

7. Studien über die Systematik der Ameisen.

I. Allgemeiner Teil.

Von K. W. Arnoldi.

(Zoologisches Museum der Universität Moskau Mitt. Nr. 17 aus dem Seminar für
Variationsstatistik.)

Eingeg. 24. November 1927.

Die vorliegende Darlegung soll als Einführung zu meinen nachfolgenden Arbeiten über die Systematik der Ameisen angesehen werden. Meiner tiefsten Überzeugung nach können zurzeit die genauen Ergebnisse auf dem Gebiet der Systematik nur auf Grund der exakten Zähl- und Maßmethode — der Biometrie — erzielt werden; demzufolge werde ich in meinen nächsten Arbeiten diese Methode möglichst voll bei den systematischen Untersuchungen der Ameisen anzuwenden versuchen.

Die vorstehende Arbeitenserie muß Hand in Hand mit dergleichen über die Variabilität der Ameisen ausgeführt werden, welche mit dem in der Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere bereits erschienenen Artikel »Die ökologische und Familienvariabilität von *Cardiocondyla stambulowi*« begonnen wurde. Beide Untersuchungsrichtungen sind aufs engste miteinander verbunden und bilden überhaupt, meiner Meinung nach, nur zwei Seiten ein und derselben wissenschaftlichen Disziplin — der Systematik. Ich sage absichtlich »einer wissenschaftlichen Disziplin«, um damit hervorzuheben, wie meiner Anschauung nach der Begriff der »Systematik« von einem Systematiker-Evolutionisten richtig aufgestellt werden kann, — einer umfangreichen tiefgreifenden Disziplin, welche die Verhältnisse zwischen den Organismen auf Grund der Verwandtschaft aufzufinden und festzustellen, d. h. ihre Schlüsse auf die phylogenetische Basis zu stützen sucht; indessen ist sie aufs engste mit unserer Kenntnis über die Grundsätze eines der wichtigsten biologischen Probleme verbunden, welchem neuerdings die meiste Aktualität zukommt — dem Evolutionsprozeß, da hierin sowohl die Systematik wie auch die Genetik in den Vordergrund treten muß. Das große Gebiet der Wandelbarkeit lebender Organismen muß nach ihrem Wesen selbst in bedeutendem Teile in der Systematik inbegriffen werden, falls wir für die letzte die oben erwähnte weitgreifende Auffassung in Anspruch nehmen wollen: wer in der Tat außer dem Systematiker die Variation als unmittelbaren Gegenstand seiner Forschung zu behandeln und stets deren Probleme zu entscheiden hat?

Nach diesem Begriff ist die Systematik vor allem eine Wissenschaft, und zwar eine, die einige Gruppen verwandter Erscheinungen weit umfaßt. Ein spezielles Problem der Systematik ist die Klassifikation, eine formelle, oft künstliche Verteilung der Organismen, in der Art der Anordnung der Bücher auf den Brettern eines Schrankes, d. h. deren Katalogisieren. Meiner Meinung nach ist die Auffassung, welche entweder die Systematik für ein Synonym der Klassifikation oder das Katalogisieren für die einzige grundlegende Aufgabe der Systematik hält, als verfehlt zu erklären (in diesem Falle ist die Art abstrahiert in ihren Diagnosen vollkommen eingeschlossen).

Dem oben Dargelegten zufolge werden die von mir unternommenen Arbeiten über die Variabilität von der vorliegenden Serie dadurch zu unterscheiden sein, daß es in den ersteren auf einige spezielle Fragen der Variabilität ankommt — auf einen einzelnen Abschnitt unserer vielseitigen Disziplin. Oft aber ist die Variabilitätsuntersuchung zu gleicher Zeit mit der Arbeit auf anderen Systematikgebieten unlöslich verbunden, wie aus der gegenwärtigen Forschung der geographischen Variabilität der Ameisen zu ersehen ist.

Es ist mir unmöglich, an dieser Stelle auf meine theoretischen Anschauungen, worauf meine Arbeit begründet ist, weiter einzugehen, da sie in Kürze bereits in meinem oben erwähnten Artikel dargelegt sind; statt dessen will ich: 1. die systematischen Kategorien, welche hier behandelt werden, wie auch 2. die Methode selbst, welche im Grunde meiner Arbeitsweise liegt, kurz besprechen.

Die Myrmekologen, wie bis jetzt noch die Mehrzahl der Zoologen, unterscheiden in den Grenzen der Art zwei systematische Kategorien: *Subspecies* (Rasse) und *Varietas*.

Es wird gewöhnlich angenommen, daß zwischen den Arten nach einer ganzen Reihe von Merkmalen bedeutende Unterschiede bestehen, wie auch daß es zwischen denen der Regel nach keine Übergänge gibt oder die letzten sehr selten sind¹; zwischen den Unterarten, welche voneinander in geringerer Zahl der Merkmale abweichen, sind diese Übergänge häufiger zu finden und stellen eine gewöhnliche Erscheinung dar; die Varietät kann dadurch gekennzeichnet werden, daß sie sich vom Typus in einer sehr kleinen Anzahl durch noch engere Übergänge verbundenen Merkmale unter-

¹ A. Forel und andere sind geneigt, einige Formen in der Ameisensystematik als Übergänge zwischen den Arten zu erklären.

scheidet. Außerdem kommt jeder Unterart, wie auch jeder Art ihr eigenes geographisches Areal zu. Für Varietas ist dieses geographische Kriterium in der myrmekologischen Literatur, inwieweit es mir bekannt ist, nirgends direkt und genau angewandt worden, es besteht zwar in dieser Hinsicht Verschiedenheit der Meinungen, worauf W. W. Alpatov bereits hingewiesen hat (1923, Die Variabilität und die untersten systematischen Kategorien; 1923, Die Definition der untersten systematischen Kategorien usw.). M. D. Ruzsky, welcher ausführliche Charakteristik der Begriffe der »Art«, der »Unterart« und »Varietät« gibt (Die Ameisen Rußlands, S. 182—83), hält die letztere für einen rein ökologischen Begriff: sie ist »immer an einen Standort, an eine bestimmte Station angewiesen« und hat kein eigenes geographisches Areal. Allein, wie weiter unten nachgewiesen werden soll, ist derartige Auffassung der Varietät an eine große Anzahl deren in der Systematik der Ameisen gar nicht anwendbar, und zwar stehen mehrere bedeutende Autoritäten der Myrmekologie diesem Standpunkte gar nicht bei. Ich will nur ein einziges, mir scheint, sehr anschauliches Beispiel anführen.

Ruzsky (l. c. S. 643—47) hat aus Turkestan eine neue Ameisenform *Pheidole pallidula*, welche er *var. arenarum* nannte, beschrieben. Diese Bezeichnung selbst zeigt, daß der Autor diese Ameise als eine für den Sandgrund charakteristische Form angesehen hat, worauf er wohl in der Beschreibung hinweist. Wenn wir also in Betracht ziehen wollen, daß Varietas nach der Auffassung von Ruzsky eine ökologische Form ist, soll *Pheidole pallidula var. arenarum* hier auch als eine ökologische Form gelten, welche in den Sandwüsten von Turkestan vorkommt. Aber im Jahre 1915 hat Carlo Emery (Les *Pheidole* de groupe *megacephala*, p. 230/31) festgestellt, daß in Asien überhaupt keine typische *Pheidole pallidula pallidula* zu finden ist; der Varietas von Ruzsky wird hier die Bedeutung einer Unterart zugeschrieben, welche für das südwestliche Asien und den Balkan charakteristisch ist, während Emery in den Schranken dieser Unterart (*Subsp. arenarum* Ruzsky) als *varietas orientalis* dieselbe *Pheidole pallidula* bezeichnet, welche Ruzsky als eine typische Form dieser Art betrachtet hat. Auf diesem Wege hat eine »ökologische« Varietas sich als eine ganz typische geographische Unterart erwiesen.

Weiter ist noch hinzuzufügen, daß *varietas orientalis* Em. auch als ökologisch keineswegs gedeutet werden kann, da sie ein gut ausgeprägtes geographisches Areal hat, wo sie in sehr verschiedenen

Lebensbedingungen auf ganz verschiedenen Stationen vorkommt. Wenn wir überhaupt die klassischen Beschreibungen von Emery betrachten, wird es uns klar erscheinen, daß die Auffassung der Varietas im Sinne von Ruzsky für den ersteren gar nicht annehmbar ist. Im Gegenteil wird überall wohl auch für diese Kategorie eine wichtige Bedeutung dem geographischen Areal zugesprochen. Besonders gedankenvoll behandelt Emery diese Frage in seiner letzten Arbeit über Tetramorium (Notes critiques de Myrmécologie, XI, 1925).

Die geographische Bedeutung wird der Varietät auch von W. M. Wheeler zugeschrieben, was auch Alpatov erwähnt (l. c. *Camponotus herculeanus* subsp. *ligniperdus* var. *noveboracensis*-Fitch), hieraus können Schlüsse gezogen werden, daß bei Koryphäen der Myrmekologie in der Schätzung der untersten systematischen Kategorien eine entschiedene Einigkeit, aber keine Dissonanz herrscht. Die Bemerkung von Wheeler, daß Varietas der Ameisen richtiger als ein Analogon der Art bei höheren Wirbeltieren zu betrachten wäre (Ants, 1913, S. 132), muß jeden Zweifel darüber zerstören, daß der Varietät eine geographische Bedeutung zukommt. Diese Übereinstimmung macht selbst die Lösung der Aufgabe der Varietas in ihrem Ganzen bedeutend leichter. Es ist für mich ganz bestimmt, daß bei weitem nicht alle Varietas in der Ameisensystematik denselben Charakter der geographischen Form haben. Die Ameisen als ein Objekt der Systematik bieten mehrere bedeutende Schwierigkeiten dar, hier muß zunächst ihre ungeheure Variabilität erwähnt werden, worauf mehrere Autoren bereits die Aufmerksamkeit gezogen haben, und was ich Gelegenheit hatte in meinem ersten Artikel zu besprechen. Für die Systematik hat das nur die Bedeutung, daß einige von den beschriebenen Formen, meistens die Varietas, nicht anders als Unterschiede zwischen einzelnen Nestern der betreffenden Art gelten können, d. h. nur stark ausgeprägte Familienvariabilität (Interfamilien), die Altersvariabilität des Nestes eingeschlossen, vorstellen (s. z. B. die oben zitierte Arbeit von C. Emery über Tetramorium).

Andererseits kann derartige Feststellung der Pseudovarietäten auf den Mangel der Berücksichtigung des großen Spielraumes der individuellen Variabilität der Ameisen aus demselben Neste (Intrafamilien oder polymorphe Variation) zurückgeführt werden. Aber außer diesen Pseudovarietäten, welche durchaus abfallen müssen, wenn größere Serien der betreffenden Arten gut untersucht sein werden, haben wir in der Ameisensystematik frei-

lich auch solche Varietas, welche sich auf die Fähigkeit der Ameisen beziehen, sehr stark auf verschiedene Lebensbedingungen zu reagieren; solche Varietas, die unmittelbar an diese oder jene Station gebunden sind, stimmen vollkommen mit dem Kriterium überein, welches von Ruzsky für diesen Begriff überhaupt aufgestellt worden ist (l. c.).

Demzufolge ist es mir ganz augenscheinlich, daß dem Begriff Varietas selbst, als einer systematischen Kategorie, jede Einheit fehlt; er enthält, wie aus bereits Dargelegtem zu folgern ist: 1. teils geographische Formen von höherer taxonomischer Bedeutung — die Unterarten, zuweilen vielleicht auch Arten, 2. geographische Formen geringerer Bedeutung als die Unterart; 3. ökologische Formen und schließlich 4. die extremen Äußerungen der individuellen und Familienvariabilität, weshalb er nur zur traurigen Verwechslung einiger grundlegenden Erscheinungen der Systematik führen kann. Danach sollte der Terminus Varietas in dem System der untersten taxonomischen Einheiten, welche einigermaßen geeignet sind, diesen Erscheinungen Ausdruck zu geben, eigentlich kein Platz finden, da zu bezweifeln ist, ob es zweckmäßig sein dürfte, diesem banalen Terminus einen neuen konkreten Begriff zu verleihen.

S. S. Tschetverikov hat in seinen an der Universität zu Moskau gehaltenen Vorlesungen »Theoretische Grundlagen der Systematik« ein vortreffliches vollständig logisch begründetes Schema der untersten systematischen Kategorien vorgelegt, welches auf Grund des genetischen Kriteriums gebaut ist. Ich erlaube mir es hier zu erörtern. Dieses Schema ist auf der Basis der Auffassung der untersten taxonomischen Kategorien von A. P. Semenov-Tjan-Schansky aufgeführt, welche in seinem klassischen Werke »Die taxonomischen Grenzen der Art und ihrer Unterabteilungen« hervorgehoben ist. S. S. Tschetverikov hat aber den Schwerpunkt der Schätzung dieser Einheiten vom geographischen Kriterium auf das genetische, d. h. auf deren Erblichkeit oder Unerblichkeit, verlegt².

² Dessen Notwendigkeit wird daraus klar, daß diese beiden Kriterien nicht immer ineinandertreffen; in diesem Falle muß bei der Erwägung irgendeiner Kategorie, in bezug auf ihre Bedeutung für die Evolution, das geographische Kriterium zurücktreten. So können z. B. unerbliche Formen mit einer bestimmten geographischen Verbreitung bestehen, geographische Morphen, und umgekehrt erbliche Formen ohne ein geographisches Areal, ökologische Unterarten und Mutationen.

Die untersten taxonomischen Einheiten nach Tschetverikov.

Massenvariabilität:	Genotypische (erbliche)	Phänotypische (unerbliche).
	Subspecies	Morpha (m. geographica eingeschlossen)
	Natio	
Individuelle Variabilität:	Genovarietas (= Mutatio)	Aberratio Fluctuatio

Dieses harmonische Schema, das mindestens für unsere nächste Zukunft ganz genügend erscheint, will ich meinen folgenden Untersuchungen zugrunde legen. Allein kann das in voller Geltung nur für sehr wenige Organismen geschehen, da wir dazu, wie ganz ersichtlich, etwa deren genotypische Struktur kennen und entdecken lernen müssen, indem sie aus der Masse der phänotypischen Schichtungen hervorzuheben ist; praktisch aber ist diese Kenntnis der Gegenstände uns heute noch unzulänglich, wonach dieses Schema erst als Leitgedanke gelten kann, indem wir in unserer alltäglichen Arbeit wohl der Fülle gewisser Begriffe entbehren dürfen, um sie auf mehr konkrete Weise mit unserem laufenden Material zu verknüpfen. Einige theoretische Auseinandersetzungen in dieser Beziehung sind in meinem mehrmals erwähnten Artikel angeführt, es seien hier nur einige für uns praktisch wichtige Schlüsse daraus gezogen.

Die höchste Unterabteilung der massenhaften intraspeziellen Variabilität ist *Subspecies* mit seinem genetischen und geographischen Kriterium. Diese Kategorie (= der Rasse von Forel) ist in der Ameisensystematik im allgemeinem Gebrauch. Die erblichen geographischen Unterabteilungen in den Grenzen der Unterart werden von Semenov und Tschetverikov als *Natio* bezeichnet. Das ist eine für uns wichtige Kategorie, welcher große Anwendung zukommt, da der größte Teil der unter dem Namen »Varietas« vereinigten Formen nämlich dazu gehören, was oben bereits erwähnt war.

Wir können wohl uns eine Reihe beigeordneter taxonomischer Einheiten vorstellen: *Species* — *Subspecies* — *Natio* und weiter, wenn wir fortfahren wollen, *Subnatio* usw. oder nach der Terminologie von Alpatov (l. c.) *subspecies geographica* des ersten, zweiten und dritten Ranges. Für alle diese Kategorien ist das Vorhandensein eines bestimmten geographischen Areals besonders charakteristisch.

Die nächste Gruppe der Massenvariabilität bildet eine wegen ihres häufigen Vorkommens zur Bedeutung gelangende Kategorie — Morpha, welche bloß ökologische Verbreitung, aber kein geographisches Areal hat. Der Autor dieses Begriffes, A. P. Semenov, hat die Morphe als eine unerbliche Veränderung gekennzeichnet und zwar mit Vorbehalt, daß die Morphe sich zuweilen auch erblich erweisen kann. Tschetverikov hat meiner Meinung nach diese Frage folgerecht behandelt, da er, insofern er seiner Erörterung zugrunde das genetische Kriterium zu legen pflegt, dem Begriffe Morpha Zweideutigkeit und Unvollkommenheit des zu besprechenden grundsätzlichen Kriteriums entnimmt und die Morphe in die phänotypische unerbliche Variabilität verlegt (die geographischen Morphen — Morpha geographica einverstanden, d. h. solche, die unmittelbar von einer bestimmten auf gewissem Standorte bestehenden Umweltseinwirkung beeinflußt sind, welche in diesem Falle der Morphe selbst einigermaßen ein Areal beifügt).

Leider ist es aber bis jetzt noch sehr schwierig, derartig vollkommenen Begriff der Morphe unversehrt in die Wirklichkeit zu übertragen, wenigstens was die Ameisen anbelangt. In Wirklichkeit zeigt sich diese Frage sehr verwickelt und zusammengesetzt; hierauf bin ich in meiner ersten Mitteilung ausführlich eingegangen, indem ich nachzuweisen versuchte, daß eine ganze Reihe Ameisenformen, welche auf die ökologischen Verhältnisse zurückzuführen sind, gleichzeitig auch als erbliche Formen eben erklärt werden müssen. Insofern müssen wir dem Wesen nach echte phänotypische Morphen und obengenannte erblich-ökologische Formen scharf voneinander abgrenzen und sie an die Seite der erblichen geographischen Formen hinstellen, wie es Alpatov zu tun pflegt (subspecies geographica und subspecies oecologica). Neuerdings ist es aber noch mit großen Schwierigkeiten verbunden, Unterschiede zwischen der Morphe und der ökologischen Unterart zu bemerken (beide Formen stellen eine Erscheinung der ökologischen Variabilität dar: die erstere — als eine unmittelbare Reaktion der Organismen auf gewisse Bedingungen, die zweite — als Resultat einer Biotypenauslese, in gewissen ökologischen Verhältnissen); infolgedessen soll es vorläufig gestattet werden, vom genetischen Schema der untersten taxonomischen Einheiten in dem Sinne abzuweichen, daß der Morphe die Bestimmung von Semenov-Tjan-Schansky zugesprochen sein werde, d. h. es sollten darin einerseits von Mediumverhältnissen abhängige erbliche Veränderungen

andererseits — echte phänotypische Morphen inbegriffen werden. Es mag aber nochmals hervorgehoben werden, daß solche Abweichung nur infolge außerordentlicher Schwierigkeit der Absonderung erblicher und unerblicher ökologischer Formen neuerdings gestattet werden kann³, vielleicht kommt aber bald die Zeit, wo wir imstande sein werden, sowohl auf Grund der neugewonnenen Tatsachen der genetischen Forschung, wie auch besonders auf Grund deren Anwendung an die Systematik, diese prinzipiell verschiedenen, doch wegen ihrer Abhängigkeit von derselben ökologischen Umgebung in eine Kategorie zusammengefaßten Erscheinungen, immer leichter und leichter voneinander absondern können.

Die erbliche Kategorie der individuellen Variabilität — *Mutatio* (Genovarietas) und die unerbliche — *Aberratio* werden in der Ameisensystematik in Zukunft durchaus eine Anwendung finden müssen; bis jetzt waren sie aber etwa noch nicht verwertet (siehe aber *Myrmecina graminicola* aber. *kutteri* For. in C. Emerys Fauna entomologica italiana), und zwar müssen sie hier, der biologischen Besonderheiten der Ameisengruppe zufolge, vielleicht etwa einen anderen Sinn bekommen (mindestens die letztere).

Das oben Dargelegte zusammenfassend, werde ich in meiner vorliegenden Arbeit folgende taxonomische Kategorien unterscheiden⁴:

1. *Species* (sp.).
2. *Subspecies* (subsp.).
3. *Natio* (nat.) = dem größten Teil der Varietas der anderen Autoren.
4. *Morpha* (m.), die subspecies oecologica und morpha geographica eingeschlossen.

Für die Bezeichnung *Natio* brauche ich die quadrinäre Nomenklatur; die oben erwähnten Formen von *Pheidole pallidula*

³ Diese Schwierigkeit besteht auch für die geographischen Kategorien, aber in viel geringerem Grade, da wir einige Umwege zur Prüfung der Erblichkeit derer Abänderungen vor uns haben. Um die ökologischen Formen darüber zu prüfen, stehen uns dagegen zur Zeit fast keine Mittel zur Verfügung, wonach die Dinge nur auf dem experimentellen Wege genau aufzuklären sind.

⁴ Ich bin nicht geneigt, hier die Gesamtheit der Kriterien anzuführen, welche diese Kategorien charakterisieren; am besten sind sie im klassischen Werke von Semenov-Tjan-Schansky erörtert worden. Es sei nur hervorgehoben, daß ich nach S. S. Tschetverikov die Grundbedeutung auf das genetische Kriterium verlege.

Wesentliche Kriterien sind auch die morphologische Abgesondertheit, die durch das Vorhandensein eines mehr oder weniger großen morphologischen Hyatus zwischen zwei zu verschiedenen Formen gehörenden Individuen geäußert wird, wie auch Vorhandensein oder Abwesenheit des geographischen Areals und die »Paarungsgemeinschaft« von Karl Jordan (K. Jordan, Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation 1906).

werden z. B. auf folgende Weise bezeichnet: *Pheidole pallidula arenarum orientalis* Em. oder kurz *Pheidole pallidula nat. orientalis* Em. Für die Morphe wird das Zeichen m. gebraucht. Ein Beispiel für die Morphe ist (in diesem Falle, wie es scheint, eine ökologische »Unterart«) — *Cardiocondyla stambulovi taurica, m. sabulosa* Arn. oder *m. salina* Arn.

Endlich ist zu bemerken, daß eine vollständige Verbanung des Terminus »Varietas« meiner Meinung nach noch vorzeitig ist, soweit in der Ameisensystematik, wie auch in deren anderer Organismen, mehrere Fälle zu beobachten sind, wo uns die Möglichkeit fehlt, eine bestimmte systematische Kategorie anzuwenden, was öfters während der Aufstellung einer neuen Form nach einer sehr geringen Anzahl der Individuen der Fall ist. Insofern kann vielleicht der Terminus »Varietas« gebraucht werden, bis die wirkliche Bedeutung betreffender Form als einer Unterart, eines Natio oder einer Morphe aufgeklärt werden kann (beispielsweise in dem Sinne, wie wir den Terminus »Form« gewöhnlich gebrauchen).

Es scheint mir notwendig hervorzuheben, daß der Terminus »ökologische Unterart« in einem etwas anderen Sinne von mir gebraucht wird, als das sein Autor W. W. Alpatov zu tun pflegt. Der genannte Autor (l. c.) unterscheidet bei den Ameisen nur zwei Gruppen systematischer Kategorien — subspecies geographica und subspecies oecologica (beide können ersten, zweiten oder dritten Ranges sein usw., demzufolge muß meine Bezeichnung Natio nach Alpatov — subspecies geographica zweiten Ranges bezeichnet werden usw.), indem er beiden Kategorien in allen Beziehungen gleichen Wert zuspricht. Der Begriff ökologischer Unterart muß hier also nicht nur die erblichen Formen der ökologischen Variabilität, sondern auch die eigentlichen Morphen umfassen.

Als Beispiel wird vom Autor die allgemein bekannte Art *Formica rufa* L. herangezogen, indem er die Unterarten *rufa*, *pratensis* und *truncorum* als subspecies oecologica aus dem Grunde betrachtet, daß diese fast zusammentreffende Areale besitzenden Formen sich zwar im Charakter ihrer Standorte unterscheiden.

Meiner Ansicht nach können aber die Verhältnisse zwischen diesen Formen kaum so einfach vorgestellt werden, daß die Anwendung daran des Begriffes der ökologischen Unterart mit dem zu beobachtenden Zusammenhang dergleichen mit bestimmten Stationen zu rechtfertigen wäre. Es scheint mir mehr zutreffend zu sein, daß diese Formen von *Formica rufa* echte geographische Unterarten sind, die zur bestimmten Zeit in bestimmten geographischen

Regionen entstanden waren und erst im Laufe einer dauerhaften Entwicklungsgeschichte größere Räume besiedelt und sich hierin eigenartig verteilt hätten. Es gilt als wenig wahrscheinlich, daß ein großes Areal besiedelnde Art *Formica rufa* zum bestimmten Moment in ein Zerfallen in drei ökologische Unterarten geraten würde, der Verteilung der Stationen auf einem ungeheueren Gebiet gemäß. In gleichem Grade können diese drei Unterarten als ökologische Unterarten des II., III. oder dergleichen Ranges nicht aufgefaßt werden, da die Unterschiede zwischen ihnen überhaupt so groß sind, daß ihre Geltung als eine Unterart keinem Zweifel unterliegen kann; die Übergänge haben zwar, wie ersichtlich, einen Hybriden-Charakter, woraus diese Unterarten als im Laufe einer langen Entwicklungsgeschichte getrennte zu betrachten sind.

Einen etwas anderen Charakter scheint, dem Aussehen nach, ein anderes Beispiel der ökologischen Unterart — *Cardiocondyla stambulowi* zu haben, wo die Formen *sabulosa* und *salina* ohne Zweifel innerhalb der geographischen Unterart eingeschlossen und demzufolge ihr (subsp. *taurica* Karaw.), vielleicht aber auch einem bestimmten Natio, untergeordnet sind⁵.

Es scheint mir klar, daß dieses Beispiel sehr stark vom Beispiel der *Formica* abweicht, es liegt die Vermutung nahe, daß eher dieser Sorte erbliche ökologische Formen — »ökologische Unterarten« — mit Recht zu erwarten seien, wohl aber nicht diejenigen, welche Alpatov hervorzuheben pflegt, indem er als Beispiel die *Formica rufa*-Unterarten heranzieht.

* * *

Es sei mir gestattet, meine zu lang gewordene Einleitung mit der Besprechung der variationsstatistischen Methode selbst zu beendigen, um desto mehr, daß sie, meiner tiefsten Überzeugung nach, in den Grund der gesamten systematischen Untersuchung gelegt werden muß. Es sind mir bis jetzt keine Beispiele der Verwertung dieser Methode in der Ameisensystematik bekannt, obschon im Jahre 1905 (l. c. cmp. 184) noch von Ruzsky ganz bestimmt darauf hingewiesen wurde, daß die vergleichende Erwägung der systematischen Merkmale rationell, d. h. auf die Mittelwerte gestützt sein muß, welche aus einer großen Anzahl der Individuen berechnet sind, was gerade auf dem Wege der statistischen Methode zu erreichen ist.

⁵ Den Beziehungen zwischen den Formen von *Cardiocondyla* ist eine der nächsten Mitteilungen dieser Serie gewidmet.

Ruzsky selbst ist aber dieser Arbeitsweise ferngeblieben, indem er sie auf die Zukunft verlegte und eine Untersuchung der Myrmekofauna Rußlands unternommen hat, wo er sich der allgemein gebräuchlichen Beschreibungen und groben Vergleichen bediente. Wir sind ihm zu größtem Dank für die ungeheuere Vorarbeit verpflichtet, die er durchgemacht hat, um den Boden für tiefere und genauere Forschung aufzuräumen.

Jetzt ist aber Ruzskys Zukunft zur Gegenwart geworden. Genauigkeit der Methode und Umarbeitung alter Erfahrungen in der Ameisensystematik, wie in der Systematik überhaupt, läßt sich nunmehr unbedingt notwendig erkennen. Zur Zeit, wo die Wissenschaft tatsächlich im ganzen und allem der Exaktheit zustrebt, tönen wenig ermutigend derartig veraltete Beschreibungen der neuen Formen, die bei den Koryphäen der Myrmekologie öfters zu treffen sind, wie z. B. »der Kopf ist etwas kürzer und dicker, scapus etwas kürzer, der Thorax etwas mehr gewölbt« usw., indem die Zahlengrößen, welche den Veränderungen Ausdruck geben müssen, gar nicht vorhanden sind.

Das dringende Bedürfnis, diese Veränderungen in mehr konkreter Weise zu besprechen, kommt darin zum Ausdruck, daß in letzter Zeit immer mehrere Beschreibungen einige zwar vereinzelte Zahlenangaben enthalten, die größtenteils Merkmalverhältnisse vorstellen, z. B. Breite und Länge des Kopfes, der Stielchenglieder und so weiter, seltener die absoluten Größen, indem zuweilen eben sehr exakte Werte angegeben werden. Als Beispiel können viele klassische Arbeiten von Emery und ausführliche und sorgfältige Beschreibungen von W. A. Karavajev (z. B. »Beiträge zur Ameisenfauna des Kaukasus« usw. und andere früher erschienene Arbeiten) dienen. Einen Fortschritt macht die Arbeitsrichtung von Heinrich Kutter, wovon aus seiner Beschreibung der neuen Art *Leptorax Nadigi* zu schließen ist. (H. Kutter, Eine neue Ameise der Schweiz, S. 409—411, 1925). Dieser Autor teilt eine Reihe Größenverhältnisse des Kopfes, des Thorax und des Postpetiolus mit, deren einige mit Exaktheit bis zwei dezimale Zeichen gerechnet sind.

Daraus ist zu ersehen, daß exakte Messungen allmählich in die Untersuchungen der Myrmekologen eindringen, es mag nunmehr ein letzter logisch unablässlicher Schritt gemacht werden — die zufällige Messung eines oder zweier Individuen muß von den Mittelwerten ersetzt werden. Ohne Mittelwerte können wir der Arbeitsweise der systematischen Untersuchung keine Exaktheit ver-

leihen, da alle diese zuweilen sehr genaue Messungen zufällig erscheinen, sozusagen »in der Luft schweben«, weil kolossale individuelle Variabilität der Ameisen sie allen Wert und aller Geltung beraubt. Das muß unbedingt berücksichtigt werden und wohl nicht nur für die Arten mit einer ungeheueren individuellen Variabilität, die auf das Polymorphismus der Individuen zurückzuführen ist, wie z. B. *Camponotus*, *Formica*, *Myrmecocystus*, *Messor*, *Solenopsis* und andere, sondern auch für alle Arten überhaupt, da ihnen stets sowohl die individuelle wie auch die Familienvariabilität (Interfamilien) eigen ist, was von besonderer Bedeutung ist. Das bezieht sich in gleichem Grade sowohl auf die absoluten Werte der Merkmale, als auf ihre Indizes, d. h. auf ihre Verhältnisse. In meiner ersten Arbeit sind recht scharfe Beispiele dazu angeführt, wie sogar derart monomorphe Ameisen, wie die *Cardiocondyla*, in verschiedenen Nestern sehr verschiedene Indizes einiger Merkmale aufweisen, wenn auch der absoluten Werte nicht erwähnt würde. Kutter (l. c.) hat ohne Zweifel eine Reihe Messungen ausgeführt, da er mitgeteilt hat, daß die Länge der Linien, welche auf dem Thorax gemessen wurden, sich folgendermaßen verhalten: 1:0,82 bis 1:0,94, der Mittelwert ist also 1:0,88.

Wir sind jetzt ganz nahe an die Grundelemente der Biometrie gelangt, welche uns weiter als unmittelbare Arbeitswerte dienen müssen. Diese Frage darf hier nur ganz kurz besprochen werden. Theoretisch ist von größtem Interesse, an die Bearbeitung der systematischen Probleme alle der Biometrie zur Verfügung stehenden Mittel anzuwenden, in der Praxis aber müssen wir uns zwar auf einige Elemente der statistischen Untersuchung beschränken. Meiner Vorstellung nach müssen wir zurzeit die ausreichende Charakteristik der Formen mit zuverlässigen Mittelwerten als Grundproblem betrachten, um die Möglichkeit zu gewinnen, einzelne Individuen oder deren Gruppen praktisch in die Grenzen dieser oder jener Form einschließen zu können. Mit Berücksichtigung immer größerer Anzahl verschiedener Merkmale wird uns weitläufige Verwendung der Methode der kombinierten Merkmale von Heincke stets zulänglicher; dazu gehört aber eine Vorbereitungsperiode, da die weitverbreitete Erscheinung der korrelativen Variabilität vorläufig ein bedeutendes Hindernis zu deren unverzüglicher und allgemeiner Anwendung schafft.

Infolgedessen will ich in erster Linie folgende elementare biometrische Werte besprechen:

1. Das arithmetische Mittel (Media) = M .

2. Standard-Deviation (Sigma) = σ .

Teilweise können auch einige andere Werte angewendet werden, z. B. der Variationskoeffizient (C). Im Laufe der Arbeit kann allerdings die Notwendigkeit der genauen Vergleichung der arithmetischen Mittelwerte und die Feststellung der Größe, wie auch der Nichtzufälligkeit der Unterschiede zwischen ihnen und andere Momente der biometrischen Forschung, sich herausstellen, außerdem soll einer der wichtigsten Handgriffe dieser Forschung die Berechnung der Korrelationsverhältnisse darbieten, woraus die wesentliche Bedeutung der Größe r zufolge ist, welche die Intensität und die Richtung dieser Verhältnisse klarlegt.

Es versteht sich von selbst, daß die Charakteristik um desto vollkommener und zuverlässiger ist, je größer die Anzahl der berechneten Merkmale war. Es ist von Bedeutung, ins Auge zu fassen, daß eine große Anzahl der Dimensionsmerkmale mit einer intensiven Korrelation aneinander gebunden sind und deswegen die Gesamtgröße des Organismus anzeigen, indem sie nur diese Eigenschaft dessen auszudrücken scheinen (als ein einziges Merkmal); daraus folgt, daß für unseren Zweck vorwiegend mannigfaltige Merkmale behandelt sein müssen. Allerdings ist nicht zu zweifeln, daß viele Dimensionalmerkmale von großem Wert seien, da die Zu- und Abnahme der Größe verschiedener Teile des Organismus bei dem Vergleiche verschiedener Formen oft nicht überall Hand in Hand vor sich geht. Demzufolge kommen oft scharfe Abänderungen der Körperproportionen zum Vorschein, was am anschaulichsten die Indizes erkennen lassen. Die Indizes bieten uns deswegen großen Vorteil dar, doch soll es hervorgehoben werden, daß sie nur bei einer hohen korrelativen Abhängigkeit zwischen den betreffenden Merkmalen ganz zuverlässig sind. Den allerhöchsten Wert haben die Merkmalindizes einzelner Organe, z. B. das Verhältnis der Kopflänge zu der Kopfbreite, der Stielchenglieder usw., wo die höchste Korrelation zu erwarten ist; es seien aber die Verhältnisse vieler Merkmale zu einem einzelnen und deren Darstellung in den Bruchteilen des letzteren besser zu vermeiden (z. B. einer Reihe Merkmale verschiedener Körperteile — in den Teilen der Kopflänge oder der gesamten Körperlänge).

Es kann kein Zweifel aufkommen, daß in künftiger Untersuchung auf dem Gebiete der Systematik alle diese Zahlkennzeichen in der Beschreibung durchaus, wengleich nicht ausschließlich, verwertet sein müssen. Eine ganze Serie von Merkmalen ist öfters

viel leichter mit bloßer Beschreibung als mit Messung auszudrücken, woraus es sich erweist, daß wenigstens heutzutage die Beschreibung und die zahlenmäßige Charakteristik vorläufig Hand in Hand fortschreiten, einander ergänzen und vervollkommen müssen. Besonders ist zu bemerken, daß aus bloßen Zahlen, die an sich genommen und von einer wenigstens etwa elementaren biologischen Analyse nicht begleitet sind, nur eine rein formelle Registrierung der Erscheinung erzielt werden kann; wenn wir auf diese Weise bloß Zahlen zur Charakteristik ganzer Formenserien verwenden, ohne ihrer Erwägung preiszugeben, können wir statt Klarheit und Bestimmtheit der zusammengesetzten Ameisensystematik beizutragen, die Dinge noch mehr verwickelt darstellen. Jede zahlenmäßige Charakteristik soll also auf eine reelle biologische Grundlage gestützt und jede Zahl vom Standpunkt ihrer biologischen Bedeutung betrachtet werden!

Zum Schluß sei es mir erlaubt, einige praktische Bemerkungen zu machen.

Wie es bereits Alpatov (l. c.) und ich erörtert haben, für mehr oder weniger vollkommene Charakteristik der betreffenden Art, Unterart usw. einer gewissen Örtlichkeit, müssen Ameisen aus Nestern verschiedener Standorte (um die ökologische Variabilität in Betracht zu nehmen) und durchaus einer Reihe Nester entnommen werden, indem, soweit es möglich ist, die sehr jungen, neu entstandenen Nester (um die Familien- und Altersvariabilität zu berücksichtigen) stets zu vermeiden sind.

Wie es sich aus Erfahrung herausgestellt hat, mögen in vielen Fällen zuverlässige Ergebnisse erlangt werden, wenn wir jedem Nest je zehn zu einer und derselben Stase gehörenden Individuen entnehmen werden (Männchen, Weibchen und Arbeiter müssen stets getrennt untersucht werden); die Anzahl der Nester kann etwa dieselbe sein. In einigen Fällen ist es vorteilhafter, mehr Nester zu untersuchen, aber nur je 5—6 Stück zu entnehmen.

Es mag aber in Betracht kommen, daß diese Angaben nur in dem Falle vollkommen zutreffend sind, wenn wir es mit Arten zu tun haben, die einem schwachen Polymorphismus unterworfen sind. Insofern muß die Untersuchung der Arten *Formica*, *Campotonotus*, *Messor* usw. stets besonders vorsichtig vollführt werden, da in diesem Falle zehn einem Neste entnommene Ameisen zwar nur in sehr geringem Grade die wirklichen Verhältnisse des betreffenden Nestes wiedergeben können. Die praktische Anwendung in großem Maßstabe der biometrischen Untersuchungsmethode an

solche polymorphe Arten wird in Zukunft neue Bahnen der genaueren Berechnung und Ausgleichung der Polymorphismus-Variation einschlagen können. Im Laufe der Untersuchung werden wohl einige Merkmale entdeckt werden, nach deren Mittelwerten die polymorphen Arten ebenso leicht zu vergleichen sein werden, wie es jetzt für die Arten der Fall ist, wo kein Polymorphismus vorhanden oder schwach ausgeprägt ist. In einigen Fällen wird man sich bloß auf Vergleichung analoger Kasten (der Soldaten, der großen, mittleren und kleinen Arbeiter usw.) verschiedener Nester oder Formen beschränken müssen.

Die praktische Arbeitstätigkeit allein kann uns bestimmte Direktiven für die Aufräumung dieser Hindernisse aus unserem Wege verschaffen — es mag nur der Wunsch ausgesprochen werden, daß die Myrmekologen selbst in ihrer alltäglichen Arbeit zu weitläufiger Anwendung der schönen biometrischen Methode gelangt wären, die uns so lohnende und weitgreifende Hoffnungen angedeihen läßt!

Literatur.

- Alpatov, W. W., Die Variabilität und die untersten systematischen Kategorien. Journ. russe d. Zoologie Bd. 4. 1925 (russisch).
 — Die Definition der untersten systematischen Kategorien usw. Zool. Anzeiger Bd. 60, 1924.
- Arnoldi, K. W., Die ökologische und die Familienvariabilität von *Cardiocondyla stambulowi* For., Zeitschr. f. Morphologie und Ökologie der Tiere. Bd. 7. 1926.
- Emery, C., Formicidae, Fauna entomologica italiana. Firenze, 1916.
 — Les Pheidole du groupe mégacephala. Rev. zool. Afric., IV. 1915.
 — Notes critiques de Myrmécologie. XI. Ann. et Bull. Soc. ent. Belgique, 65. 1925.
- Jordan, K., Gegensatz zwischen geographischen und nichtgeographischen Variation. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 1906.
- Karva ajev, W. A., Beiträge zur Ameisenfauna d. Kaukasus usw. »Konowia«, Bd. 5. 1926.
- Kutter, H., Eine neue Ameise der Schweiz. Mitt. d. Schweiz. entom. Gesellschaft 13. 1925.
- Ruzsky, M. D., Formicariae Imperii Rossici, Kazan, 1905. (Die Ameisen Rußlands).
- Semenov-Tjan-Schansky, A. P., Die taxonomischen Grenzen der Art und ihrer Unterabteilungen. Berlin 1910.
- Wheeler, W., The Ants. New-York: 1913.
-