

Aus dem Stammbuch eines uralten Geschlechtes

I.

Es sind gerade 30 Jahre her, daß ich den Lesern dieser Blätter die Bekanntheit vermitteln durfte mit einer altehrwürdigen Familie¹. In der Geschichte der Menschheit, die man die Weltgeschichte nennt, hat sie allerdings keine große Rolle gespielt; eine um so größere in der Geschichte der Ameisenheit. Sie ist nämlich eine Käferfamilie, Paussiden oder Fühlerkäfer genannt wegen ihrer stark verbreiterten Fühler; und ihre Mitglieder wohnen bei Ameisen, teils als Feinde, teils als Freunde. Eigentlich sind die Paussiden ihrem Ursprunge nach allerdings nicht eine Familie, sondern eine Gruppe von einander unabhängiger Stammlinien, die zu einer systematischen Familieneinheit verschwägert sind; wissenschaftlich ausgedrückt sind sie nicht einstammig (monophyletisch) entstanden, sondern mindestens dreistammig (triphyletisch) und durch konvergente Anpassung — durch die Ähnlichkeit ihrer Lebensbedingungen in den Nestern der Ameisen — zur Ähnlichkeit der Gestalt, zur nämlichen systematischen Uniform, gelangt. Abgesehen von letzterer, ist den drei Stammlinien nur eines gemeinsam: daß nämlich ihre Altvordern räuberische Landstreicher waren, echte Strauchritter, die vom Morde schwächerer Kerfe und Schnecken und Würmer lebten. Die Paussiden stammen nämlich von den Karabiden oder Laufkäfern ab, wie aus ihrer gesamten Körperbildung, selbst aus dem Bau ihrer Cirröhren und ihrer Flügel, hervorgeht. Die reichste und älteste Stammlinie der Fühlerkäfer führt ihren Ursprung auf die Bombardierkäfer (Brachyninae) zurück, die zweitälteste, an Gattungen und Arten ärmere, auf die Ozaeninae, die allerjüngste und an Umfang allerkleinste auf die Lebiinae. Die drei natürlichen Stämme der Fühlerkäfer sind alle aus verschiedenen Gruppen der großen Familie der Laufkäfer zu verschiedenen geologischen Zeiten entstanden. Nach ihren ursprünglichsten (primitivsten) Gattungen nannte ich den ersten Stamm den Megalopausus-Stamm, den zweiten den Protopausus-Stamm, den dritten den Eohomopterus-Stamm. Alle bisher bekannten fossilen Paussiden gehören dem ersten dieser drei Stämme an.

Woher wir das alles wissen, werden meine Leser fragen. Es ist die Frucht 30jähriger Forschungen. Schon im Jahre 1897 hatte mir die Stammesgeschichte der Fühlerkäfer Kopfzerbrechen gemacht. Denn sie konnten doch nicht so, wie sie heute sind, aus dem Kopfe des Zeus gesprungen sein, sondern mußten aus ehemaligen Laufkäfern erst nach und nach das geworden sein, was sie heute sind. 1906, in der dritten Auflage meines Buches: „Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie“, faßte ich dasjenige, was sich zur Zeit über die Systematik der Familie der Paussiden, über ihre Lebensweise und ihre Stammesentwicklung sagen ließ, kurz zusammen im achten Teil des zehnten Kapitels (S. 370—385) und fügte auf Tafel IV einige Photographien verschiedener Gattungen dieser merkwürdigen Gesellen bei. Im Jahre 1914 be-

¹ Die Familie der Paussiden („Stimmen aus Maria-Laach“ 53 [1897] 400 ff. 520 ff.).

schloß ich dann, der Stammesgeschichte der Paussiden eine eigene sorgfältige Untersuchung zu widmen, an der ich vier Jahre arbeitete. Aber sie gelangte nicht zum Abschluß; denn es stellte sich heraus, daß wir zu spärliche fossile Urkunden über ihre Entwicklung besitzen, und daß von den wenigen in der Literatur vorhandenen noch manche unecht waren — sogar in dem klassischen Werk von A. Handlirsch, „Die fossilen Insekten“¹. Ich beschloß deshalb, an die Quelle zu gehen und die fossilen Dokumente in ihrer Originalhandschrift zu studieren, nämlich an den im Bernstein der ältesten Tertiärzeit eingeschlossenen Fühlerkäfern selber. Der große Weltkrieg verhinderte indes die Museen, mir ihre Schätze anzuvertrauen. Daher mußte die Stammesgeschichte der Paussiden ungeschrieben bleiben bis auf bessere Zeiten; denn eine bloß auf den Vergleich der gegenwärtig lebenden Arten aufgebaute Stammesgeschichte wäre zu spekulativ gewesen: sie zeigte uns höchstens, wie es gewesen sein könnte, nicht, wie es gewesen war. Das vermochten uns nur die fossilen Paussiden zu sagen.

Sind denn alle fossilen Fühlerkäfer, die wir bislang kennen, aus dem baltischen Bernstein des Samlandes? Tatsächlich ja. Zwar wurde schon 1825 von dem Schweden Dalman ein Paussus cruciatus aus dem afrikanischen Kopalharz beschrieben, der viel jüngeren, quartären Alters ist. Aber bereits 1834 erkannte der deutsche Entomologe Klug, daß dieser Käfer zu einer ganz andern Käferfamilie, den Endomychiden, gehört. Als solcher trägt er nun schon seit einem runden Jahrhundert den richtigen Namen *Trochoideus cruciatus*. Es ist darum höchst verwunderlich, daß Handlirsch 1921² ihn noch immer unter den fossilen Paussiden aufführt, obwohl ich nochmals 1919³ darauf aufmerksam gemacht habe, daß dieser Irrtum schon seit 90 Jahren berichtigt ist. Im sizilianischen Bernstein, der geologisch weit jünger ist als der baltische und der der Mitte der Tertiärzeit, dem Miozän, zugerechnet wird, finden wir keine Paussiden. Dagegen wurden 1911 und 1912 aus dem miozänen Schieferton von Florissant in Colorado zwei Arten einer vermeintlich zu den Paussiden zu stellenden neuen Käfergattung *Paussopsis* beschrieben. Ihre Zugehörigkeit zu dieser Familie ist jedoch so zweifelhaft, wie Wickham, der Beschreiber der zweiten Art, mir selber mitteilte, daß sie nur dem Namen nach den fossilen Fühlerkäfern angehört. Es bleiben also tatsächlich nur die Paussiden des baltischen Bernsteins als echte historische Urkunden für die Stammesgeschichte dieser Familie übrig.

Wann und wo haben sie dann gelebt? Sie erscheinen im Beginn der „Neuzeit“ unserer Erde, in der von den Geologen dem Unter-Oligozän oder dem Ober-Eozän zugeteilten Periode, die in das erste Drittel der Tertiärzeit fällt. Wann war das ungefähr? Nach bescheidenster Schätzung vor etwa zwei Millionen Jahren! Da höre ich gleich die Zweifler sagen: „Ach was, die Herren Geologen und Paläontologen spielen nur so mit Jahrtausenden in ihren Altersberechnungen; eine Bürgschaft für deren Richtigkeit vermögen sie

¹ Siehe meinen Vortrag: Über unsere Kenntnis der fossilen Paussiden (Verhandlungen der 74. Sommerversammlung des Niederländischen Entomologischen Vereins in: Tijdschrift voor Entomologie LXII [1919] 40—44).

² Im dritten Band des Stammbuchs der Entomologie von Schröder, 6. Hef. S. 226.

³ Siehe die Anmerkung 1.

nicht zu bieten.“ Wir wollen einmal sehen. Richtig ist und gegenwärtig allgemein anerkannt, daß wir absolute Altersbestimmungen erst vom Ausgang der Diluvialzeit an zu geben vermögen. Erst da können wir mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit sagen: dieser oder jener Fund von Skeletten oder Gerätschaften hat ein Alter von 5000 oder 10000 Jahren. Alles, was weiter zurückliegt im Dunkel der Vorzeit, ist bezüglich seines Alters nur einer mehr oder minder wahrscheinlichen Schätzung zugänglich. Letztere beruht vor allem auf der geologischen Beschaffenheit der betreffenden Erdschichten und auf der Zeit, die zu ihrem Aufbau erforderlich erscheint. Daher ist es begreiflich, daß die von den Geologen geforderten Zeiträume für die einzelnen Perioden der Erdgeschichte um so kürzer sind, je mehr sie sich der Gegenwart nähern, um so länger, je weiter sie von ihr entfernt sind. Das erste Zeitalter, das längste von allen, dessen Beginn nach den Untersuchungen über die radioaktiven Umwandlungsprozesse mindestens 1000 Millionen Jahre zurückliegt¹, ist die Urzeit der Erde; sie umfaßt die sog. archaischen Perioden, in denen die erkaltende Erdrinde zu den kristallinen Gneis- und Schiefergebirgen wurde. Das zweite Zeitalter ist das Altertum der Erde, in dessen Beginn die ersten Spuren des organischen Lebens erscheinen, vor „mindestens“ 100 Millionen Jahren. Mit dem Präkambrium beginnend führt dieses Paläozoikum durch das Kambrium, das Silur, das Devon und das Karbon aufwärts bis zum Perm. Alle diese Perioden sind der Ausdruck für mächtige Gesteinsbildungen; man denke nur an die Grauwacke des Devon oder an die Steinkohlenlager des Karbon. Dann treten wir in das Mittelalter der Erde, das Mesozoikum, ein, das von der Trias durch den Jura hinaufreicht bis zur Kreide. Alle diese Formationen zerfallen wieder in Unterperioden mit den gewaltigen Felsbildungen des Buntsandsteins, des Muschelkalks, des Keuper usw., deren jede lange Zeiträume von Jahrtausenden beansprucht. Und doch wird die Gesamtdauer des Mittelalters unserer Erde, des Mesozoikums, von den Geologen weit kürzer eingeschätzt als das Paläozoikum. Noch weit kürzer ist endlich die Neuzeit der Erde, das Känozoikum, das mit dem Tertiär beginnt und durch das Quartär (Diluvialzeit) zur Gegenwart geleitet mit stetig abnehmender Länge der Perioden.

Wegen der im baltischen Bernstein eingeschlossenen Ameisen und ihrer Gäste aus der Familie der Fühlertäfer suchte ich mir ein möglichst unbefangenes Urteil zu bilden über die zwischen dem Beginn des Tertiärs und der Gegenwart liegende Zeitspanne. Das klassische zweibändige Handbuch der Paläogeographie von Theodor Arldt (1919—1922) schien hierzu am geeignetsten. Da fand ich denn (I. Bd. S. 10) auf Grund ziemlich genau übereinstimmender astronomischer, geologischer und paläontologischer Berechnungen als das Minimum der seit dem Anfang der Tertiärperiode verfloßenen Zeit 2—4 Millionen, nach andern 2—6, nach Arldt selber „mindestens“ 5 Millionen Jahre angegeben. Diese Schätzungen sind nicht aus der Luft gegriffen. Da nun die dem Unter-Oligozän oder schon dem Ober-Eozän zugerechnete Fauna des baltischen Bernsteins spätestens dem ersten Drittel, vielleicht sogar dem ersten Viertel der Tertiärzeit angehört, haben wir das Alter der Bernstein-Paßfiden

¹ Siehe Arldt, Handbuch der Paläogeographie I (1919) 11.

mit zwei Millionen Jahren wohl nicht zu hoch eingeschätzt. Wer das noch nicht glaubt, möge erwägen, daß erst im Tertiär die Hebung der riesigen Kettengebirge Europas, Asiens und Amerikas erfolgte, und daß ihre Faltung erst gegen Schluß der Tertiärperiode, im Pliozän, vollendet wurde¹. Vorher gab es also noch keine Alpen, keinen Kaukasus, keinen Himalaja, keine Anden und kein Mittelamerika, das erst durch die Faltung der Anden aus dem Meere emporstieg! Glaubte man denn wirklich, mit ein paar Hunderttausenden von Jahren für die Hebung dieser Gebirge auszukommen, die keine katastrophale, sondern eine allmähliche war? Also alle Achtung vor dem millionenjährigen Geschlechte der Paussiden! Welcher Stammbaum menschlicher Adelsgeschlechter kann sich mit ihm messen? Wir werden sogar weiterhin noch sehen, daß der Ursprung der Hauptlinie jenes Geschlechtes, des Megalopausus-Stammes, bis in die mesozoische Formationsgruppe zurückreichen, also um noch einige Jahrmilliönchen älter sein muß als der Beginn der Tertiärzeit. *Hony soit qui mal y pense!*

Wie kamen denn die alt-tertiären Paussiden in den Bernstein? Dieser ist das Harz, das einst aus den Pinien floss, welche an den Ufern des baltischen Meeres wuchsen. Nur wer das Pech hatte, von einem dieser Harztropfen eingehüllt zu werden, war zur Unsterblichkeit berufen. Angenehm war das wohl nicht; manchen dieser Käfer sieht man noch an, wie sie sich vergebens dagegen gestraubt und als ehemalige Bombardierkäfer sogar bombardiert haben, um sich aus der klebrigen Umarmung zu befreien; natürlich vergebens: die Gasbombe gab nur einen weißen, wolkigen Niederschlag im Bernstein, der den Forscher nicht selten daran hindert, ein klares Bild von dem eingeschlossenen Objekt zu erhalten; ihm wäre es wohl lieber, wenn der Käfer geduldig in sein ehrenvolles Geschick sich ergeben hätte. Die Harzklumpen wurden dann von den Ufern in die See gespült und von dort durch Strömungen manchmal weithin bis in die Themsemündung entführt. Weit aus der meiste Bernstein findet sich jedoch auch heute noch an den Südufern der Ostsee im Baltikum. Da der Bernstein, das Gold des Nordens, zu Schmucksachen, zu physikalischen Apparaten usw. sehr gesucht ist, hat sich dort seit der Phönizier Zeiten ein Bernsteinhandel entwickelt, dessen Grundlage heute eine förmliche Bernsteinindustrie bildet; die Schätze werden zu Palmnicken bei Königsberg in Bernsteingruben zu Tage gefördert, wie man anderswo Steinkohlen gräbt. An den Bernstein, das Elektron der Griechen, knüpft sich auch die Entdeckung der wunderbarsten aller Naturkräfte, der Elektrizität.

II.

Im Laufe der Jahrhunderttausende, die der geologische Begriff des Unter-Oligozän umschließt, sind aus den Bäumen an den Gestaden des baltischen Meeres viele Milliarden von Harztropfen geflossen, die häufig Einschlüsse erhielten durch Fliegen und andere Insekten, die an oder in ihnen kleben geblieben waren. So bildete sich eine eigene Bernsteinfauna von überraschendem Reichtum, um so überraschender, wenn wir bedenken, daß nicht ein Tausendstel der tatsächlich entstandenen Bernsteinstücke bisher dem Auge des spätgeborenen Menschen zugänglich wurde. Allein an Bernstein-

¹ Siehe R. Köppel, Das Rätsel der Alpen (diese Zeitschrift 113 [1927] 450).

ameisen¹ sind 11678 Individuen von Mayr, André und Wheeler systematisch untersucht worden; und wieviele Stücke mögen sich seit 4000 Jahren der wissenschaftlichen Kontrolle entzogen haben, um als Schmuck der weiblichen Eitelkeit zu dienen! Und wieviele mögen noch durch manche Jahrtausende im Schoße des Meeres ruhen, bis ein kommendes Geschlecht von Übermenschen sie zu Tage fördert! Die 11678 Individuen, unter denen nicht bloß Geflügelte Bernsteinameisen, sondern, und zwar in weit größerer Zahl, auch Arbeiterinnen vertreten sind, verteilen sich auf 92 Arten aus 43 Gattungen und 4 Unterfamilien; von den heute lebenden Unterfamilien der Ameisen fehlen im baltischen Bernstein nur die Dorylinen, die gegenwärtig eine Großmachtrolle im Naturhaushalt der Tropen spielen als gefürchtete Wander- und Treiberameisen.

Die baltische Ameisenfauna des Unter-Oligozän ist sonderbar gemischt aus Gattungen, die heute noch lebende Vertreter besitzen, und aus solchen, die ausgestorben sind; unter beiden überwiegen weitaus die tropischen Gattungen, so daß nur ein Viertel der Gesamtzahl auf das gemäßigte Klima des heutigen Mitteleuropa entfällt. Diese scheinbar so rätselhafte Mischung ist von weittragender Bedeutung. Sie gibt uns Aufschluß über die Reihenfolge klimatischer Veränderungen, die während jener geologischen Epoche sich vollzogen haben. Daß seit Beginn der Tertiärzeit die Temperatur in Nordeuropa allmählich sank, wird allgemein angenommen; im Eozän lag England noch auf dem 15. Breitengrade, im Oligozän war es schon auf den 30. gelangt. Im unteren Oligozän, dem der Bernstein der Samlandküste entstammt, folgte also auf eine längere Periode tropischen Klimas schließlich eine kürzere von gemäßigter Wärme: das ist es eben, was die Mischung der baltischen Ameisenfauna uns anzeigt. Der ersteren Teilperiode müssen wir jene Bernsteinameisen zuteilen, die zu Gattungen gehören, welche heute noch lebende Mitglieder in den Tropen, besonders Australiens und Melanesiens besitzen, sowie jene ausgestorbenen Gattungen, die mit heutigen Tropenbewohnern zunächst verwandt sind. Zwei Arten der besonders in Australien beheimateten Gattung *Iridomyrmex* (Göpperti und Geinitzi) weisen sogar den größten Reichtum an Individuen unter allen bisher bekannten Bernsteinameisen auf; denn sie sind zusammen in 6717 Exemplaren bekannt, was mehr als die Hälfte sämtlicher Individuen der baltischen Ameisenfauna ausmacht. Dagegen haben die heute noch in Nord- und Mitteleuropa lebenden paläarktischen Ameisengattungen, vor allem die im Bernstein bereits mit sechs Arten vertretene Gattung *Formica*, zweifelsohne erst in der zweiten, kürzeren, kühleren Teilperiode gelebt, die allerdings wohl allmählich auf die vorhergehende Wärmeperiode gefolgt ist.

Den Wirtsameisen mußten selbstverständlich auch die Gäste Gefolgschaft leisten. Wir müssen daher jene Gattungen baltischer Fühlerkäfer, deren Art- oder Gattungsgenossen heute bei tropischen Ameisen hausen, in die erste Teilperiode des Unter-Oligozän, in der ein tropisches Klima herrschte, versetzen, jene Gattungen dagegen, die mit paläarktischen Ameisen wie *Formica* vergesellschaftet waren, in die kühleren Schlußperiode. Hiemit haben wir bereits die Grundlinien gewonnen für die Stammesgeschichte der Paussiden.

¹ Siehe W. M. Wheeler, The ants of the baltic amber in: Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg 1914.

Seit Herbst 1925 wurde mir aus den Bernsteinsammlungen der Museen in Königsberg, Danzig, Berlin usw. das gesamte Material an Fühlerkäfern zur Bearbeitung gesandt, im ganzen 22 Stück. Das ist aber wenig! So wird vielleicht mancher denken. Nein, es ist im Gegenteil sehr viel, wenn man erwägt, daß die Pausriden der Gegenwart zu den größten Seltenheiten in den Insektensammlungen gehören, so daß auch große Universitätsmuseen selten mehr als ein Duzend besitzen, manche auch gar keinen. Jene 22 Fühlerkäfer sind aus 19 Arten. Auch das ist eine verhältnismäßig hohe Zahl, wenn man berücksichtigt, daß die Pausriden eine kleine Familie sind, von der bis 1925 nur 375 lebende Arten bekannt waren, während beispielsweise die Familie der Rüsselkäfer bis 1908 bereits 23000 zählte. An Fühlerkäfern des Bernsteins waren bis 1926 überhaupt nur drei Arten wissenschaftlich beschrieben; von einigen andern existierten nur die Gattungsnamen, die, wie meine Revision ergab, noch dazu falsch waren. Wenn wir den durch Viktor v. Motschulsky 1856 beschriebenen und dann verlorenen Pausoides Mengei hinzurechnen, erhalten wir somit die Zahl von 20 Arten bisher entdeckter Pausriden des baltischen Bernsteins, unter denen 17 neu sind und soeben von mir beschrieben werden¹. Die 20 Arten, von denen nur zwei in mehr als einem Exemplar bisher bekannt sind, verteilen sich auf sieben Gattungen, von denen fünf neu sind. Wir werden später noch Truppenschau über sie halten (S. 206).

Waren denn die Fühlerkäfer der ältesten Tertiärzeit wirklich schon Ameisen-gäste? Ja, ebenfogut wie ihre heutigen Stammesgenossen es sind, von denen weitaus die meisten überhaupt bisher nur am Licht gefangen wurden bei ihrem nächtlichen Fluge von einem Ameisennest zum andern. Nächtliche Vagabunden waren sie schon von alters her; und wenn sie auf einem solchen Streifzug an einem Harzklumpen kleben blieben, so kann man wahrlich nicht verlangen, daß der Bernsteinblock ihren Heimatschein enthalte. Und doch besitzen wir einige dieser Scheine. Ganz abgesehen davon, daß der eigentümliche Körperbau der Pausriden auf „Anpassungscharakteren“ beruht, die bei den alten wie bei den modernen Fühlerkäfern ihre myrmekophile Lebensweise bekunden, fügte es ein glücklicher Zufall, daß zwei unter den 19 mir vorliegenden Pausriden des Baltikums — *Arthropterus Kuntzeni* und *Protocerapterus incola* — mit dem Holzmulm eines Ameisennestes im Bernstein eingeschlossen liegen, der *Protocerapterus* sogar zugleich mit einer jungen Ameisenlarve. Beide Käfer scheinen demnach vom Harzfluß überrascht worden zu sein, während sie in dem zufällig offengelegten Nest einer Holzameise saßen. Eine dritte Art, die Krone des Pausridengeschlechtes aller Zeiten, die ich *Eopaussus balticus* nannte, ist sogar von ihrer mutmaßlichen Wirtsameise begleitet, die unmittelbar neben dem Gast im nämlichen Bernsteinstück sitzt (siehe unsere Tafel Fig. 2 u. 3). Das nenne man Treue bis über den Tod — durch Jahrmillionen! Ich aber will lieber die dichterische Vermenschlichung des Tierlebens meinem phantasie-reicheren Kollegen, Pfarrer Wilhelm Bölsche, überlassen und als nüchterner Naturforscher weiterdenken.

Was sagt mir dieser einzig dastehende Glücksfund? Wenn die rätselhafte Begegnung zwischen einem *Eopaussus* und einer *Formica* in der kleinen nur

¹ Die Pausriden des baltischen Bernsteins und die Stammesgeschichte der Pausriden (mit 7 phototypischen Tafeln) in: Bernsteinforschungen, Heft 1 (Königsberg 1927).

1,5 × 1 × 0,5 cm messenden Welt des gelben Bernsteinblocks¹ nicht bloß ein Spiel sinnlosen Zufalls ist — und das können wir trotz der Häufigkeit von *Formica Flori* nicht annehmen, ebensowenig wie man bei der noch weit häufigeren *Iridomyrmex Göpperti* annimmt, daß sie in einem Bernsteinstück bloß zufällig eine Anzahl ihrer Larven bei sich hat, und daß ein ander Mal 13 ihrer Arbeiterinnen bloß zufällig zusammen mit einer ganzen Blattlausherde im nämlichen Bernsteinblock liegen² — dann hat *Formica Flori* vor zwei Millionen Jahren den *Eopausus balticus* gastlich gepflegt, wie die *Iridomyrmex* schon damals ihre Larven erzogen haben und schon damals Aphiden als Melkvieh hielten. Aber jener Fund verrät mir noch mehr: er ist ein bligartiger Lichtstrahl, der das Dunkel der Paläobiologie der Paussiden und ihres Verhältnisses zu den Ameisen erhellt. *Formica* ist unter allen Ameisen der Gegenwart die psychisch höchststehende Gattung, die sich durch ihre adoptive Brutpflege die raffiniertesten, auf der höchsten Stufe des echten Gastverhältnisses stehenden Pfleglinge in den Kurzflüglergattungen der *Lomechusini* herangezüchtet hat³. Der nämlichen noblen Passion huldigte sie schon vor Jahrmillionen, aber an ihren Gästen aus einer andern Käferfamilie, den Paussiden. Unsere Paussus der alluvialen Gegenwart sind zwar auch „echte“ Ameisengäste, die wegen angenehmer Exsudate von ihren Wirten beleckt werden. Bei den höchststehenden Paussus-Arten, z. B. *Paussus howa* in Fig. 1 unserer Tafel — ist die Fühlerkeule zu einem Metbecher umgestaltet, auf dessen Grund ein mächtiges Lager symphiler Drüsenzellen ruht, aus dem die Ameisen ihren flüchtigen Nektar schöpfen. Außerdem besitzen diese Paussus auch noch drei andere „Exsudatregionen“, in den Stirnporen, der Halschildspalte und der Hinterleibspitze⁴. Das ist ganz schön von ihnen; sie werden deshalb von ihren Wirtsameisen, an deren Brut sie fressen, geduldet und sogar mit Behagen beleckt; aber kein einziger von ihnen wird aus ihrem Munde gefüttert gleich den *Atemeles* und *Lomechusa*!

Das ist eine Beobachtungstatsache, die mir schon seit vielen Jahren zu denken gab. Warum wird kein Paussus trotz seiner reichen Exsudate von den Ameisen gefüttert? Die Antwort gab mir endlich *Eopausus*, und sie lautet wie in dem alten Märchen: „Es war einmal, vor zwei Millionen Jahren!“

Vergleichen wir jetzt, um diese Antwort besser zu verstehen, auf unserer Tafel die Mundbildung eines modernen Paussus (Fig. 4) mit jener unsres *Eopausus* (Fig. 5 u. 6). Sie ist grundverschieden bei beiden. Paussus hat einen „geschlossenen“ Mund, der nur eine schmale Querspalte freiläßt am Vorderrand der hornigen Zunge; und seine langen Taster sind enge an die Unterseite des Kopfes angedrückt, die Kiefertaster mit ihrem mächtig verbreiterten plattenförmigen zweiten Glied schließen sogar die Mundhöhlung seitlich vollkommen

¹ Dies sind die Maße des Blocks im geschliffenen Zustand. Er ist, wie überhaupt die vorzüglich konservierten Bernsteinpaussiden des Königsberger Geologischen Instituts, zum Schutze nochmals in einem Damarharzblock von 3,5 × 2 × 0,8 cm Umfang eingebettet, der auf einem Objektträger vom Format 7 × 2,7 cm befestigt ist.

² Siehe Wheeler a. a. D. 91.

³ Siehe: Die Gastpflege der Ameisen. Berlin 1920, Borntraeger.

⁴ Den anatomisch-histologischen Nachweis hierfür siehe bereits in meiner vor mehr als zwanzig Jahren veröffentlichten Arbeit: Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses bei den Ameisen- und Termitengästen, in: Biologisches Zentralblatt XXXIII (1903) Nr. 2—8.

ab. Eopaussus hingegen hat einen „offenen“ Mund mit häutiger, zweilappiger Zunge, und die kurzen dicken Laster stehen frei vom Munde ab, ganz ähnlich wie bei unsrer Lomechusa!

Die anatomische Antwort auf die Frage, warum die Paussus nicht aus dem Munde ihrer Wirte gefüttert werden, lautet also: weil sie einen Mund haben, der einseitig angepaßt ist ihrer Ernährungsweise als Bruträuber. Die spigen Oberkiefer bohren in den Leib des Opfers eine Wunde, das aus ihr sickernde Blut wird durch den Druck der geschlossenen, flach gewölbten Mundfläche in die offen gebliebene Querspalte am Vorderrand der Zunge getrieben und hier aufgesogen. Das kann aber nicht die ursprüngliche Mundbildung der Vorfahren gewesen sein; denn nicht bloß die Laufkäfer, sondern auch alle niederen Paussiden (Arthropterus usw.) haben einen offenen Mund: der Mund von Paussus ist also in der Entwicklungsgeschichte der Gattung erst nachträglich geschlossen worden, und so blieb er bis heute. Eopaussus kann somit nicht von Paussus abgeleitet werden, sondern nur umgekehrt.

Es war natürlich keine leichte Sache, die mikrophotographische Aufnahmetechnik so zu vervollkommen, daß man in dem trüben Bernsteinblock den Mund von Eopaussus photographieren konnte. Aber es gelang, wie Fig. 5 und 6 unsrer Tafel zeigen. Damit war aber auch der anatomische Beweis dafür erbracht, daß er aus dem Munde seiner Wirte wirklich gefüttert wurde wie unsre Lomechusa, deren Mundbildung der seinen am ähnlichsten ist. Denn die Exsudatororgane von Eopaussus waren noch vollkommener entwickelt als bei den höchsten Paussus der Gegenwart; falls er also gefüttert werden konnte, erhielt er von den Ameisen für die ihnen so angenehme Beleckung auch die Abschlagszahlung in Form eines Futtersafttropfens aus ihrem Munde, wenn er sie nur darum anbettelte durch Streicheln oder Belecken ihrer Kopfseiten. Dieses Bettelsystem ist ja unter den Ameisengästen weit verbreitet¹, und die Mundbildung von Eopaussus ist der „symphilen“ Ernährungsweise ausnehmend gut angepaßt.

Was folgt aus alledem? Daß der Kulminationspunkt der Entwicklung des echten Gastverhältnisses der Paussiden in morphologischer und biologischer Hinsicht bereits im Alt-Tertiär lag, etwa zwei Millionen Jahre vor der Gegenwart. Unsre heutigen Paussus, die sich wegen ihrer Fühlerbecher, ihrer roten Haarpinsel und anderer Exsudatororgane mit Stolz die „höchstentwickelten“ echten Gäste der Ameisen nennen möchten, sind entlarvt als parasitisch degenerierte Epigonen eines in uralter Zeit viel höher stehenden Geschlechtes! Sie zehren heute noch von den morphologischen Resten ihrer ehemaligen biologischen Herrlichkeit; statt von ihren Wirten zärtlich geägt zu werden, dürfen sie sich glücklich schätzen, an der Brut der Ameisen ihren Hunger stillen zu dürfen, ohne selber dafür zerrissen und gefressen zu werden! Das gäbe ja Stoff für einen Roman, wenn es einem Adelsgeschlechte der Menschheit passiert wäre! — Wie es so kam und durch welche Ursachen es so kommen mußte, werden wir unten sehen.

Betrachten wir jetzt nochmals einige Bilder unsrer Tafel. Der Paussus howa aus Madagaskar (Fig. 1) mit seinen hocherhobenen beiden Fühler-

¹ Siehe: Gastpflege der Ameisen, S. 70 ff.

feulen bedarf keiner weiteren Erklärung mehr. Daneben zeigt uns Fig. 2 u. 3 den *Eopaussus balticus*, wie er im Bernsteinblock eingeschlossen liegt, neben seiner Wirtin, *Formica Flori*. Von oben (Fig. 2) sieht man nur einen weißen Fleck, der bloß die Umrisse der Fühler und des Körpers erkennen läßt; denn der Käfer hatte in dem kritischen Augenblick, in welchem seine Unsterblichkeit beginnen sollte, bombardiert, wodurch die ganze Oberseite mit einem Mantel weißen Niederschlags bedeckt wurde. Glücklicherweise ist diese Hülle so dünn, daß es unter dem Binokular bei starker elektrischer Beleuchtung trotzdem gelang, eine Beschreibung der Oberseite anzufertigen. Klarer ist das Bild der Unterseite (Fig. 3). Da sieht man, daß der Leib des Käfers in der Mitte entzwei gequetscht ist; aber der Vorderkörper mit dem Kopf, den Fühlern und Beinen blieb gut erhalten. Der Bau des Mundes tritt erst bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 5 u. 6) deutlich zu Tage; wir haben ihn bereits oben mit dem Munde von *Paussus howa* (Fig. 4) verglichen. Daher wenden wir uns zu dem vergrößerten Bild der Fühlerkeule (Fig. 7). Diese ist kein Metbecher mehr von den bescheidenen Mäßen eines *Paussus*-Fühlers, sondern ein wahrer Metkahn von halber Körperlänge, ein Exsudatororgan erster Klasse! Innen ist er ausgehöhlt¹, an der Basis mit einem zweiteiligen Exsudatbüschel versehen und an der abwärts gekrümmten Spitze mit einem scheibenförmigen Endorgan, das unten ein kurzes spitzes Haar trägt. Diese rätselhafte Endscheibe, die wir bei keinem heutigen *Paussus* finden, forderte zu einer sorgfältigen Untersuchung unter dem Binokular-Mikroskop heraus. Sie erwies sich nicht als eine Trichombildung (Haarbüschel), sondern als ein glattes, flachgewölbtes Bläschen von wachsgelber Farbe, das ganz an die Leuchtflecke erinnert, die in den Hinterleiden des Halschildes der großen südamerikanischen Leuchtkäfer (*Cucujos*) stehen. Also trug *Eopaussus* an der Fühler Spitze eine Laterne, durch die er den Wirtsameisen seine hochwillkommene Nähe ankündigte? Unmöglich ist es nicht. Denn die *Formica* haben — und hatten ohne Zweifel schon damals — große Megaugen mit mehreren Hundert feiner Gazetten und verfügen somit über ein für Ameisen ausgezeichnetes Sehvermögen. Ferner sah der alte Adam Afzelius² schon vor 130 Jahren in Sierra Leone die Fühlerkeule von *Paussus sphaerocerus* im Dunkel leuchten; ihre den Leuchtflecken der *Cucujos* ähnliche gelbe Färbung und äußerst feine Skulptur steht unter allen Verwandten einzig da — warum sollten nicht auch unter den *Paussiden* Leuchtkäfer sich finden dürfen? Bei diesem *Paussus* leuchtet der ganze, kugelförmige Fühlerkolben; *Eopaussus* hingegen hing seine Laterne an die Spitze des ausgehöhlten Exsudatkahns, und wenn er seine Fühlerkeule bewegte, schwenkte er zugleich sein Laternchen zum Zeichen für die Ameisen: „Hier gibt es was zu lecken; füttert mich dafür, aber recht fein!“ — eine Szene aus „Tausend und einer Nacht“ vor Jahrtausenden!

III.

Woher stammt denn dieser „Morgenrot-Fühlerkäfer“ *Eopaussus*? Daß er nicht von *Paussus* abgeleitet werden kann, der einen geschlossenen Mund

¹ Die weißen Kugeln in seinem Innern sind Niederschläge ebenso wie der Mantel der Oberseite.

² Observations on the genus *Paussus*, in: Transact. Linn. Soc. London IV, 1798, S. 243 bis 275. Vgl. auch Wasmann, Neue Beiträge zur Kenntnis der *Paussiden* S. 27 in: Notes Leyden Museum XXV (1904) Note 1, 1—82.

besitzt, wissen wir bereits; nur die umgekehrte Reihenfolge ist denkbar. Seine Stammgattung war vielleicht *Passoides*, der mit unsrer heutigen Gattung *Lebioderus* einige Ähnlichkeit hat. Jene beiden sind übrigens die einzigen bisher entdeckten Gattungen der Paussini unter den Bernstein-Paussiden; alle übrigen gehören zu den Cerapterini. Wir müssen uns also einstweilen mit der Hoffnung trösten, daß zukünftige Entdeckungen im baltischen Bernstein das Dunkel aufhellen werden, das über der Vorgeschichte von *Eopausus* noch lagert.

Eine Truppschau der alten Fühlerkäfer, die bisher aus dem Unter-Oligozän des Samlandes vorliegen, zeigt uns zuerst drei Arten der heute ausgestorbenen Gattung *Arthropterillus*, mit eigentümlich längsgewölbttem Körper, im übrigen sehr ähnlich den *Arthropterus*. Von letzterer Gattung kennen wir jetzt elf neue Bernsteinarten, mannigfaltiger in Form und Färbung als die über sechzig modernen Arten der nämlichen Gattung, die gegenwärtig in Australien leben. Da werden meine Leser wohl vermuten, diese australischen *Arthropterus* seien Abkömmlinge der alt-tertiären des Baltikums gewesen? Weit gefehlt: Denn ihre Vorfahren müssen in Australien eingewandert sein schon vor Beginn der Tertiärzeit, weil spätestens seit Ende des Mesozoikums keine Landverbindung Australiens mehr bestanden hat mit dem großen zentralasiatischen Kontinentalblock, den Sueß den Angara-Kontinent nannte. Einwandern kann aber nur jemand, der vorher schon anderswo dagewesen ist. Also — die Folgerung erscheint unausweichlich — wir müssen dem *Megalopausus*-Stamm der Paussiden, zu welchem neben der primitiven, heute noch in Australien lebenden Gattung *Megalopausus* zunächst *Arthropterus* und *Arthropterillus* zählen, bereits ein mesozoisches Alter zuschreiben! Dieser Stamm muß spätestens in der oberen Kreide aus den Bombardierkäfern sich entwickelt haben, wahrscheinlich in Mittelasien, wo auch der „Schöpfungs-herd“, d. h. das Entstehungszentrum und die Urheimat, der Familie der Ameisen zu suchen ist. Also nochmals: Hut ab vor dem Alter des edlen Geschlechtes der Paussiden! Wir müssen ihm jetzt zu den zwei Millionen Jahren, die seit dem Unter-Oligozän verflossen sind, ein paar Jahrmillionen hinzuschreiben.

Wir kennen bisher aus der oberen Kreide zwar eine unsern Bombardierkäfern gleichende Gattung *Brachynites*, aber von einem *Megalopausus*, der nach der vergleichenden Morphologie theoretisch als Stammform von *Arthropterus* zu gelten hat, ist bislang keine Spur entdeckt. Der heute in Queensland beheimatete *Megalopausus amplipennis* ist ein Riese von 18 mm Körperlänge; die im baltischen Bernstein auftauchende *Arthropterus*-Gruppe beginnt dagegen mit Zwergen. Die drei *Arthropterillus*-Arten messen nur 4,5 bis 5,5 mm, von den elf baltischen *Arthropterus* ist der kleinste (*A. Andréi*) 4,8 mm groß, der größte (*A. balticus*) 8,5 mm, während die größten der rezenten *Arthropterus* Australiens 14 mm erreichen. Wir dürfen hierin eine Bestätigung der allerdings keineswegs ausnahmslosen Regel sehen, daß die paläontologischen Stammesreihen mit kleinen Formen beginnend zu größeren aufsteigen¹. Von besonderem stammesgeschichtlichem Interesse sind zwei Cerap-

¹ Über dieses „Gesetz der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume“ siehe besonders Ch. Depéret, Die Umbildung der Tierwelt, deutsch von R. Wegner (Stuttgart 1909),

terinengattungen des baltischen Bernsteins, die als wahre missing links im Sinne der Abstammungslehre anzusehen sind. Von Arthropterus ging von alters her die Entwicklung zum Trugtypus aus durch Verbreiterung des Körpers, der Fühler und der Schienen; den Gipfelpunkt dieser Entwicklungsrichtung sehen wir in den massiven, bis zu 20 mm messenden Cerapterus der Gegenwart; aber zwischen letzterer Gattung und Arthropterus klafft eine weite Lücke. Die baltischen Gattungen Cerapterites und Protocerapterus füllen sie aus in einer Weise, wie sie theoretisch kaum schöner gefordert werden könnte; sie liefern hiermit den schlagenden Beweis, daß die Abstammungslehre kein Wahngebilde ist. Eine der beiden Protocerapterus-Arten des Bernsteins erreicht eine Körpergröße von fast 11 mm und ist damit der größte unter den bisher entdeckten fossilen Paussiden; allerdings ist auch er nur halb so groß wie unsere größten Cerapterus Afrikas, welche massive, für die Ameisenkieser unangreifbare Kolosse sind und zugleich ein gewaltiges Bombardiervermögen als Trugwaffe besitzen.

Die Cerapterini des Unter-Oligozän umschließen auch noch die rätselhafte Gattung Arthropterites, die mit der Körperform eines schlanken Arthropterus lange, keulenförmige Fühler verbindet, die von der schmalen Basis bis zur Spitze sehr stark sich verdicken. Diese Gattung ist ein heute ausgestorbener Zweig des Arthropterus-Stammes, dessen Entwicklung vom Trugtypus zum Symphilentypus der echten Gäste hinzielte; aber Arthropterites ist tot und blieb ohne Nachkommen, die uns über die Weiterentwicklung dieses Zweiges der Cerapterini hätten berichten können. Auch unter den elf baltischen Arthropterus-Arten begegnet uns eine (A. Hermenau), die durch Furchen und Gruben des Halschildes Exsudatorgane eines echten Gastverhältnisses andeutet und auch durch die nicht parallelen, sondern gegen die Spitze erweiterten Fühler einen geselligen Verkehr mit den Ameisen zu ermöglichen scheint. Ich habe diese Art deshalb zu einer eigenen Untergattung von Arthropterus (Pleurarthropterus) erhoben. Damit schließen die 18 Arten der Cerapterini des baltischen Bernsteins, die sich auf fünf Gattungen verteilen, von denen nur eine heute noch lebt, vorläufig ab. In weiter Entfernung von ihnen erscheint Pausoides als flimmernder Stern am tertiären Firmamente, der eine neue Ära in der Geschichte der Fühlerkäfer ankündet; und nahe hinter ihm bligt plötzlich ein Stern erster Größe auf im Zenit der Entwicklung der Paussiden: Eopausus balticus!

IV.

Versuchen wir jetzt, die toten Fühlerkäfer des baltischen Bernsteins zum Leben zu erwecken durch die Paläobiologie. Die Cerapterini leben heutzutage sämtlich bei tropischen Ameisen: daher müssen wir sie im Unter-Oligozän der Warmeperiode, die den ersten und den längeren Abschnitt bildete, zuweisen als Gäste von Ameisen, die gegenwärtig noch die Tropen bewohnen oder mit

19. Kapitel 180 ff. — Auffallende Ausnahmen, die Depéret unbekannt blieben, finden sich z. B. bei den Termiten, die im Eozän Englands mit der Gattung Mastotermes geologisch zuerst erscheinen; der noch heute in Australien lebende Mastotermes darwiniensis ist eine der größten Termitenarten. Auch die geflügelten Insekten (die Peterogygenea) beginnen im mittleren Oberkarbon mit den Riesenformen der Paläodictyoptera (siehe Handlirsch, Die fossilen Insekten, 1906—1908, S. 61 ff.).

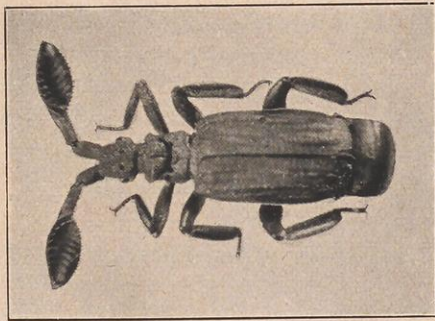
heutigen tropischen zunächst verwandt sind (s. oben S. 201). Ihrer Lebensweise nach sind sie gleich ihren noch lebenden Verwandten sog. Synecithren gewesen, feindliche Eindringlinge, die nur widerwillig von den Ameisen geduldet wurden und als Räuber von der Brut ihrer Wirte sich nährten. Anfangs lauerten sie wahrscheinlich als Wegelagerer in der Umgebung der Nester, bevor sie es wagen durften, in denselben zu wohnen. Das konnte ihnen erst glücken, nachdem sie ihre äußere Erscheinung durch Verbreiterung der Gesamtgestalt, besonders aber der Fühler und Schienen, zu einem für die Kiefer der Ameisen schwer angreifbaren „Trugtypus“ umgebildet hatten; und je vollendeter dieser Trugtypus wurde, desto mehr konnte auch die Körpergröße seiner Träger wachsen bis zu den *Protocerapterus* des Bernsteins und den gewaltigen *Cerapterus* der afrikanischen Gegenwart. Hand in Hand mit der körperlichen Ausbildung des Trugtypus ging auch die Entwicklung der Instinkte, durch die jene Käfer immer gesetzmäßigere Mitbewohner der Nester bestimmter Ameisenarten und immer ausschließlichere Bruträuber bestimmter Wirte wurden. Von ihrem Bombardiervermögen machten sie diesen gegenüber immer weniger Gebrauch, je mehr letztere an die unvermeidliche Gegenwart der ungebetenen Gäste sich gewöhnten. H. v. Buttel-Reepen¹ fand auf seiner ostindischen Forschungsreise auf Sumatra mitten im Nest von *Myrmecaria subcarinata* einmal einen großen *Cerapterus Horsfieldi*, der die Ameisen ruhig auf sich umherklettern ließ, wobei sie sogar versuchten, ihn in die Beine zu beißen; das schien dem Koloss völlig gleichgültig zu sein. Als jedoch v. Buttel ihn mit der Pinzette berührte, puffte er aus dem After mit großer Gewalt eine gelblichweiße, an der Luft rasch trocknende Flüssigkeit, durch welche die umgebenden Ameisen sofort getötet oder wenigstens für längere Zeit betäubt wurden.

Zwischen der instinktiven Duldung eines Gastes, die nur auf seiner Unangreifbarkeit beruht², und der Anbahnung eines echten Gastverhältnisses besteht noch ein großer Unterschied und liegt noch ein weiter Weg. Wir fanden jedoch bei zweien der baltischen *Cerapterini*, bei *Arthropterites* und *Pleurarthropterites*, daß in ihrer Körperbildung und Fühlerform bereits ein Übergang vom Trugtypus zum *Symphilentypus* sich auszudrücken scheint. Wären uns ihre Wirtsameisen bekannt, so vermöchten wir wahrscheinlich zu entscheiden, in welcher der beiden Perioden des Unter-Oligozän, in der wärmeren oder der kühleren, sie gelebt haben. Einstweilen können wir nur die Vermutung aussprechen, daß sie der Übergangszeit zwischen jenen beiden Perioden zuzuteilen sind, und daß der biologische Wechsel, der in ihrem Verhältnis zu den Wirten sich vollzog, auf klimatischen Ursachen beruhte.

In der Hitze der Tropen sind die Ameisen viel bissiger und reizbarer als in gemäßigten Breiten. Die Angriffslust der Ameisen gegenüber Fremdlingen, sei es der eigenen oder einer fremden Art, ist gleichsam eine Funktion der Temperatur. Das können wir ja sogar an unsern nordischen Ameisen an unserer eigenen Haut erfahren, je nachdem wir im Vorfrühling oder im Hochsommer, an einem

¹ Bei Wasmann, *Termitophile und myrmekophile Koleopteren* (Wissenschaftliche Ergebnisse einer Forschungsreise nach Ostindien, V) in: *Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik* (Band 39, Heft 2 [1916]) 205.

² Über den psychologischen Zusammenhang dieser beiden Elemente siehe meine Schrift: *Die Ameisenmimikry* (Berlin 1925) 45 ff.



1. *Pausus howa* Dohrn. Madag.
4mal.



2. *Eopausus balticus* Wasm. mit *Formica* Flori Mayr.
Balt. Gernstein. Oberanlicht. 7mal.



3. *Eopausus balticus* Wasm. mit *Formica* Flori Mayr.
Balt. Gernstein. Unteranlicht. 7mal.



4. Mund von *Pausus howa* Dohrn.
13mal.



5. Mund von *Eopausus balticus* Wasm. 14mal.



6. Mund von *Eopausus balticus* Wasm.
18mal.



7. Fühler von *Eopausus balticus* Wasm. (Mit Leuchtstäbchen an der Spitze.) 25mal.

Pausus und *Eopausus*.

kühlen Morgen oder an einem heißen Mittag einen Haufen unserer Waldameisen aufgraben, um die Gäste in ihm zu suchen. Und vor ein paar Jahrmillionen wird es im Alt-Tertiär nicht anders gewesen sein. Deshalb war ein kühleres Klima die notwendige Vorbedingung für die Entstehung eines echten Gastverhältnisses der Paussiden zu den Ameisen, zumal diese Käfer verhältnismäßig groß und namentlich viel breiter als die Ameisen sind. Also, eine gastliche Annäherung zwischen den Paussiden und den Ameisen wurde erst in der kühleren Periode des Unter-Oligozän möglich; vorher waren die Wirte unzugänglich für so zarte Reize, wie die Befriedigung ihrer Naschhaftigkeit durch Beleckung eines Gastes ist; ihn als Beutetier in Stücke zu reißen, lag ihnen näher. Unter dem Einfluß eines tropischen Klimas konnte kein Eopausus entstehen, wohl aber konnte eine ehemalige Eopausus-Form von der Höhe des Gastverhältnisses herabsinken und in parasitischer Richtung entarten, wenn sie näher an die Äquatorialzone zu wandern gezwungen war. In diesen Sätzen liegt die Entwicklungsfolge von Eopausus und Pausus beschlossen.

Daß Eopausus dem zweiten, kühleren Abschnitt des Unter-Oligozän angehörte, wird uns tatsächlich bestätigt durch seine Wirtsameise *Formica Flori*, die sich einst mit ihm im nämlichen Bernsteinblock einkerkern ließ. Denn die zirkumpolare Gattung *Formica* war heute wie ehemals in der arktischen Zone¹ beheimatet; ihr Verbreitungsgebiet reicht in Europa bis Sizilien, in Asien bis auf das tibetanische Hochland, in Nordamerika bis in die Berge Mexikos. Die klimatische Vorbedingung für die Entstehung eines echten Gastverhältnisses war somit bei Eopausus gegeben. Aber weit mehr noch wird uns durch den nämlichen Bernsteineinschluß verraten: auch die bewirkende äußere Ursache, welcher die Entwicklung der Symphylie bei den Pausini ebenso wie bei den Lomechusini zuzuschreiben ist: der Gastpflegeinstinkt von *Formica*, unter dessen züchtender Tätigkeit in der „Amikalsektion“ die Anpassungscharaktere der echten Gäste bis zum höchsten Grad sich entfalten konnten. Die Wirksamkeit der direkten Anpassung, die unter der Leitung instinktiver Impulse steht, läßt sich gerade hier mit seltener Klarheit verfolgen².

Eopausus balticus wurde nicht bloß wegen seiner ergiebigen Exsudatororgane von seinen Wirten beleckt, sondern auch aus ihrem Munde gefüttert. Den Tatsachenbeweis hierfür konnten wir vorhin aus der Photographie seines Mundes (s. Fig. 5 u. 6) erbringen. Also, ein Eopausus war einmal da. Aber warum ist er heute verschwunden? Warum gibt es in der gegenwärtigen Paussidenfauna keinen Eopausus mehr? Wenn in der Gastpflege, die ihm von *Formica* zuteil wurde, auch das dritte Element, das wir in der Lomechusa-Pflege vorfinden, nämlich die adoptive Brutpflege des Gastes, ehemals vorhanden war, dann ist die Vermutung begründet, daß eben hierin der biologische Todeskeim für die Gastart lag: Eopausus mußte aussterben, weil durch seine Larvenerziehung die eigenen Wirtskolonien schwer geschädigt und schließlich ausgerottet wurden. Daß auch die Wirtsart, die heute nicht

¹ Nicht zu verwechseln mit der Polarregion, die nur den nördlichsten Abschnitt dieser Zone (vom 66.5. Breitengrad an) bildet.

² Siehe: Gastpflege (1920) V. Abschnitt, 80 ff.

mehr existiert und in der rezenten Fauna durch die nächstverwandte *Formica fusca* vertreten wird, der nämlichen Ursache ihr Aussterben verdankt, ist nicht wahrscheinlich; denn ebensowenig wie unsere *Lomechusa strumosa* durch das verhängnisvolle Los, das sie den einzelnen Kolonien ihrer Pflegerin *Formica sanguinea* bereitet, die ganze Wirtsart zu vernichten vermag¹, dürfte dies in altertümlicher Zeit bei *Eopausus* der Fall gewesen sein.

Am Schlusse des Oligozän trat das europäische Tertiär in Landverbindung mit Nordafrika und Ostindien, von denen es vorher durch Meeresbecken getrennt war. Den tropischen Ameisen und ihren Gästen wurde es allgemach zu kühl im Norden; sie zogen sich nach Südwesten oder nach Südosten zurück oder sie starben aus. So gelangte das paläarktische Element in der Fauna des Samlandes immer mehr zur Alleinherrschaft mit dem Sinken der Jahrestemperatur. Aber warum ist denn *Eopausus* nicht bei uns geblieben, da er doch bereits eine Art der holarktischen Gattung *Formica* zur Wirtin hatte? Die Familie der Paussiden war in einem tropischen Klima geboren und bedurfte — nach ihrer heutigen geographischen Verbreitung zu urteilen — mindestens subtropischer Lebensbedingungen. Da mußte schließlich auch *Eopausus* oder sein Nachfolger zum Wanderstab greifen, um in den sonnigen Süden zu ziehen. Aber allein konnte er nicht reisen, und seine alte Wirtin, *Formica*, durfte ihn nur eine kurze Strecke begleiten. Er mußte sich also eine neue Wirtin suchen. Gelegenheit zu diesem Wirtswechsel bot sich den Fühlerkäfern von jeher bei ihren nächtlichen Ausflügen, bei denen sie nicht selten an fremde Pforten gelangen. Über drei Viertel (76%) sämtlicher Paussus-Arten der Gegenwart leben bei der Ameisengattung *Pheidole*, und manche *Pheidole*-Art beherbergt sogar mehrere verschiedene Paussus-Arten. Die Gattung *Pheidole* ist ausgezeichnet durch ihre großköpfigen Soldaten, die jedoch in ihrem Dick Schädel nur ein kleines Hirn besitzen. Auch die kleinköpfigen Arbeiter sind keineswegs Genies zu nennen im Vergleich zu *Formica*. Im baltischen Bernstein wurde *Pheidole* bisher nicht gefunden; sie beginnt erst in der Mitte der Tertiärzeit zu erscheinen im Miozän von Radoboj in Kroatien. Ihren heute lebenden Vertretern begegnen wir nur im Süden Europas, in den Tropen der Alten wie der Neuen Welt zählt sie jedoch mehrere hundert Arten. Neben dem Einfluß der steigenden Jahrestemperatur, den die nach Süden wandernden Paussiden erfuhren und durch den die Wirte weniger gemütlich wurden in der Behandlung ihrer Gäste, mag wohl der psychische Einfluß der Wirtsgattung *Pheidole* die Entartung des ehemaligen *Eopausus*-Typus herbeigeführt haben; durch parasitische Degeneration der Ernährungsweise ging aus ihm schließlich die Gattung *Paussus* mit ihrem geschlossenen Munde hervor.

Allerdings, in der Fauna der Gegenwart stellt *Paussus* mit seinen über 220 Arten und mit der fast unbegrenzten Mannigfaltigkeit und Abenteuerlichkeit der Fühlerformen den Höhepunkt des Paussidentypus dar. Vor 30 Jahren schrieb ich darüber²: „Die zahlreichen übrigen, meist artenarmen Gattungen dieser Familie sind gleichsam die Stationen, in denen der Paussidentypus die

¹ Siehe: Gastpflege 34—43.

² „Stimmen aus Maria-Laach“ 53 (1897) 524. Siehe auch: Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie (1906) 373.

steile Bergeshöhe seiner Entwicklung hinansteigt. In der Gattung *Paussus* ist er endlich auf einem weiten, freien Hochplateau angelangt, wo sich ihm ein fast unermesslicher Lummelplatz für die mannigfaltigsten Formbildungen echter Ameisengäste bietet. Tatsächlich zählt ja auch diese eine Gattung allein weit mehr Arten als alle übrigen zusammen. Die Gattung *Hylotorus* endlich mit ihren kurzen, gleichsam verkrüppelten Fühlern und Beinen könnte man eine Verkümmernng des *Paussidentypus*, eine mit dem exzessiven Brutparasitismus verbundene Degeneration desselben nennen; sie ist, um in unserem Bilde zu bleiben, von der Höhe des Plateaus auf die andere Seite des Berges hinabgesunken.“

V.

Was sagt zu diesem Bilde die Entdeckung von *Eopaussus balticus*, der im Alt-Tertiär gelebt hat?

Sie sagt: das Bild stimmt, nur muß es umgekehrt betrachtet werden; denn es stellt nicht den Aufstieg, sondern den Abstieg des *Paussidentypus* dar. In der Mitte jenes Hochplateaus erhob sich nämlich vor Jahrtausenden ein Bergkegel, der den wirklichen Höhepunkt der morphologischen und biologischen Entwicklung des echten Gastverhältnisses in *Eopaussus* trug. Die Hunderte von *Paussus* der Gegenwart sind von jenem Gipfel herabgestiegen auf die Hochebene; je näher sie bei ihrer Ausbreitung über das Plateau bei dem Fuße des Berges blieben, ein desto höheres stammgeschichtliches Alter kommt ihnen zu; je weiter sie sich dem Abhange näherten, an dem die parasitische Gattung *Hylotorus* hinabgesunken ist, desto jünger sind sie.

Diese Erkenntnis, die wir *Eopaussus* verdanken, kehrt mit einem Schlag unsere alten Anschauungen über die Stammesentwicklung der Gattung *Paussus* um. Bisher hielt man die Arten mit geschlossener, kolbenförmiger Fühlerkeule¹ für die ursprünglichsten, die „primitivsten“ und leitete aus ihnen die Arten mit offenem Fühlerbecher als die höchste und letzte Entwicklungsstufe der Fühlerkeule ab. Diese Ansicht, die auf rein morphologischen Gesichtspunkten beruhte, muß jetzt als irrtümlich aufgegeben werden; denn die in historischem Sinne „primitivsten“ *Paussus*-Arten sind jene, die in ihrer Fühlerform *Eopaussus* am ähnlichsten blieben, also gerade die Arten mit ausgehöhlter Fühlerkeule. Dafür, daß die Kolbenform des *Paussus*-Fühlers nicht die älteste, sondern im Gegenteil die jüngste Fühlerform ist, besitzen wir auch einen tiergeographischen Beweis. Auf Madagaskar, wo die übrigen, darunter die „höchsten“ Fühlerformen von *Paussus* sich tatsächlich vorfinden, fehlen die Arten mit ungeteiltem Halsschild und einfacher, kolbenförmiger Fühlerkeule, die im benachbarten Afrika zahlreich vertreten sind. Dies ist nur daraus begreiflich, daß die Gattung *Paussus* auf ihrer Wanderung nach Süden vom äquatorialen Afrika aus, wo sie in Abyssinien die größte Formenmannigfaltigkeit entwickelt, in Südafrika anlangte, bevor sie noch Arten mit kolbenförmiger Fühlerkeule besaß. Alle andern *Paussus*-Formen konnten nach Madagaskar hinüberwandern, nur diese kam zu spät, weil der Meeresarm von Mozambique unterdessen die Insel vom Kontinent getrennt hatte, was nach den Geologen im oberen Mio-

¹ Näheres über diese *Paussus*-Arten siehe in meiner größeren Arbeit über die *Paussiden* des baltischen Bernsteins, II. Teil, 7. Kapitel.

zän erfolgt war. Hiermit ist die Beweiskette geschlossen dafür, daß die Pausus mit kolbenförmiger Fühlerkeule nicht die ältesten, sondern die jüngsten Arten der Gattung sind.

Die hypothetische Stammesgeschichte des echten Gastverhältnisses der Pausini bildet eine Entwicklungskurve, deren Gipfelpunkt in der Gattung Eopausus des Unter-Oligozän liegt. Von dem aufsteigenden Ast dieser Kurve kennen wir bisher nur einen mutmaßlichen Punkt in Pausoides; dagegen liegt der absteigende Ast uns tatsächlich vor in den Pausus-Arten der Gegenwart, deren höchste, die stammesgeschichtlich ältesten, in der Fühlerform an Eopausus sich anreihen, während die niedrigsten, die stammesgeschichtlich jüngsten, zur parasitischen Gattung Hylotorus überleiten. Das ist mit kurzen Worten das Ergebnis, zu dem der Vergleich zwischen den Pausiden des baltischen Bernsteins und ihren rezenten Verwandten in phylogenetischer Hinsicht mich geführt hat.

Aber als christlicher Naturforscher will ich noch weiter denken und lasse mir das Recht von niemandem verkürzen. Wer sich begnügen will mit dem bescheidenen Genuß, den die Paläobiologie durch ihre Totenerweckung dem forschenden Menschengenossen bietet, der möge es tun; mir vermag er nicht zu genügen. Die kleine Schöpferfreude, die ich in der Wiederbelebung seit Jahrmillionen toter Formen fühle, ist nur ein schwacher Funke der großen Schöpferfreude des allweisen und allmächtigen Schöpfergeistes. Nach seinem Ebenbild hat er meine Seele geschaffen und sie eben dadurch zur Teilnahme an seiner schöpferischen Tätigkeit befähigt. Wie die Unendlichkeit der Weltenräume für mich ein schwaches Abbild der Unendlichkeit dieses Gottes ist; und wie die Unermeßlichkeit der geologischen und astrophysischen Zeiträume für mich ein schwaches Abbild der Ewigkeit dieses Gottes ist¹; und wie in dem Sternengruß, den ein Fixstern seit Hunderten von Lichtjahren mir zusendet, um heute mein Auge mit seinem Strahl zu erfreuen, jene beiden Unendlichkeiten sich vermählen, um von diesem Gott mich zu grüßen: so sind die Lebensereignisse, die vor Jahrmillionen sich abspielten und die wir heute noch von dem erstarrten Mund der stummen Zeugen der Vorwelt ablesen, ebenso viele Boten von der Weisheit und Güte jenes Gottes, der für alle seine Geschöpfe väterlich sorgt seit dem Schöpfungsmorgen, an dem er sie ins Dasein rief. Das ist es, was mir ein Eopausus balticus berichtet, der im Alt-Tertiär eine Formica zur Pflegerin erhielt, die mit ihm, im nämlichen Bernsteinblock eingeschlossen, vor mir liegt. Es gibt eine ewige Weisheit, die schon damals vorhersah, daß dieser „Glücksfund“ nach zwei Millionen Jahren einem Naturforscher zukommen werde, der die Stammesentwicklung der Pausiden entziffern wollte. Deshalb gilt diesem Schöpfergeist heute mein Dank.

Erich Wasmann S. J.

¹ Siehe: Der christliche Monismus² (Freiburg i. Br. 1920) 21.