alpine sich als eine Abscherungsdecke der unteren ostalpinen Serie dar, während die hochalpine und die Hallstätter Decke dem oberen ostalpinen Deckensystem zugezählt werden¹⁾.
(Fortsetzung folgt in einer späteren Nummer.)

Über termitophile Dipteren.

Von EDUARD MICHL.

(Mit 6 Textfiguren.)

(Schluß. *)

II. Ontogenesis und Termitophilie.

Die Termitoxeniiden produzieren nur wenige, dafür aber um so größere und dotterreichere Eier, die mitten unter die Brut der Termiten abgelegt werden; von den Termiteneiern können sie jedoch ohne weiteres gut unterschieden werden. Die nachstehende Tabelle gibt die wichtigsten Unterschiede bezüglich der Eier von *Termitoxenia Havilandi* Wasm. als Gast bei *Termes latericius* Haviland an.

	Länge	Breite	Form	Farbe
	Millimeter			
<i>Termitoxenia Havilandi</i> .	1·15	0·4	lang oval	dottergelb
<i>Termes latericius</i> . . .	0·75	0·37	kurz oval	reinweiß

Schon G. D. Haviland, der zuerst Termitoxeniideneier sah, unterscheidet sie von denen der Termiten; er schreibt: „The Dipterous-like or flea-like insect from nests of *Termes latericius* is very common. The eggs of the termites are shorter and bent and have large vitelline globules. There are other eggs, straighter and more elongate; can these be the eggs of this flea?“

Aus diesen für Dipteren unverhältnismäßig großen Eiern schlüpft nicht wie sonst bei Insekten eine Larve, sondern das fertig ausgebildete Tier in der früher geschilderten Form der stenogastren Imago, die erst durch die nur den Termitoxeniiden eigentümliche postembryonale Entwicklung zur physogastren

¹⁾ Mitt. d. geol. Gesellschaft Wien, 1911, Heft 1.

*) Vgl. Nr. 4, pag. 53—60.

und damit geschlechtsreifen Imago wird. Neben dieser Art oviparer Fortpflanzung kommt — in Verbindung mit dem protändrischen Hermaphroditismus wohl als Unikum in der Insektenbiologie — gesetzmäßig Viviparität vor; bei *Termitoxenia* s. str. (= *Termitomyia*) *mirabilis* Wasm. kommt die stenogastre Form nicht mehr als Ei, sondern als Imago zur Welt.

Es ist interessant, daß gerade bei Dipteren alle Fortpflanzungsmöglichkeiten der Insekten sich vorfinden, welche zur Viviparität der genannten Spezies hinführen, die im Ordo nicht unvermittelt und spontan auftritt. *Musca* repräsentiert den normalen und wohl ursprünglichen Typus. Aus dem abgelegten Ei entwickelt sich die Larve, die erst ein Puppenstadium durchmachen muß, bevor sie als völlig ausgebildetes Insekt das Puparium verläßt. Bei *Sarcophaga* fällt bereits die Oviparität aus; dieses Dipteron weist im Verein mit seinen Verwandten das Merkmal der Larviparität auf; aus der lebend geborenen Larve entwickelt sich dann in normaler Weise die Imago. (Ich möchte hier eine interessante Beobachtung bezüglich des Larvengebärens speziell bei den Sarcophaginen mitteilen. Man kann fast jedes weibliche Exemplar von zum Beispiel der bei uns so häufigen *Sarcophaga carnaria* L. während des Sommers zwingen, die Larven abzulegen, wenn man das Tier einige Zeit hindurch in einer engen Glasröhre beläßt; auch pflegt oft gerade die genannte Spezies noch im Zyankaligläse während des kurzen Todeskampfes einige Larven abzulegen.) Die schon in der Einleitung erwähnten Hippobosciden sind biologisch unter anderem durch den Ausfall des Eier- und Larvenstadiums charakterisiert. Die weiblichen Individuen setzen statt Eier die Puparien ab, aus denen nach einiger Zeit die ausgebildeten Insekten schlüpfen. Die angeführten Fälle zeigen in der Art und Weise der Fortpflanzung deutlich das Bestreben, die Metamorphose zu beschleunigen und damit abzukürzen, welcher Tendenz in der Viviparität von *Termitoxenia* s. str. (= *Termitomyia*) *mirabilis* Wasm. am vollkommensten Rechnung getragen erscheint, die durch das Auftreten des protändrischen Hermaphroditismus noch vereinfachter wird. — Es ergeben sich mithin vier Möglichkeiten der Arterhaltung bei Dipteren: 1. Oviparität (*Musca*), 2. Larviparität (*Sarcophaga*), 3. Pupiparität (*Hippobosca*), 4. Viviparität (*Termitomyia* sp.).

Es sei auch an dieser Stelle der parthenogenetischen Fortpflanzung bei Dipteren in der merkwürdigen Form der Paedogenesis Erwähnung getan, die von R. Wagner an gewissen Cecidomyidenlarven entdeckt wurde und der zufolge die Larven des Cecidomyidengenus *Miastor* noch als Larven in ihrem Inneren Tochterlarven zur Entwicklung bringen, die die Mutterlarve verlassen und erst nach der normalen Puppenruhe zur geschlechtsreifen Imago werden. (Die Sporocyste mit Cercarien als Ammen-generation bei Distomeen — ein Analogon!) Auch bei einer *Chironomus*-Puppe wurde paedogenetische Fortpflanzung beschrieben (Metschnikoff). Freilich soll in letzterem Falle die Paedogenesis nicht gesetzmäßig, sondern nur gelegentlich in großen Tiefen von Seen auftreten. (Diese Larven sind Süßwasserbewohner.)

In den Bauten tropischer Termiten findet sich eine große Anzahl von Angehörigen der verschiedensten tierischen Formenkreise zusammen, um zu diesen Isopteren in ein bestimmtes Verhältnis zu treten, das aber in den einzelnen Fällen biologisch verschiedenwertig ist und nach Wasmann durch vier Typen repräsentiert wird.

1. Symphile [= Termitophile (+ Myrmecophile)] Lebewesen; sie treten zu den Termiten in ein biologisch zweiseitiges Verhältnis. Wirt und Gast bieten einander gewisse Vorteile. Von seiten des Wirtes ist die gastliche Pflege Bedingung. Symphile in der Form der Myrmecophilie findet sich sonst im Tierreich nur noch bei Ameisen und hat in der typischen Symbiose, mit der sie sich begrifflich deckt, nirgends sonst bei Symbionten von gesellig lebenden Arthropoden oder anderen Tieren ein Analogon.

2. Synoeke Lebewesen. Das Verhältnis beruht auf einem friedlichen Nebeneinanderwohnen. Der Gast wird nur geduldet und bietet dem Wirt keine wie immer gearteten Vorteile.

3. Synechthre Lebewesen. Es sind Formen, die sich den Aufenthalt im Termitenbau erzwingen. Die Synechthren fügen den Termiten keinen direkten Schaden zu; sie schaden meist indirekt durch Unterminieren des Nestes. Teils schützt die geringe Größe, teils der eigentümliche Körperbau dieser Gäste sie vor den kräftigen Mandibeln ihrer Wirte. Die Angehörigen dieser biologischen Klasse sind fast allgemein gekennzeichnet durch die

morphologischen Attribute des sogenannten Trutztypus. Starker Chitinpanzer. Schildkrötenartige Körperformen. Dislokation des Caput nach der geschützten Ventralseite. Reduktion der Antennen usw. (Ein gutes Vergleichsobjekt, allerdings nur für die morphologischen Eigentümlichkeiten des Trutztypus, stellen die bekannten Coleopteregenera *Byrrhus* und *Cassida* dar.

4. Parasitische Lebewesen; sie sind biologisch durch die Merkmale des echten Schmarotzertums in seinen verschiedenen Formen gekennzeichnet. Das Verhältnis zwischen Gast und Wirt ist ein biologisch einseitiges.

Die genauere Untersuchung der hier interessierenden Symphilie ergibt secundum Wasmann die Notwendigkeit von gewissen biologischen Kriterien, denen Wirt und Gast, und morphologischen Kriterien, welchen nur der Gast wenigstens zum Teil gerecht werden müssen.

A. Biologische Kriterien für die Symphilie von seiten des Wirtes:

- a) Beleckung zumindest der Imagines,
 - b) Erziehung
 - c) Fütterung
 - d) Transport
- } zumindest der Larven.

B. Biologisches Kriterium für die Symphilie von seiten des Gastes:

- a) Sekretion eines flüchtigen Exsudates.

Dieses Sekret dient dem Wirt nicht als Nahrung¹⁾, sondern als Reizquelle, indem durch dessen Aufnahme den Wirten das angenehme Gefühl einer leichten Narkose vermittelt werden mag. Ich glaube, daß es sich dabei um eine ähnliche Affektion des Zentralnervensystems handelt, wie sie beim Menschen nach mäßigem Genuß von Nikotin oder Alkohol konstatiert wird.

¹⁾ Myrmecophile Aphiden, Cocciden . . . bieten ihren Wirten ein Sekret als Nahrung und deshalb darf dieses Sekret nicht flüchtiger Natur sein; so sondern auch diese Insekten eine sirupähnliche, zuckerhaltige Flüssigkeit (ihre Exkremete) in Form von Tropfen ab. Von dieser „Trophobiose“ muß die Symphilie (= Symbiose) streng auseinandergehalten werden.

B₁. Morphologische Kriterien für die Symphilie von
seiten des Gastes:

- a) Eigene Exsudatorgane (Poren, Trichome).
- b) Umbildung der Mundteile speziell der Unterlippe, damit die Fütterung durch den Wirt ermöglicht wird (Ac).
- e) Physogastrie (nur bei Termitophilen).

Das Verhältnis zwischen Termitoxeniiden und Termiten zeigt, daß von seiten der Termiten als Wirte von den biologischen Kriterien nur *Aa* und *Ad* erfüllt werden, worauf schon im ersten Teil dieser Abhandlung hingewiesen wurde. Die Fütterung und Erziehung der Termitoxeniiden fällt fort, weil ja, wie die Betrachtung der Ontogenese lehrt, bei dem Ausfall des Larvenstadiums die Imagines das Ei verlassen oder in einem Fall sogar lebendig geboren werden und sich selbst ihre Nahrung suchen. Das biologische Kriterium von seiten des Gastes ist in der Sekretion des flüchtigen Exsudates erfüllt.

Den morphologischen Kriterien für die Symphilie genügen die Termitoxeniiden nur teilweise, bei Vorhandensein eigener Exsudatorgane (Poren am Hinterast des Appendix thoracalis, Verdunstungstrichome am Abdomen, vgl. die Figuren 4 und 6) fehlt die sonst typische Umbildung der Mundteile, welchen Mangel die parasitische Lebensweise dieser Insekten substituiert; diese Dipteren sind ja in des Wortes wörtlichster Bedeutung autotroph, indem sie sich ihren Lebensunterhalt durch Töten und Aussaugen der jungen Termitenbrut selbst verschaffen. Diese Ernährungsweise erklärt auch die vorhandene Physogastrie, welche normalerweise bei termitophilen Insekten durch die Fütterung mit dem Speicheldrüsensekret der Termiten hervorgerufen wird. Diesen Genuß dieses Speicheldrüsensekretes verschaffen sich die Termitoxeniiden auf indirektem Wege, wenn sie die auch mit diesem Sekret aufgefütterten Termitenlarven aussaugen.

Faßt man die vorliegenden Ausführungen über die Termitophilie der Termitoxeniiden zusammen, so ergibt sich ein merkwürdiges Zusammentreffen von partieller Symphilie und echtem Parasitismus in der Form des sogenannten Brutparasitismus, wofür ich mir den Terminus „Biologische Interferenz“ vorzuschlagen gestatte. Diese biologische Interferenzerscheinung ver-

körpert in der eigentümlichen Lebensweise der Termitoxeniiden ein ungemein seltenes, wenn nicht einzig dastehendes und darum um so interessanteres Beispiel von tierischen Wechselbeziehungen. Im vorliegenden Falle schätzen die Termiten den physiologischen Reiz, der ihnen von seiten ihrer Gäste durch deren Exsudat geboten wird, so hoch ein, daß sie den für die eigene Arterhaltung so verderblichen Nahrungstrieb dieser Dipteren gerne dulden, indem sie den Termitoxeniiden dafür — *sit venia verbo* — die Blüte der Nation zum Opfer bringen.

III. Deszendenztheoretische Betrachtungen.

Sucht man nach einer Erklärung der verschiedenen vom normalen Dipterentypus so abweichenden Termitoxeniidencharaktere, so gelingt die Lösung des Problems mit Hilfe der Konstanztheorie nur unvollkommen. Ihr zufolge sind die Termitoxeniiden keine abgeleiteten Formen; sie sind Kreaturen eigener Ordnung und für solche „*entia sui generis*“ müßte, trotz der geringen mit echten Dipteren übereinstimmenden Merkmale bezüglich des Baues von Antennen und Rüssel, ein eigener Ordo aufgestellt werden, der im System freilich den Aphanipteren und Dipteren an die Seite gestellt werden würde; für die merkwürdigen Appendices thoracales mit ihren fünffachen Funktionen, für die imaginale Entwicklung und das gesetzmäßige Auftreten des protandrischen Hermaphroditismus darf die Konstanztheorie kein weiteres Verständnis besitzen; die Termitoxeniiden müßten in ihrer heutigen Form mit allen ihren Eigentümlichkeiten schon geschaffen worden sein. Dieser Gedanke bedingt logischerweise einen zweiten: die Termitoxeniiden können frühestens zugleich mit ganz bestimmten Termitenspezies als ihren prädestinierten Wirten auftreten, da ihre Organisation ihnen nur die termitophile Lebensweise möglich macht; andererseits faßt die moderne Zoologie die Termiten und alle staatenbildenden Insekten als abgeleitete Formenkreise auf und damit wird die Stellung der Termitoxeniiden noch unverständlicher, für welche nur die entwicklungsgeschichtliche Betrachtungsweise eine hinreichende Erklärung zu geben imstande ist. Die Termitoxeniiden sind demnach von Dipteren abzuleiten. Ihre Morphologie und Biologie ist durch die Anpassung an die Sympylie sekundär modifiziert. Durch diese sekundäre Anpassung

treten einerseits Rückbildungen, andererseits Neubildungen auf. Die Termitoxeniiden verloren zuerst die Flügel, weil diese als Lokomotionsapparat für sie im Termitenbau keine Bedeutung mehr haben konnten. Hand in Hand damit ging die Reduktion der Augen und die Entwicklung der Appendices thoracales, die als morphologisch umgebildete Flügel den früher erwähnten Funktionen dienen. Daß diese Auffassung einen großen Grad von Wahrscheinlichkeit involviert, beweist auch die Entwicklungsgeschichte des Thorakalanhanges bei *Termitomyia Heimi* Wasm., der neben anderen schwerwiegenden Details in der stenogastren Imago eine freilich nur vorübergehende, deutliche Flügeladerung aufweist, die später wieder unterdrückt wird und der physogastren Form ganz fehlt. Diese Erscheinung darf als echter Atavismus gedeutet werden und fällt somit in die Sphäre von Fritz Müllers biogenetischem Grundgesetz. Die Phylogenie spiegelt sich hier in klassischer Weise in der Ontogenie wieder und berechtigt die Ableitung der Termitoxeniiden von geflügelten Vorfahren, von den Dipteren. — Schwieriger ist es, eine Erklärung für das Auftreten des protandrischen Hermaphroditismus zu geben. Bei den Termitoxeniiden waren durch die Reduktion des Flugapparates die Vorteile einer Wechselkreuzung zwischen ♂♂ und ♀♀, Individuen von verschiedenen Nestern, illusorisch geworden. Die Trennung der Geschlechter konnte somit aufhören. Als erste Konsequenz davon dürfte sich eine Parthenogenesis entwickelt haben, die nur zu gewissen Zeiten durch das spärliche Auftreten von männlichen Tieren in digene Fortpflanzung umschlug. Ich stütze mich dabei auf die analogen Verhältnisse bei Cladoceren; dorten treten die Männchen sehr selten und nur zu gewissen Zeiten auf (neben parthenogenetischen Generationen). Bei *Artemia salina* L. scheinen die ♂♂ schon zu fehlen; ich finde sie, soweit ich die Literatur verfolgen konnte, nirgends beschrieben und es ist leicht denkbar, daß mit dem völligen Ausfall des männlichen Faktors die vorgebildete Parthenogenesis durch den Hermaphroditismus abgelöst werden kann. Nur so läßt sich der Hermaphroditismus der Termitoxeniiden von der digenen Fortpflanzung ableiten, wenn außerdem mit K. Grobben das Zwittertum als ursprünglicher Fortpflanzungsmodus gedacht wird, dessen Auftreten hier wie vielleicht in den meisten Fällen nur einen Rück-

schlag bedeutet, der durch die latente Vererbung sexueller Potenzen noch verständlicher wird. Der Hermaphroditismus ist von den Termitoxeniiden gewiß erst sekundär erworben und deckt sich begrifflich nicht mit dem wohl ursprünglichen Zwittertum der Spongien, Ctenophoren etc. Über die Protandrie im Hermaphroditismus und sein Verhältnis zur Deszendenzlehre zu referieren, behalte ich mir bei einer späteren Gelegenheit vor.

Die Vegetationsbedingungen im Termitenbau waren und sind für die in Frage stehenden Dipteren die denkbar günstigsten. Nun gilt im Tier- und Pflanzenreich allgemein das Gesetz, dem zufolge der Prozentsatz der sich glücklich entwickelnden Nachkommen einer Spezies invers proportional ist der Anzahl der produzierten Eizellen; dieses Verhältnis als Folge des „struggle for life“ findet auch auf die Termitoxeniiden Anwendung. Da diese von Feinden scheinbar nicht verfolgt werden, so wird ohne weiteres die geringe Anzahl der abgelegten Eier klar, welche natürlich einen um so größeren Gehalt an Nahrungsdotter aufweisen müssen. Überall dort im Tierreich, wo die Eizelle durch großen Dottergehalt gekennzeichnet ist, kann eine Beschleunigung, die notwendigerweise zur Abkürzung und Vereinfachung des Entwicklungszyklus führt, konstatiert werden. Und so können bei den Termitoxeniiden das Larven- und Puppenstadium ausfallen; bei dem Subgenus *Termitomyia* geht die Überstürzung in der Entwicklung so weit, daß nicht das Ei vom Muttertier abgelegt wird, sondern vielmehr die stenogastre Imago lebend geboren wird; hierin liegt nur eine konsequente Fortsetzung im Bestreben, den Entwicklungsprozeß abzukürzen und zu vereinfachen. Die stenogastren Imagoformen vertreten gewissermaßen das Larven- und Puppenstadium und gleichen wandelnden Embryonen.

So bietet die Deszendenztheorie die Möglichkeit, die Stellung der Termitoxeniiden im System der Arthropoden zu begreifen und diese Insekten dem Dipterenordo einzureihen; dadurch kommt sie auch der modernen Systematik entgegen, die nicht so sehr bestrebt ist, zu individualisieren, denn zu generalisieren. Die Lehre von der Konstanz der Arten müßte für diese interessanten Lebewesen einen eigenen Ordo aufstellen, wobei für sie die Fülle von

aberranten morphologischen und biologischen Eigenheiten maßgebend sein müßte. Die genannten Eigenheiten selbst wären aber für die Konstanzlehre ein sonst unverständliches Rätsel, das von ihr im besten Fall als Naturspiel angesprochen werden könnte.

Mit der spekulativen Behandlung der ganzen Termitoxeniidenfrage vom Gesichtspunkte der Entwicklungslehre aus erscheint ein neuer Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Richtigkeit deszendenztheoretischer Naturauffassung erbracht.

Literaturnachweis.

- Grimm O., Beiträge zur Lehre von der Entwicklung und Fortpflanzung der Arthropoden. Mémoires de l'académie impériales des Sciences de St. Pétersbourg, Tome XVIII.
- Grobbe K., Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1905.
- Schapiro J., Über Antagonismus zwischen Hermaphroditismus und Differenzierung. Biol. Zentralbl., XXIII., 1903.
- Wasmann E., Die Myrmecophilen und Termitophilen. Comptes Rendus des Seances du 3^{me} Congrès international de Zoologie. Leyde, Septembre 1895.
- *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipteren-genus aus Termitennestern. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, LXVII., 1900; LXX., 1901.
 - Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses. Biolog. Zentralbl., XXIII., 1903.
 - Die moderne Biologie und Entwicklungstheorie. Freiburg 1904.

VEREINSNACHRICHTEN.

Hofrat Prof. Dr. Viktor v. Lang wurde zum Vizepräsidenten, Professor Dr. Friedrich Becke zum Generalsekretär der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien gewählt.

Privatdozent Dr. Hermann Vettors wurde zum Assistenten an der k. k. geologischen Reichsanstalt ernannt.

Hans Zerny wurde zum Doktor der Philosophie promoviert.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins an der Universitaet Wien](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Michl Eduard

Artikel/Article: [Über termitophile Dipteren. 84-92](#)