Nils Holmgren's „Termitenstudien", Systematik der Termiten[1]).

Von E. Wasmann S. J. (Valkenburg, Holland).

Der erste Teil der „Termitenstudien" von N. Holmgren war 1909 erschienen. Er beschäftigte sich mit anatomischen Untersuchungen und gewann durch die vom Verf. aufgestellte Exsudattheorie, nach welcher die Pflegeweise der verschiedenen Stände und Entwickelungsstufen der Termiten durch ihnen eigentümliche Exsudate ausgelöst wird, auch ein besonders biologisches Interesse. (Vgl. die Besprechung im Biol. Centralbl. 1910, Nr. 9, S. 303—310.)

Der II. und III. Teil befasst sich mit der Systematik der Isoptera und bietet zum erstenmal ein nach modernen Prinzipien durchgearbeitetes, vollständiges System der Termiten, das sich bestrebt, die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse in dieser Insektenordnung zum Ausdruck zu bringen. Als ich im Jahre 1897 zuerst den Vorschlag machte, auch die Soldatenkaste der Termiten zur Charakteristik der Gattungen und Untergattungen heranzuziehen, begegnete derselbe einigem Widerspruch. Silvestri führte ihn jedoch weiter und Holmgren vollendete ihn. Prinzipiell spricht derselbe sich (II, S. 4) dahin aus, dass keinem der verschiedenen Stände der Termiten in systematischer Beziehung mehr Bedeutung zugeschrieben werden dürfe als den übrigen. Da jedoch die Imagines und die Soldaten eine größere Summe von differenzierten Eigenschaften besitzen als die Arbeiter, sind sie auch, praktisch genommen, für die Systematik wichtiger, obwohl auch die Arbeiter nicht auszuschließen sind, wo sie sich verwerten lassen. Das reiche Material, das dem Verf. von den verschiedensten Seiten zukam, hat ihn hier in den Stand gesetzt, eine, alle bisher bekannten Termiten umfassende Systematik auszuarbeiten. Wer die Schwierigkeiten der Termitensystematik kennt, wird zugestehen müssen, dass Holmgren hier eine wahre Riesenarbeit geleistet hat. Wenn seine neue Systematik auch nur ein Versuch sein soll, namentlich bezüglich der Metatermitiden, wo noch vieles zu klären ist, so ist es doch ein sehr wertvoller und für künftige Studien grundlegender Versuch.

Nach einem Überblick über die verschiedenen bisherigen Termitensysteme gibt Holmgren zuerst seine Einteilung der Ordnung Isoptera in vier Familien: *Mastotermitidae*, *Protermitidae*, *Mesotermitidae* und *Metatermitidae*. Bei den drei erstgenannten Familien erwies es sich als durchführbar, für deren systematische Unterabteilungen alle Stände zu benützen. Bei den *Metatermitidae* dagegen war es dem Verf. „nicht immer möglich, die Gattungen durch alle Stände so zu präzisieren, dass sie gegen die benachbarten Gattungen scharf

---

1) II. Teil. Die Familien Mastotermitidae, Protermitidae und Mesotermitidae. 86 S. Fol. mit 6 photogr. Taf. u. 6 Abbild. im Text (K. Svensk. Vedensk. Handl. XLVI. Nr. 6), Upsala und Stockholm 1911.

III. Teil. Die Familie Metatermitidae. 166 S. Fol. mit 4 phot. Taf. u. 88 Textabbild. (Ibid. XLVIII, Nr. 4), 1912.

abgegrenzt wurden (II, S. 4)." Als Grund hierfür hebt er hervor, dass die Metatermitiden die jüngste Termitenfamilie sind[2]), weshalb scharf abgegrenzte Gattungen bei ihnen kaum zu erwarten seien. Die Masto-, Pro- und Mesotermitiden dagegen stellen nach Holmgren (III, S. 4) die isolierten Reste von früher reicher gegliederten Faunen dar; daraus glaubt er die scharfe Abgrenzung ihrer Gattungen voneinander erklären zu sollen.

Die *Mastotermitidae* sind heute überhaupt nur noch durch die einzige Gattung *Mastotermes* in Australien vertreten. Holmgren weist die Ursprünglichkeit des *Mastotermes*-Typus und dessen nahe Beziehungen zu den Protoblattoideen nach (II, S. 24ff.). Die Termiten sind deshalb von letzteren stammesgeschichtlich abzuleiten.

Die *Protermitidae* sind heute durch 4 Unterfamilien vertreten, von denen die *Termopsinae* 8 Gattungen, die *Hodotermitinae* 2, die *Stolotermitinae* 1, die *Calotermitinae* 2 Gattungen umfassen. Die Gattung *Calotermes* wird in 9 Subgenera geteilt.

Die *Mesotermitidae* gliedert Holmgren (II, S. 62) in 6 Unterfamilien, von denen die *Psammotermitinae* 1 Gattung, die *Leucotermitinae* 1, die *Coptotermitinae* 2, die *Termitogetoninae* 1, die *Rhinotermitinae* 2 (*Rhinotermes* mit 2 Subgenera), die *Serritermitinae* 1 Gattung enthalten.

Sehr groß waren die Schwierigkeiten, die sich im III. Teile einer scharfen Charakteristik der systematischen Unterabteilungen der *Metatermitidae* entgegenstellten. „Es ist wohl möglich, die *Metatermitidae* in Reihen zu gruppieren. aber diese Reihen besitzen im allgemeinen nicht den Charakter von wohldefinierten, scharf umgrenzten Unterfamilien" (III, S. 5). Holmgren schlägt eine Einteilung derselben in 3 bezw. 4 Unterfamilien vor, von denen jedoch nur die 3 ersten sich einigermaßen scharf abgrenzen lassen:

1. *Termitinae*, welche die *Termes*-Reihe, *Syntermes*-Reihe, *Hamitermes*-Reihe und *Mirotermes-Capritermes*-Reihe umfassen.
2. *Microcerotermitinae* = *Microcerotermes*-Reihe.
3. *Pseudomicrotermitinae* = *Pseudomicrotermes*-Reihe.
4. (?) *Foraminitermitinae* = *Foraminitermes*-Reihe.

Innerhalb dieser Reihen lassen sich die Gattungen in Artreihen ordnen, die aber oft durch Übergangsformen verbunden sind. Namentlich gilt dies von den *Termitinae*. Dennoch glaubt Holmgren — und, wie mir scheint, mit Recht — auch die Gattungen der Termitinen nicht in eine einzige Kollektivgattung „*Termes*" zusammenziehen zu dürfen, weil dadurch die heterogensten Elemente vermischt würden.

Die von ihm zur systematischen Gruppierung der *Metatermitidae* (III, S. 8ff.) benutzten Kategorien sind also: Reihen, Gattungen, Untergattungen, Arten.

---

2) Dies scheint auch durch die neuen Studien Curt v. Rosen's über die Bernsteintermiten bestätigt zu werden, denen wir mit Interesse entgegensehen. Nach brieflicher Mitteilung v. Rosen's sind unter den tertiären Termiten bisher überhaupt keine Metatermitiden gefunden.

1. Die *Termes*-Reihe umfasst die Gattungen *Gnathotermes, Protermes*[3]), *Acanthotermes*, *Synacanthotermes*, *Termes* s. str., *Sphaerotermes*, *Odontotermes* und *Microtermes*. *Protermes* wird wiederum in 2, *Termes* in 2, *Odontotermes* in 3 Untergattungen getrennt.

2. Die *Syntermes*-Reihe umfasst die Gattungen *Syntermes, Cornitermes, Armitermes*, *Eutermes* s. str. und *Anoplotermes*. — Wegen der Ähnlichkeit der Imagines sind hier Gattungen von sehr verschiedenen Soldatenformen zu einer Reihe zusammengestellt. Den Fortfall der Soldatenform bei *Anoplotermes* erklärt Holmgren durch Überentwickelung. — *Entermes* teilt der Verf., entsprechend der riesigen Mannigfaltigkeit der Arten, in 14 (bezw. 16) Untergattungen, *Anoplotermes* in 2 Untergattungen.

3. Die *Hamitermes*-Reihe umfasst die Gattungen *Protohamitermes*, *Prohamitermes, Eurytermes*, *Cylindrotermes*, *Cephalotermes*, *Hamitermes* (mit 3 Subgenera) und *Eremotermes*. Bei zweien dieser Gattungen sind die Weibchen mit Exsudattrichomen ausgestattet, am reichlichsten bei *Eurytermes*.

4. Die *Miro-Capritermes*-Reihe umfasst die Gattungen *Thoracotermes, Crenetermes*, *Apilitermes*, *Apicotermes*, *Mirotermes* (mit 6 Subgenera), *Orthognathotermes*, *Procapritermes* und *Capritermes* (mit 2 Subgenera). *Thoracotermes* verbindet die *Mirotermes*- mit der *Termes*-Reihe. *Cubitermes* und *Spinitermes* sind von Holmgren als Untergattungen zu *Mirotermes* gezogen, weil gewisse Arten Übergangsformen darstellen.

5. Die *Microcerotermes*-Reihe umfasst die Gattung *Microcerotermes* mit zahlreichen Arten.

6. Die *Pseudomicrotermes*-Reihe enthält nur diese eine Gattung.

7. Die *Foraminitermes*-Reihe ist provisorisch aufgestellt auf diese eine Gattung, von welcher bloß die Imagines bekannt sind.

Wenn auch, wie Holmgren selbst bemerkt, die von ihm für die Familie der *Metatermitidae* hier vorgeschlagene Einteilung später vielleicht in manchen Punkten modifiziert werden muss, so wird man ihm doch dankbar sein müssen dafür, dass er in dieses scheinbare Formenchaos zum erstenmal gesetzmäßige Ordnung gebracht hat.

Die mutmaßlichen phylogenetischen Beziehungen der verschiedenen größeren und kleineren systematischen Kategorien der Termiten zueinander hat Holmgren ebenfalls in sorgfältige Erwägung gezogen und durch viele Entwickelungsschemata zu veranschaulichen gesucht.

Im III. Teile (S. 129ff.) wirft er dann noch einen zusammenfassenden „Blick auf den mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Entwickelungsverlauf der Termiten." Nach seiner Ansicht bietet die morphologische Entwickelung der Termiten im großen ganzen das Bild einer regressiven Entwickelung, die durch das Staatenleben bewirkt wurde. Bei den Imagines zeigt sich die Regression hauptsächlich an den ancestralen Organen, ins-

3) Der Gattungsname *Protermes* Holmgren (III, S. 24) erscheint nicht glücklich gewählt, da er eine Gattung der Metatermitiden, nicht der Protermitiden, bezeichnen soll.

besondere an den Cerci und Styli, ferner an den Tarsengliedern, die bei *Mastotermes* noch in der Fünfzahl vorhanden sind, an den äußeren Geschlechtsanhängen, die nur bei *Mastotermes* noch rudimentär zu finden sind, am Verschwinden des Postanalfeldes der Flügel, das nur noch bei *Mastotermes* auftritt, an der abnehmenden Retikulation der Flügelmembran, an der Reduktion der Flügeladerung, die von *Mastotermes* bis zu den Metatermitiden auf ein Drittel herabsinkt, an der Reduktion der Zahl der Antennenglieder von 32 bei *Mastotermes* bis auf 13 oder 14 bei manchen Metatermitiden u. s. w. Gegenüber den zahlreichen Anzeichen einer regressiven Entwickelung findet Holmgren nur zwei relativ sicher progressiv entwickelte Eigenschaften bei den Imagines der Termiten, nämlich die schlauchförmige Stirndrüse mancher Mesotermitiden und die damit verbundene Änderung des Clypeobasale und des Vorderteils der Stirn bei *Rhinotermes*.

Auch bei den Arbeitern der Termiten ist Regression in wichtigen Eigenschaften bemerkbar, Progression nur in wenigen untergeordneten Punkten. Bei den Soldaten folgt die Regression derjenigen der Arbeiter, was den Hinterleib angeht; andererseits findet sich jedoch in der Entwickelung des Vorderkörpers in der morphologischen Spezialisierung der Soldatenkaste eine sehr weitgehende und sehr mannigfache progressive Entwickelung, welche namentlich den Kopf betrifft (Größe und Form desselben, Kieferbildung, Stirndrüse etc.). Bei manchen Metatermitiden, vorzüglich in der *Termes*-Reihe, ist wieder eine regressive Entwickelung auch in der Soldatenform eingetreten.

Mit Recht betont Holmgren die große Bedeutung, welche die progressive Entwickelung der Soldatenform für die Systematik besitzt. Während namentlich bei den Metatermitiden die Imagines meist äußerst einförmig sind, hat die Entwickelung der Soldaten hier die mannigfaltigsten und extrem verschiedensten Richtungen eingeschlagen. „Dass diese Soldaten auch bei der Systematik der Metatermitiden ausschlaggebend sein dürfen, ist mir nun so selbstverständlich, dass ich mich wundern muss, dass darüber überhaupt eine Diskussion hat entstehen können" (III, S. 135).

Mit der regressiven Entwickelung der Imagines geht im allgemeinen Hand in Hand eine sehr deutliche progressive Entwickelung der psychischen Fähigkeiten der Termiten, die sich am deutlichsten in der Nestkonstruktion ausdrückt. Holmgren spricht sich ferner für die gleichartige Keimplasmakonstitution der drei Kasten aus und beruft sich dafür besonders auf Heath, nach welchem die Soldaten von *Termopsis* nicht nur Soldaten, sondern auch normale Arbeiter und Imagines erzeugen können.

Auf dieser Grundlage erörtert der Verf. weiterhin „das Problem der Artbildung bei den Termiten (III, S. 136—145). Zuerst fasst er die Tatsachen zusammen, welche als Anhaltspunkte für dieses Problem dienen können (S. 139):

„1. Unter den Protermitiden kommen fertile Arbeiter und Soldaten vor.

2. Unter den Meso- und Metatermitiden sind weder fertile (gynäkoide) Arbeiter noch fertile Soldaten nachgewiesen worden."

Zum zweiten dieser Punkte ist allerdings zu bemerken, dass in den letzteren Familien nicht wenige sogen. „ergatoide Weibchen" und „gynäkoide Arbeiter" bekannt sind (S. 137—139). Ich glaubte 1897 bei Beschreibung der gynäkoiden Arbeiter von *Eutermes laticeps*, dieselben würden aus fortgeschrittenen Arbeiterlarven herangezogen. Holmgren dagegen ist der Ansicht, dass es sich bei derartigen Individuen nicht um ein Produkt aus der Generationsreihe der Arbeiter, sondern aus der Stammesreihe handle, dass dieselben also „als Züchtungsprodukt von einem relativ späten Larvenstadium der geschlechtlichen Entwickelungslinie" aufzufassen sind. Hieraus erklärt sich seine obige Formulierung des zweiten Punktes.

Bei jenen Termiten, welche außer als Imagines auch im Arbeiter- und Soldatenstadium fortpflanzungsfähig sind, haben wir drei Variationszentren, deren Variation Holmgren als wahrscheinlich durch die Umgebung beeinflusst annimmt. Zur Regulierung der Anpassung hält er hier zwei Selektionsprozesse für nötig, einen Individual- und einen Kollektivselektionsprozess. Bei jenen Termiten dagegen, welche „geschlechtslose" Arbeiter und Soldaten besitzen, gestaltet sich der Entwickelungsprozess insofern einfacher, als nur ein Variationszentrum vorhanden ist. Für beide Gruppen kompliziert sich ferner das Verhältnis durch das Auftreten von „neotenen" und „ergatoiden" Geschlechtstieren. Auf die Einzelheiten dieser Hypothesen kann Ref. hier nicht eingehen.

Für die Entstehung des Polymorphismus der Termiten (III, S. 145 ff.) lehnt Holmgren die landläufige Ansicht entschieden ab, als ob der Polymorphismus der höheren Termiten aus einfacheren Verhältnissen bei niederen Formen hervorgegangen sei. Er glaubt im Gegenteil, dass die Entwickelung umgekehrt von sehr umfassendem Polymorphismus zu einfacheren Verhältnissen verläuft (S. 153). Er wendet sich auch gegen die Ansicht, als ob die Entstehung dimorpher Arbeiter oder Soldaten nur durch „Aussterben der Zwischenformen" bewirkt werden könne.

Am Schlusse des III. Teiles findet sich ein Literaturverzeichnis zu allen drei Teilen dieser „Termitenstudien". Die Termiten-Photographien auf den Tafeln sind gut gelungen. Dem Verf. sei nochmals dafür gedankt, dass er seine Arbeit in deutscher Sprache veröffentlicht hat.

Pringsheim, E. G. Die Reizbewegungen der Pflanzen.

Berlin. G. Springer. 1912. 8. 326 Seiten.

Das vorliegende Buch gibt einen sehr schönen Überblick über die Reizbewegungen der Pflanzen und erreicht sicher sehr gut das Ziel, das sich der Verfasser im Vorwort gesteckt hat, nämlich dem Nichtbotaniker eine Einführung in die pflanzliche Reizphysiologie zu sein. Abgesehen aber davon, wird es auch der Fachmann viel-

fach mit Nutzen konsultieren können, besonders auch, da darin zum erstenmal die neueren Ergebnisse der Reizphysiologie mit verarbeitet sind.

Im zweiten Kapitel werden die verschiedenen Arten der Bewegung und die Mittel, mit denen sie ausgeführt werden, behandelt. Im weitern werden dann die Reizwirkungen der Schwerkraft eingehend behandelt. Ebenso werden die Bewegungen, die auf Lichtreiz erfolgen, ausführlich dargestellt, worauf mechanische und chemische Reizung folgen. Am Schluss orientiert ein zusammenfassendes Kapitel über Wesen und Entwickelung der Reizbarkeit.

Die gegebenen Schilderungen werden durch sehr gute Abbildungen erfolgreich unterstützt und ergänzt. Diesen Abbildungen liegen vielfach Originalaufnahmen des Verfassers zugrunde. Die Lebendigkeit des Dargestellten wird durch die hier und dort eingestreuten biologischen Abschnitte angenehm erhöht.

Arthur Tröndle.

Paul Jensen. Die Physiologie als Wissenschaft und als Lehre.

Antrittsvorlesung, gehalten im physiologischen Institut der Universität Göttingen im Oktober 1910. Gr. 8. 20 Seiten. Jena. Gustav Fischer. 1912.

Dass ein Professor, wenn er sein Lehramt antritt, das Bedürfnis fühlt, sich über die Art, wie er das Wesen seiner Wissenschaft auffasst und wie er dieselbe vorzutragen gedenkt, in einer einleitenden Vorlesung auszusprechen, ist natürlich. Dass seinen Zuhörern diese Ausführungen im Druck zugänglich gemacht werden, kann gleichfalls als wünschenswert erachtet werden. Und dass dies besser durch eine besondere Ausgabe geschieht als durch Abdruck in einer Zeitschrift, ist gleichfalls zuzugeben, da im letzteren Falle der Vortrag denjenigen, für welche er bestimmt ist, nur schwer zugänglich ist. Wenn aber der Vortrag im Buchhandel erscheint, so kann außerdem die Frage aufgeworfen werden, ob er so viel eigene, originelle Gedanken enthält, dass er einem größeren Kreise von Fachgenossen und sonstigen Interessenten Neues zu bieten vermag. Ist dies der Fall, dann hätte der Verfasser die Pflicht, seine neuen Gedanken seinen Fachgenossen mit Belegung durch gute Gründe vorzulegen. Da er aber seinen Hörern, die doch zum allergrößten Teil aus Anfängern bestehen, zunächst das allgemein Anerkannte vorzutragen und nur ganz zaghaft das, was er anders wie seine Fachgenossen auffasst, mitzuteilen hat, so könnte er das Neue, wie es ja auch nicht selten geschieht, durch Anfügung von Zusätzen und Anmerkungen passend darstellen.

Diese Bemerkungen knüpfe ich an das Schriftchen des Herrn Jensen an, ohne damit sagen zu wollen, dass sie auf dasselbe in allen Stücken zutreffen. Wir finden in ihm nicht gerade neue und von der allgemeinen Auffassung abweichende Ideen vorgetragen. Da aber das Gute und Wahre nicht oft genug wiederholt werden kann, so ist zu erwarten, dass auch aus diesem Vortrag so mancher,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 32

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

Artikel/Article: Nils Holmgren's „Termitenstudien", Systematik der Termiten 586-591