

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Der Wanderzug der Steppen- und Wüstenameisen von Zentral-Asien nach Süd-Europa und Nord-Afrika.

Von

Prof. C. Emery (Bologna).

Die miocäne Ameisenfauna von Europa zeigte, wie die Bernstein-
einschlüsse lehren, einen im großen und ganzen ostindisch-australischen
Charakter. Wenn wir aber die Ameisen des sizilianischen und des
baltischen Bernsteins vergleichen, so fällt ein Unterschied der beiden
Faunen auf: die sizilianischen Ameisen sehen rein tropisch aus,
während die baltische Ameisenfauna bereits ein Gemisch tropi-
scher und arktischer Gattungen aufweist. Arktisch sind nämlich
die Gattungen *Formica*, *Lasius*, *Myrmica*; sie kommen von
Nord-Eurasien oder sogar von Nordamerika; konnten aber nicht
südwärts gelangen, wahrscheinlich wegen geographischer Verhält-
nisse. Über die fossile europäische Ameisenfauna von der Bern-
steinformation bis zur Gegenwart kennen wir keine zuverlässige
Urkunde. Aber das eine kann man behaupten, daß keine Species
von *Formica* und *Myrmica* spontan nach Sardinien, Korsika, den
Toskanischen Inseln und Nord-Afrika gelangte.¹⁾ Das beweist, daß
jene Arten nicht nach dem kontinentalen Italien wanderten, bevor

1) Das Vorkommen von *Formica rufibarbis* in einzelnen Orten von
Sardinien, der *Myrmica scabrinodis* auf Sardinien und Elba und der *F.*
glebaria auf der Insel Giglio muß offenbar durch menschliche Einführung
erklärt werden. Ebenso sind die genannten Ameisen in Nord-Afrika importiert.

die Trennung von Sardinien und von den Tyrrhenischen Inseln erfolgte und bevor das Meer Sizilien von Afrika schied.

Vor jener Trennung waren aber Ameisen von Afrika nach Sizilien, Sardinien und Spanien gezogen. Es waren hauptsächlich an trockne Wiesen angepaßte Ameisen der Gattungen *Messor* und *Aphaenogaster*.

Die körnerfressenden Arten der Gattung *Messor* ernten verschiedenartige Samen auf dünnen Wiesen, Steppen und Wüsten. Ich vermute, daß die Urform dieser Gattung von Nordamerika stammt, sich durch Ost- und Zentral-Asien verzweigte und verbreitete und dann in Nord-Afrika ein höchst ansehnliches, sekundäres Diffusionszentrum bildete.

M. barbarus L. und eine Anzahl seiner Unterarten und Varietäten kommen, als Einwohner von Europa, allein in Betracht. Unmittelbar aus Zentral-Asien hat *M. barbarus* 3 Zweige nach Ost-Europa geschickt.

Zunächst sei eine südliche Subspecies *M. barbarus meridionalis* ER. ANDRÉ genannt, welche in Zentral-Asien sehr verbreitet ist, durch Kleinasien die Balkan-Halbinsel eroberte, aber das Adriatische Meer nicht passieren konnte.¹⁾ Der westlichste Ausläufer dieser Form erreicht die Inseln Tremiti. Diese Unterart ist an der afrikanischen Nordküste, wenigstens in Tunesien einheimisch (man vergleiche weiter unten) und hat eine Varietät in Sardinien hervorgebracht.

Zwei etwas nördliche Formen sind: *M. barbarus structor* LATR. und *M. barbarus clivorum* RUZSKY. Wir wollen von letzterer Form, welche wenig bekannt ist, und soviel ich weiß, kaum über die Länder um das Schwarze Meer hinauskommt, absehen.

M. barbarus structor beginnt mit großen Formen in Zentral-Asien (*var. orientalis* EMERY); besonders die geflügelten Geschlechter sind gewaltig groß. Diese Unterart erstreckt sich über Süd-Rußland, die Balkan-Halbinsel und das Donau-Tal, wenigstens bis Wien; aber mit der Diffusion nach Westen wird die Größe allmählich geringer (*var. mutica* NYL.)²⁾; in Mittel- und Süd-Frankreich kommt der eigentliche LATREILLE'sche Typus des *M. barbarus structor* zum Vorschein, der offenbar aus der *var. mutica* entsprungen ist. Der *M.*

1) Wenigstens kenne ich sie nicht von Italien; sie könnte höchstens südlich vom Gargano vorkommen, wie *Cataglyphis cursor*.

2) *M. barbarus structor* hat gewiß eine weitere Verbreitung in Deutschland: SCHENCK fand ihn in Nassau; MAYB erwähnt ihn aus Böhmen und aus Preußisch-Schlesien.

barbarus structor ist in seiner europäischen Form keine Steppenameise mehr; aber er meidet die Wälder und die feuchten Ortschaften. Darum kommt er in Deutschland nur an vereinzelt Orten vor.

In Italien, Sizilien, Sardinien, Süd-Frankreich (FOREL) und Spanien kommt eine Form vor, die durch auffallend kleine geflügelte Geschlechter ausgezeichnet ist (*var. tyrrhena* EMERY). Diese Form ist gewiß nicht afrikanischen Ursprungs, weil *M. barbarus structor* nirgends in Nord-Afrika vorkommt, sondern schließt sich der *var. mutica* an und stammt von dieser her.¹⁾

Wir haben gesehen, daß *M. barbarus meridionalis* während seiner Einwanderung in Ost-Europa nicht über die Adria hinauskommt. West-Europa von Italien aus, bekam seine *M. barbarus* entgegengesetzt von Nord-Afrika, und zwar von 4 Unterarten:

M. barbarus barbarus L. verbreitet sich in 2 Abarten über das ganze tyrrhenische Gebiet. Der Typus wanderte von Algerien über Spanien und Frankreich, wo er den Küsten des Ozeans entlang bis in die Bretagne gelangte. Die *var. nigra* ER. ANDRÉ wanderte über Sizilien und das kontinentale Italien sowie über Sardinien und Korsika.

M. barbarus capitatus LATR. ist in seiner Verbreitung minder bekannt; diese Ameise scheint Spanien und Süd-Frankreich zu bewohnen; gewisse Formen, welche mit *capitatus* sehr nahe verwandt sind, kommen in Nord-Afrika und in einigen südlichen Inseln, die zum italischen System gehören, vor (*var. sancta* FOR.).

M. barbarus minor ER. ANDRÉ ist eine echte tyrrhenische Ameise. Sie kommt auf Sardinien und Korsika, auf einem Teil von Süd-Italien, außerdem in Algerien und auf den Kanarischen Inseln vor.

Herr Dr. H. KRAUSSE hat neuerdings in Sardinien eine Form von *Messor* entdeckt, die er *M. barbarus wasmanni* taufte. Ich erhielt den Typus jener Form durch die Güte des Autors. Meiner Ansicht nach ist sie eine neue Varietät des *M. barbarus meridionalis*, welche

1) Bei seiner vorjährigen Reise fand FOREL die *var. tyrrhena* in den Straßen von Stambul und Smyrna (Bull. Soc. Vaudoise Sc. nat., Vol. 47, p. 347 (1911)). Es ist fraglich, ob jene Ameise im Orient wirklich einheimisch sei oder vielmehr importiert wurde.

ganz schwarzbraun ist und nur den hinteren Teil des Thorax von dunkelroter Farbe hat. *M. barbarus meridionalis* ist in Nord-Afrika durch die *var. mediorubra* FOR., *var. sublaeviceps* SANT. und *var. punctaticeps* SANT. vertreten.¹⁾ Offenbar ist das Vorkommen der *var. wasmanni* KRAUSSE in Sardinien nicht auf die weitere Verbreitung des orientalisches-balkanischen *M. barbarus meridionalis* zurückzuführen, sondern durch Auswanderung aus Afrika. *M. barbarus meridionalis* folgte ohne Zweifel demselben Zug, der andere nord-afrikanische Ameisen, z. B. *Aphaenogaster sardoa* MAYR, *A. testaceopilosa* LUC. (Typus) usw. nach Sardinien führte.

Die paläarktische Gattung *Cataglyphis*²⁾ wurde damals von Prof. FOREL und mir mit Unrecht mit dem amerikanischen Genus *Myrmecocystus* vereinigt. Die Arten obiger Gattung sind, wie *Messor*, dem Leben in trocknen Gegenden, Steppen und Wüsten angepaßte Ameisen; aber sie sind nicht körnerfressend, sondern sie ernähren sich hauptsächlich von Insekten. Sie haben ihren mutmaßlichen Diffusions-Mittelpunkt in Zentral-Asien. — Ein Hauptzug wanderte dem östlichen und dem südlichen Strand des Mittelmeeres entlang und reichte bis Spanien. Jener Zug enthielt hauptsächlich Wüstenameisen (*C. bombycinus* ROG., *bicolor bicolor* F., *bicolor diehli* FOR. usw.), aber auch den Hügeln und Bergen angepaßte Formen (*C. megalocola* FOREL, *viaticus mauritanicus* EMERY) und Formen, die zwischen diesen zwei extremen Anpassungen die Mitte hielten (*C. albicans* ROG. und

1) SANTSCHI (Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord, 1910, p. 43) hält *mediorubra* FOR. für eine selbständige Subspecies und beschreibt verschiedene Varietäten davon; er meint, daß ich die echte *mediorubra* FOR. nicht gekannt habe und daß *mediorubra* EMERY = *grandinida* SANT. Ich bestreite dieses: ich habe Original Exemplare FOREL's zu meiner Beschreibung (in: Deutsche Entomol. Ztschr., 1908, p. 450) benutzt und *var. grandinida* nicht gekannt, bis ich sie von Herrn SANTSCHI selbst erhielt. Nach meiner Meinung gehört *grandinida* überhaupt nicht in dieselbe Subsp. wie *mediorubra*. Letztere geht durch die tunesische *var. sublaeviceps* SANT. in die orientalische Form *meridionalis* unmerklich über.

Der Subsp. *meridionalis* ER. ANDRÉ gehören folgende Var. an: *var. mediorubra* FOREL 1905 (in: Ann. Soc. Entomol. Belg., Vol. 49, p. 176); *var. sublaeviceps* SANTSCHI 1910 (in: Bull. Soc. H. N. Afrique Nord, p. 45); *var. punctaticeps* SANTSCHI 1910 (ibid.); *var. wasmanni* KRAUSSE 1910 (in: Zool. Anz., Vol. 35, p. 524).

2) EMERY et FOREL, Catalogue des Formicides d'Europe in: Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., Vol. 5, p. 449 (1879).

seine Unterarten). Die Iberische Halbinsel erreichten *C. viaticus viaticus* F., *albicans ibericus* EMERY und *albicans ruber* FOR. (var. *rosenhaueri* EMERY).¹⁾

Eine sekundäre Ausdehnung des Wohnungsgebietes des *C. bicolor* (*bicolor orientalis* FOR.) geschah von Kleinasien aus, d. h. südlich vom Schwarzen Meere, auf die Balkan-Halbinsel und die dem unteren Donau-Tal angrenzenden Länder. Aber gleich dem *Messor barbarus meridionalis*, überschritt diese Ameise nicht die Adria.

Der zweite Zug, der von Zentral-Asien ausging betraf nur eine Art, *C. cursor* FONSQ., eine echte Steppenameise. Gegenwärtig erstreckt sich jene Art von dem aralokaspischen Gebiet über das südliche Rußland und über die Balkan-Halbinsel, schickt einen Ausläufer auf Kreta und einen nach Südost-Italien. Im Donau-Tal erreicht *C. cursor* die Westgrenze seines Gebietes in Ungarn.

Ein diskontinuierliches Gebiet bekommt *C. cursor* durch sein Vorkommen in trocknen Gegenden Süd-Frankreichs.

Die voranzusetzende Kontinuität des geographischen Gebietes ist in zweierlei Weise zu vervollständigen:

a) als die Einwanderung der Steppenfauna von Osten stattfand, ist *C. cursor* nördlich von den Alpen eingedrungen; aber die Bewaldung Deutschlands hat den Zusammenhang des Gesamtgebietes unterbrochen;

b) der Zusammenhang des ursprünglichen Gebietes des *C. cursor* geschah südlich von den Alpen, entweder durch das Po-Tal oder durch Süditalien, den Küsten des Tyrrhenischen Meeres entlang. Ersteres dürfte nicht angenommen werden, da die Seealpen, die sich bis an das Meer erstrecken, wohl ein überwindliches Hindernis bildeten. Eine Ausdehnung der apulischen Kolonie nach Südfrankreich darf auch nicht angenommen werden, da sie aus einer besonderen Abart besteht, die mit gewissen Formen Griechenlands mehr Ähnlichkeit darbietet als mit dem französischen Typus.

Der Verbreitungskreis des *C. cursor* überschritt nicht die Pyrenäen. Die Iberische Halbinsel erhielt seine *Cataglyphis*-Bevölkerung

1) Vgl. EMERY, Rassegna critica delle specie paleartiche del genere *Myrmecocystus*, in: Mem. Accad. Sc. Bologna (6), Vol. 3, p. 173—187 (1906) — Ders., *Myrmecocystus viaticus* et formes voisines, in: Bull. Soc. Vaudoise Sc. N., Vol. 44, p. 213—217 (1908).

aus Afrika, und zwar von anderen Arten (*C. viaticus* und *C. albicans*).

Formica (Proformica) nasuta NYL. hat fast dieselbe geographische Verbreitung wie *Cataglyphis cursor*. Die Art kommt in Zentral-Asien vor, erstreckt sich über das südliche Rußland und die Balkan-Halbinsel, erscheint wieder in Süd-Frankreich und durch die Pyrenäen in Spanien. Die *Prof. nasuta* ist ganz entschieden eine Steppenameise, sie hat höchst wahrscheinlich dieselben Wanderungen gemacht und durch dieselben Ursachen die Kontinuität ihres geographischen Gebietes eingebüßt.¹⁾

Nachdem ich die aktuelle Verbreitung der Arten von *Messor*, *Cataglyphis* und *Proformica* dargestellt, will ich versuchen, auf Grund der damaligen Verteilung von Meer und Land, die Wanderungen zu schildern, welche die betreffenden Ameisen durchgemacht haben.

Ich setze voraus, daß Italien noch während des Pliocäns mit einem seitdem größtenteils versunkenen Festland, der sog. „Tyrrhenis“, zusammenhing, das mit Nord-Afrika, und wahrscheinlich mit Spanien in Verbindung stand. Die Adria ist mit Ausnahme einer Brücke, die Mte. Gargano mit der dalmatischen Küste verband, vermutlich entstanden, während die Tyrrhenis noch größtenteils ihre ursprünglichen Verbindungen bewahrte.

Unterdessen erfolgte die *Messor*-Einwanderung durch Syrien und Nord-Afrika. Es folgte der Zug von Afrika nordwärts des *M. barbarus barbarus* und dessen var. *nigra*, *M. barbarus minor* und *M. barbarus capitatus*; zugleich mit diesen wanderte *Aphaenogaster testaceopilosa testaceopilosa* und *A. sardoa* in Sardinien, Arten von *Goniomma* und *Oxyopomyrmex* durch Spanien nach Süd-Frankreich usw.

Ungefähr gleichzeitig, oder wahrscheinlich früher, zog *M. barbarus structor* direkt aus Asien nach Europa. Er zog durch die

1) Die Gruppe *Proformica* ist mit *Cataglyphis* nahe verwandt und hat die gleiche geographische Verteilung; leider sind die Arten klein, selten und daher wenig bekannt. Man kennt eine Art aus Nordamerika (*Pr. lasioides* EMERY), 4 Arten aus Zentral-Asien und 2 aus Nord-Afrika. Wenigstens die asiatischen und afrikanischen Arten scheinen Steppen- und Wüstenameisen zu sein.

Balkanregion nach Italien, das mit der Tyrrhenis zusammenhing, und erreichte somit die Tyrrhenischen Inseln, Sardinien und Korsika sowie Spanien, wahrscheinlich durch Vermittlung von Süd-Frankreich.

Die frühe *Messor*-Einwanderung ist, da sie geographische Verhältnisse voraussetzt, die mit den gegenwärtigen nicht übereinstimmen, z. T. in ihren Einzelheiten problematisch.

Dann folgte die Eiszeit. Die Verteilung des Landes und des Meeres wurde ungefähr so wie sie jetzt ist; eine gewaltige Brücke entstand zwischen dem aralokaspischen Gebiet und Europa, durch Hebung des sarmatischen Meeresbodens; eine ungeheure Steppenausdehnung herrschte über das östliche Europa und nördlich von dem mehr nach Süden gelegenen Gebirgsland.

Die *Cataglyphis cursor*- und *Proformica nasuta*-Wanderung lasse ich um jene Zeit erfolgen. Daß die Gattung *Cataglyphis* jünger ist als *Messor*, wenigstens in Nord-Afrika, darf als Beweis dafür gelten, daß *Cataglyphis* weder in Sardinien noch in Sizilien zugleich mit *Messor* eingeführt wurde. *Cataglyphis cursor* und *Proformica nasuta* drangen in Westeuropa ein, als das mitteleuropäische Flachland von Steppen bedeckt war. Die Kontinuität ihres Gebietes wurde unterbrochen, als infolge des feuchteren Klimas in Mitteleuropa die Bewaldung zunahm. So teilte sich das Gebiet dieser beiden Ameisen in ein östliches und ein westliches, vollkommen getrenntes Revier.

Die Einführung des *Messor barbarus meridionalis* in der Balkan-Halbinsel und des *Cataglyphis bicolor* in jener Gegend und in Ungarn lasse ich ungefähr zu derselben Zeit erfolgen wie die *C. cursor*-Einwanderung, d. h. nach der Eiszeit: *C. cursor* und *Pr. nasuta* weiter nach Norden, die anderen Arten mehr südlich. Der südliche Zug fand in dem gebirgbegrenzten Donau-Tal und dem Adriatischen Meer unüberwindliche Schwanken.

Ich bin geneigt, die postmiocäne Ameisenfauna von Europa, soweit sie nicht von der miocänen Urfauna abstammt, hauptsächlich aus Nordamerika herzuleiten. Möglicherweise entstammen die nordamerikanischen Ameisen zum Teil einer primitiven Fauna, die in den Polarländern sich gebildet hatte; aber wir wissen von den damaligen Polarameisen nichts; allerdings herrschte dort damals üppige Vegetation, wie wir durch die Fossilien erfahren haben, und

so dürfen wir vermuten, daß auch eine reiche Insektenwelt und Ameisen vorhanden waren.

Myrmica, *Formica*, *Lasius*, *Polyergus*, *Camponotus* der *herculeanus*-Gruppe, *Colobopsis*, *Liometopum*, *Dolichoderus quadripunctatus*, gewisse *Aphaenogaster* und *Leptothorax*, *Proformica*, *Messor* halte ich für nordamerikanischen Ursprungs. Sie sind durch Ost-Asien und Sibirien oder Zentral-Asien hinübergekommen; haben sich allerdings während der langen Wanderung nicht unbedeutend, ja manchmal sehr auffallend verändert.

Cataglyphis lasse ich zentral-asiatischen Ursprungs sein. Diese ganz moderne Gruppe dürfte in den dürren Gegenden Asiens aus *Proformica* entstanden sein; mit der ebenfalls ganz rezenten sonorischen Gruppe *Myrmecocystus* hat sie wohl keine gemeinschaftliche nähere Ahnen. Ich stütze meine Anschauung auf chorologische und morphologische Gründe, nämlich:

Die Gruppe *Myrmecocystus* ist in Mexiko und im Süden der Vereinigten Staaten streng lokalisiert, während *Cataglyphis* nicht ostwärts von Turkestan gefunden worden ist. Es gibt also eine breite Zone von Ost-Asien, Japan und den nördlichen Gegenden von Nordamerika, die weder von *Myrmecocystus* noch von *Cataglyphis* bewohnt sind.¹⁾

Dazu gesellen sich morphologische Gründe: vor allem der Bau der Männchen. *Cataglyphis*-Männchen schließen sich durch die relative Größe im Vergleich zu den Weibchen, die gewaltigen Genitalien und das schlanke 1. Glied der Antennengeißel an *Formica* unmittelbar an. *Myrmecocystus*-Männchen dagegen erinnern durch die Kleinheit im Vergleich zum Weibchen, die schwächtigen Genitalien und das geschwollene und kurze 1. Geißelglied an *Lasius*.

WHEELER hat in einer Schrift über besondere Haare einiger Ameisen, welche in dürren Orten leben, die Haarfransen unter dem Kopf von *Myrmecocystus* und *Cataglyphis* beschrieben.²⁾ Jene Haarfransen sind in beiden Gruppen ganz verschieden. So hat *Myrmecocystus* eine Reihe von Ammochaetae beiderseits an dem Unter-

1) Vgl. WHEELER, Honey-Ants, with a revision on the American *Myrmecocysti*, in: Bull. Amer. Mus. Nat. H., Vol. 24, p. 345 f. (1908).

2) WHEELER, On certain modified hairs peculiar to the Ants of arid regions, in: Biol. Bull., Vol. 13, p. 185—202 (1907). Vgl. auch SANTSCHI, Sur la signification de la barbe des Fourmis arénicoles, in: Rev. Suisse Zool., Vol. 17, p. 449—458 (1909).

kopf; die Ammochaetae der *Cataglyphis* sitzen dagegen auf dem Mentum. Ich habe ganz deutliche Haarfransen am Mentum von *Proformica nasuta* und *Pr. emmae* FOR. gesehen, was die Verwandtschaft dieser Gruppe mit *Cataglyphis* bestätigt.

Wegen obiger Gründe glaube ich, daß die beiden Gattungen *Cataglyphis* und *Myrmecocystus* keineswegs nahe verwandt sind und daß die Ähnlichkeit, unter anderen in der Bildung der Palpen, auf Konvergenz beruht. Übrigens haben gewisse Arten der Gattung *Melophorus* den gleichen Habitus und die gleiche Bildung der Palpen, und sie wurden von MAYR mit der Gattung *Cataglyphis* vermengt, bis in der Beschaffenheit des Pumpmagens ein endgültiger Grund für die Trennung der beiden Gruppen gegeben wurde.¹⁾ Dementsprechend schlage ich vor, hauptsächlich auf Grund der Beschaffenheit der Männchen, die Gruppen *Cataglyphis* und *Myrmecocystus* nicht bloß als Subgenera, sondern als nicht einmal nahe verwandte Genera zu trennen.

Mir scheint also bewiesen, daß in den dünnen Gegenden und Wüsten von Australien, Nordamerika und Asien, infolge von Konvergenz der Anpassungen, drei Ameisengattungen gebildet wurden, welche aus verschiedenen Gruppen entstammen:

Melophorus aus den Plagiolepinen²⁾;

Myrmecocystus aus der *Lasius-Camponotus*-Gruppe;

Cataglyphis aus *Formica* (*Proformica*).

Die Gattung *Cataglyphis* lasse ich in Asien und nicht in Afrika entstehen, weil die Art *C. cursor*, die zu den primitivsten, d. h. den *Proformica* am nächsten sich anschließenden gehört³⁾, ausschließlich asiatisch (sekundär europäisch) ist. Die Gattung *Cataglyphis* zerfällt in 3 Artengruppen:

1. *C. cursor* FONSC. (mit Unterarten), *C. frigida* ER. ANDRÉ, *C. pallida* MAYR, *C. emeryi* KARAW.; ausschließlich asiatisch-europäisch.

1) FOREL, Études myrmécologiques en 1886, in: Ann. Soc. Entomol. Belg., Vol. 30, p. 201. — Ders., in: Bull. Soc. Vaudoise Sc. N., Vol. 47, p. 399 (1911).

2) Viele *Melophorus* sind aber überhaupt keine Wüstenameisen.

3) Bei der Beschreibung von *Proformica emmae* FOREL, welche sich außerordentlich nahe an *Cataglyphis* anschließt, scheint es dem Verfasser fraglich, ob letztgenannte Gruppe schließlich von *Formica* nicht zu trennen und bloß als Untergattung aufzufassen sei (Bull. Soc. Vaudoise Sc. N., Vol. 45, p. 383 (1909)).

2. *C. albicans* ROG. (mit zahlreichen Unterarten); Asien, Afrika, Spanien.

3. *C. viatica* F. (*viatica* F. und *mauritanica* EMERY), *C. bicolor* F. (mit vielen Unterarten), *C. bombycina* ROG., *C. lucasi* EMERY, *C. foreli* RUSZKY, ? *C. altisquamis* ER. ANDRÉ; Asien, Ost-Europa, Afrika, Spanien.
