eine Fundamentalerseheinung der Organismen ist.“ Vor 20 Jahren, in der Sturm- und Drangperiode des deutschen Darwinismus, bekam man solche Sätze allerdings häufig zu lesen; gegenwärtig hätte ich ihre Wiederholung jedoch nicht für möglich gehalten. Die obige Behauptung Plate's ist ebenso kühn als unrichtig. Denn: die Erfahrungen der Systematiker lehren mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, dass die Arten sich gewöhnlich scharf umgrenzen lassen, weil die Variabilität sich meist nur innerhalb der Artgrenzen bewegt. Wäre Plate's entgegengesetzte Behauptung zutreffend, so gäbe es für den Systematiker gar keine „Arten“, sondern bloß ein Chaos von Varietäten; wenigstens gäbe es keine sogenannte „gute“, d. h. scharfbegrenzte Arten, sondern bloß „schlechte“. Thatsächlich bilden aber letztere die Ausnahme, erstere die Regel. Indem Plate die Ausnahme zur Regel macht, um Fleischmann leichter widerlegen zu können, hat er meines Erachtens der Descendenztheorie keinen guten Dienst geleistet; durch solche offenbar übertriebene und daher unhaltbare Beweismomente stützt man die Descendenztheorie nicht, sondern schadet nur ihrem wissenschaftlichen Ansehen; qui nimium probat, nihil probat.

An der Thatsache, dass die Variabilität der gegenwärtig lebenden Fauna und Flora in fast allen Fällen als eine spezifisch begrenzte sich erweist, lässt sich nun einmal nichts ändern. Yves Delage¹⁾ hat dieser Thatsache einen treffenden Ausdruck gegeben in den folgenden Sätzen:

„La variation, qu'elle soit spontanée ou causée par les conditions biologiques, ou par le croisement, qu'elle soit lente ou brusque et même tératologique, est capable de donner naissance à des formes nouvelles.“

„Ces formes nouvelles ont parfois une fixité relative, mais jamais comparable à celle des espèces ou des variétés naturelles.“

„L'homme peut obtenir des formes nouvelles ayant la valeur d'espèces et les maintenir indéfiniment; mais il n'a jamais obtenu ni observé la formation d'une race ou variété nouvelle capable de se maintenir sans son aide.“

1) La structure du Protoplasma et les théories sur l'hérédité, Paris 1895, p. 297—298.

„Si l'on reste sur le terrain exclusif des faits, on doit reconnaître que la formation des espèces les unes par les autres n'est pas démontrée.“

„La théorie de la descendance s'appuie sur une induction absolument légitime, la seule raisonnable, la seule scientifique¹⁾. Mais il n'y a rien dans les faits qui puisse forcer la conviction de ceux qui refusent toute autre preuve que celles tirées de l'observation.“

Durch eine solche objektive Anerkennung des wirklichen Sachverhaltes bezüglich der gegenwärtigen Variabilität der organischen Formen innerhalb bestimmter spezifischer Grenzen wird man sicherlich der Descendenztheorie mehr nützen als durch den Versuch, die tatsächliche Variabilität in eine zu Gunsten jener Theorie tendenziös gefärbte umzuwandeln. Es ist nun einmal nicht zu leugnen, dass der Augenschein, soweit es sich allein um die Erfahrungen der Gegenwart, nicht um einen Vergleich derselben mit den paläontologischen Befunden handelt, gegen die Abstammungslehre spricht. Letztere befindet sich hierin in einer ähnlichen ungünstigen Lage wie einst die Koppernikanische Weltauffassung; denn für das Ptolemäische System sprachen auch anscheinend fast alle Thatsachen der täglichen Erfahrung; das Koppernikanische System vermochte sich nur dadurch Geltung zu verschaffen, dass es jene scheinbar ihm widerstreitenden Thatsachen befriedigend erklärte und andererseits die wissenschaftlichen Beweismomente, welche für die neue Weltauffassung sprachen, immer klarer und beweiskräftiger formulierte. Auf demselben Wege wird sich auch die Descendenztheorie die ihr gebührende Geltung verschaffen gegenüber der Konstanztheorie.

II.

Das Gesagte ist nur eine Einleitung zu den sachlichen Mitteilungen, die ich hier geben möchte. Sie soll das Missverständnis ausschließen, als ob ich der Descendenztheorie absolut ablehnend gegenüberstände, weil ich die normale Konstanz der organischen Arten als Thatsache anerkenne. Denn auch für den Fall, dass die Tier- und Pflanzenarten der Gegenwart nur die letzten Ausläufer von gegen die Basis vielfach konvergierenden Stammesreihen sind, konnte das Ergebnis jener Entwicklung dasselbe sein wie wir es heute vor uns sehen. Wir dürfen kaum etwas anderes erwarten, als dass wir gegenwärtig nur noch schwache Spuren der ehemaligen Entwicklung um uns herum finden. Wenn, wie auch die Paläontologie bestätigt²⁾, in der Geschichte der organischen Formen längere Perioden der Konstanz mit kürzeren Perioden der Umbildung wechseln, so wäre es eine unsinnige Forderung, zu verlangen, dass sich in einer Konstanzperiode die Entwicklung

1) Inwieweit ich hiermit einverstanden bin, wird am Schlusse näher erklärt werden.

2) Vergl. z. B. K. v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie, 1895, S. 15.

neuer Arten unmittelbar beobachten lasse. Solche Erscheinungen können in der Gegenwart höchstens als seltene Ausnahmen von der gewöhnlichen Regel der spezifischen Formenstabilität sich zeigen.

Giebt es nun tatsächlich solche Ausnahmen? H. de Vries¹⁾ hat es durch seine Versuche sehr wahrscheinlich gemacht, dass *Oenothera lamarckiana* gegenwärtig noch in einer „Mutationsperiode“ sich befinde, indem sie neue Formen von der Konstanz wirklicher Arten hervorbringt. In der Tierwelt ist es begreiflicher Weise viel schwieriger, das Mutationsproblem durch Thatsachen zu begründen. Da es den vom Menschen künstlich gezüchteten Rassen an der Konstanz fehlt, welche für die Bildung neuer Arten in freier Natur unerlässlich ist, müssen wir uns nach Beispielen umsehen, ob nicht unter ganz natürlichen Verhältnissen gegenwärtig noch Mutationen vorkommen, deren Resultate konstant sind.

Ich glaube, ein derartiges Beispiel oder vielmehr eine Reihe zusammengehöriger Beispiele auf Grund eigener Beobachtung und Erfahrung hier bieten zu können.

In Gesellschaft unserer nord- und mitteleuropäischen *Formica*-Arten leben vier verschiedene „Arten“ der zu den Aleocharinen gehörigen Staphylinidengattung *Dinarda*²⁾. Jede dieser vier Käferarten hat ihre eigene normale Wirtsameise: *Dinarda dentata* Grav. lebt bei *Formica sanguinea* Ltr., *D. Märkeli* Ksw. bei *F. rufa* L., *D. Hagensi* Wasm. bei *F. exsecta* Nyl. und *D. pygmaea* Wasm. bei *F. rufibarbis* F., und zwar speziell bei einer zwischen *F. rufibarbis* und *fusca* stehenden Varietät, *F. fusco-rufibarbis* For. Von diesen *Dinarda* waren *dentata* und *Märkeli* schon lange bekannt, während *Hagensi* und *pygmaea* erst vor einigen Jahren von mir beschrieben wurden. Sehen wir uns diese Formen etwas näher an.

Sämtliche *Dinarda* gehören durch ihre sehr flache, vorn breit gerundete, hinten scharf zugespitzte Gestalt und ihre kurzen Fühler und Beine zum Trutztypus unter den Ameisengästen (Myrmekophilen), dessen Inhaber durch ihre normale Unangreifbarkeit vor den Angriffen ihrer Wirte erfolgreich geschützt sind und deshalb von ihnen für gewöhnlich indifferent geduldet werden, weil sie eben für „unerwischbar“ gelten und den Kiefern der Ameisen keinen Angriffspunkt bieten. Die *Dinarda* sind jedoch die größten Vertreter des Trutztypus unter unseren einheimischen myrmekophilen Kurzflüglern (Staphyliniden); sie ziehen wegen ihrer Körpergröße, die hinter jener der Wirte nur wenig zurücksteht, die Aufmerksamkeit derselben in hohem Grade auf sich. Daher kommt es, dass der allgemeine Trutztypus der Gattung *Dinarda* bei den einzelnen Arten ganz bestimmte Modifikationen zeigt: es be-

1) Die Mutationstheorie, Leipzig 1901. Vergl. auch Moll im Biol. Centralblatt, 1901, Nr. 9 u. 10.

2) Die Litteraturbelege sind im Anhang dieser Arbeit angegeben.

steht zwischen den verschiedenen *Dinarda*-Formen und ihren normalen Wirten eine gesetzmäßige Proportion der Körpergröße und eine gesetzmäßige Aehnlichkeit der Färbung. Ersteres Verhältnis findet seinen Ausdruck in der Thatsache, dass bei der größeren Ameisenart und bei jener, welche „Ameisenhaufen“ baut, stets die größere *Dinarda*-Art vorkommt, bei der kleineren Ameisenart dagegen und bei jener, welche meist nur einfache Erdnester baut, die kleinere *Dinarda*-Art. Warum das? Weil die betreffenden *Dinarda*, um nicht erwischt zu werden, um so kleiner sein müssen, je kleiner ihre Wirte sind und je weniger Schlupfwinkel der Nestbau derselben ihnen bietet¹⁾. Ebenso erklärt sich biologisch die zwischen den *Dinarda* und ihren normalen Wirten bestehende Aehnlichkeit der Färbung. Bei den zweifarbigen, rot und schwarzen *Formica* leben lauter zweifarbige, rot und schwarze *Dinarda*, und bei jener zweifarbigen *Formica*, die am dunkelsten ist und der Einfarbigkeit am meisten sich nähert (nämlich bei *F. rufibarbis* Var. *fusco-rufibarbis*), lebt auch die dunkelste und der Einfarbigkeit am meisten sich nähernde unserer nord- und mitteleuropäischen *Dinarda*. Die bei einer ganz schwarzen Ameise des Mittelmeergebietes, bei *Aphaenogaster testaceopilosa* Luc., wohnende *Dinarda nigrita* ist endlich einfarbig schwärzlich. Diese Gleichfarbigkeit der *Dinarda* mit ihren normalen Wirten dient offenbar demselben biologischen Zwecke wie die gesetzmäßige Proportion zwischen der Körpergröße der *Dinarda* und der Körpergröße und dem Nestbau ihres Wirtes: sie soll die feindliche Aufmerksamkeit der Ameise weniger erregen und die friedliche Duldung des Gastes erleichtern.

Nehmen wir einmal an, es habe eine Entwicklung der systematischen Arten stattgefunden, die Vorfahren unserer *Dinarda* seien noch keine gesetzmäßigen Ameisengäste gewesen und hätten sich erst im Laufe der Tertiärperiode, wo die Ameisen zu einer wahren Naturmacht heranwuchsen, ihren Wirten „angepasst“. Für diese Anpassung musste selbstverständlich die innere Entwicklungsfähigkeit der betreffenden Formen die Grundlage bieten. Nun waren unter den Käfern gerade die Kurzflügler (Staphyliniden) und unter ihnen vorzugsweise die Unterfamilie der Aleocharinen sowohl wegen ihrer Lebensweise an Orten, wo die Ameisen sich aufzuhalten pflegen, als auch wegen der Schmiegsamkeit ihrer Körperform und der Gewandtheit ihrer Bewegungen besonders geeignet, mit den Ameisen in nähere Beziehung zu treten. Hiermit war auch die Voraussetzung und der Anknüpfungspunkt für die Entwicklung verschiedener Formen des Gastverhältnisses zwischen diesen Käfern und den Ameisen gegeben. Eine jener Arten, welche die Vorfahren von *Dinarda* repräsentiert, schlug

1) Dass diese Erklärung die einzig richtige ist, wurde bereits früher (II, S. 79) durch Ausschluss anderer Ursachen nachgewiesen.

die Richtung zum Trutztypus ein¹⁾. Indem die Ameisen die sich ihnen aufdrängenden fremden Tischgenossen zu erhäsen und zu töten suchten, übten sie eine Art indirekter Zuchtwahl²⁾ auf dieselben aus. Jene Vorfahren von *Dinarda*, welche dem Trutztypus sich vollkommener näherten, fanden gleich den Vertretern des Mimikrytypus und des Symphilentypus günstigere Existenzbedingungen in den Ameisenestern und durften deshalb auch an Körpergröße mehr zunehmen als die Vertreter des indifferenten Typus, welche sämtlich viel kleiner bleiben mussten, um ihre Existenz sichern zu können und nicht vertilgt oder vertrieben zu werden.

Dieselben Entwicklungsfaktoren, welche zum generischen Trutztypus von *Dinarda* führten, zu ihrer sehr flachen, hinten stark zugespitzten Körpergestalt, leiteten weiterhin auch die Differenzierung jener Stammart in die heutigen *Dinarda*-Arten. Die Grundlage derselben musste auch hier von den inneren Entwicklungsgesetzen geboten werden, die äußere Direktive jedoch wurde durch die Verschiedenheit der Wirtsameisen gegeben, denen die *Dinarda* sich zugesellten. Bei kleineren *Formica*-Arten und bei denjenigen, welche statt der großen Ameisenhaufen einfache Erdnester anlegen, konnten nur die kleineren *Dinarda*-Formen dauernd fortkommen; ebenso bei den zweifarbigen *Formica* nur die zweifarbigen *Dinarda*, bei der einfarbig-schwarzen *Aphaenogaster testaceopilosa* nur die einfarbig-schwärzliche *Dinarda nigrita*. Andererseits musste ferner unter den zweifarbigen *Formica* die kleinste und dunkelste derselben auch die kleinste und dunkelste *Dinarda*-Art als ihren normalen Gast ausbilden. Mit anderen Worten: bei *Formica rufa* musste die *Dinarda Märkeli*, bei *F. sanguinea* die *D. dentata*, bei *F. exsecta* die *D. Hagensi* und bei *F. rufibarbis* Var. *fusco-rufibarbis* die *D. pygmaea* sich entwickeln.

Wir haben also hier einen Fall, wo wir durch äusserst einfache

1) Der Vollständigkeit halber sei hier noch bemerkt, dass andere myrmekophile Aleocharinen, nämlich kleinere Tiere wie *Oxyppoda*, *Notothecta*, *Athcta* u. s. w., den ursprünglichen „indifferenten Typus“ beibehielten, während andere größere Formen die Entwicklungsrichtung zum Mimikrytypus einschlugen, teils um wie *Myrmedonia* den feindlichen Angriffen der Ameisen sich leichter zu entziehen, teils um wie *Atmeles* und *Lomechusa* zu echten Gästen (Symphilen) zu werden, die eine gastliche Pflege von seite der Ameisen genießen. Zur Ausbildung dieses Symphilentypus war die Entwicklung gelber Haarbüschel erforderlich, welche als Exsudatorgane für Hautdrüsen, die ein flüchtiges Fettprodukt absondern, dienen, und an denen sie von den Ameisen mit großem Behagen beleckt werden. Zur Entwicklung der Symphilie vergl. 60, S. 173—183; 95, S. 123—124; 114, S. 275—281; ferner den III. und IV. Teil der vorliegenden Arbeit.

2) Dieselbe bildet nur einen Spezialfall der Naturalselektion und darf mit der Amikalselektion, welche eine direkte Zuchtwahl ist, nicht verwechselt werden. Vergl. Teil III dieser Arbeit, Nr. 6—8.

natürliche Ursachen die Differenzierung sämtlicher Arten einer Gattung aus einer gemeinsamen Stammform zwanglos und durchaus befriedigend erklären können. Nicht bloß die thatsächliche Verteilung der verschiedenen *Dinarda* auf ihre entsprechenden Wirtsameisen, sondern auch Beobachtung und Experiment bestätigen die Richtigkeit jener Deduktionen. Ich habe mich durch zahlreiche Versuche mit eigens hierfür eingerichteten Ameisennestern¹⁾ davon überzeugt, dass die *Dinarda* in der That nur dort auf die Länge den gelegentlichen Angriffen ihrer Wirte sich wirksam zu entziehen vermögen, wo zwischen ihrer Körpergröße und dem Nestbau des Wirtes das oben geschilderte gesetzmäßige Verhältnis besteht. Hierbei ergab sich die schon in den „Vergleichenden Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere“²⁾ erwähnte interessante Thatsache, dass, wenn dieses Verhältnis durch den Experimentator künstlich abgeändert wird, sogar die normale *Dinarda*-Art der betreffenden Ameise in große Gefahr gerät, von ihren Wirten vertilgt zu werden. Als ich nämlich statt der zu *Formica sanguinea* gehörigen *Dinarda dentata* die ein wenig größere *D. Märkeli*, welche bei *Formica rufa* zu leben pflegt, in ein Beobachtungsnest von *F. sanguinea* gesetzt hatte, war es diesen Ameisen schließlich gelungen, die fremden *Dinarda*, deren Körpergröße nicht auf ein einfaches Erdnest von *F. sanguinea*, sondern auf die an Schlupfwinkeln reichen Haufen von *F. rufa* berechnet war, trotz ihrer ausgezeichneten Trutzgestalt zu erwischen und aufzufressen. Die Folge davon war, dass die *sanguinea* auf Grund dieser wohlsehmeckenden Erfahrung nun auch die sonst bei ihnen friedlich geduldeten *Dinarda dentata* ebenso angegriffen und sich im Fange derselben eine solche Geschicklichkeit erwarben, dass sie endlich alle *Dinarda dentata* aus ihrem Neste ausrotteten. Seit diesen 1896 vorgenommenen Versuchen ist es mir bis heute (Sommer 1901) nicht wieder gelungen, der *Dinarda dentata* in jenem *sanguinea*-Neste dauernde Aufnahme zu verschaffen, während sie früher in demselben in normaler Weise geduldet worden war.

Diese Thatsachen beweisen zur Genüge, von wie hoher biologischer Bedeutung die scheinbar geringfügigen Anpassungscharaktere sind, welche die verschiedenen *Dinarda*-Arten voneinander unterscheiden. Eine für unser Auge höchst unbedeutende Aenderung derselben vermag das biologische Gleichgewicht, das zwischen Gast und Wirt bestand, dauernd zu stören. Geht aber jene Aenderung nicht, wie im obigen Falle, in einer für das Gastverhältnis ungünstigen, sondern in einer entgegengesetzten, für das Gastverhältnis günstigen Richtung vor sich, so müssen wir ihr eine ebenso große Wichtigkeit für die Sicherung und Befestigung des be-

1) Die „internationalen Beziehungen“ von *Dinarda* werden in einer späteren Arbeit eigens behandelt werden.

2) 59, 2. Aufl., S. 41.

treffenden Gastverhältnisses zuerkennen. Die Anwendung auf unseren Fall lautet folgendermaßen: Wenn bei einer *Formica*-Art eine kleinere und dunklere Rasse von einer größeren und helleren Stammart sich abzweigt, so wird für die bei der neuen Rasse lebenden *Dinarda* jede zur Verringerung der Körpergröße und zur Verdunklung der Körperfärbung führende Variation von großem Vorteil sein; ja wir dürfen auch sagen: wahrscheinlich wird bei der neuen kleineren und dunkleren Ameisenrasse auch nur die neue, kleinere und dunklere *Dinarda*-Form als normaler Gast schließlich übrig bleiben. Ein solcher Fall liegt uns tatsächlich vor. *Formica rufibarbis* besitzt eine kleinere und dunklere Rasse, *F. fusco-rufibarbis*. Bei dieser Rasse lebt nun aber tatsächlich die kleinste und dunkelste der nord- und mitteleuropäischen *Dinarda*-Arten, *D. pygmaea* Wasm. (*boica* Fvl.). Wir wissen also jetzt auch, wie diese neue „Art“ entstanden ist.

Aber, so wird man fragen, haben wir es bei den *Dinarda*-Formen wirklich mit systematischen Arten und nicht bloß mit Rassen zu thun? Darüber, dass *Dinarda nigrita* spezifisch verschieden ist von ihren zweifarbigen nördlichen Verwandten, kann keinerlei Zweifel bestehen; denn sie besitzt, von kleineren Unterschieden abgesehen, eine erheblich verschiedene Bildung des Halsschildes, der Fühler und der Hintertarsen. Die Seiten des Halsschildes sind nicht so flach ausgebreitet, wie bei unseren *Dinarda*, sondern mehr gewölbt; die Hinterecken desselben sind nicht einfach spitz nach hinten vorgezogen, sondern außen überdies ausgerandet. Die Fühler sind bedeutend stärker verdickt als bei ihren nordischen Verwandten. Die Hintertarsen endlich sind ganz verschieden; bei unseren *Dinarda* nehmen die vier ersten Glieder derselben an Länge allmählich ab, und alle fünf Glieder besitzen dieselbe Struktur; bei *D. nigrita* dagegen ist das erste Glied länger als die drei folgenden zusammen und zudem bedeutend breiter und kräftiger als diese und stärker chitinisiert; es ist braunrot wie hartes Chitin, während die folgenden vier Glieder weißgelb und sehr zart sind und fast den Eindruck machen, als ob sie im Begriffe seien, in einen membranösen Zustand überzugehen. Diese Unterschiede, die ich auch an meinen Exemplaren aus Karthagena und Gibraltar (Südspanien) konstatieren konnte, bewogen kürzlich Casey, die *D. nigrita* zu einer neuen Gattung *Chitosa* zu erheben¹⁾. Am sonderbarsten ist jedenfalls die Bildung der Hintertarsen. Sie legt mir die Vermutung nahe, dass *D. nigrita* häufig auf ihren Wirten oder auf deren Brut umberklettert, so dass die Hintertarsen im Begriffe stehen, in ungegliederte, mit Haftborsten besetzte Organe sich umzuwandeln, wie es bei sämtlichen Tarsen der afrikanischen Dorylinen-Gäste *Sympolemon* und *Doryloxenus*

1) Vergl. Casey, Review of the American Corylophidae, Cryptophagidae, Tritomidae and Dermestidae and other studies (Journ. New-York Entom. Soc. VIII. n. 2. June 1900), p. 55.

bereits geschehen ist (114, S. 258—266 u. S. 278 Nr. 6). Hoffentlich wird die Beobachtung der Lebensweise von *Dinarda nigrita* darüber Aufschluss geben, ob diese Annahme begründet ist. Für die generische Abgrenzung von *Chitosa* gegenüber *Dinarda* wäre es ferner von Wichtigkeit, festzustellen, ob die abessinische *D. clavigera*, welche von A. Fauvel beschrieben wurde¹⁾, die merkwürdige Tarsenbildung von *nigrita* teilt; dann würde sie ebenfalls zu *Chitosa* zu stellen sein. Leider gibt Fauvel's Beschreibung darüber keine Auskunft. (Vergl. den Nachtrag 1.)

An der wirklichen Stammesverwandtschaft der *D. nigrita* und *clavigera* mit unseren echten nord- und mitteleuropäischen *Dinarda* kann man nicht zweifeln. *D. nigrita* gleicht letzteren in der Mehrzahl ihrer morphologischen Merkmale und im Gesamthabitus so sehr, dass man erst bei genauer Untersuchung auf die Unterschiede aufmerksam wird, welche zur generischen Trennung beider Formen berechtigen. Am entscheidendsten für die genetische Zusammengehörigkeit beider ist die Bildung der Mundteile, da dieselbe von den Modifikationen des Trutztypus völlig unbeeinflusst bleiben musste. Nun finde ich aber an meinen mikroskopischen Präparaten der Mundteile von *D. nigrita*, dass ihre Bildung, und zwar insbesondere die eigentümliche Zungenbildung, vollkommen dieselbe ist wie bei *D. Hagensi*. Für *D. clavigera*, welche an *nigrita* sich anschließt, muss ähnliches gelten bis zum Beweise des Gegenteils.

Wir sind daher berechtigt, ja sogar genötigt, *D. nigrita* und *clavigera* für verschiedene Anpassungsformen eines mit den echten *Dinarda* ursprünglich identischen Typus zu erklären. Für *nigrita* ist es bereits bekannt, dass sie bei *Aphaenogaster testaceopilosa* lebt. Für *clavigera* fehlt noch die Wirtsangabe; aber jedenfalls lebt sie nicht bei *Formica*, da diese Gattung im ganzen äthiopischen Gebiete fehlt. Die morphologischen Unterschiede, welche *D. nigrita* und *clavigera* von unseren *Dinarda* trennen, sind somit genetisch auf die Verschiedenheit der Wirtsameisen zurückzuführen, welche (bei *nigrita*) nicht nur einer anderen Gattung, sondern sogar einer anderen Unterfamilie der Ameisen angehören als die Wirte unserer nördlichen *Dinarda*. Es ist ganz selbstverständlich, dass zwischen Gästen ein und desselben Trutztypus, welche bei morphologisch und biologisch weit verschiedenen Wirtsgattungen leben, auch entsprechend größere morphologische Unterschiede bestehen müssen als zwischen Gästen desselben Typus, die bei Arten oder Rassen ein und derselben Wirtsgattung sich aufhalten.

Es wäre daher meines Erachtens eine offenbare Inkonsequenz, *Dinarda nigrita* für eine „selbständig erschaffene Art“ zu erklären,

1) A. Fauvel, Espèces nouvelles de *Dinarda* et *Dinusa* (Revue d'Entom. 1899, p. 33—35).

während man die vier zweifarbigen *Dinarda*-Formen als „bloße Rassen“ durch natürliche Entwicklung aus einer anderen, ursprünglich ebenfalls „selbständig erschaffenen Art“ hervorgehen ließe; denn derselbe Entwicklungsprozess, der zugestandenermaßen zur Differenzierung der *Dinarda*-„Rassen“ bei Ameisenarten derselben Gattung geführt hat, musste, weiter fortgesetzt und auf Gäste verschiedener Ameisengattungen ausgedehnt, ebenso notwendig zur Entstehung verschiedener *Dinarda*-„Arten“ und, noch weiter fortgesetzt, zur Entstehung verschiedener Gattungen der *Dinardini* führen. Somit bleiben die entwicklungs-theoretischen Konsequenzen auch für den Fall bestehen, dass man die vier zweifarbigen *Dinarda*-Formen als bloße Rassen einer Art, nicht als vier verschiedene Arten gelten lässt.

Wie steht es nun thatsächlich mit den systematischen Verschiedenheiten, die zwischen unseren vier nordischen *Dinarda* bestehen? Früher hatte man *Dinarda dentata* und *Märkeli* für eigene Arten gehalten. Ja auch *D. Hagensi* (1889) und *pygmaea* (1894) waren von mir ursprünglich als selbständige neue Arten beschrieben worden, was namentlich bei *D. pygmaea* um so begründeter schien, als dieselbe sich auf den ersten Blick so auffallend von den übrigen *Dinarda* unterscheidet, dass sie die am schärfsten begrenzte Form, also die „beste Art“ darzustellen schien. In späteren Jahren wuchs das *Dinarda*-Material meiner Sammlung sehr erheblich an durch Sendungen aus verschiedenen Teilen Europas; zugleich wurde mir Gelegenheit geboten, die in der Sammlung des Kaiserlichen Hofmuseums zu Wien und in anderen Sammlungen befindlichen Serien von *Dinarda* einer genauen Vergleichung zu unterziehen.

Das Ergebnis derselben war, dass ich mich 1895 entschloss (49), sämtliche zweifarbige *Dinarda* unserer mitteleuropäischen Fauna ihres Speciesranges zu entkleiden und sie zu bloßen Rassen ein und derselben systematischen Art (*Dinarda dentata* Grav.) zu machen. Dies geschah jedoch nur mit schwerem Herzen, weil namentlich *Dinarda Märkeli* trotz ihrer geringen morphologischen Verschiedenheiten von *D. dentata* dennoch durch eine große Konstanz dieser Merkmale von *D. dentata* getrennt ist. Unter vielen Hunderten von *D. Märkeli* aus verschiedenen Teilen Europas ließen nur sieben Stück sich finden, die als „Uebergangsformen“ zu *dentata* gedeutet werden konnten¹⁾. Zwischen *D. Märkeli* und *Hagensi* fanden sich keine Uebergänge, obwohl letztere „Art“ in vielen ihrer Merkmale zwischen *dentata* und *Märkeli* steht. Zwischen *Hagensi* und *dentata* lagen seltene Fälle von wirklichen Uebergängen vor. *D. pygmaea* endlich, deren typische Form,

1) Ich sage, „gedeutet werden konnten“; denn da vereinzelte Exemplare von *dentata* manchmal zu *rufa* sich verirren, können die vermeintlichen Uebergänge auch aus einer zufälligen Kreuzung solcher *dentata* mit *Märkeli* hervorgegangen sein.

nach welcher ich die Art beschrieb, ausserordentlich scharf von allen übrigen *Dinarda*-Formen sich abgrenzt, ist durch eine regelmäßige Postenkette von Varietäten mit *D. dentata* verbunden, aber durch eine Postenkette, deren Glieder in verschiedenen Gegenden verschieden weit vorgeschoben sind.

Daher halte ich es auch heute noch für das einzig konsequente Verfahren, sämtliche zweifarbige *Dinarda* für Rassen derselben Art zu erklären. Aber ich muss jetzt auf Grund meiner seitherigen Studien und Funde hinzufügen, dass diese *Dinarda*-Formen nicht einfachhin gleichwertige Rassen sind, sondern **Rassen, die auf verschiedenen Entwicklungsstufen zur Speciesbildung stehen**. Als der Stammform am nächsten kommend ist *D. dentata* anzusehen. Von ihr zweigt sich nach der einen Seite hin *Märkeli* ab durch bedeutende Zunahme der Körpergröße und besonders der Breite, durch Verdickung der Fühler und weitläufigere Granulierung; nach der zweiten Seite hin *Hagensi* durch dünnere Fühler, hellere Färbung und weitläufigere Skulptur; nach der dritten Seite hin *pygmaea* durch eine Reihe von Varietäten, welche einerseits an *dentata*, andererseits an *pygmaea* sich anschließen und trotz ihrer verschiedenen geographischen Verteilung zusammengenommen eine vollkommen geschlossene Reihe bilden, deren Glieder immer kleiner, immer schmaler, immer dunkler werden und immer etwas dickere Fühler besitzen, während zugleich auch die Form und die rauhere Skulptur des Halsschildes immer mehr abweicht.

Ihren stammesgeschichtlichen Alter nach ist *D. dentata* als die älteste Form anzusehen¹⁾. Ihr zunächst kommt in der Altersstufe *D. Märkeli*, indem zwischen ihr und *dentata* bereits fast gar keine Uebergänge mehr vorhanden sind. Dann kommt *D. Hagensi* und zuletzt als jüngste Form *D. pygmaea*. Dass diese relativen Altersbestimmungen keine leeren Fiktionen sind, ergibt sich aus folgenden Thatsachen.

Im Rheinland, wo ich an der Burg Okenfels bei Linz 1893 die typische *Dinarda pygmaea* bei *Formica fusco-rufibarbis* zum erstenmal in beträchtlicher Anzahl entdeckte und sie sofort wegen ihrer auffallenden Verschiedenheit von allen übrigen *Dinarda*-Formen für eine ausgezeichnete neue Art hielt, stehen sich *D. dentata* und *pygmaea* thatsächlich bereits als geschiedene Formen nach Art echter Arten gegenüber. Die Variation von *pygmaea* beschränkt sich in dieser Gegend darauf, dass manche Exemplare ein wenig größer und ein wenig heller sind als die typische *pygmaea*; ich bezeichnete diese

1) Auch für den Fall, dass *Formica rufa* und nicht *F. sanguinea* als die älteste Wirtsameise von *Dinarda* sich herausstellen sollte, bliebe dies richtig; denn die *dentata*-Form kann auch bei *F. rufa* fortkommen, und die *Märkeli*-Form musste bei ihrer Entwicklung durch das *dentata*-Stadium hindurchgehen.

Exemplare daher als *pygmaea* Var. *dentatoides*. Aber von Uebergängen zu *D. dentata* ist bei ihnen noch keine Rede, da sie durch eine weite und konstante Kluft von den ebendort in den *sanguinea*-Nestern lebenden *dentata* getrennt sind. Ebenso wie im mittleren Rheinthal verhält sich *D. pygmaea* auch in Schlesien, Böhmen und der Moldau. Auch aus diesen Gegenden kamen mir aus den Nestern von *F. rufibarbis* (bezw. *fusco-rufibarbis*) nur die echten *D. pygmaea* (*boica* Fauvel) und deren Var. *dentatoides* zu. Dagegen fehlt in Holländisch-Limburg die typische *D. pygmaea* vollständig; sie ist dort bei *F. fusco-rufibarbis* durch eine auffallend kleine und scharf markierte Varietät von *D. dentata* vertreten, welche in der Halsschildbildung, der Skulptur u. s. w. mit der Normalform übereinstimmt, aber nur halb so groß und oft auch etwas dunkler ist als jene. Ich bezeichnete sie daher als *dentata* Var. *minor*. Von *D. pygmaea* Var. *dentatoides* ist sie dadurch unterschieden, dass sie namentlich in Halsschildform und Skulptur an *dentata*, nicht aber an *pygmaea* sich anschließt. In Holländisch-Limburg fand ich die *dentata* Var. *minor* einmal auch bei *F. fusca*, die in Größe, Färbung und Nestbau der *fusco-rufibarbis* zunächst steht; bei *F. sanguinea*, welche ebendort die Normalform von *dentata* in großer Menge (oft zu Hunderten in einem Neste) beherbergt, begegnete mir die Var. *minor* nie, und nur einmal ein Uebergangsexemplar zu derselben. In Luxemburg endlich fehlt bei *F. fusco-rufibarbis* nicht nur die *D. pygmaea*, sondern auch die *D. dentata* Var. *minor*; die äußerst seltenen *Dinarda*, die ich hier bei dieser Ameise bisher fand, gehören einer Uebergangsform zwischen der typischen *dentata* und der Var. *minor* an und lassen sich von der ersteren nicht einmal als eigene „Varietät“ abgrenzen. Hierzu kommt noch der folgende merkwürdige Umstand. Im Rheinland, in Böhmen und in Holländisch-Limburg, wo bei *F. fusco-rufibarbis* die *D. pygmaea*, bezw. die Var. *minor* von *dentata* als eigene *Dinarda*-Form lebt, ist die typische *dentata*, deren ich Tausende aus den *sanguinea*-Nestern untersuchte, in ihrer Körpergröße so konstant, dass man nur äußerst selten erhebliche kleinere Individuen findet. In Luxemburg, wo bei *F. fusco-rufibarbis* keine eigene *Dinarda*-Form vorkommt, ist dagegen die Körpergröße der auch hier bei *F. sanguinea* sehr häufigen *dentata* viel veränderlicher. Ich fand in mehreren hiesigen *sanguinea*-Nestern neben den *dentata* von normaler Größe auch ebenso viele kleinere Exemplare, die sich von den ebendort bei *rufibarbis* gefundenen mit dem besten Willen nicht systematisch trennen lassen.

Was folgt aus diesen Erscheinungen? Dieselben bekunden deutlich genug, dass *Dinarda pygmaea* eine noch in ihrer Stammesentwicklung begriffene, relativ sehr junge *Dinarda*-Form ist, deren Differenzierung von der Stammform an verschiedenen Punkten ihres geographischen Verbreitungs-

gebietes verschieden weit vorangeschritten ist. Am weitesten fortgeschritten ist sie in jenem Teile des Rheinlandes, der bereits zur Diluvialzeit oberhalb der Mündung des Rheines in die Nordsee lag, ferner in Schlesien, Böhmen, in der Moldau und wahrscheinlich noch in anderen kontinentalen Gebieten; hier ist sie bereits eine konstante eigene „Art“. In Holländisch-Limburg ist sie durch eine minder fortgeschrittene Form, die *dentata* Var. *minor* vertreten, die jedoch bereits als eigene Varietät von der Stammart sich abgrenzt. In Luxemburg endlich (und nach Fauvel's Mitteilungen auch in den meisten Gegenden Frankreichs) steht sie erst im Beginne ihrer Abtrennung von der normalen *dentata*, welche hier, in völliger Uebereinstimmung mit dem Beginne eines neuen Differenzierungsprozesses, eine weit größere Veränderlichkeit zeigt als in jenen Gebieten, wo diese Differenzierung bereits weiter vorangeschritten ist. *Dinarda pygmaea* ist eine der *F. fusco-rufibarbis* speziell „angepasste“ *Dinarda*-Form. Da aber diese ihre normale Wirtsameise eine Rasse von *F. rufibarbis* ist und deren Abtrennung von *rufibarbis* daher späteren Datums sein muss als die Differenzierungen zwischen *F. rufa* und *exsecta*, *sanguinea* und *rufibarbis*, deshalb begreift sich auch unschwer, weshalb *D. pygmaea* sich uns als die jüngste *Dinarda*-Form thatsächlich darstellt.

Hiermit stimmt auch die weitere Thatsache vollkommen überein, dass *F. fusco-rufibarbis* um so häufiger *Dinarda* als Gast hat, je weiter in der betreffenden Gegend die Entwicklung der ihr eigentümlichen *Dinarda*-Form vorangeschritten ist. In Luxemburg findet man bei dieser Ameise nur äußerst selten einige wenige *Dinarda*, in Holländisch-Limburg in manchen Kolonien bereits regelmäßig und in größerer Zahl, noch viel häufiger endlich im Rheinland, in Böhmen, Schlesien u. s. w., wo die *pygmaea* Form ihre Entwicklung vollendet hat.

Denken wir uns nun die Abtrennung der *Dinarda pygmaea* von der *D. dentata* auf Grund der oben dargelegten biologischen Entwicklungsfaktoren noch weiter fortgesetzt als es bisher im Rheinland, in Schlesien und Böhmen der Fall ist. Die notwendige Folge davon wird sein, dass die Kluft zwischen beiden Formen immer größer wird. Die verbindenden Mittelglieder (*dentata* Var. *minor* und *pygmaea* Var. *dentatoides*) werden allmählich aussterben, weil die reine *pygmaea* der Lebensweise bei der kleinen und dunklen *F. fusco-rufibarbis* viel besser angepasst ist als jene Varietäten. Schließlich wird daher bei dieser Ameise nur noch die typische *pygmaea* als einzige *Dinarda*-Form übrig bleiben, ebenso wie bei *F. rufa* schon gegenwärtig nur noch *D. Märkeli* als normale *Dinarda*-Form existiert. Durch das Verschwinden der Uebergangsglieder, die sie mit *dentata* verbanden, wird aber *D. pygmaea* zu einer systematischen Art im strengsten Sinne werden.

Es scheint mir auch nicht ausgeschlossen, dass die Formenbildung

von *Dinarda* auf Grund derselben Anpassungsgesetze noch weiter sich entwickeln könne. Wir haben in unserer Fauna noch eine ganz schwarze, sehr häufige *Formica*-Art, *F. fusca*. Bei dieser Ameise ist die *D. pygmaea* in Böhmen bereits wiederholt gefunden worden; auch die *dentata* Var. *minor* fand ich bei ihr in Holländisch-Limburg, allerdings sehr selten. Wenn bei *D. pygmaea*, die schon jetzt ihre Zweifarbigkeit verliert, indem nur noch die Flügeldecken rotbraun sind und auch diese um das Schildchen herum bereits schwarz werden, der Verdunklungsprozess noch weiter fortschreitet, so wird schließlich eine einfarbig schwärzliche *Dinarda*-Form entstehen, die der *F. fusca* ebenso vollkommen angepasst ist wie die südeuropäische *D. nigrita* der schwarzen *Aphaenogaster testaceopilosa*. In der That ist denn auch von Fleischer in den schlesischen Beskiden eine sehr dunkle Varietät von *D. pygmaea* gefunden worden, welche ich als Var. *nigritoides* beschrieb (49, S. 141). Reitter hatte sie wegen ihrer Aehnlichkeit mit *nigrita* sogar vorübergehend mit der echten *nigrita* verwechselt, wogegen aber schon das Fehlen von *Aphaenogaster testaceopilosa* in Schlesien Einspruch erhob. Es handelte sich in der That, wie ich aus dem Originalexemplare Reitter's ersah, nur um eine sehr dunkle Varietät von *pygmaea*, deren Wirt wahrscheinlich *F. fusca* war. Leider hatte der Finder die Wirtsameise nicht beigegeben.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen: Wir haben in *Dinarda pygmaea* ein sehr anschauliches Beispiel von einer gegenwärtig noch sich vollziehenden Artbildung vor uns, die auf dem Wege der Varietätenbildung und Rassenbildung an verschiedenen Punkten ihres geographischen Verbreitungsgebietes verschieden weit vorangeschritten ist. Durch denselben Entwicklungsprozess muss aber auch die Differenzierung der übrigen zweifarbigigen *Dinarda* sowie die Differenzierung sämtlicher *Dinarda*-Arten und ursprünglich auch die Ausbildung des generischen Trutztypus von *Dinarda* erfolgt sein; denn wir brauchen dafür gar keine anderen Entwicklungsfaktoren anzunehmen als jene, welche heute noch thatsächlich für die Entwicklung von *Dinarda pygmaea* thätig sind.

Für *Dinarda pygmaea* lässt sich, weil sie eben die jüngste unserer *Dinarda*-Formen ist, verhältnismäßig leicht der Beweis erbringen, dass die Stammesentwicklung innerhalb der Gattung *Dinarda* gegenwärtig noch nicht abgeschlossen ist. Aber auch die bei *Formica exsecta* lebende *D. Hagensi* ist keineswegs in allen Gegenden zu finden, wo ihre Wirtsameise vorkommt; merkwürdigerweise lebt sie gerade in denselben Gegenden, wo auch die typische *D. pygmaea* bei *F. fusco-rufibarbis* sich findet. Ein Beispiel hierfür bietet das rheinische Siebengebirge und der oberhalb desselben liegende Teil des Rheinthales.

Bei Linz a/Rh. traf ich sämtliche vier mitteleuropäische *Dinarda*-Formen bei ihren betreffenden Wirten, und zwar in großer Zahl: *D. dentata* bei *F. sanguinea*, *D. Märkli* bei *F. rufa*, *D. Hagensi* bei *F. exsecta* und *D. pygmaea* bei *F. fusco-rufibarbis*; und zwar tragen jene vier *Dinarda*-Formen daselbst bereits ganz den Charakter echter Arten, indem sie keine Uebergänge untereinander aufweisen, sondern konstant voneinander getrennt sind. Aehnliche Verhältnisse liegen voraussichtlich überall dort vor, wo *D. pygmaea* entwickelt ist. Da *F. exsecta*¹⁾ überhaupt viel seltener ist als die übrigen einheimischen *Formica*-Arten und nur in gebirgigen Gegenden vorkommt, so begreift sich leicht, dass *D. Hagensi* bisher nur selten gefunden wurde. Aber gerade so, wie es sicher feststeht, dass es in Mitteleuropa große Gebiete gibt, in denen bei *F. fusco-rufibarbis* keine eigene *Dinarda*-Form lebt, so steht auch sicher fest, dass es entsprechende (wahrscheinlich mit ersteren identische) Gebiete gibt, in denen auch bei *F. exsecta* keine eigene *Dinarda* vorkommt. Als Beispiel hierfür kann ich aus eigener Erfahrung die Vorarlberger Alpen nennen. Dort ist *F. exsecta* häufig. Ich habe nun in den Jahren 1890—1892 eine große Anzahl *exsecta*-Haufen bei Feldkirch i. V., im oberen Lechthale und auf dem Arlbergpass bis auf den Grund durchgesiebt, ohne eine einzige *Dinarda* zu finden, obwohl *F. sanguinea* und *F. rufa* in derselben Gegend ihre eigenen *Dinarda* ebenso zahlreich beherbergen wie im Rheinland. Ich wollte um jeden Preis auch in Vorarlberg die beiden eigentümlichen *exsecta*-Gäste, *D. Hagensi* und *Thiasophila canaliculata* wiederfinden, die ich im Rheinland bei dieser Ameise gefunden hatte. Aber gerade diese beiden der *F. exsecta* speziell angepassten Formen waren in Vorarlberg nicht aufzutreiben; ich fand bei ihr dort nur solche Staphyliniden als Gäste, die sie auch im Rheinland mit *F. rufa* und *pratensis* gemein hat (*Oxyptoda haemorrhoea*, *Atheta talpa*, *Notothecta anceps* und *Leptacinus formicetorum*). Ebenso vergebens wie nach der *Dinarda Hagensi* bei *F. exsecta* suchte ich in Vorarlberg nach der *D. pygmaea* bei *F. fusco-rufibarbis*. Ich ärgerte mich damals nicht wenig darüber, weil ich die interessanten Gesetzmäßigkeiten noch nicht ahnte, die auch diesen negativen Befunden zu Grunde lagen. Dagegen ist *D. Hagensi* in Niederösterreich (von Ganglbauer) bei *F. exsecta* wiedergefunden worden, also in einem Gebiete, wo auch bei *F. fusco-rufibarbis* eine eigene *Dinarda*-Form lebt. Aber unter den niederösterreichischen *Hagensi* waren auch deren Uebergangsformen zu *dentata* vertreten, die im Rheinland mir nicht begegneten.

Wir können daher für die geographische Verteilung der mitteleuropäischen *Dinarda* folgende Sätze aufstellen:

1. *Formica fusco-rufibarbis* besitzt nicht in allen Teilen ihres geographischen Verbreitungsbezirks eine eigene *Dinarda*-Form,

1) Mit *F. pressilabris* als Rasse, die ich unter *exsecta* hier einbegreife.

sondern nur in einigen, während sie in anderen Teilen ihres Gebietes verschiedene Uebergangsformen von *dentata* zu *pygmaea* beherbergt, in anderen Teilen endlich gar keine *Dinarda* als Gast hat.

2. Auch *F. exsecta* besitzt nicht in allen Teilen ihres geographischen Verbreitungsbezirks eine eigene *Dinarda*-Form, sondern nur in bestimmten Teilen desselben.

3. Die Gebiete, in denen eine eigene *Dinarda*-Form bei *F. fusco-rufibarbis* und bei *F. exsecta* vorkommt, fallen wahrscheinlich zusammen.

4. Dagegen ist *D. dentata* bei *F. sanguinea* und *D. Märkeli* bei *F. rufa*¹⁾ in ganz Mitteleuropa zu finden²⁾. Soweit mir bekannt, fehlen diese beiden *Dinarda*-Formen in keinem einzigen Teile des ungeheuren Verbreitungsgebietes dieser beiden paläarktischen *Formica*-Arten.

5. Die Anpassung von *D. dentata* an *F. sanguinea* und von *D. Märkeli* an *F. rufa* trägt somit den Charakter der lokalen Allgemeinheit, während die Anpassung von *D. pygmaea* an *F. fusco-rufibarbis* und von *D. Hagensi* an *F. exsecta* den Charakter der lokalen Beschränktheit trägt.

6. Die Anpassung von *D. dentata* an *F. sanguinea* und von *D. Märkeli* an *F. rufa* trägt somit das Gepräge eines höheren historischen Alters als die beiden letzteren Anpassungen.

7. Es giebt somit in dem paläarktischen *Dinarda*-Gebiete verschiedene Bezirke, in denen die spezifische Entwicklung der *Dinarda*-Formen verschieden weit vorangeschritten ist.

Am weitesten fortgeschritten ist sie dort, wo sämtliche vier *Dinarda*-Formen nach Art echter, scharfbegrenzter Species nebeneinander in derselben Gegend bei ihren entsprechenden Wirten vorkommen; weniger weit dort, wo bei *F. fusco-rufibarbis* und *exsecta* nur Uebergangsformen der *dentata* zu der betreffenden eigentümlichen *Dinarda*-Form sich finden; noch weniger weit endlich dort, wo nur *F. sanguinea* und *rufa* ihre *Dinarda* besitzen, während bei den übrigen *Formica*-Arten höchstens einzelne, von jenen beiden Ameisen zufällig zu ihnen übergelaufene Exemplare von *Dinarda* zu treffen sind³⁾.

1) Einschließlich der Rasse *F. pratensis*, bei welcher in Schlesien (Roger!) und Niederösterreich (Rupertsberger!) und Frankreich (Mesmin!) die *D. Märkeli* ebenfalls gefunden ward.

2) Wahrscheinlich auch in ganz Nordeuropa und Nord- und Mittelasien.

3) Diese Fälle gehören unter die „internationalen Beziehungen“ der Ameisengäste (20). *Dinarda* betreffend nenne ich hier nur folgende, von mir selbst kontrollierte Beispiele aus freier Natur: Eine *Dinarda dentata* in einer Kolonie von *F. pratensis*, die in einem von *F. sanguinea* verlassenen Neste sich angesiedelt hatte (Holländisch-Limburg); zwei *D. dentata* in einem Neste von *F. rufa* (Vorarlberg, Klene!); eine *D. dentata* in einem Neste der typischen *F. rufibarbis* i. sp. (Holländisch-Limburg); eine *D. Märkeli* bei *F. sanguinea* (Holländisch-Limburg); eine *D. Märkeli* bei *F. fusca* (Schweiz, Forel!). Viel-

8. Suchen wir diese Bezirke näher zu bestimmen, so ergibt sich folgendes:

Am weitesten fortgeschritten ist die spezifische Entwicklung der *Dinarda*-Formen in jenen Teilen des europäischen Kontinentalgebietes, die am Ende der letzten Eiszeit zuerst eisfrei und meerfrei wurden (Rheinthal oberhalb des Siebengebirges, ferner Niederösterreich, Schlesien, Böhmen u. s. w.). Am wenigsten weit fortgeschritten ist sie dagegen in jenen Gebieten, die am längsten von Gletschereis einerseits oder vom Meere andererseits bedeckt blieben (z. B. im Gebiet der Centralalpen und an den nördlichen und den nordwestlichen Küsten Mitteleuropas). Zwischen diesen extremen Gebieten liegen die Uebergangsgebiete, in denen die Vierteilung der *Dinarda*-Formen durch Anpassung an die betreffenden Wirte erst jetzt sich allmählich vollzieht (z. B. Holländisch-Limburg zwischen dem Siebengebirge (der diluvialen Rheinmündung) und der heutigen Nordseeküste, Luxemburg zwischen dem diluvialen Gletschergebiet der Ardennen und Vogesen und dem Rheinthal).

Die unter Nr. 8 gegebene allgemeine Formulierung ist in ihrer Allgemeinheit allerdings noch hypothetisch. Aber hier gilt eben der Satz: *tentando progredimur*. Jedenfalls ist die hier gebotene Hypothese sachlich begründet und sachlich verifizierbar. Sie entzieht sich nicht, wie gewisse allgemeine phylogenetische Spekulationen, jeder Prüfung durch die Thatsachen, sondern sie wird durch den Fortschritt unserer biologischen und unserer geologischen Kenntnisse sich genau bestätigen lassen.

Eine denkende Naturforschung kann auf Hypothesen nicht verzichten, weil sie sonst zu einem bloßen Thatsachenmagazin würde. Deshalb kann sie auch auf entwicklungstheoretische Hypothesen nicht Verzicht leisten. Letztere sind jedoch wegen ihrer „Windigkeit“ vielfach in gerechten Verruf gekommen, und nicht minder wegen des schmählichen Missbrauchs, den man mit ihnen von gewisser Seite getrieben hat und immer noch treibt, um sie als „Sturmbock gegen die christliche Weltanschauung“ zu benützen. Fleischmann dürfte darin wohl recht haben, wenn er behauptet, dass die Entwicklungslehre gerade ihrer antitheistischen Tendenz — die man ihr gewaltsam aufdrängte — den größten Teil ihres Erfolges in manchen Kreisen zu verdanken habe. Aber auf derartige Erfolge braucht die Descendenztheorie wahrlich nicht stolz zu sein. Durch Tendenzwerke wie Haeckel's „Welträtsel“ können nur Geister

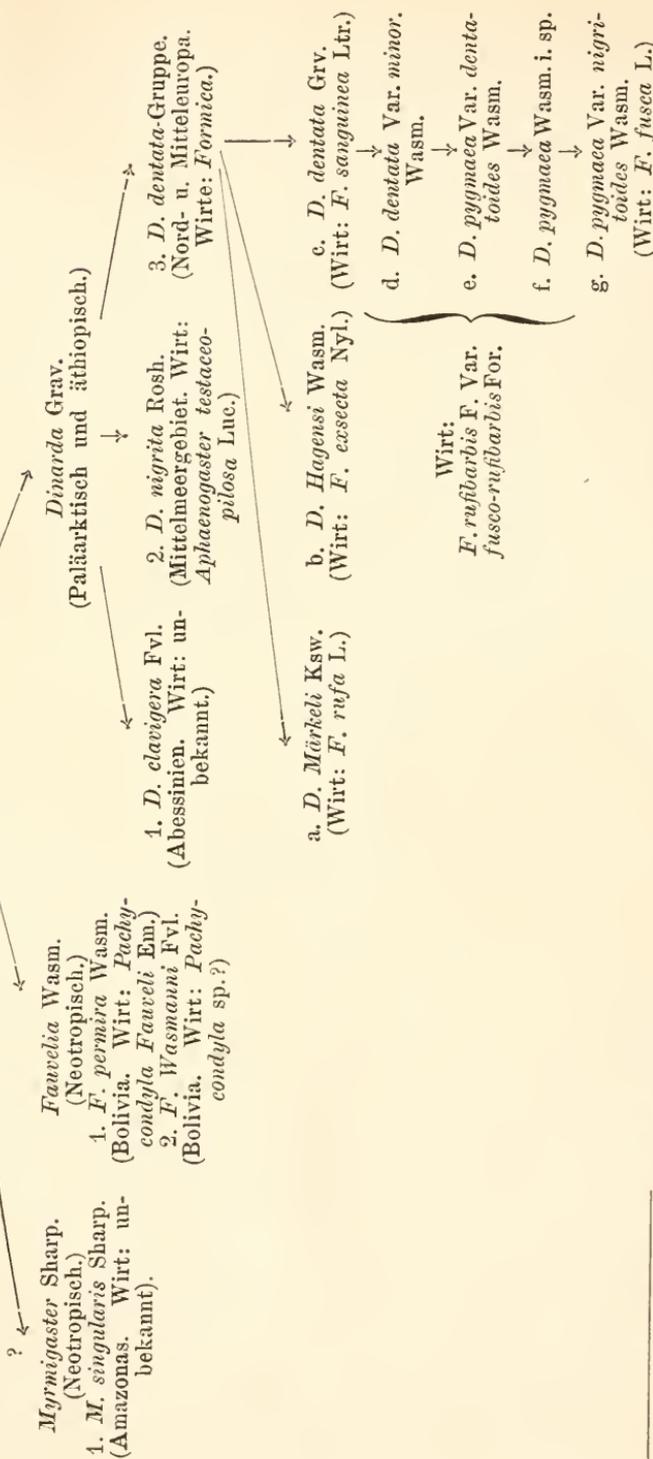
leicht gehört hierher auch die von J. Sahlberg in Finnland bei *F. exsecta* gefundene *Dinarda „dentata“*, die ich wegen der Wirtsameise früher auf *Hagensi* bezog (49, S. 140).

niedrigsten Ranges für die Entwicklungslehre gewonnen werden, über deren Gefolgschaft sie sich eher zu schämen als zu freuen hat.

Das S. 707 gegebene Schema unterscheidet sich wesentlich von den Haeckel'schen Stammbäumen, welche du Bois Reymond nicht mit Unrecht wegen ihrer phantasievollen Kühnheit den Stammbäumen der homerischen Helden verglich. Soweit es sich in jener Tabelle um die Entwicklung der *dentata*-Gruppe handelt, wird man sie überhaupt nicht mehr als Hypothese bezeichnen dürfen, sondern einfach als einen schematischen Ausdruck der Beobachtungstatsachen, die uns zugleich auch die nähere Erklärung für den genetischen Zusammenhang der betreffenden Formen angeben. Die Hypothese beginnt erst bei der Differenzierung der *D. dentata*-Gruppe von *D. nigrita* und *clavigera*; denn hier sind wir bereits auf Analogieschlüsse angewiesen, durch welche wir die innerhalb der *dentata*-Gruppe sich vollziehenden Entwicklungsvorgänge auf die Entstehung sämtlicher *Dinarda*-Arten bezw. auf die Differenzierung der Gattungen *Dinarda* und *Chitosa* aus einer gemeinsamen Stammform folgerichtig übertragen. Trotzdem kann man wohl auch diesen Abschnitt der Stammesentwicklung von *Dinarda* als nahezu sicher bezeichnen, obwohl wir die einzelnen Phasen des Prozesses nicht mehr genau zu verfolgen vermögen. Dagegen ist der genetische Zusammenhang der Gattung (*Dinarda* incl. *Chitosa*) mit den neotropischen Gattungen *Fauvelia* und *Myrmigaster* keineswegs ebenso zuverlässig. Die abessinische *D. clavigera* nähert sich zwar nach Fauvel in manchen Punkten auffallend der Gattung *Fauvelia* aus Bolivia und bildet somit ein morphologisches Mittelglied zwischen beiden Gattungen. Aber wir stoßen hier auf tiergeographische Schwierigkeiten, deren Lösung nur in einem ehemaligen Landzusammenhang zwischen dem äthiopischen und dem neotropischen Faunengebiet gefunden werden kann (Atlantis). Zudem wäre es ja denkbar, dass die neotropischen Gattungen *Fauvelia* und *Myrmigaster* einen gemeinsamen selbständigen Stamm darstellten, der mit der Stammform von *Dinarda* niemals direkt zusammenhing, sondern die Ähnlichkeit seines morphologischen Entwicklungsganges mit der letzteren bloß den analogen Anpassungsbedingungen des Trutztypus der myrmekophilen Aleocharinen zu verdanken hätte; es würde sich dann nur um eine auf biologischen Ursachen beruhende Konvergenzerscheinung zwischen zwei genetisch verschiedenen Stämmen handeln. Allerdings macht mir ein genauer Vergleich der Gattungen *Fauvelia* und *Dinarda* diese Annahme minder wahrscheinlich; die Uebereinstimmung ist eine so große und so vielseitige, dass wir eine wirkliche Stammesverwandtschaft beider Typen anzunehmen gedrängt sind. Vielleicht wird es uns später, wenn nähere Beobachtungen über die Lebensweise von *Fauvelia* vorliegen, sogar gelingen, ihre Verschiedenheiten von *Dinarda* ebenso einfach auf die Verschiedenheit der beiderseitigen Wirtsameisen zurückzuführen, wie

Zur Veranschaulichung der natürlichen Verwandtschaft und der Phylogenese der zur Gruppe der *Dinardini* gehörigen Formen möge folgende Tabelle dienen¹⁾.

Stammform der *Dinardini*. (Unbekannt.)



1) „*Dinarda serricornis*“ Walk. aus Ceylon nehme ich in die Tabelle nicht auf, da dieselbe wahrscheinlich gar nicht zu den *Dinardini* gehört und generisch unbestimmbar ist.

wir dies für unsere mitteleuropäischen *Dinarda* jetzt bereits vermögen.

Auf Grund dieser Anhaltspunkte lässt sich die zeitliche Aufeinanderfolge der Entwicklung der *Dinardini* folgendermaßen skizzieren. (Vergl. auch den Nachtrag 2.)

Die Stammform der *Dinardini* war paläarktischen Ursprungs. Zuerst entwickelte sich die Gattung *Dinarda* auf Grund der Anpassung ihres Trutztypus an die *Formica*-Arten der paläarktischen Fauna. Der Zeitpunkt ihrer Entstehung lässt sich annähernd genau bestimmen: er liegt erst nach der definitiven Trennung Europas und Asiens von Nordamerika. Darüber kann kein Zweifel obwalten; denn keine einzige nordamerikanische *Formica*-Art der Gegenwart beherbergt eine *Dinarda*. Die Entwicklung der *Dinardini* ist somit geologisch jüngeren Datums als die Entwicklung der *Lomechusini* (*Lomechusa*-Gruppe), welche den Symphilitypus der *Aleocharini* in der arktischen Myrmekophilenfauna darstellen; denn die *Lomechusini* sind eine cirkumpolare Gruppe, die in Europa und Asien durch die Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles*, in Nordamerika durch die Gattung *Xenodusa* vertreten ist. Unter diesen drei Gattungen ist wiederum *Lomechusa* die älteste und zugleich die am höchsten differenzierte, die heute noch ausschließlich bei *Formica* lebt und bei der auch die Stammform der *Lomechusini* gelebt haben muss. Diese ganze Gruppe ist nämlich als ein Züchtungsprodukt des Symphiliestinktes der Gattung *Formica* aufzufassen, wie ich an anderer Stelle (60, S. 181 und 182) bereits nachgewiesen habe (vergl. auch Teil III und IV der vorliegenden Studie). Die Anpassungen von *Atemeles* an *Myrmica* und von *Xenodusa* an *Camponotus* sind erst späteren, sekundären Ursprungs. Dies ergibt sich auch aus der Tatsache, dass das geographische Verbreitungsgebiet der *Lomechusini* mit demjenigen von *Formica* sich deckt, nicht aber mit demjenigen von *Myrmica* und noch viel weniger mit jenem von *Camponotus*; dies scheint mir mit Sicherheit anzudeuten, dass die *Lomechusini* ursprünglich ein Züchtungsprodukt der Gattung *Formica* sind. Tatsächlich lassen auch heute noch alle *Atemeles* ihre Larven bei *Formica*-Arten erziehen, während sie als Käfer den größten Teil ihres Lebens bei *Myrmica rubra* zubringen.

Da die *Lomechusini* geologisch älter sind als die *Dinardini*, ist es somit ganz unmöglich, die „echten Gäste“ der ersteren Gruppe von den „indifferent geduldeten“ der zweiten Gruppe phylogenetisch abzuleiten, so hübsch dies auch manchem scheinen könnte und so nahe liegend die Versuchung dazu ist wegen der Ähnlichkeit der Gattungen *Dinarda* und *Lomechusa*, auf Grund deren *D. dentata* sogar ursprünglich als „*Lomechusa*“ beschrieben wurde. Die *Lomechusini* müssen vielmehr unmittelbar auf einen Zweig der sehr alten, schon aus dem Tertiär nachgewiesenen Gattung *Myrmedonia* zurückgeführt werden,

während *Dinarda* sehr wahrscheinlich mit *Thiasophila* stammesverwandt ist, die wir im ganzen holarktischen Gebiete gegenwärtig noch als Ameisengast finden. Für letztere Verwandtschaft spricht neben der Aehnlichkeit des Habitus beider Gattungen namentlich die sehr ähnliche Zungenbildung, die bei den Aleocharinen von größter Wichtigkeit für die Feststellung der wirklichen Verwandtschaftsbeziehungen ist. Auch die Tarsenbildung beider Gattungen gleicht sich, zumal bei *Dinarda* auch die Vorderfüße wie bei *Thiasophila* fünfgliederig sind, nicht viergliederig, wie man früher meinte. Dagegen ist die zwischen *Dinarda* und *Atemelus* (*Lomechusini*) bestehende Aehnlichkeit eine bloße Konvergenzerscheinung, die auf der Form und Breite des Halsschildes beruht, also auf einem von der Anpassung direkt beeinflussten Charakter.

Innerhalb der Gruppe der *Dinardini* muss sich zuerst die Gattung *Dinarda* im nördlichen Teile der alten Welt entwickelt haben und zwar erst nach dem Untergang der tertiären Landbrücke, die in Ostasien den Norden der beiden Erdhälften verband. Wie erfolgte nun ihre Weiterentwicklung? Wahrscheinlich auf demselben Wege wie heute, vermutlich aber bei dem rascheren Wechsel der klimatischen Verhältnisse im Diluvium, welcher einen entsprechend raschen Wirtswechsel der Myrmekophilen (durch Einwanderung neuer Ameisenarten oder Zurückweichen älterer) mit sich brachte, doch in einem vielfach rascheren Tempo. Zuerst wird durch Anpassung an die verschiedenen *Formica*-Arten die *dentata*-Gruppe ihre Entwicklung begonnen haben, dann erst zweigte sich von ihr die *nigrita*-Form und zuletzt die *clavigera*-Form ab. Die letzteren bilden gleichsam nach Süden vorgeschobene Ausläufer der arktischen *dentata*-Gruppe. Es ist sogar recht wahrscheinlich, dass *D. nigrita* unmittelbar aus einer mit *D. pygmaea* Var. *nigritoides* analogen Form entstanden ist. Aus einer mit dieser identischen Form kann sie selbstverständlich nicht hervorgegangen sein, weil wir oben nachgewiesen haben, dass die *D. pygmaea* Var. *nigritoides* unter allen mitteleuropäischen *Dinarda*-Formen thatsächlich die jüngste ist, während *D. nigrita* schon längst eine scharf begrenzte Art, ja sogar eine eigene Gattung (*Chitosa*) bildet. Aber es ist sehr leicht denkbar, dass ein ähnlicher Anpassungsprozess, wie derjenige, der gegenwärtig zur Bildung der dunkelsten Varietät von *pygmaea* und dadurch zu der scheinbaren Annäherung der *dentata*-Gruppe an *nigrita* führt, bereits früher einmal wirklich von einer *dentata*-ähnlichen Form zur Entstehung von *nigrita* geführt habe, jedoch, wie schon oben angedeutet wurde, in einer relativ kürzeren Zeit. Es brauchte nur infolge eines klimatischen Wechsels *Aphaenogaster testaceopilosa* ihr Gebiet weiter nach Norden auszudehnen, in ein *Dinarda*-reiches Gebiet von *Formica* einzudringen und diese Wirte zu verdrängen. Dafür, dass von den zu *Aphaenogaster testaceo-*

pilosa überlaufenden *Dinarda* nur jene auf die Dauer sich erhalten konnten, welche der *nigrita*-Form sich näherten, war bereits durch die heute noch geltenden Anpassungsgesetze hinreichend gesorgt. Hierdurch ward aber ein viel energischerer äußerer Stimulus zur Entwicklung von *D. nigrita* geboten, als er gegenwärtig unter den konstanteren klimatischen und deshalb auch konstanteren biologischen Verhältnissen vorliegt.

Wenn wir demnach *D. nigrita* von der *dentata*-Gruppe ableiten können, so steht auch nichts im Wege, dieselbe Ableitung für die noch südlichere *D. clavigera* aus der *nigrita*-Form anzunehmen, welche ebenfalls in dem Wechsel der Wirtsameisen infolge klimatischer Veränderungen ihre äußere bestimmende Ursache finden konnte. Bei der Ableitung der neotropischen Gattung *Fauvelia* aus einer mit *D. clavigera* verwandten Form stoßen wir allerdings auf größere Schwierigkeiten. Dieselben scheinen jedoch nicht unüberwindlich — wenn damals noch eine Landbrücke zwischen dem äthiopischen und dem neotropischen Gebiete bestand! Hier liegt, wie schon oben angedeutet wurde, der eigentliche Stein des Anstoßes für eine einheitliche Stammesentwicklung der *Dinardini*, der um so bedenklicher ist, als die Gattung *Dinarda* im paläarktischen Gebiete erst entstanden sein konnte nach dem Untergang der nördlichen Landbrücken zwischen dem paläarktischen und dem nearktischen Gebiet. Gegen eine weitere Differenzierung der neotropischen *Dinardini* (*Fauvelia*, *Myrmigaster*) und vielleicht noch anderer unentdeckter Formen¹⁾ auf Grund ihrer Anpassung an verschiedene Wirtsgattungen und Arten liegen keine weiteren Schwierigkeiten vor.

Ein Skeptiker könnte gegen die eben skizzierte hypothetische Entwicklung der *Dinardini* einwenden, es sei ja gar nicht bewiesen, dass dieselbe in der paläarktischen Region angefangen und in der neotropischen geendet habe; sie könnte ja gerade so gut in umgekehrter Reihenfolge vor sich gegangen sein. Dieser Einwand mag allerdings auf viele darwinistische Stammesreihen zutreffen, in denen die Form *a* von der Form *b* abgeleitet wird, während man mit demselben Rechte *b* von *a* ableiten könnte. Ist eine Entwicklungsreihe umkehrbar, so ist dies ein sicherer Beweis dafür, dass sie nichts wert ist, dass sie mehr auf phantastische Kombinationen als auf Thatsachen sich stützt.

1) Die neue Gattung *Dinardilla* Wasm., die von P. J. Schmitt O. S. B. in Cotopaxi (Colorado) bei *Liometopum microcephalum* Var. *occidentalis* Em. kürzlich entdeckt wurde, gehört, nach der Zungenbildung zu urteilen, nicht zur Gruppe der *Dinardini*; sie ist wahrscheinlich mit der neotropischen Gattung *Euthorax* Sol. (*Myrmecochara* Kr.) stammesverwandt, und die Ähnlichkeit ihrer Körperform und Fühlerbildung mit *Dinarda* dürfte eine auf dem Trutztypus beruhende Konvergenzerscheinung sein. Vergl. Wien. Ent.-Ztg., 1901, 7. Heft, S. 145.

Für unseren Fall trifft dies jedoch nicht zu. Wir können aus der geographischen Verbreitung der *Dinardini* zuverlässig darthun, dass, falls eine einheitliche Stammesentwicklung derselben vorliegt, ihr Ausgangspunkt in der paläarktischen Region und nicht in der neotropischen Region zu suchen ist; denn erstens ist das ganze paläarktische Gebiet im Besitz von *Dinarda*, während die neotropischen *Dinardini* gleichsam nur spärliche Inseln innerhalb ihres Faunengebietes darstellen. Zweitens. Die nächsten systematischen Verwandten der *Dinardini* sind (s. o. S. 709) in der Gattung *Thiasophila* zu suchen, die das paläarktische und nearktische Gebiet bewohnt, im neotropischen dagegen fehlt. *Fauvelia* und die übrigen neotropischen *Dinardini* bilden ein völlig fremdes Element in der neotropischen Aleocharinenfauna; also müssen sie erst später in dieselbe eingewandert sein. Drittens. *Pachycondyla*, die Wirtsgattung von *Fauvelia*, breitet sich durch Süd- und Mittelamerika bis in die Südstaaten der Nordamerikanischen Union aus (bis nach Texas, Wheeler!). Wäre das neotropische Gebiet die Urheimat der *Dinardini*, so müsste die bolivianische Gattung *Fauvelia* auch im ganzen neotropischen Gebiet zu Hause sein, gerade so wie *Dinarda* im ganzen paläarktischen Gebiet zu Hause ist. Wir sind daher genötigt, die neotropischen *Dinardini* als die letzten Ansläufer des paläarktischen Stammes anzusehen, falls eine einheitliche Stammesentwicklung in dieser Aleocharinengruppe stattgefunden hat. (Vergl. auch den Nachtrag 2.)

Es ist bei entwicklungstheoretischen Skizzen meines Erachtens von großer Wichtigkeit, ebenso ehrlich das *contra* wie das *pro* der betreffenden Hypothese zu erörtern und stets genau anzugeben, wie weit die betreffende Hypothese noch auf thatsächlichem Boden ruht oder nicht. Sonst leistet man der Entwicklungstheorie keinen Dienst, sondern giebt nur ihren Gegnern willkommenen Anlass, die „luftigen Hypothesen“ zu kritisieren. Das dürfte bei der vorliegenden Untersuchung wohl vermieden sein. Vielleicht trägt sie dazu bei, die Ansicht zu befestigen, dass die Entwicklungstheorie ebensowenig mehr als „Wauwau“ für einen konservativ gesinnten Naturforscher gelten darf, wie sie andererseits nicht als Spielball für phantastische Hypothesenmacherei dienen soll, deren Zweck vielfach nur die Bekämpfung der von ihren Gegnern völlig missverstandenen und zu einem Zerrbilde verunstalteten theistischen Weltanschauung ist. (Fortsetzung folgt.)

Der Gang des Menschen.

Von R. F. Fuchs.

Die nachfolgenden Auseinandersetzungen über den Gang des Menschen enthalten im wesentlichen eine kritische Darstellung der von W. Braune und O. Fischer gemeinsam begonnenen und von Fischer fortgesetzten

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Wasmann Erich P.S.J.

Artikel/Article: [Giebt es thatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? 689-711](#)