

(Zoologisches Museum der Moskauer Universität, Mitteilung Nr. 10 aus dem Seminar für Variationsstatistik.)

STUDIEN ÜBER DIE VARIABILITÄT DER AMEISEN.

I. DIE ÖKOLOGISCHE UND DIE FAMILIENVARIABILITÄT VON CARDIOCONDyla STAMBULOWI FOR.

Von

K. W. ARNOLDI.

Mit 11 Textabbildungen.

(Eingegangen am 27. Juli 1926.)

Die vorliegende Darstellung der Untersuchungsresultate über die Variabilität und Systematik einiger Ameisen bezieht sich auf einen Teil des ziemlich umfassenden Materials, welches ich in den letzten Jahren gesammelt habe. Die eingehende Untersuchung des zu meiner Verfügung stehenden Materials soll einen Versuch darstellen einige neue Tatsachen für das neuerdings so viel Interesse erregende Gebiet der geographischen, ökologischen und Familienvariabilität beizubringen.

Verschiedene Ameisenarten haben ihre eigenen Besonderheiten in Wäldern und auf offenen Standorten, auf trockenen und feuchten Boden, auf Sand und Salzerde — an verschiedenen Örtlichkeiten sind dieselben Arten verschieden. Zwei scharf ausgeprägte Stationen sind der Strandsand und das Salzmoor in der Nähe der Stadt *Anapa* an der Nordostküste des Schwarzen Meeres. Der Quarzsand erstreckt sich auf eine große Strecke das Ufer entlang und bildet stellenweise durch Xerophyten befestigte Dünen. Die Salzmoore liegen gewöhnlich dicht an der Grenze des Strandsandes oder dringen in den Sand hinein; sie bilden flache Stellen und Wasserbeckenufer mit sehr feuchtem, festem, salzigem und schwarzem Boden, häufig dicht mit Salzpflanzen bewachsen.

Eine oberflächliche Betrachtung dieser zwei Stationen ergibt sofort große Verschiedenheiten ihrer Faktorenkomplexe. Einige Faktoren, wie z. B. die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens können sogleich festgestellt werden: der Sand ist leicht beweglich, streubar, hell, in den oberen Schichten ganz trocken und leicht zu durchwärmern, das Salzmoor ist fest, zähe, tonartig, schwarz, mit sehr feuchtem vor Sonnenstrahlen durch eine dichte und fleischige Gewächsdecke geschütztem Boden. Für einige Insektenarten sind diese Bedingungen

äußerst ungünstig, für andere im Gegenteil sehr günstig. Infolgedessen ist es leicht zu verstehen, daß Arten, die sich auf Sand einfinden, auf Salzerde fehlen und umgekehrt.

Derartige Verschiedenheiten der Bevölkerung zweier Örtlichkeiten können „qualitativ“ genannt werden, zum Unterschied von den „quantitativen“, wo, obgleich sich die Art an beiden Stellen vorfindet, sie in einem Falle gut gedeiht, im anderen im Gegenteil unterdrückt und wenig zahlreich ist. Der Sand und das Salzmoor liefern mehrere Beispiele für diese Unterschiede. Nur drei Ameisenarten finden sich immer auf unserem Strandsande und auf dem Salzmoore: *Tetramorium caespitum*, *Lasius alienus* und *Cardiocondyla stambulowi*, alle drei zeigen die quantitativen Verschiedenheiten der Stationen.

In dieser Abhandlung wird nur die letzte Art besprochen, die anderen Arten scheinen aber auf dieselbe Weise variabel zu sein.

Cardiocondyla stambulowi FOR. gehört zu der Subfamilie *Myrmicini* und zu der kleinen Gattung *Cardiocondyla*, welche in Asien, Afrika, Australien und im Mittelmeergebiet verbreitet ist. Die Biologie dieser kleinen Arten ist von großem Interesse, da sie sehr eigentümliche flügellose arbeiterartige (ergatomorphe) Männchen haben.

Cardiocondyla stambulowi (wie auch *Cardiocondyla elegans uljanini* EM., welche ich auch mehrmals in großer Menge beobachtet habe) enthalten in jedem Neste nicht mehr als 10–20 kleine gelb-rote Männchen, welche das Nest nie verlassen und fortwährend (nach der Meinung FOREL) ihre Schwestern-Weibchen befruchten. Demgemäß existiert hier eine beständige Inzucht, was vom Standpunkte der Genetik aus ein sehr großes theoretisches Interesse darbietet.

Cardiocondyla stambulowi ist von FOREL aus Bulgarien beschrieben worden und von Ruzsky in Astrachan gefunden. Subspezies *C. stambulowi koshevnikowi* Ruzsky ist von ARAL und Balchaschseen bekannt. *C. stambulowi*, welche sehr zahlreich an den Krim- und Kaukasusküsten ist, weicht bedeutend von der Beschreibung von FOREL und Ruzsky ab; sie steht in einiger Verbindung mit *C. bogdanowi* Ruzsky aus Transkaukasus und ist wahrscheinlich eine Form, welche als Subspezies (Unterart) bezeichnet werden kann¹⁾. Die Ameisen sind sehr klein, etwa 3 mm. Es sind sehr bewegliche und flinke Raubtiere, welche ihre Nester im Sande und in der Salzerde bauen. Das Nest sieht wie ein Loch aus und hat eine sehr kleine Eingangsoffnung, ist aber mehr als $1/2$ m tief; die größten Nester enthalten nicht mehr als 400–500 Individuen.

Es sei in dieser Arbeit nur auf die Variabilität der Arbeiterameisen eingegangen, obgleich mir auch eine große Anzahl Weibchen und ergatoider Männchen zur Verfügung steht.

Der erste oberflächliche Vergleich der Tiere aus Sand- und Salzmoornestern zeigte einige Unterschiede; es kamen aber sofort einige Schwierigkeiten an den Tag, die die Resultate des Vergleiches in bedeutender Weise verdunkelten: es ergab sich nämlich eine große Individualvaria-

¹⁾ Als meine Arbeit schon zum Druck fertig war, teilte mir W. A. KARAWAJEW mit, daß diese Form in der letzten Zeit von ihm unter dem Namen *C. stambulowi* subsp. *taurica* KAR. (in Lit.) beschrieben wurde.

bilität der Ameisen in jedem Neste und große Verschiedenheiten zwischen den Nestern desselben Standortes, d. h. eine große Familienvariabilität. So stellte sich als meine erste Aufgabe heraus, eine eingehende Untersuchung der Individual- und Familienvariabilität zu unternehmen. Dafür habe ich drei Nester von *Cardiocondyla stambulowi* vom Sandstrande benutzt: vom I. und II. Neste habe ich je 50 Arbeiterameisen genommen, vom III. Neste 40. Es wurden der Durchmessung und biometrischen Bearbeitung 16 Merkmale unterworfen, welche so ausgewählt worden waren, daß die wichtigsten systematischen Merkmale herausgestellt sein sollten, wie auch die am meisten variablen, von denen man am ehesten eine an die Lebensbedingungen gebundene Variabilität erwarten konnte¹⁾.

Die Dimensionalmerkmale (siehe Abb. 1).

Der Kopf: 1. Die Länge, 2. die Vorder- und 3. die Hinterbreite; 4. die Länge des *Epinotumdornes*.

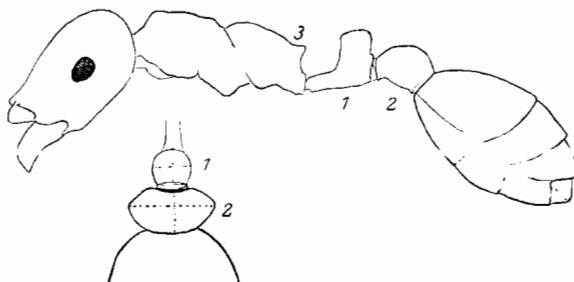


Abb. 1. Arbeiter von *Cardiocondyla stambulowi taurica* KAR. 1 Petiolus mit Knoten, 2 Postpetiolus, 3 Epinotumdorn.

Das Stielchen: Petiolus (das erste Stielchenglied) — 5. die Länge und 6. die Breite des Petiolusknotens; Postpetiolus (das zweite Stielchenglied) — 7. die Länge, 8. die Breite.

Die Beine: 9. die Länge des Vorderschenkels, 10. die Länge der Vordertibien, 11. die Länge des ersten Tarsusgliedes am Vorder- und 12. die Länge des ersten Tarsusgliedes am Hinterbeine.

¹⁾ Alle Messungen wurden mittels des Okularmikrometers (ZEISS) ausgeführt. Die Tiere aus den einzelnen Nestern wurden unter dem binokularen Mikroskop (LEITZ) durchgemessen: die Dimensionalmerkmale — unter dem Objektiv 25 mm, Okular N6 ZEISS; die Zählmerkmale — mittels dem Mikroskop REICHERT, Objektiv N 3, Okular N 12 ZEISS. Die Sand- und Salzmoorformen wurden unter dem Objektiv 3 REICHERT und dem Okular 6 ZEISS gemessen. Auf der Tafel sind alle Dimensionalmerkmale in Mikronen angeführt; die Koefizienten für die Überführung der Okularmikrometerteilungen in Mikronen sind: 1 Teilung des Ok. Mikr. (Objektiv 25 mm LEITZ und Okular N 6 ZEISS) = 23,02 μ ; 1 Teilung Ok. Mikr. (Objektiv N 3 REICHERT und Okular N 6 ZEISS) = 18,11 μ .

Die Zählmerkmale (meristische): 13. die Zahl der Haare (der kleinen anliegenden Haare; die abstehenden Haare fehlen) auf der Vordertibia (der Außenlänge nach), 14. die Zahl der Haare auf dem ersten Glied des Vordertarsus (von Unterseite bis auf das Kämmchen), 15. die Zahl der Haare auf dem 1 Glied des Hintertarsus (nach der ganzen Länge der Unterseite), 16. die Zahl der Grübchen auf dem Kopfe, auf der Linie von 350μ , von der Stirnmitte zum Auge (oberflächliche runde haarrtragende Grübchen auf dem Kopfe, wichtige systematische Merkmale, von hohem Interesse für die geographische Variation, wie es an meinem Material zu sehen ist).

Bei der mathematischen Bearbeitung des Materials wurden folgende Grundwerte gebraucht: das arithmetische Mittel ($M \pm m$), Standard Deviation (die mittlere quadratische Abweichung $= \sigma \pm m \sigma$) mit deren Mittelfehler, die Differenzen der Mittel (M_{diff}), der Variationskoeffizient (C), die Koeffizienten der Korrelation für mehrere Merkmalpaare ($r \pm m_r$ — im ganzen, 85 Korrelationstabellen); es wurden auch mehrere Indices berechnet. In der folgenden kurzen Berücksichtigung dieser Angaben kann nur das Wichtigste erörtert werden: ein Teil des Ziffernmaterials ist in den Tafeln zusammengefaßt, der andere aber (die Grundkorrelationstabellen, die Indicestabellen und die meisten Variationskurven) können wegen Platzmangels nicht angeführt werden.

Der großen Variabilität vieler Merkmale und der kleinen Anzahl der untersuchten Individuen (K) zufolge, sind mehrere Variationskurven ihrer Form nach sehr unregelmäßig, doch sind sie einigermaßen imstande die reellen Verhältnisse der Nester auszudrücken, da die 50 Individuen ohne Auswahl entnommen wurden und zwar $\frac{1}{3} - \frac{1}{4}$ dieser Nester ausmachen (es waren in letzteren nicht mehr als 200 Ameisen). Es liegt daher die Überzeugung nahe, daß die Kurven, welche nach der biometrischen Bearbeitung der gesamten Arbeiterbevölkerung des Nestes entworfen sein würden, kaum große Unterschiede von den mei-nigen aufweisen würden. Noch mehr gilt dies für die arithmetischen Mittelwerte (M) (siehe Abb. 2—4, Variationskurven der drei Nester). Wenn wir die Kopfmerkmale betrachten, so kann eine schwache Bimodalität der Kurven bemerkt werden (siehe die Kurven, Abb. 2—4). Wir sehen hier vielleicht den Anfang einer Spaltung der ursprünglich ganz monomorphen Arbeiterbevölkerung des Nestes in zwei Stasen, welche bei den anderen Ameisen so stark entwickelt sind (z. B. *Camponotus*); der Vorgang ist hier aber kaum zu spüren — für die Systematiker gelten die Cardiocondylen in dieser Hinsicht als ganz monomorph, was vielleicht nicht ganz richtig ist. Dieselbe Bimodalität ist auch aus den Variationsreihen der Kopfmerkmale in der folgenden Tabelle 1 zu sehen.

Tabelle 1. Variationsreihen der Kopfmerkmale in drei Nestern.
(In Teilungen des Okularmikrometers; 1 Teil = 23,02 μ .)

1. Kopflänge.											
V.	22,6 - 23,0 - 23,4 - 23,8 - 24,2 - 24,6 - 25,0 - 25,4 - 25,8 - 26,2 - 26,6										
P.	I. Nest					3	13	8	14	8	4
P.	II. "					1	17	14	12	5	1
P.	III. "	1	6	5	5	6	10	4	3		
2. Vordere Kopfbreite.											
V.	14,9 - 15,1 - 15,4 - 15,7 - 16,0 - 16,3 - 16,6 - 16,9 - 17,2 - 17,5 - 17,8 - 18,1 - 18,4 - 18,7										
P.	I. Nest					2	5	14	7	13	8
P.	II. "					6	16	9	7	11	1
P.	III. "	3	1	3	5	8	10	3	4	1	2
3. Hintere Kopfbreite.											
V.	18,6 - 18,8 - 19,1 - 19,4 - 19,7 - 20,0 - 20,3 - 20,6 - 20,9 - 21,2 - 21,5 - 21,8										
P.	I. Nest					2	1	4	6	7	5
P.	II. "					4	9	8	5	10	12
P.	III. "	5	2	5	10	11	3	4	5	15	7
											2

V. = Varianten, P. = Frequenz.

Auf der Tabelle 2 sind die arithmetischen Mittelwerte (M), Standard Deviation (σ) und Variationskoeffizienten (C) aller drei Nester zusammengestellt. Die Vergleichung der arithmetischen Mittelwerte zeigt,

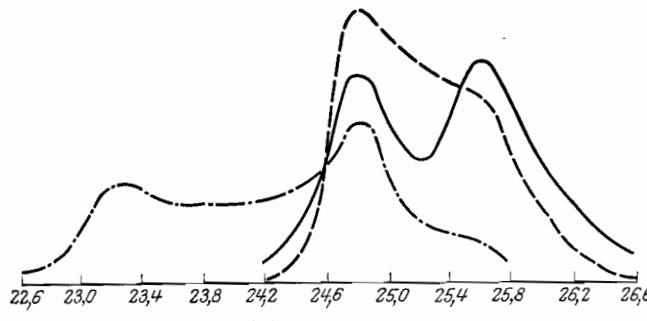


Abb. 2. Kopflänge.

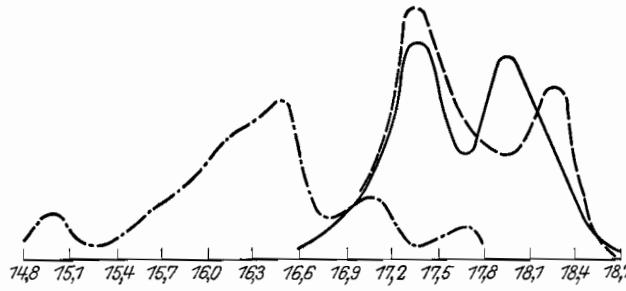


Abb. 3. Vordere Kopfbreite.

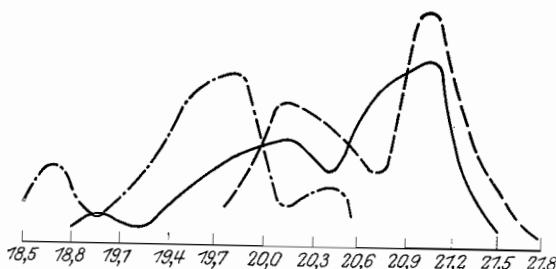


Abb. 2-4. Variationskurven der Kopfmerkmale der drei Nester. — I. Nest, — II. Nest, - - - III. Nest. (In Teilungen des Okularmikrometers; 1 Teil = 23,02 μ .)

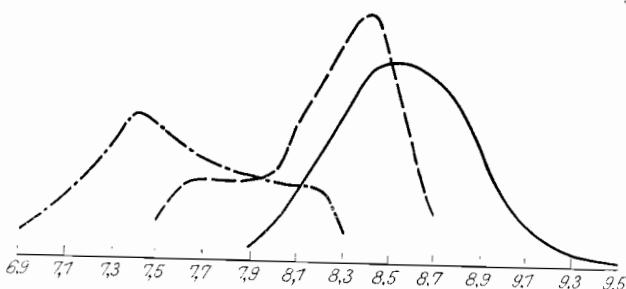


Abb. 5. Postpetioluslänge.

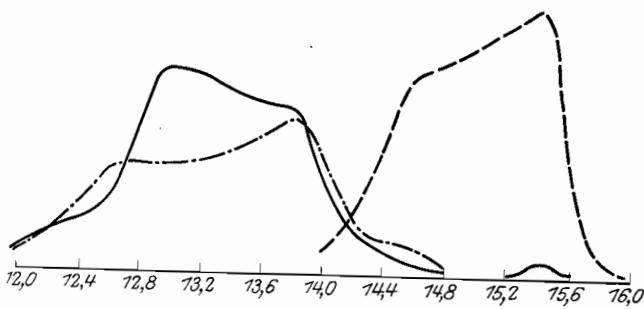


Abb. 6. Postpetiolusbreite.

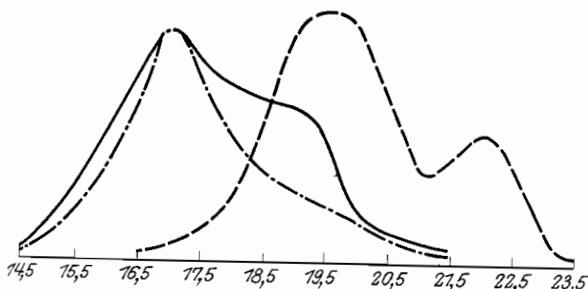


Abb. 5-7. Einige Variationskurven der drei Nester. — I. Nest, — II. Nest, - - - III. Nest. (1 Teilung des Okularmikrometers = 23,02 μ .)

Tabelle 2. Mittelwerte und Differenzen, in drei einzelnen Nestern. (Dimensionalmerkmale in Mikronen.)

Merkmale	I. Nest			II. Nest			III. Nest			Differenzen:		
	M ± m	$\sigma \pm m_a$	CvH	M ± m	$\sigma \pm m_a$	CvH	M ± m	$\sigma \pm m_a$	CvH	M ± m	$\sigma \pm m_a$	CvH
1. Kopflänge	587,0	12,2	2,08	584,2	9,9	1,69	561,7	16,8	2,99	2,76 ± 2,21	25,32 ± 3,15	22,56 ± 2,99
	± 1,73	± 1,22	± 1,40	± 1,40	± 1,99	± 2,65	± 1,88	± 1,42	± 1,73	0,0	± 2,00	31,54 ± 2,79
2. Vordere Kopfbreite. . .	408,8	10,1	2,48	408,8	9,9	2,42	37,3	15,2	4,03	0,0	± 2,00	31,54 ± 2,76
	± 1,43	± 1,01	± 1,40	± 1,40	± 1,99	± 2,39	± 1,34	± 1,20	± 1,20	1,44	± 2,60	18,57 ± 2,67
3. Hintere	473,1	14,3	3,02	480,0	11,5	2,40	454,5	11,0	2,44	6,91 ± 2,60	25,47 ± 2,39	—
	± 2,03	± 1,43	± 1,63	± 1,63	± 1,15	± 1,75	± 1,24	± 1,31	± 1,31	5,99 ± 1,08	12,20 ± 1,29	—
4. Länge d. Epinotumdornes	40,5	3,7	0,99	58,7	6,2	10,60	46,5	6,0	12,87	18,19 ± 1,01	5,99 ± 1,08	—
	± 0,53	± 0,37	± 0,87	± 0,87	± 0,62	± 0,94	± 0,67	± 0,94	± 0,94	2,30 ± 1,61	14,26 ± 1,61	—
5. Petioluslänge	143,2	6,4	4,50	155,2	6,7	4,13	140,9	8,3	5,88	12,10 ± 1,31	2,30 ± 1,61	14,26 ± 1,61
	± 2,03	± 1,91	± 1,64	± 1,94	± 1,67	± 1,31	± 1,91	± 1,31	± 1,31	11,05 ± 1,81	21,41 ± 1,75	—
6. Petiolusbreite	161,2	7,6	4,71	171,5	7,1	4,16	150,1	9,0	5,98	10,36 ± 1,47	11,05 ± 1,81	21,41 ± 1,75
	± 1,08	± 1,08	± 1,76	± 1,01	± 1,71	± 1,43	± 1,01	± 1,43	± 1,43	2,30 ± 1,61	14,26 ± 1,61	14,26 ± 1,61
7. Postpetioluslänge.	199,8	6,9	3,46	191,1	6,9	3,52	177,7	8,1	4,53	8,75 ± 1,48	22,10 ± 1,61	13,35 ± 1,61
	± 1,98	± 1,98	± 1,69	± 1,98	± 1,69	± 1,27	± 1,90	± 1,27	± 1,27	2,30 ± 1,61	14,26 ± 1,61	14,26 ± 1,61
8. Postpetiolusbreite	310,5	14,3	4,60	347,6	9,2	2,65	309,4	14,3	4,62	37,06 ± 2,39	1,12 ± 3,04	38,24 ± 2,60
	± 2,03	± 1,43	± 1,43	± 1,30	± 1,92	± 2,26	± 1,59	± 2,26	± 2,26	2,30 ± 1,61	14,26 ± 1,61	14,26 ± 1,61
9. Vorderschenkelänge	416,9	13,1	3,15	411,6	9,6	2,34	391,6	13,8	3,53	5,29 ± 2,33	25,32 ± 2,88	20,03 ± 2,58
	± 1,85	± 1,85	± 1,31	± 1,36	± 1,96	± 2,18	± 1,54	± 2,18	± 2,18	2,30 ± 1,61	14,26 ± 1,61	14,26 ± 1,61
10. Vordertibialänge	308,4	9,0	2,91	302,7	8,1	2,66	288,7	8,3	2,87	5,76 ± 1,70	19,80 ± 1,82	14,04 ± 1,75
	± 1,27	± 1,27	± 1,90	± 1,15	± 1,81	± 1,31	± 1,91	± 1,31	± 1,31	2,30 ± 1,61	14,26 ± 1,61	14,26 ± 1,61
11. Länge des ersten Vorder- tarsusgliedes	244,2	9,4	3,86	240,1	7,6	3,16	230,0	8,5	3,70	4,14 ± 1,70	14,04 ± 1,91	9,90 ± 1,73
	± 1,34	± 1,34	± 1,94	± 1,08	± 1,76	± 1,36	± 1,05	± 1,36	± 1,36	2,30 ± 1,61	14,26 ± 1,61	14,26 ± 1,61
12. Länge des ersten Hinter- tarsusgliedes	—	—	—	± 1,24	± 1,88	—	—	—	—	—	—	—
13. Zahl der Vordertibiahä- chen	17,64	1,39	—	19,98	1,32	—	17,50	1,05	—	2,34 ± 2,72	14 ± 2,94	2,48 ± 2,87
	± 1,97	± 1,39	—	± 1,24	± 1,88	—	± 1,50	± 1,05	—	—	—	—
14. Zahl d. Häärchen am ersten Vordertarsusgliede	16,78	1,46	—	16,06	1,57	—	16,45	1,20	—	—	33 ± 2,81	39 ± 2,92
	± 2,07	± 1,46	—	± 2,22	± 1,57	—	± 1,90	± 1,34	—	—	74 ± 3,04	74 ± 3,70
15. Zahl d. Häärchen am ersten Hintertarsusgliede	21,60	1,69	—	21,44	1,70	—	22,18	1,77	—	—	58 ± 3,68	58 ± 3,68
	± 2,39	± 1,69	—	± 2,40	± 1,70	—	± 2,80	± 1,98	—	—	—	—
16. Zahl der Kopfgrübchen	15,20	0,96	—	14,08	0,94	—	14,08	0,94	—	—	1,12 ± 1,93	—
	± 1,36	± 0,96	—	± 1,33	± 0,94	—	± 1,33	± 0,94	—	—	—	—

daß nach den Dimensionalmerkmalen das I. und das II. Nest im Durchschnitt sehr ähnlich sind, das III. Nest aber viel kleiner ist; die Differenzen der Mittelwerte aller Nester nach allen Merkmalen (M_{diff}) sind auf der rechten Seite der Tabelle 2 angebracht; sie sind groß und nicht zufällig (weil die Differenz den wahrscheinlichen Fehler vielmehr als dreifach übertrifft) für den größten Teil der Merkmale; nach den Zählmerkmalen sind sie aber gewöhnlich nicht so groß. Die Nester sind nicht nur nach den absoluten Mittelwerten ungleich, sondern auch die Körperproportionen sind variabel, was aus mehreren Indices zu gewahren ist. Die Breite des *Postpetiolus* des II. Nestes ist z. B. viel größer als die des I. (347,6 und 310,5 μ), indem die Länge desselben bei dem I. Neste etwas größer ist: Index $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}}$ des *Postpetiolus* im I. Neste = 64 vH, im II. Neste — 55 vH — die Differenz ist sehr beträchtlich.

Es läßt sich sehr gut aus der Zusammenstellung der Länge- und Breitekurven des Postpetiolus aller drei Nester entnehmen (die Kurven Abb. 5—6): der Länge dieses Gliedes nach nimmt das II. Nest eine Mittelstelle an, während seine Breitekurve weit rechts geschoben wird und eine maximale Größe zeigt.

Eine Reihe Indices, wie $\frac{\text{Breite d. Postpet.}}{\text{Länge d. Kopfes}}$, $\frac{\text{Länge d. Postpet.}}{\text{Länge d. Kopfes}}$, $\frac{\text{Länge d. Kopfes}}{\text{Breite des Petiolus}}$ lassen große Schwankungen ersehen (trotz der bedeutenden Korrelation zwischen diesen Merkmalen), während mehrere andere z. B. $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}}$ des Kopfes, das Verhältnis der Länge verschiedener Beinglieder zu der Kopflänge usw. sehr konstant sind.

Die Korrelationskoeffizienten, welche auf der Tabelle 3 angebracht sind, zeigen ebenfalls eine große Variabilität der Korrelationsverhältnisse zweier Merkmale in verschiedenen Nestern. Auf Grund der Korrelationsverhältnisse können alle untersuchten Merkmale konditionell in vier Gruppen verteilt werden: I. Gruppe: die Kopf- und Stielchenmerkmale, welche im Durchschnitt in einer hohen Korrelation von mehr als 0,60, 0,70 und 0,80 zu einander stehen; sie sind augenscheinlich mit der totalen Körpergröße eng verbunden.

II. Gruppe: die Beinmerkmale, welche im Durchschnitt die Mittelgrößen der Korrelationsverhältnisse, etwa 0,60 aufweisen, sowohl in den Gruppenschränken, wie auch in bezug auf die totale Körpergröße.

III. Gruppe: die Epinotumdornlänge, welche überhaupt keine Korrelation mit all den untersuchten Merkmalen erweist.

IV. Gruppe: die Zählmerkmale, welche miteinander entweder schwach oder gar nicht verbunden sind, wie auch mit der Körpergröße. Die Anzahl der Grübchen ist sogar stets mit der Kopfgröße gar nicht

Tabelle 3. Korrelationskoeffizienten in drei Nestern.

Merkmalpaare	I. Nest $r \pm m_r$	II. Nest $r \pm m$	III. Nest $r \pm m_r$
1. Länge und vordere Breite des Kopfes	+ 0,42 ± 0,116	+ 0,71 ± 0,070	+ 0,63 ± 0,095
2. Länge und hintere Breite des Kopfes	+ 0,67 ± 0,078	+ 0,72 ± 0,068	+ 0,84 ± 0,046
3. Vordere u. hintere Breite des Kopfes	+ 0,69 ± 0,074	+ 0,75 ± 0,062	+ 0,82 ± 0,052
4. Kopflänge und Länge des Epinotumdornes	+ 0,06 ± 0,141	+ 0,04 ± 0,141	+ 0,06 ± 0,157
5. Länge und Breite des Petiolus	+ 0,81 ± 0,049	+ 0,86 ± 0,037	+ 0,96 ± 0,012
6. Länge und Breite des Postpetiolus	+ 0,53 ± 0,102	+ 0,62 ± 0,087	+ 0,86 ± 0,041
7. Petioluslänge und Postpetiolusbreite	+ 0,66 ± 0,080	+ 0,77 ± 0,058	+ 0,68 ± 0,085
8. Breite des Petiolus und des Postpetiolus	+ 0,66 ± 0,080	+ 0,84 ± 0,042	+ 0,76 ± 0,067
9. Kopflänge und Postpetiolusbreite	+ 0,73 ± 0,066	+ 0,68 ± 0,076	+ 0,88 ± 0,035
10. Länge des Kopfes und des Vorderschenkels	+ 0,55 ± 0,098	+ 0,69 ± 0,074	+ 0,80 ± 0,058
11. Länge des Kopfes und der Vordertibia	+ 0,44 ± 0,114	+ 0,57 ± 0,095	+ 0,67 ± 0,087
12. Länge des Kopfes und des ersten Vordertarsusgliedes	+ 0,40 ± 0,119	+ 0,58 ± 0,093	+ 0,74 ± 0,073
13. Vordertibialänge und d. Postpetiolusbreite	+ 0,64 ± 0,084	+ 0,62 ± 0,087	+ 0,76 ± 0,067
14. Länge der Vordertibia und des Vorderschenkels	+ 0,76 ± 0,060	+ 0,76 ± 0,060	+ 0,57 ± 0,107
15. Länge der Vordertibia und des ersten Vordertarsusgliedes	+ 0,63 ± 0,085	+ 0,48 ± 0,109	+ 0,63 ± 0,095
16. Länge des ersten Vorder- und des ersten Hinter-tarsusgliedes	— —	+ 0,59 ± 0,092	+ 0,63 ± 0,095
17. Vordertibialänge und die Zahl ihrer Härtchen	+ 0,47 ± 0,110	+ 0,25 ± 0,133	- 0,08 ± 0,157
18. Länge des ersten Vordertarsusgliedes und die Zahl seiner Härtchen	- 0,06 ± 0,141	+ 0,02 ± 0,141	- 0,01 ± 0,158
19. Länge des ersten Hinter-tarsusgliedes und die Zahl seiner Härtchen	— —	+ 0,032 ± 0,127	- 0,04 ± 0,157
20. Zahl der Härtchen der Vordertibia und des ersten Vordertarsusgliedes	+ 0,34 ± 0,125	+ 0,28 ± 0,130	+ 0,53 ± 0,112
21. Zahl d. Härtchen des ersten Hinter- und des ersten Vordertarsusgliedes	+ 0,12 ± 0,139	+ 0,44 ± 0,144	+ 0,36 ± 0,138
22. Kopflänge und Zahl der Kopfgrübchen	+ 0,03 ± 0,141	- 0,29 ± 0,129	— —
23. Zahl d. Kopfgrübchen u. Vordertibiahärtchen	+ 0,21 ± 0,135	+ 0,19 ± 0,137	— —

verbunden. Mehreren Merkmalen nach zeigt das III. Nest die Maximalkorrelation (z. B. die Länge und die Breite des Petiolus $r = +0,96 \pm 0,012$).

Der Variationskoeffizient (C) der Dimensionalmerkmale (als meist variabel erwies sich die Länge des Epinotumdornes: $c = 9,09$; 10,60; 10,87 vH) ist (Tabelle 2) in dem III. Neste fast immer der höchste, indem es nach den arithmetischen Mittelwerten das kleinste ist.

Der Grund für diese Ergebnisse liegt vielleicht darin, daß dieses Nest noch jung war und eine geringe Ausdehnung und Bevölkerungszahl hatte (etwas mehr als 100 Individuen). In diesem Neste gibt es noch Ameisen, welche sich zu der Zeit entwickelt haben, wo das Nest noch viel kleiner war; die Anzahl der Arbeiter war deshalb noch geringer, woraus für die junge Brut schlechte Pflege- und Nahrungsbedingungen folgten.

Nach und nach vergrößerte sich das Nest, was bessere Lebensbedingungen für die jungen Ameisen zur Folge hatte; allmählich werden sie den normalen gleich, und die allerjüngsten von den untersuchten Arbeiterameisen zeigten sich von den normalen sehr wenig abweichend.

Wie aus dem Hervorgehobenen zu ersehen ist, konnten diese Ergebnisse sowohl große Reihendispersion veranlassen wie auch das Steigen des Variationskoeffizienten herbeiführen. Wie aus der ganzen obigen Schilderung hervorgeht, müssen wir für den Zweck der Vergleichung der normalen Nestvariation die jungen Nester, d. h. die kleinen, mit geringer Bevölkerung, den minderwertigen Medien und den erhöhten Variationskoeffizienten, immer vermeiden.

Im Zusammenhang damit scheint es mir notwendig, einige andere wichtige Momente, die bei der Untersuchung des Ameisenmaterials zu beachten sind, kurz zu erwähnen. Diese Gruppe bietet zweifellos eine Reihe großer Vorteile für die Entscheidung von feineren Fragen der Geographie und Ökologie: die höchste Formplastizität und Feinfühligkeit für äußere Einflüsse, weite geographische und ökologische Verbreitung, das häufige Vorkommen und zwar während des ganzen Sommers, hauptsächlich aber die zahlreiche Nestbevölkerung, die eine Menge nahe verwandter Individuen zu entnehmen erlaubt, sind für die Forschung sehr günstig. Neben diesen höchst günstigen Eigentümlichkeiten gibt es auch einige, die sich als ungünstig erweisen. Das ist der den Ameisen eigentümliche Polymorphismus der Arbeiterkaste (und die damit verbundene Arbeitsteilung), welcher den Mitteltypus der Nester stark verdunkeln kann. Um das zu vermeiden, muß man die bekannt monomorphen Arten (wie bei meinem Objekt) benutzen. Dieselbe Bedeutung kann auch die oben erörterte Familienvariabilität (intrafamiliäre) haben, wie auch die Veränderung der Nestbevölkerung mit dem Wachstum des Nestes, wie oben hervorgehoben wurde.

Es sind also bei der Ameisenuntersuchung folgende wichtige Be-

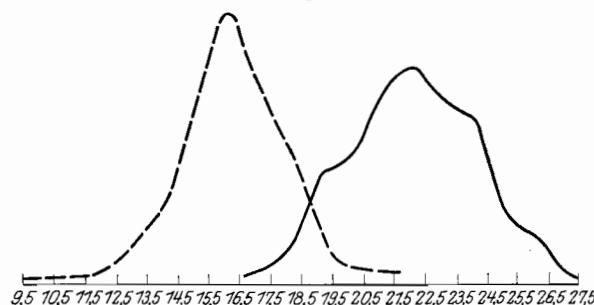
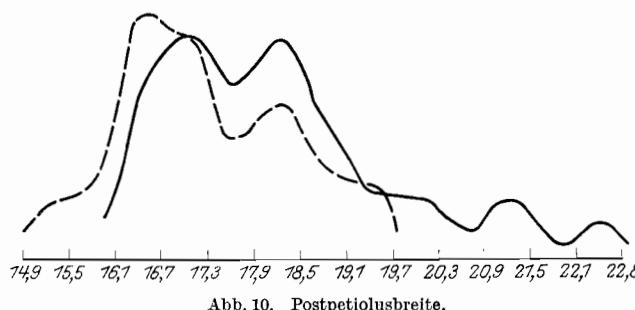
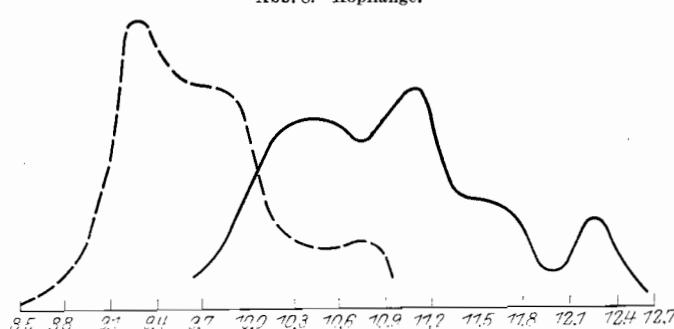
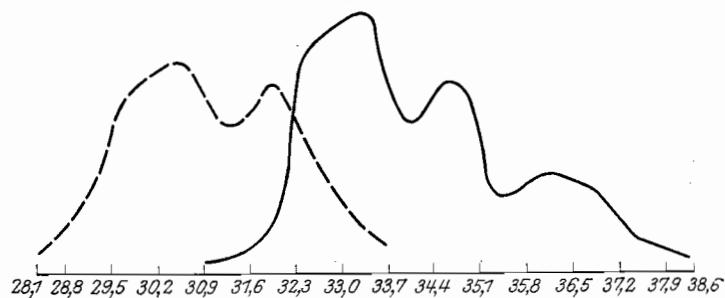


Abb. 8—11. Einige Variationskurven der Sand- und Salzmoornester. — Salzmoornester.
— Sandnester. (1 Teilung des Okularmikrometers = 18,11 μ .)

dingungen durchaus in Betracht zu ziehen: 1. der Polymorphismus, 2. die Familienvariabilität und 3. die mit dem Lebensalter verbundene Variabilität. Nachdem ich über die oben erwähnten Angaben der Familien- und Altersvariabilität verfügen konnte, wurde es mir ganz klar, daß für die Vergleichung Mitteltypen der Sand- und Salzmoornester aufgefunden werden müssen. In dieser Absicht habe ich 13 Sandnester und 15 Salzmoornester (je 10 Exemplare, $n = 130$ und 150 entsprechend) untersucht, indem ich acht Merkmale eingehender Bearbeitung unterworfen habe. Die betreffenden Merkmale wurden aus allen vier festgestellten Gruppen mit der Berechnung ausgewählt, daß sie einigermaßen alle anderen Merkmale vorstellen können, welche mit den betreffenden in einer hohen Korrelation stehen (von der IV. Gruppe abgesehen). Es wurde ein Zählmerkmal angefügt — die Anzahl der Bauchhaare, welche auf der Querlinie von $180\text{ }\mu$ an der Vorderoberfläche des ersten Bauchsegmentes ausgezählt wurden. Das Merkmal der Anzahl der Kopfgrübchen wurde auf die Weise verändert, daß alle Grübchen auf der Linie von der Stirnmitte bis an den Augenvorderrand gezählt wurden.

Die Kurvenunregelmäßigkeiten (siehe Kurven, Abb. 8—11) hängen mit den Zufallsverhältnissen der größeren und der kleineren Nester (doch nicht der jungen, welche ausgeschlossen waren) zusammen. Eine kurze Besichtigung dieser Kurven ist ganz genügend, um zu schließen, daß hier große Unterschiede der Mittelwerte bestehen; die Salzmoorkurve ist durchweg rechts, die Sandkurve links verschoben, d. h. die Sandameisen sind kleiner als die des Salzmoores.

Alle Differenzen des Mittelwertes (M_{diff} , Tabelle 4) sind groß und nicht zufällig, wie es die Tabelle 4 zeigt; die größte Verschiedenheit betrifft die Anzahl der Bauchhaare: $M_{diff} = 5,86 \pm 0,244$ Haare. Wie es sich in der Familienvariabilität herausgestellt hat, ist auch hier die mit Indices angezeigte Variabilität der Körperproportionen recht merkwürdig. Indices sind sowohl für jedes der 13 bzw. 15 Nester gesondert berechnet, wie auch für ihre Gesamtheit, indem $n = 130$ und 150. Mehrere von ihnen sind sehr konstant und haben keine Unterschiede von den Werten der Probefamilien, z. B. $\frac{\text{Breite}}{\text{Länge}}$ des Kopfes = 81 vH (13 und 15 einzelne Nester geben die Schwankungen 80—82 vH, was mit dem geringen $n = 10$ aus jedem Neste zusammenhängt). Andere Indices sind bedeutend variabel: $\frac{\text{Breite}}{\text{Länge}}$ des Postpetiolus der Sandnester = 56 vH, der Salzmoornester = 60 vH; beide Werte sind Mittelwerte der Indices der 13 und 15 Nester (welche insgesamt ausgezählt waren).

Tabelle 4. Mittelwerte und Differenzen der Sand- und Salzmoornester.
(Dimensionalmerkmale — in Mikronen.)

Merkmale	Sandnester			Salzmoornester			Differenzen	
	$M \pm m$	$\sigma \pm m_{\sigma}$	C vH	$M \pm m$	$\sigma \pm m_{\sigma}$	C vH	$M_{\text{diff.}} \pm m_{M_{\text{diff.}}}$	
1. Kopflänge	563,4 ± 1,97	22,5 ± 1,40	3,98	620,3 ± 2,52	27,3 ± 1,57	4,41	56,90 ± 3,21	
3. Hintere Kopfbreite . .	455,6 ± 1,41	16,1 ± 1,00	3,54	501,7 ± 1,90	23,4 ± 1,35	4,65	46,18 ± 2,37	
7. Postpetioluslänge . .	176,8 ± 1,74	8,5 ± 1,53	4,82	199,5 ± 1,01	12,5 ± 1,72	6,27	22,70 ± 1,25	
8. Postpetiolusbreite . .	314,4 ± 1,79	20,5 ± 1,27	6,52	332,0 ± 2,25	27,5 ± 1,59	8,29	17,60 ± 2,84	
10. Vordertibialänge . .	282,3 ± 1,12	12,9 ± 1,80	4,55	325,6 ± 1,18	14,5 ± 1,84	4,45	43,28 ± 1,63	
13. Zahl der Vordertibia- härchen	16,00 ± ,088	1,00 ± ,062	—	20,17 ± ,125	1,53 ± ,088	—	4,17 ± 0,153	
16. Zahl der Kopfgrüb- chen	15,34 ± ,093	1,06 ± ,066	—	17,15 ± ,100	1,23 ± ,071	—	1,81 ± 0,136	
17. Zahl der Härchen des ersten Bauchsegments . .	16,15 ± ,147	1,68 ± ,104	—	22,01 ± ,169	2,07 ± ,119	—	5,86 ± 0,224	

Wenn in den früher besprochenen drei Nestern die Korrelation bisweilen sehr beträchtlich war, so ist sie hier zuweilen ganz gewaltig (Tabelle 5), z. B. für die Länge und Breite des Kopfes: in den Sandnestern $r = +0,93 \pm 0,012$; in den Salzmoornestern $r = +0,95 \pm 0,010$, indem nach allen Dimensionalmerkmalen die Korrelation bei den Salzmoornestern höher ist. Aber die Zählmerkmale sind auch mit der Ge-

Tabelle 5. Korrelationskoeffizienten in den Sand- und Salzmoornestern.

Merkmalspaare	Sandnester $r \pm m_r$	Salzmoornester $r \pm m_r$
1. Länge und hintere Breite des Kopfes	$+0,93 \pm 0,012$	$+0,95 \pm 0,010$
2. Länge und Breite des Postpetiolus . .	$+0,82 \pm 0,030$	$+0,93 \pm 0,011$
3. Kopflänge und Postpetiolusbreite . .	$+0,88 \pm 0,019$	$+0,91 \pm 0,014$
4. Länge des Kopfes und des Postpetiolus	$+0,77 \pm 0,035$	$+0,89 \pm 0,018$
5. Länge des Kopfes und der Vordertibia	$+0,91 \pm 0,015$	$+0,87 \pm 0,018$
6. Vordertibialänge und die Zahl ihrer Härchen	$+0,26 \pm 0,081$	$+0,07 \pm 0,081$
7. Kopflänge und die Zahl der Bauch- haare	$+0,08 \pm 0,087$	$+0,29 \pm 0,074$
8. Zahl der Härchen der Vordertibia und des ersten Bauchsegments	$+0,11 \pm 0,087$	$+0,26 \pm 0,076$
9. Kopflänge und die Zahl der Kopf- grübchen	$+0,18 \pm 0,085$	$+0,22 \pm 0,079$
10. Zahl der Kopfgrübchen und der Bauch- haare	$+0,11 \pm 0,087$	$-0,18 \pm 0,078$

samtkörpergröße wenig verbunden, wie es oben festgestellt wurde, und sind ebenfalls miteinander gewöhnlich gar nicht verbunden.

Der Variationskoeffizient (siehe Tabelle 4) ist in den Salzmoornestern größer. Es kann teils damit zusammenhängen, daß hier die Individuen zahlreicher (n) und die Nester, wie auch die Ameisen, größer sind.

Die Vergleichung dieser summierten Koeffizienten der Sand- und Salzmoornester mit den Koeffizienten der drei einzelnen Nester weist folgendes auf (Tabelle 6)¹⁾.

Tabelle 6. Der Vergleich der Variation (C) der einzelnen Nester mit der Variation der ganzen Population.

	Sandnester	I. Nest	II. Nest	III. Nest
1. Kopflänge	3,98	2,08	1,69	2,99
3. Hintere Kopfbreite	3,54	3,02	2,40	2,44
7. Postpetioluslänge	4,82	3,46	3,52	4,53
8. Postpetiolusbreite	6,52	4,60	2,65	4,62
10. Vordertibialänge	4,55	2,91	2,66	2,87
		69 vH	55 vH	75 vH

Im Durchschnitt beträgt die Variation des I. Nestes (wie es aus der unteren Ziffernreihe zu sehen ist) 69 vH des gesamten Variationsspielraumes unter den betreffenden Bedingungen, des II. Nestes = 55 vH, des III. Nestes = 75 vH; wenn wir diese Ziffern berechnen, werden wir bekommen, daß der Variationsspielraum eines Nestes 66 vH der Variation der ganzen Population ausmacht. Wie es aus der Tabelle zu sehen ist, können diese Verhältnisse in bezug auf die verschiedenen Merkmale und Nester sehr verschieden sein: z. B. beträgt (der Kopflänge nach) das II. Nest 42 vH des Variationsspielraumes der ganzen Population, das III. Nest aber (der Postpetioluslänge nach) = 94 vH dessen ausmacht.

In der Literatur sind einige Andeutungen auf analoge Angaben zu finden.

In der Abhandlung von W. ALPATOW und F. TJUNIN (1926) sind einige interessante Werte angeführt. Für die Biene haben diese Autoren folgende Verhältnisse erhalten: die individuelle Variabilität in den Grenzen einer Familie beträgt 73 vH der Variabilität der ganzen Population.

1) Es werden meine drei Probenester nur mit den Sandnestern verglichen, da sie auch vom Sande entnommen sind. Es ist aber zu bemerken, daß dessen Lebensbedingungen von dem Sande, welcher als Stationstypus gebraucht war, bedeutend abweichen: dessen Oberfläche ist sehr eben, der Boden viel feuchter, mehr bewachsen, mit etwas Humuszusatz. Dessen Mittelwerten nach nehmen diese drei Nester eine Mittelstellung zwischen dem Sand- und Salzmoortypus an.

WARREN führt für *Aphis* 60 vH der Variabilität der ganzen Population an, für *Termes* 43 vH. J. SCHMIDT für *Zoarces viviparus* 56 vH; PEARSON und andere für *Vespa vulgaris* 50 vH.

Auf Grund der vorstehend dargelegten Untersuchungen können wir einen genauen Schluß ziehen, daß tatsächlich zwei nach ihren Mittelwerten gegeneinander scharf abgegrenzte Ameisenformen vorhanden seien: die Sandform und die Salzmoorform.

Diese zwei Formen können folgendermaßen charakterisiert werden: die Salzmoorameisen unterscheiden sich von den Sandameisen im Durchschnitt

1. durch eine beträchtlichere Körpergröße, wie aus allen untersuchten Merkmalen festzustellen ist, eine Tatsache, die natürlich auf alle anderen Merkmale derselben Kategorie übergreift.

2. durch eine stärkere Behaarung des ersten Bauchsegmentes und Beingliedes;

3. durch eine größere Anzahl von Grübchen auf dem Kopfe. Außer diesen Merkmalen variieren auch einige Körperproportionen, z. B. die Länge und die Breite des Postpetiolus, deshalb unterscheiden sich die Salzmoorameisen von den Sandameisen noch

4. durch einen verhältnismäßig schmäleren Postpetiolus.

Bei einer flüchtigen Betrachtung scheinen die Salzmoorameisen ihrer Behaarung wegen weniger glänzend zu sein; der Bauch erscheint sogar zuweilen grau, während er bei den Sandameisen sehr glänzend ist.

Es wäre demgemäß zunächst zu fragen: wie können wir die Tatsache der zweifellosen Unterschiede dieser zwei Formen deuten. Diese Frage ist vorläufig sehr schwer zu beantworten, da uns unumgängliche Kenntnisse noch fehlen und da wir, was die Hauptsache ist, gar nichts von der Vererbung der Merkmale wissen, welche die Sandameisen von denen des Salzmoores unterscheiden. Ohne bei meiner Erörterung der Tatsachen auf eine erschöpfende Vollständigkeit Anspruch zu machen, will ich doch versuchen, einige Leitgedanken zu ihrer Erklärung zu geben. Die ausdrückliche Erläuterung dieser Ergebnisse kann erst dann stattfinden, wenn wir Tatsachen über die genetische Grundlage dieser Erscheinungen und über die wirklichen Einflüsse der ökologischen Faktoren gewinnen werden, welche hier zweifellos von großer Bedeutung sind. Um dieser Aufgabe näher zu treten, mache ich auf folgende Tatsachen aufmerksam.

Für jeden Organismus können wir das *Optimum*, *Maximum* und *Minimum* seiner Lebensbedingungen feststellen. Das läßt sich leicht für die den Sand- und Salzmoorböden bewohnenden *Cardiocondylen* ausführen. Ich habe absichtlich die Nester von solchem Sandtypus genommen, welcher die bedeutendsten Unterschiede gegenüber jenem des Salzmoorböden aufweist, vom trockenen, schwach bewachsenen,

hügeligen Strandsande. Auf noch mehr offenem und deshalb beweglichem Sande können wir sofort ein scharfes Abnehmen der Zahl der *Cardiocondyla*-Nester gewahren (wie auch der anderen Ameisen); bald werden wir uns der Grenze nähern, wo gar keine Ameisen mehr zu finden sind: auf ganz nacktem Strandsande oder auf dem streubaren Sande zwischen den Dünen kann ein vollständiges Fehlen der Nester festgestellt werden. Wenn wir im Gegenteil unsere Untersuchung dem mehr bewachsenen, hauptsächlich feuchten Sande zuwenden, so werden wir größere Dichtigkeit der *Cardiocondyla*-Nester beobachten; außerordentlich anschaulich ist das beim Übergang des Sandes in das Salzmoor mit einem sandigen Boden, der von *Plantago maritima* und anderen Halophyten bedeckt ist. Diese Lebensbedingungen, wie auch die des Übergangsbodens zum typischen schwarzen Salzmoor, dem meine 15 Nester entnommen waren, scheinen für die *Cardiocondyla* das Optimum darzustellen. Wenn wir uns noch weiter in die nassen Salzmoore begeben, bemerken wir abermals ein Abnehmen der Anzahl der Nester.

Es sei hier hervorgehoben, daß unter diesen Umständen nicht nur die Anzahl der Nester auf einer bestimmten Oberfläche variiert, sondern auch die Dimensionen der Nester selbst und die Größe ihrer Bevölkerung; es ist zu bemerken, daß diese Veränderung parallel mit der ersteren vor sich geht: auf schwach bewachsenem Sande sind die Nester und ihre Bevölkerung stets kleiner.

Als eine ungünstige Lebensbedingung des Sandes kann vielleicht seine, im Vergleich mit dem Salzmoore, dürftige Fauna gelten, welche aus verschiedenen kleinen Arthropoden besteht, die den Ameisen als Nahrung dienen.

Alle diese Ergebnisse führen uns auf die Frage, ob alle beschriebenen Unterschiede zwischen den Sand- und Salzmoorameisen völlig auf die günstige und ungünstige Lebensbedingungen zurückzuführen seien? In diesem Falle können die Sandnester mit den jungen verglichen werden, wo die Larven der wenigen Arbeiter wegen sich in ungünstigen Nahrungsverhältnissen befinden und überhaupt etwas unterdrückt sind, was mit den kleinen Nestdimensionen und großer Zugänglichkeit für die äußeren Einflüsse in Verbindung steht.

Eine derartige Schätzung der verschiedenen Lebensbedingungen in Sand- und Salzmoornestern ist sehr übertrieben; wenn wir aber dessen ungeachtet diese Erklärung behalten wollen, so müssen augenscheinlich Analogien zwischen den (im Vergleich mit den Salzmoornestern) minderwertigen Mittelgrößen der Sandnester und den Mittelgrößen der im allgemeinen kleinen Nester aufgesucht werden, sowie vielleicht mit den Verhältnissen, wie sie die einzelnen kleinen Individuen aufweisen.

Obgleich mehrere Dimensionalmerkmale, die mit der gesamten

Körpergröße in Korrelation stehen, unter dieses Schema gut passen, ist es schwer, die Unterschiede der Behaarung, der Anzahl der Kopfgrübchen und der verhältnismäßigen Vergrößerung der Postpetiolusbreite bei Sandameisen auf diese Weise zu erklären, da wir wissen, daß diese Merkmale mit den Körperdimensionen in keiner Beziehung stehen.

Was die Breite des Postpetiolus anbelangt, kann es ganz entschieden ausgesagt werden, daß sie mit der Größenabnahme der Individuen (verhältnismäßig) nicht größer wird, ebenso ist sie auch in dem allerkleinsten III. Neste nicht die allergrößte; die allergrößte Breite hat nämlich das große II. Nest.

Aus dem Vorangehenden ist zu folgern, daß alle diese Merkmale wahrscheinlich mit der durch schlechte Lebensbedingungen verursachten Körperdimensionsabnahme in gar keiner Verbindung stehen; trotzdem sind sie in Sand- und Salzmoornestern so verschieden. Der Grund dazu muß augenscheinlich in anderen Gesetzmäßigkeiten gesucht werden.

Wenn es zu beweisen wäre, daß unter anderen Lebensbedingungen außer dem Sande analoge Größenveränderung — verhältnismäßige Vergrößerung der Postpetiolusbreite und Verminderung der Behaarung zu finden wäre, würde die Annahme der oben besprochenen Erklärung nahe liegen. Leider ist mein Material in dieser Hinsicht bei weitem nicht genügend, um so mehr, als überhaupt andere Lebensbedingungen für diese Art schwer zu finden sind, so sehr ist sie auf diese zwei Örtlichkeiten angewiesen.

Trotz alledem habe ich mehrere Ameisen vom scharf ausgeprägten Salzmoor gesammelt, welcher sozusagen einen extremen Charakter dieser Station aufweist, und wo die Lebensbedingungen wahrscheinlich wenig günstig sind; doch sind dort die Ameisen stark behaart.

Eine andere mögliche Deutung der betreffenden Erscheinungen ist die unmittelbare Wirkung der für diese oder jene Station spezifischen Faktoren oder Faktorenkomplexe.

In diesem Falle wird die Entstehung unserer zwei Formen nämlich mit dieser zwei Stationen und ihren Besonderheiten verbunden sein, aber nicht mit den günstigen oder ungünstigen Lebensbedingungen.

Schließlich, es scheint mir recht zulässig, daß einige der erforschten Merkmale unter bestimmten Bedingungen vorteilhaft sein können oder mit anderen ohne Berechnung gebliebenen Merkmalen in Verbindung stehen können; da werden diese Unterschiede auf die natürliche Zuchtwahl des erblich verschiedenen Materials zurückgeführt werden können. Solange aber die Grundfrage der Erblichkeit dieser Merkmale ungeklärt bleibt, können wir auf diesem Gebiete bloß Vermutungen äußern.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß im besprochenen Falle alle drei Möglichkeiten kombiniert wirken können. Es ist allerdings ganz gut möglich,

daß mehrere Unterschiede der Dimensionalmerkmale wirklich auf die mit günstigen oder ungünstigen Verhältnissen verbundenen totalen Größenveränderungen zurückzuführen sind, nicht weniger wahrscheinlich ist die unmittelbare Wirkung verschiedener Faktoren oder deren Komplexe, womit die phänotypische Variabilität und entweder Förderung oder Unterdrückung einer ganzen, vielleicht großen Merkmalengruppe mitbedingt ist. Ebenso wahrscheinlich ist auch die Vermutung der Vererbung einiger Merkmale, besonders Zählmerkmale, welche für die Sand- und Salzform charakteristisch sind und als Resultat der natürlichen Zuchtwahl gelten müssen.

Ich hoffe, daß die Entscheidung einiger hier aufgestellten Fragen durch eine eingehende Untersuchung des mir zur Verfügung stehenden Materials ermöglicht wird, sowohl der *Cardiocondylen*, wie auch einer anderen Ameisenart — *Tetramorium caespitum*. Soweit hier vorläufig zu bemerken ist, zeigt diese Art in bezug auf die Variabilität bei ähnlichen Lebensbedingungen große Analogien mit *Cardiocondyla*, die Untersuchung der *Tetramorium* kann aber große Vorteile gewähren, da sie *ökologisch* und *geographisch* viel weiter als *Cardiocondyla* verbreitet ist.

Nach dieser kurzen Zusammenfassung der gewonnenen Tatsachen und daraus unmittelbar gezogenen Schlüssen möchte ich hier noch einige mit voranliegenden Erörterungen verbundene Fragen erwähnen. Das hängt teilweise mit dem Streben zusammen, die oben hervorgehobene Deutung der gefundenen Unterschiede möglichst klar zu legen, auf Grund verschiedener einzelner Erscheinungen der allen Organismen zukommenden Variabilität.

Die Variabilität der Organismen lenkte die Aufmerksamkeit der Biologen seit langem auf sich, indem die intraspezifische Variabilität (die Veränderlichkeit innerhalb der Art) am meisten erörtert wurde; das Interesse dafür ist noch mehr gestiegen, nachdem das Problem der Artenabstammung nach der DARWINSchen Lehre sich als nicht entschieden erwies.

Die grundlegenden theoretischen Werke von DE VRIES und die glänzenden Arbeiten von JOHANNSEN gaben der weiteren Entwicklung der Variabilitätsuntersuchung einen starken Antrieb, tieferes Eingehen wurde aber dadurch ermöglicht, daß die Wissenschaft sich der wichtigen variationsstatistischen Methode — der Biometrie — bemächtigt hat, welche in den klassischen Arbeiten von GALTON, PEARSON und HEINKE ausgearbeitet wurde.

Die Bedeutung der Biometrie, als einer Grundmethode für die Variabilitätsuntersuchung ist kaum zu überschätzen; auf diesem Gebiete hat sie schon bedeutende Ergebnisse erlangt in bezug auf die ge-

nauere und mehr konkrete Vorstellung von dem zusammengesetzten Bau der Art und von den Beziehungen ihrer Einzelemente.

Später wird sie zur Erforschung sowohl dieses Problems, wie auch mehreren anderen Grundfragen der Systematik und der so tief damit verbundenen Variabilität noch mehr beitragen.

Es kann hier die Entwicklungsgeschichte unserer Vorstellungen über die Bedeutung verschiedener Variationstypen für eine der biologischen Grundfragen — der Evolution — nicht berücksichtigt werden. Der gegenwärtige Stand dieser Vorstellungen muß meiner Meinung nach in folgender Weise zusammengefaßt werden.

Es sind uns zwei *Grundtypen der Variabilität* genau bekannt:

I. Unerbliche, *phänotypische Variabilität*.

II. Erbliche, *genotypische Variabilität*, nach der Bezeichnung von JOHANNSEN.

Der letzte Variationstypus, der einzige der für die Evolution von Bedeutung sein kann, soll, grob gesagt, entweder als einzelne genotypische Abweichungen von der Gesamtheit der normalen Individuen, d. h. wie die individuelle Variabilität aufgefaßt werden, wohin die *Mutationen* von DE VRIES und MORGAN (*genovariationen* — *genovarietas* von R. WOLTERECK, S. TSCHETWERIKOW) gehören, oder als ein gewisser Individuenkomplex mit bestimmten vom Typus abweichenden Unterschiedsmerkmalen. Gewöhnlich wird ein derartiger Komplex von der Grundmasse der Normalindividuen durch einen Zwischenraum abgesondert, dann ist diese Variabilität als *geographisch* zu bezeichnen.

Wie man aus dem Dargelegten ersehen kann, besteht zwischen den einzelnen Mutanten und der Gesamtheit der Individuen, welche die geographische Form darstellen und von dem Grundtypus räumlich getrennt sind, ein großer Hyatus, der von jedem konstatiert wird, der nach der Klarstellung der geographischen Variabilität auf Grundlage dieser einzelnen genotypischen Abweichungen — Mutationen strebt.

JOHANNSEN verdanken wir aber einen neuen Begriff vom *Biotypus*, d. h. von einer bestimmten Individuengruppe mit dem gleichen genotypischen Aufbau, was uns neue Wege zur Deutung dieser Verhältnisse eröffnet.

Von JOHANNSEN und mehreren anderen Forschern ist ganz klar festgestellt worden, daß jede Population, d. h. die Gesamtheit der Individuen der Art an bestimmten Standorten, einen Phänotypus darstellt und mehrere Biotypen enthält, welche künstlich abgesondert werden können.

Dieser Umstand gilt uns als Brücke zwischen der Mutation und der geographischen Variabilität, eine Tatsache, die uns die Erklärung der letzten gerade auf diesem Wege ermöglicht.

Neuerdings werden die geographischen Formen-Rassen von mehreren Forschern (z. B. SCHMIDT) als Mischung einiger Biotypen betrachtet.

Der Mechanismus, welcher die Auslese der Biotypen von der gesamten Mischung ausführt, ist die *natürliche Zuchtwahl*, worauf die geographischen Formen sich meistens gründen.

Es können die geographischen Formen auf einem anderen Wege zutage kommen, vermöge einer sozusagen rein mechanischen Isolation, welche die freie Kreuzung beseitigt und eine „enge“ Kreuzung innerhalb einer kleinen isolierten Gruppe bedingt. Aber, im strengen Sinne, ist die Biotypenauslese bei der Rassenbildung auch eine Isolation.

Es sei nochmals hervorgehoben, daß wir zwei Unterteilungen der genotypischen Variation (der erblichen) unterscheiden müssen:

I. Die individuelle Variation (im weiten Sinne) oder die Mutation (Genovariation) und

II. die Massen- oder Gruppenvariation auf Grund derselben Mutationsvariabilität mit der Isolation zusammen.

Soweit die Isolation sich meistens auf die geographischen Bedingungen bezieht, können wir diesen zweiten Typus als geographische Variabilität bezeichnen. Der Grundbegriff der *Subspezies* — der Unterart — ist in die Wissenschaft von BATES im Jahre 1861 eingeführt, aber die ausführliche Bearbeitung wurde erst von K. JORDAN und SEMENOW-TJAN-SCHANSKY vorgenommen.

Als Grundkriterium dieses Begriffes gilt das geographische Kriterium, einige Autoren aber haben seine Unvollständigkeit und in mehreren Fällen Unanwendbarkeit hervorgehoben (die Arbeiten von DOBZHANSKY und ALPATOW). Zurzeit muß der Schwerpunkt auf das *genetische* Kriterium verschoben werden, da es das einzige mögliche ist, wenn wir als Grundlage aller Erörterungen die Rolle und die Bedeutung des betreffenden Variationstypus für die Evolution beibehalten wollen.

Die gesamte Mannigfaltigkeit der Organismengestaltungen unter der unmittelbaren Wirkung der Lebensbedingungen müssen wir auf die phänotypische Variabilität zurückführen. Gleich der erblichen Variabilität sind hier zu unterscheiden:

I. Die *individuelle* (sensu lat.) Variabilität — die *Fluktuation* oder Modifikation (und die aberrative Variabilität) und

II. die *Massenvariabilität* (die morphische Variabilität SEMENOW), welche man zuweilen auch als ökologische zu bezeichnen pflegt.

Unter dem letzten Terminus kann auch der Einfluß der ökologischen Faktoren im allgemeinen gedacht werden, dann stimmt dieser Begriff mit der allgemeinen Auffassung der phänotypischen Variabilität überein. Der bekannte amerikanische Myrmekologe WHEELER unterscheidet nach der Auffassung von W. ALPATOW: 1. die individuelle, 2. die öko-

logische und 3. die geographische Variabilität, indem ALPATOW über die ökologische, aus der Konstatierung von WHEELER der großen Unterschiede zwischen Ameisenpopulationen derselben Art an verschiedenen Stationen seinen Schluß gezogen hat. Dieser Begriff scheint mit der Morphe (genauer — der morphischen Variabilität) von SEMENOW vollständig übereinstimmend zu sein. In diesem Falle kommt es nur auf die Priorität und eigene Neigung an, welche Benennung bevorzugt wird.

Es scheint mir aber, daß bei weitem nicht immer, wenigstens bei den Ameisen, die Unterschiede in deren Habitus an verschiedenen Örtlichkeiten ausschließlich auf die phänotypische Variation zurückzuführen seien; im Gegenteil, wie ich es schon oben mitgeteilt habe, eine Reihe von Merkmalen, die zwei ökologische Formen voneinander unterscheiden, gehören zu der Gruppe der erblichen, genotypischen. Wenn diese Auffassung richtig ist, haben wir zwei nebeneinander lebende „geographische“ Formen vor uns (die einzige mögliche Bezeichnung der massenhaften erblichen Variabilität ist die geographische Form, wenn wir mit SEMENOW-TJAN-SCHANSKY das geographische Kriterium an den Grund stellen wollen). Das klingt aber etwas paradoxal — wir haben hier ein gutes Beispiel, wie manchmal der geographische Kriterium der Subspezies (oder erblichen Massenformen) schwer anzuwenden ist, worauf DOBZHANSKY und ALPATOW sehr ausdrücklich hingewiesen haben.

Es war aber vorher hervorgehoben, daß die Formen innerhalb der Art auf Grund des genetischen Kriteriums unterschieden sein dürften. Dann wird der betreffende Fall jeder anderen erblichen unterartigen Form (oder einer ihr untergeordneten) gleich; seine Deutung muß sich auf dieselbe Isolation vermöge der Auslese einiger Biotypen aus früher vermischteten Population beziehen, ganz analog mit der Entstehung jeder geographischen Rasse. Wie aus dieser Darlegung zu ersehen ist, kann die geographische Form in einigen Fällen prinzipiell von der ökologischen gar nicht unterschieden werden; umdesto mehr muß diese Angabe den Grundsatz zur vollen Geltung bringen, daß die universelle Hauptrolle in den Gruppenvariationserscheinungen nur der Auslese und Sortierung der Biotypen gehören kann, ganz abgesehen davon, vermöge welcher Faktoren sie hervorgerufen werden; es besteht aber zwischen diesen Faktoren, weder den ökologischen noch den geographischen, kein prinzipieller Unterschied. Es soll hier aber, wie es mir scheint, besprochen werden, daß wahrscheinlich die erblichen Formen (der Gruppenvariation) sich viel häufiger auf die geographischen Faktoren beziehen, aber nicht auf die ökologischen (indem wir darunter die Verschiedenheiten zweier Stationen derselben geographischen Örtlichkeit verstehen), so daß der Begriff der geographischen Variabilität von den vorstehenden Erörterungen unbetroffen

bleiben soll. Allein meiner Meinung nach soll neben diesem Begriff auch der Begriff der ökologischen Variation aufgestellt werden, welcher mit den ökologischen Faktoren direkt (Phänotypus) oder indirekt (mit Hilfe der Biotypenauslese) verbunden ist. Aus diesem letzten Falle folgt nämlich, daß dieser Begriff kein Synonym der Morphenvariation darstellt, sondern die letzte darin eingeschlossen wird.

Als Beispiel der ökologischen Variabilität können meine Sand- und Salzmoorformen der *Cardiocondyla* dienen, auch Wald-, Steppen-, Sand- und Salzmoorformen der anderen ökologisch weiter verbreiteten Ameisen.

In mehreren von diesen Fällen sind die ökologischen Formen nicht nur phänotypisch, sondern auch genotypisch bedingt.

In der Weise, wie ich es dargestellt habe, sind in diesem Begriffe zwei grundlegende Elemente vereinigt worden: Genotypus und Phänotypus, was ihm die Einheit nimmt; abgesehen davon will ich ihn doch für die Bezeichnung der an die Eigentümlichkeiten der Station gebundenen Unterschiede zweier Örtlichkeitsbevölkerungen beibehalten. Die Abhängigkeit der erblichen Formen der ökologischen Bedingungen können ausdrücklicher bei Wassertieren wahrgenommen werden, wo die Begriffe der Ökologie und Geographie schwer zu trennen sind.

In allen diesen Fällen kann der Terminus von W. ALPATOW — *Subspecies oecologica* — angewandt werden, oder, wenn diesen Formen der Unterart untergeordnete Bedeutung zugeschrieben sein würde, *natio* oder *subnatio oecologica*.

Der Terminus Morphe muß in bezug auf die direkt von den ökologischen Bedingungen abhängenden Formen angewandt werden, d. h. auf die rein phänotypischen Erscheinungen der ökologischen Variation.

Die Hauptschwierigkeit der Anwendung in jedem einzelnen Falle der systematischen, das genetische Kriterium einschließenden Kategorien besteht darin, daß uns gewöhnlich die Kenntnis der Erblichkeit dieser oder jener Eigenschaft fehlt.

Daher können gar keine Schlüsse gezogen werden, daß wir das genetische Kriterium im 'allgemeinen verwerfen müssen und einen Schritt zur uralten Auffassung der innerhalb der Art eingeschlossenen Kategorien zurück machen müssen. Im Gegenteil müssen wir zu dem tieferen Verstehen dieser Eigenschaften streben, um auf irgendeinem Wege ihr genetisches Wesen, wenn es überhaupt besteht, herauszustellen.

In vielen Fällen können wir mit großer Überzeugung vom Genotypus sprechen, indem bekannte, in dieser Beziehung bereits klar liegende Beispiele als Analogon weitgehend herangezogen werden können. Wenn gegenwärtig die Aufklärung des Charakters einer innerhalb der Art bestehenden Form in mehreren Fällen noch unzugänglich ist,

scheint es mir als vorteilhaft, den alten mit keinem bestimmten Kriterium verbundenen und ganz gleichgültigen Terminus — *varietas*, die Varietät zu gebrauchen, um später ihn mit einem bestimmten Begriffe zuersetzen.

Die Ameisen, welche uns aus noch unzulänglichen Gründen so sehr variabel erscheinen, woraus ihre große Formplastizität folgt, werden ohne Zweifel in der nächsten Forschung mehrmals Gelegenheit zur Anwendung der Termini — ökologische Unterart oder *natio* bieten.

Wie bereits erwähnt, stehen mir mehrere ökologische Formen zur Verfügung, welche, was kaum einem Zweifel unterliegen kann, von analoger Bedeutung sind. Meine Arbeit sollte die Fixierung eines derartigen Falles erzielen, von den nachfolgenden müssen andere Beispiele gefunden werden.

Die Vergleichung dieser ökologischen Formen und die Zusammenstellung ihrer Lebensbedingungen, d. h. die Erleuchtung des Charakters und des Grades der Abhängigkeit derer Merkmale von den ökologischen Faktoren kann hoffentlich etwas Licht auf die Grundlage der betreffenden Erscheinungen werfen — auf deren genotypische Basis. Was aber ein tieferes und genaues Verstehen dieser von phänotypischen Schichtungen (TSCHETWERIKOW) verhüllten Basis anbelangt, so haben wir nur ein sicheres und ergiebiges Mittel — die experimentelle Forschung — zur Verfügung.

Zum Schluß soll noch einer Variabilitätserscheinung erwähnt werden, deren Absonderung auf den besonderen Eigentümlichkeiten beruht, welche den sozialen Insekten im allgemeinen und den Ameisen am meisten zukommen, nämlich auf der Familienvariabilität, die schon im Titel meiner Arbeit erwähnt ist.

Der Terminus „Familienvariabilität“ ist von W. ALPATOW vorgeschlagen worden für die Bezeichnung der oft zu erhaltenden beträchtlichen Differenzen der Mittelwerte bei der Vergleichung einiger Nester einer und derselben Ameisenart, aus denselben Lebensbedingungen entnommen. Der Autor teilt mit, daß in der myrmekologischen Literatur nur zwei Forscher darauf hingewiesen haben, nämlich FOREL und SCHENK, und äußert sich dahin, daß die Familienvariabilität nicht nur an die Ameisen gebunden, sondern im Tierreiche überhaupt weit verbreitet ist, und an die anderen Variationsformen angereiht werden kann; es sind daher vier Variationsformen zu unterscheiden: 1. die individuelle Variation, 2. die Familienvariation, 3. die ökologische und 4. die geographische Variation.

Ich glaube, daß die Absonderung der Familienvariabilität für die Bezeichnung der Unterschiede zwischen den Nestern praktisch vorteilhaft ist und deshalb anerkannt werden muß, aber im Grunde wird dieser

Begriff auf die bereits besprochene ökologische Variabilität zurückzuführen sein.

In Wirklichkeit können die Einflüsse, denen die einzelnen Individuen im Neste unterworfen sind, von den gewöhnlichen ökologischen Einflüssen, welche auf die außerhalb des Nestes frei lebenden Organismen mitwirken, ihrem Wesen nach gar nicht unterschieden werden. Alle Unterschiede müssen auf das Vorhandensein zur bestimmten Zeit auf alle Individuen des betreffenden Nestes eines Komplexes der ökologischen Bedingungen wirkenden Einflüsse bezogen werden, woraus ein bestimmter in anderen Nestern nicht in allen Details bestehender Phänotypus zustande kommt.

Allerdings sei hervorgehoben, daß in vielen Fällen die Nestunterschiede von einem tieferen Charakter sind. Mehrere Arten haben Nestbevölkerung, wo alle Individuen Kinder einer Mutter sind; zufolge dessen können die Nestunterschiede nicht nur phänotypisch, sondern auch genotypisch sein. Diese genotypische Familienvariabilität kann aber überhaupt in keinem Grade von irgendeiner genotypischen Variation unterschieden werden; daraus kann erschlossen werden, daß die genotypischen Nestunterschiede mit den Unterschieden (wenn sie überhaupt bestehen) zwischen den Kindern irgendeines nicht sozial lebenden Insektenelternpaars völlig übereinstimmen.

Aus dieser Erörterung ist zu ersehen, daß meiner Meinung nach die Familienvariabilität nur als ein Fall der ökologischen gelten kann, und deshalb kein Grund besteht, sie als einen besonderen Typus der individuellen, ökologischen und geographischen Variabilität gleichwertig zu betrachten.

Zum Schluß sei es mir gestattet, den hochgeehrten Herren Prof. G. A. KOSHEWNIKOW, S. S. TSCHETWERIKOW und W. W. ALPATOW für den erteilten Beistand und Ratschläge meinen tiefsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

- Alpatow, W.: Die Definition der untersten systematischen Kategorien vom Standpunkte des Studiums der Variabilität der Ameisen und der Crustaceen. Zool. Anz. **60**. 1924. — Ders. u. Tjunin, F.: Beiträge zur Kenntnis der Variabilität der Rüssellänge bei der Honigbiene. Journ. russ. zool. **6**. 1926. — Dobzhansky, Th.: Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* Pall. in ihren Wechselbeziehungen. Biol. Zentralbl. **44**. 1924. — Emery, C.: Beiträge zu Monographie des paläarktischen Formiciden. Dtsch. Entomol.-Zeitschr. Teil VI. 1909. — Forel, A.: Le male des Cardiocondyla et la reproduction consanguiné perpetuée. Ann. soc. ent. Belgique **36**. 1892. — Ders.: Die Ameisen Bulgariens. Verhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien **42**. 1892. — Ders.: Über Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol. Suppl. VII. 1904. — Ders.: Les fourmis de la suisse 2. ed.

1920. — **Koshewnikow, G.:** Materialen zur Naturgeschichte der Honigbiene. II. Nachr. d. kais. Ges. d. Freunde v. Naturw., Anthr., Ethnogr. 1905. — **Phi- liptschenko, J.:** Die Variabilität (russisch). 1921. — **Ruzsky, M.:** Formicariae Imperii Rossici. Kazan 1905. — **Schmidt, J.:** *Zoarces viviparus* L. and local races of the same. Cpt. rend. des travaux du Laboratoire de Carlsberg **13**, 3 livr. 1917. — **Semenow-Tjan-Schansky, A.:** Die taxonomischen Grenzen der Art und ihrer Unterabteilungen. Berlin 1910. — **Thomson, Bell and Pearson:** Comparison of queens of single nest and queens of general population. Biometrika **7**. 1909. — **Warren, E.:** Variation and Inheritance in *Aphis*. Ebenda **1**. 1901. — Ders.: Some statistical observations on termites. Ebenda **6**. 1908. — **Wheeler, W.:** The Ants. New York 1913. — **Woltereck, R.:** Variation und Artbildung. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **9**. 1920. — **Wright, Lee and Pearson:** Variability of wings of *Vespa vulgaris*. Biometrika **5**. 1907.

