

6274

elit fremdleben Gieß
von Arnoldi
8/2. 1930

Sonderabdruck aus „Zoologischer Anzeiger“ 1930
Bd. 91, Heft 9/12, S. 267—283

Studien über die Systematik der Ameisen. VI

Von

K. V. Arnoldi

Moskau

Mit 5 Abbildungen



AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H.
LEIPZIG.

6924

Sonderabdruck aus „Zoologischer Anzeiger“ Bd. 91, Heft 9/12, 1930,
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig.

Studien über die Systematik der Ameisen. VI.

Eine neue parasitische Ameise, mit Bezugnahme auf
die Frage nach der Entstehung der Gattungsmerkmale
bei den parasitären Ameisen.

Von K. V. ARNOLDI.

(Entomologische Abteilung des Zoologischen Museums der Universität
Moskau. Mitteilung Nr. 61.)

(Mit 5 Abbildungen.)

Eingeg. 26. Juni 1930.

Im Sommer 1926 habe ich die Ameisengemeinschaften der Ost-
ukraine auf der Biologischen Donetz-Station in der Nähe der Stadt
Zmiev des Charkowschen Kreises untersucht. Während der Arbeit
traf ich eines Tages ein Ameisennest der *Myrmica scabrinodis*, in
welchem zusammen mit den geflügelten Weibchen und Männchen
dieser Art einige sehr sonderbare Männchen und Weibchen zu be-
merken waren, welche sich vor allem durch ihre geringe Größe und
schwächlichen Körperbau auszeichneten. Bei flüchtiger Betrach-
tung habe ich damals eine Reihe Eigentümlichkeiten dieser kleinen
geflügelten Ameisen bemerkt, aber ihnen keine besondere Be-
deutung beigemessen, da ich sie für anormale zwerghafte geschlecht-
liche Individuen der erwähnten *Myrmica* hielt.

Eine Reihe anderer Arbeiten lenkte mich davon ab, mich da-
mit zu beschäftigen, und erst im Jahre 1929 habe ich die Ameisen
aus dem im Jahre 1926 gefundenen Neste genauer untersucht. Es
erwies sich, daß die genannten kleinen geschlechtlichen Tiere, wenn
sie auch einen der *Myrmica scabrinodis* sehr ähnlichen Habitus
aufweisen, doch nicht zu der Gattung *Myrmica* gehören, sondern so
eigenartige Merkmale haben, daß sie nicht in eine der mir bekann-
ten Gattungen der Unterfamilie Myrmicinae einzuschließen sind.
Dabei sind einige Merkmale dieser eigenartigen Ameisen entschei-
dend und bestimmen recht genau ihre Stellung und gegenseitigen
Beziehungen zu gewissen Vertretern der betreffenden Unterfamilie.
Bevor ich aber zu der Analyse dieser Beziehungen und der Stellung
dieser Form zu der Gattung *Myrmica* übergehe, möchte ich die Be-
schreibung der neuen Gattung vorausschicken.

Symbiomyrma g. n.

Fühler bei ♂ und ♀ 12gliedrig. Maxillartaster 6gliedrig, Labial-
taster 4gliedrig. Keine Sporen an den Tibien des 2. und 3. Bein-
paares. Vorderflügel mit einer Kubital- und ohne Diskoidalzelle.

3

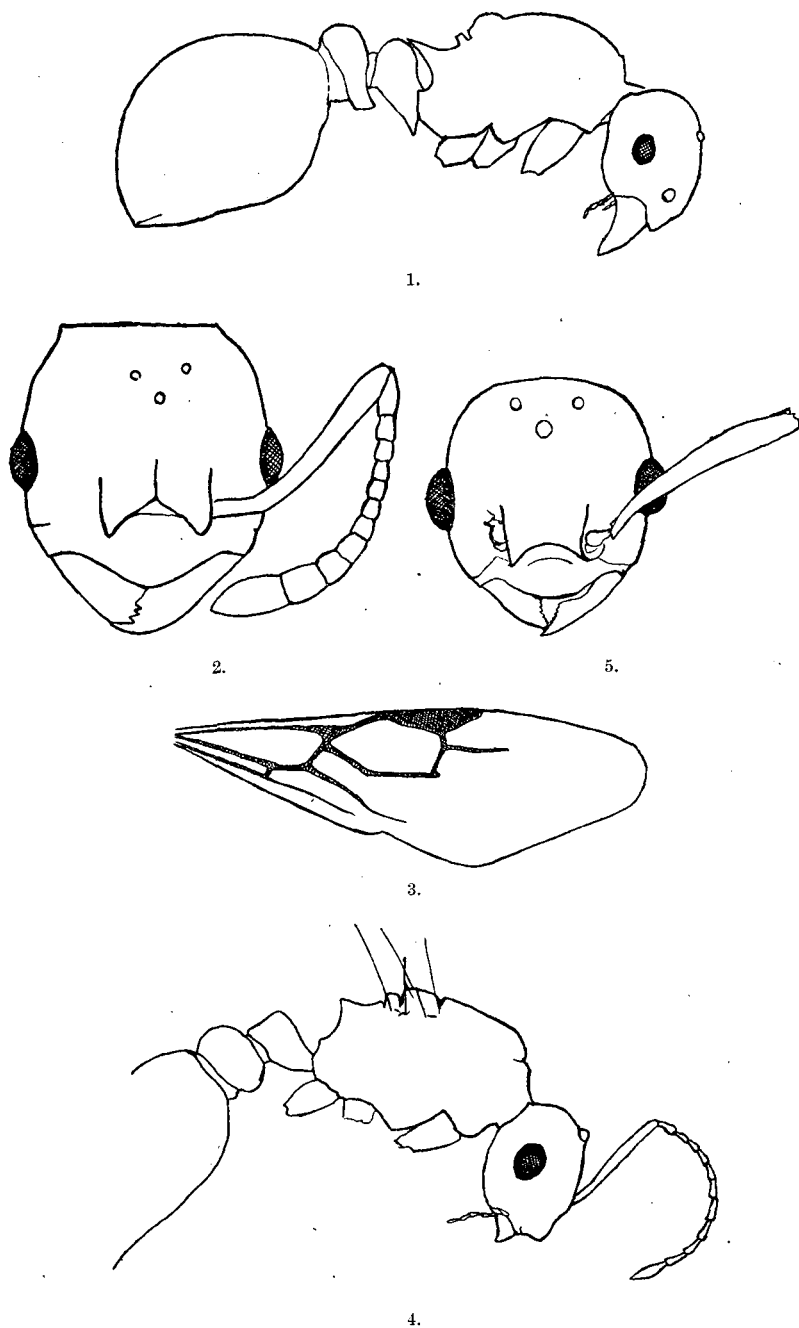


Abb. 1—5. *Symbiomyrma karavajevi* Arn.

1. Profilumriß des flügellosen ♀. 2. Kopf des flügellosen ♀. 3. Vorderflügel des geflügelten ♀.
4. Profilumriß des ♂. 5. Kopf des ♂.

Beim ♀ ist der Postpetiolus von unten mit einem massiven zahnartigen Fortsatze versehen, beim ♂ ist dieses Glied von unten kugelförmig erweitert, ohne Zahn. Der Stachel beim ♀ abwesend. Arbeiterkaste fehlt.

Symbiomyrma karavajevi sp. n.

♀. Kopf fast quadratisch, mit schwach abgerundeten Seiten, nach hinten etwas schmaler als vorn, mit breit abgerundeten Hinterecken. Augen groß, gewölbt, in der Mitte der Kopfseite gelegen; Ocelli vorhanden. Clypeus wie bei *Myrmica*; oben gewölbt, vorn abgestumpft. Mandibeln kurz, mit 2 großen und 4 sehr kleinen Zähnen. Stirnleisten und Fühlerscapus wie bei *Myrmica rugulosa* oder *rubra*. Scapus den Occipitalrand des Kopfes etwas überragend. 1. Funiculusglied kleiner als das 2. + 3; 3.—8. Glied fast quadratisch, etwas breiter als lang, die 3 letzteren bilden eine vom Funiculus kaum abgesonderte Clava.

Epinotumdorne dick, ziemlich kurz. Stielchen massiv. Fortsatz des Postpetiolus vorn zugespitzt, unten und hinten abgerundet. Von oben ist der Postpetiolus von vorn nach hinten gedrückt, breit, etwa zweimal breiter als der Petiolus. Gaster kurz und breit, kein Stachel.

Flügel fast durchsichtig und dicht behaart, die Form und die Einzelheiten des Geäders sind aus der Abbildung ersichtlich.

Skulptur wie bei den schwach skulpturierten *Myrmica*-Arten, z. B. bei *M. rugulosa*. Clypeus von oben und Stirnfeld (Area frontalis) sowie abschüssige Epinotumfläche glatt, stark glänzend; Stielchenknoten fein granuliert, mit schwachen Runzeln. Behaarung wie bei *Myrmica*. Färbung etwas heller als bei *M. rugulosa*, gelblich, der Kopf dunkler. Die Länge 4 mm.

♂ wie bei *Myrmica*. Kopf quadratförmig. Augen verhältnismäßig schwach entwickelt, in der Mitte der Kopfseite; von oben gesehen ist ihr Durchmesser gleich der Entfernung von den Augen bis zu der Vorderecke des Kopfes, aber kleiner als die Entfernung von den Augen bis zur Kopfhinterecke. Scapus sehr lang, Dreiviertel der Länge der Geißel gleich, an der Basis etwas gebogen. Das erste Geißelglied verlängert, gleich dem zweiten, etwas dicker als die nächsten; alle Glieder etwas länger als breit.

Epinotum mit verschiedenen entwickelten Dornen von kurzen Zähnen bis zu echten Dornen. Stielchen kurz, Petiolus mit einem dicken zylindrischen Teil. Flügel wie beim ♀. Skulptur schwach, Körper sehr fein granuliert. Braun, mit einfarbig gelben Beinen und Fühlern. Länge 4 mm.

Geflügelte ♀ und ♂ am 1. VIII. 1926 (Nr. 1197, Koll. ARNOLDI) in einem trockenen Eichenwalde auf einer Wasserscheide, in einem normalen Nest von *Myrmica scabrinodis*, welches unter dem faulenden Laub und zwischen den Baumwurzeln in der Erde gebaut war. Im September 1929 in demselben Walde ein Nest von *Myrmica scabrinodis* mit vielen flügellosen ♀ von *Symbiomyrma* (Nr. 4467). 20. IX. 1929 ein Nest derselben Ameise mit einigen flügellosen ♀ von *Symbiomyrma* (Nr. 4480) in einer ausgehauenen Waldblöße auf einer Wasserscheide zwischen zwei trockenen kleinen Schluchten in der Nähe der früheren Fundorte.

*Symbiomyrma karavajevi*¹ hat ihre Benennung zu Ehren des verdienten russischen Myrmekologen V. A. KARAVAJEV bekommen.

Das Fehlen der Arbeiterkaste, das Zusammenleben mit *Myrmica* und einige charakteristische morphologische Merkmale weisen deutlich auf den parasitären Charakter der neuen Gattung hin. Diese Tatsache bewog mich, vor allem die Literatur über die parasitären Ameisen zu Rate zu ziehen, in welcher schon einige Hinweise bezüglich der Parasiten in den Nestern von *Myrmica* zu finden sind.

In der europäischen Fauna werden 3 solche Parasiten angetroffen: *Myrmica myrmecoxena* FOR. (1894), *M. myrmecophila* WASM. (1910) und die in letzter Zeit von C. MENOZZI (1924)² beschriebene eigentümliche *Sommimyrmica symbiotica* MENOZ. Alle diese Formen wurden in *Myrmica*-Nestern gefunden. Außerdem hat C. EMERY noch 1907 nach einem einzigen Weibchen die eigenartige Ameise *Sifolinia laurae* EM. beschrieben, welche auch einige parasitäre Merkmale aufweist, doch ist ihr Wirt unbekannt geblieben. Hinsichtlich der systematischen Stellung der *Sifolinia* bemerkt EMERY (1909)³, daß diese Gattung der Gattung *Harpagoxenus* (Tribe Leptothoracini) am nächsten steht, welche nach ihrer Biologie der interessantesten Gruppe der »degenerierenden Sklavenhalter« einzureihen ist; späterhin aber (1916)⁴ wies er sie einer anderen Tribe (Pheidolini) zu.

Es ist von Interesse hervorzuheben, daß zwei von den erwähnten, in Europa mit *Myrmica*-Arten zusammenlebenden Formen zu derselben Gattung *Myrmica* gehören und alle für diese

¹ Es ist mir eine angenehme Pflicht, unserem verehrten Entomologen Prof. A. P. SEMENOV-TJAN-SCHANSKY meinen tiefsten Dank für seine liebenswürdige Beihilfe bei der Auswahl des Gattungsnamens auszusprechen.

² C. MENOZZI, Atti della Soc. d. Nat. e. Matem. di Modena. Ser. 6, v. 8, p. 6—8.

³ C. EMERY, Deutsche Ent. Zeitschr., 1909.

⁴ C. EMERY, Formicidae. Fauna Ent. Italiana. Firenze 1916, p. 76—77.

Gattung kennzeichnenden Merkmale besitzen, vor allem sehr charakteristische große kammförmige Sporen auf den Tibien.

Weder *Sommimyрма*, noch *Sifolinia* sowie *Symbiomyрма* haben kammförmige Sporen am zweiten und dritten Beinpaar. *Sifolinia* und *Symbiomyрма* (*Sommimyрма* wurde nach dem flügellosen ♀ beschrieben) unterscheiden sich auch von *Myrmica* sehr scharf durch das Geäder der Vorderflügel, wobei der Hauptunterschied darin besteht, daß für die Flügel von *Myrmica*, welche sich durch eine wegen der stets gut entwickelten Recurrensader geschlossene Diskoidalzelle auszeichnen, das Vorhandensein einer geschlossenen Kubitalzelle äußerst charakteristisch ist. Die letztere stellt eine Vereinigung der ersten und der zweiten Kubitalzelle dar und ist durch die vom Radius zum Kubitus verlaufende, doch den letzteren bei weitem nicht erreichende erste Transversokubitalader zur Hälfte geteilt. Bei *Sifolinia*, wo die Recurrens gut entwickelt und die Diskoidalzelle ganz geschlossen erscheint, ist nur eine Kubitalzelle vorhanden, ohne irgendeine Spur von Teilung. *Symbiomyрма* wird auch, wie aus der Beschreibung und der Abbildung klar hervorgeht, durch eine einfache Kubitalzelle charakterisiert, unterscheidet sich aber sehr scharf von der vorhergehenden Gattung durch die Abwesenheit der Diskoidalzelle infolge des in der Entwicklung zurückgebliebenen (Verkürzung) unteren Zweiges des Kubitus und des Mangels der Recurrens (s. weiter unten).

Demzufolge scheinen die Besonderheiten des Flügelgeäders und die Abwesenheit der kammförmigen Sporen die Annäherung der drei zu betrachtenden Gattungen an die Gattung *Myrmica* gänzlich auszuschließen. Auf Grund des Flügelgeäders und der Abwesenheit der Sporen muß dagegen *Sifolinia*, wie es EMERY auch getan hat, sowie anscheinend *Symbiomyрма* (wahrscheinlich aber auch *Sommimyрма*, was ohne eine Untersuchung der Flügel freilich nicht zu entscheiden ist) in die Tribe Pheidolini gestellt werden, während *Myrmica* zu der Tribe Myrmicini gehört.

Ich möchte sofort darauf aufmerksam machen, daß eine solche Stellung der europäischen Nestgenossen der Gattung *Myrmica* kaum als natürlich gelten kann; doch scheint es mir angemessen, ohne mich an dieser Stelle auf weitere Auseinandersetzungen darüber einzulassen, eine eingehende Zusammenstellung der *Symbiomyрма* mit anderen zu untersuchenden Gattungen sowie mit der *Myrmica* vorzuschicken.

Wie ich am Anfang dieser Abhandlung angegeben habe, erinnert *Symbiomyрма* nach ihrem Äußeren sehr an eine kleine *Myr-*

mica; das bezieht sich vielleicht noch mehr auf die Männchen als auf die Weibchen. Zweifelsohne sind auch *Sifolinia* und *Sommimyrmica* der Gattung *Myrmica* sehr ähnlich, leider sind die Männchen dieser Gattungen unbekannt. Soweit nach den Abbildungen und der Beschreibung zu beurteilen ist, scheint *Symbiomyrma* viel mehr der *Sifolinia* als der *Sommimyrmica* zu gleichen.

Bei einem im allgemeinen gleichen Habitus ist meine Gattung von *Sifolinia* außer durch den obenerwähnten Grundunterschied des Flügelgeäders durch folgende Besonderheiten zu unterscheiden: Die Form des Kopfes, welcher bei *Symbiomyrma* hinter den Augen nicht erweitert, sondern fast quadratförmig erscheint; eine besser ausgeprägte dreigliedrige Fühlerclava; die Stirnleisten, welche fast gar nicht gebogen sind und nach hinten nicht zusammenlaufen, sondern etwas auseinander weichen und vorn keine breiten rundlichen Lappen bilden, wie es C. EMERY für *Sifolinia* angibt (1916, l. c.); viel kürzere und weniger entwickelte Flügeladern.

Der Vergleich mit *Sommimyrmica* zeigt folgende Unterschiede: Die Fühlerclava ist nicht dick, mit einem zugespitzten letzten Glied, während sie bei *Sommimyrmica* breit und stumpf ist; mehrere für die *Sommimyrmica* charakteristische Merkmale fehlen bei unserer Gattung, wie z. B. die runde Vertiefung am hinteren Teile des Clypeus, der starke mesoepinotale Eindruck, die Rinnen auf der inneren Seite der Vordertibien, der Lappen und die Erweiterung auf dem Scapus. Ebenfalls ist die schwache Skulptur meiner Ameise im Vergleich mit *Sommimyrmica* anzuführen. Dabei weicht die erstere von beiden Gattungen durch eine sehr eigentümliche Besonderheit, ein vollkommenes Fehlen des Stachels, ab.

Der angeführte Vergleich läßt bedeutende Ähnlichkeit mit *Sifolinia* und größere Unterschiede von *Sommimyrmica* erkennen.

Die Ähnlichkeit der *Symbiomyrma* mit *Myrmica* ist, wie bereits erwähnt, sehr groß. Sie bezieht sich nicht nur auf die hauptsächlichsten morphologischen Merkmale (einige für die *Symbiomyrma* spezifische Merkmale ausgeschlossen), sondern auch auf eine Menge Einzelheiten in der Skulptur, der Behaarung und Färbung. Jedoch sind die angeführten spezifischen Merkmale so scharf ausgeprägt und einige so eigenartig, daß sie verdienen, noch einmal hervorgehoben zu werden.

Wenn man die Flügeläderung und die Abwesenheit der kammförmigen Sporen beiseite läßt, so treten bei dem Weibchen zwei charakteristische Merkmale hervor: Das vollkommene Ausbleiben des Stachels und das Vorhandensein des zahnförmigen Fortsatzes

am 2. Stielchenglied (Postpetiolus); die letztere Besonderheit ist in der Hinsicht von Interesse, daß sie den meisten Ameisen der Unterfamilie Myrmicinae eignet, welche sich nach ihrer Biologie als soziale Parasiten und Sklavenhalter zeigen. Das Männchen erinnert überhaupt sehr stark an das von *Myrmica rugulosa* und unterscheidet sich scharf durch die Größe des Fühlerschaftes (Scapus) von allen *Myrmica*-Arten, sogar von denen mit der höchsten Entwicklung dieses Gliedes, wie z. B. *M. rubra*. Aber der schärfste Unterschied von der Gattung *Myrmica* besteht in der Anzahl der Fühlerglieder, welche 12 beträgt und beim Weibchen gleich ist; bei *Myrmica* haben die ♂ 13, die ♀ 12 Glieder. Es unterscheiden sich überhaupt bei den Ameisen die Männchen durch ihre Gliederzahl von Weibchen und Arbeitern, meistens übertreffen sie die letzteren um ein Glied, bisweilen haben sie aber auch eine geringere Anzahl, wie z. B. *Tetramorium* und *Strongylognathus* (♀ 12, ♂ 10). Unter den paläarktischen Vertretern der Myrmicinae haben nur in einem Falle — bei einem eigenartigen, stark degenerierten Parasiten *Anergatus atratulus* — die Männchen und Weibchen einegleiche Gliederzahl, und zwar 11; *Symbiomyrma karavajevi* ARN. ist somit ein zweites Beispiel dieser Art mit 12gliedrigen Fühlern.

Alle übrigen genügend erforschten europäischen parasitären und halbparasitären Gattungen machen keine Ausnahme von der Regel. So haben bei *Harpagoxenus* ♀ und ♀ 11, ♂ 12 Glieder; bei *Myrmoxenus* ♀ und ♀ 12, ♂ 13 Glieder; bei *Formicoxenus* ♀, ♀ 11, die ergatoiden ♂ 12 Glieder. Alle diese Gattungen haben eine hinsichtlich der vollkommenen Entwicklung der einzigen kubitalen und diskoidalen Zelle ähnliche Flügeläderung. Andere Merkmale gestatten uns, dieselben ebenfalls in eine Tribu einzureihen, nämlich in die der Leptothoracini, was zum wenigsten für die ersten beiden durch die ihre Herkunft erklärenden Tatsachen bestätigt wird: Diese Tatsachen verbinden die ersteren mit der Gattung *Leptothorax*, mit deren Arten *Harpagoxenus* und *Myrmoxenus* leben.

Wie steht es mit *Symbiomyrma*? Wie ich schon vorbemerkt habe, muß diese Gattung infolge einiger Hauptmerkmale in die Tribu Pheidolini gestellt werden, wie es C. EMERY für *Sifolinia* getan hat (l. c. 1916), jedoch nicht in die Tribu Myrmicini. Es bleiben uns also gar keine Anhaltspunkte, die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung und ihre vermutliche Herkunft zu beurteilen.

Die Beantwortung dieser unklaren Frage hängt meiner tiefsten Überzeugung nach von der prinzipiellen Einstellung zu der wissenschaftlichen Systematik ab. Stellen wir uns auf einen rein formellen

Standpunkt und betrachten wir unsere Ameise auf Grund einer nach manchen höchst eigenartigen Merkmalen zusammengestellten Diagnose, so werden wir natürlich berechtigt sein, einen besonderen taxonomischen Wert bald dem einen, bald dem anderen Merkmal beizumessen, d. h. willkürlich zu klassifizieren, von dem systematischen Wesen des zu betrachtenden Tieres abweichend, indem wir es durch eine kurze und kategorische Diagnose ersetzen. Es ist aber ganz einleuchtend, daß die Klassifizierung keinen wissenschaftlichen Weg der Systematik darstellt! Nur eine tiefgründige Erforschung aller gemeinschaftlichen Merkmale, die bei den zu erforschenden Individuen zum Ausdruck und zur Entwicklung kommen, kann dem Forscher das nötige zuverlässige Material zu der einen oder anderen Schlußfolgerung verschaffen.

Was ergibt nun die eingehende Untersuchung der Merkmale in unserem Falle? Ich habe bereits erwähnt und betone nochmals die große Ähnlichkeit der *Symbiomyrma karavajevi* ARN. mit manchen *Myrmica*-Arten nach ihrem ganzen Äußeren. Diese Ähnlichkeit hängt zunächst mit einem bis ins einzelne gleichen Aufbau verschiedener Organe beider Ameisengattungen zusammen, wie z. B. den Einzelheiten des Thoraxbaues beim Männchen, der Form des Clypeus und der Stirnleisten usw.; zur Ergänzung und Vertiefung dieser Ähnlichkeit dient eine bemerkenswerte Gleichheit, eine vollkommene Identität in bezug auf die Verteilung der Härchen, die Färbung, besonders aber die Skulptur. Ein gutes Beispiel geben uns die feinsten und sehr charakteristischen Skulpturdetails des Kopfes beim Männchen, welche dieselben bei *Myrmica rugulosa* ganz genau wiederholen.

Somit gibt uns die aufmerksame Untersuchung eine Menge kleiner Merkmale verschiedenen Charakters und taxonomischen Wertes, welche ganz bestimmt engste Verwandtschaftsbeziehungen unserer Ameisen mit *Myrmica* bestätigen. Dieser Umstand gilt an und für sich als entscheidender Faktor, doch läßt uns eine sorgfältige Erforschung noch folgende meines Erachtens interessante und wertvolle Angaben erkennen.

Eine sorgfältige Untersuchung der Flügel von *Symbiomyrma* hat ergeben, daß verschiedene Individuen nach der Entwicklung und Ausdehnung der Adern des unteren distalen Teiles des Vorderflügels ungleich sind. Bei einigen geflügelten Weibchen meiner Kollektion ist das Geäder ganz typisch, d. h. es liegt nur eine Kubitalzelle vor, ohne jede Spur der ersten Transversokubitalader (Transverso-cubitalis); ebenfalls ist der distale Zweig des Kubitus, von

der Abzweigung der Basalader an, sehr kurz und ohne jede Spur einer Recurrensader, welche bei *Myrmica* anwesend ist und die Diskoidalzelle schließt; auf diese Weise lassen diese Weibchen keinen Hinweis auf das Vorhandensein einer Diskoidalzelle erkennen.

Etwas anderes hat die Durchsicht mancher Männchen aus den mir zur Verfügung stehenden 14 Exemplaren ergeben; 8 darunter zeigten sich den Weibchen ganz gleich, die übrigen aber hatten folgende Unterschiede: Bei manchen habe ich eine Tendenz zur Verlängerung der Aderenden, nämlich des Kubitus und Spuren der Recurrens bemerken können, ebenso wie, was von besonderem Interesse ist, der ersten Transversokubitalader, welche bei einer echten *Myrmica* zwar nur als eine Spur oder ein kleines Stück vom Radius in die Kubitalzelle hineinrückt und damit einen leicht ersichtlichen Hinweis auf die Einteilung dieser Kubitalzelle in zwei gibt, ein Merkmal, welches für die Gattung *Myrmica* außerordentlich kennzeichnend ist.

Es ist bemerkenswert, daß bei zwei Männchen die Entwicklung dieser Besonderheiten am linken und rechten Flügel etwas verschieden war. So zeigt der linke Flügel eines Männchens keine Abweichungen vom Typus, am rechten waren aber Spuren des Anfangs der Recurrens und der ersten Transverso-cubitalis zu bemerken; bei dem anderen Männchen waren am linken Flügel keine Spuren der letzten Ader, dagegen einer Recurrens zu entdecken, während am rechten die Flügel Recurrens so gut ausgebildet ist, daß sie die Diskoidalzelle fast schließt; dabei sind auch Spuren der ersten Kubitalader vorhanden. Bei den 4 übrigen Männchen sind beide Flügel nach dem Geäder ganz gleich; dabei hat der eine darunter keine Recurrens, dafür einige Spuren der ersten Kubitalader; bei dem anderen sehen wir Spuren der letzteren, die Diskoidalzelle wird aber von der Recurrens nur bis zur Hälfte geschlossen; die zwei letzteren haben Spuren der Recurrens, aber keine erste Transverso-cubitalis.

Ich habe diese zwei Tatsachen etwas eingehender erörtert, weil sie dafür zeugen, daß die wichtigsten taxonomischen Merkmale, welche wir als Gattungsmerkmale werten, gelegentlich eine bedeutende individuelle Variabilität aufweisen können.

Bis zu einem gewissen Grade sind andere Gattungsmerkmale von *Symbiomyrma*, nämlich die Größe und Entwicklung des zahnartigen Fortsatzes am 2. Stielchenglied beim Weibchen und die Erweiterung dieses Gliedes beim Männchen auch variabel, doch sind die Schwankungen dieser Merkmale bei weitem nicht so große

und Aufklärung bietende wie die Merkmale der Flügel. Am wichtigsten und interessantesten ist die Tatsache, daß die Veränderungen dieser Gattungsmerkmale (wenigstens der Merkmale der Flügel) in einer ganz deutlichen Richtung vor sich gehen, und zwar in der Richtung der Merkmale, welche für die Gattung *Myrmica* am meisten charakteristisch sind.

Wollen wir jetzt ins Auge fassen, daß die ganze Masse kleiner und intraspezieller Merkmale von *Symbiomyrma*, wie bereits erwähnt, auch der *Myrmica* gehören, so drängt sich ganz natürlich die Vermutung über die höchstwahrscheinliche Herkunft dieses Parasiten von einer *Myrmica*-Art auf, und zwar gerade aus dem Zyklus *scabrinodis* oder *rugulosa*.

Diese Voraussetzung scheint allein gerechtfertigt zu sein und schließt das Einreihen der *Symbiomyrma* in die ihr ganz fremde Tribe Pheidolini ganz aus. Ich habe keinen Zweifel, daß die eigenartige Gattung *Sifolinia*, welche mit der *Symbiomyrma* wohl viel Ähnliches zeigt und von C. EMERY auch in die erwähnte Tribe gestellt ist, in der Tat zu den Myrmicini gehört und in denselben Beziehungen zu *Myrmica* steht, wie eben unsere ukrainische Ameise. Obleich *Sommimyрма* etwas mehr von *Myrmica* abweichend ist, muß dieselbe doch ihre Stellung neben *Myrmica* finden und dieselben Verhältnisse zu der letzteren erkennen lassen, wie es für die vorhergehenden Gattungen der Fall ist.

Schließlich ist es von Interesse, zwei in die Gattung *Myrmica* eingereihte Formen zu erwähnen, nämlich *M. myrmecoxena* FOR. und *M. myrmecophila* WASM., welche von den Alpen in *Myrmica*-Nestern beschrieben worden sind. Sie haben wohl etwas Gemeinsames mit *Symbiomyrma* und *Sifolinia*, hauptsächlich in bezug auf gewisse Deformierung des 2. Stielchengliedes, an welchem bei *myrmecoxena* ebenfalls ein keilförmiger Fortsatz vorhanden ist; bei *Myrmica myrmecophila* ist dieses Segment sehr stark erweitert und zusammengedrückt, etwa wie bei *Symbiomyrma*. Leider liegt uns nur eine kurze Beschreibung von Männchen der ersten dieser Arten vor, die Weibchen der zweiten wurden ohne Flügel angetroffen, so daß nicht zu beurteilen ist, ob irgendwelche kleine Veränderungen im Flügelgeäder bestehen; allenfalls ist das kennzeichnendste Merkmal der Gattung *Myrmica* — die kammförmigen Sporen — bei diesen Ameisen vorhanden, und die Zugehörigkeit derselben zu dieser Gattung kann wohl kein Bedenken erregen.

Die Zusammenstellung aller genannten Formen gestattet uns, ein merkwürdiges allgemeines Bild zu entwerfen.

Auf Grund des oben Dargelegten kann mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß für alle 5 mit *Myrmica* zusammenlebenden Formen als Ausgangsmaterial einige Arten dieser Gattung anzusehen sind, und zwar in den verschiedenen Fällen verschiedene. Wollen wir diese meiner Meinung nach am nächsten liegende Vermutung zulassen, so müssen wir folgendes im Auge behalten. Das am ausführlichsten analysierte Beispiel — *Symbiomyrma karavajevi* ARN. — zeigt, daß diese Form als Vorfahren wahrscheinlich irgendwelche *Myrmica*-Arten hatte, welche *M. rugulosa* oder den kleinen Vertretern des Zyklus *scabrinodis* verwandt waren und alle der Gattung *Myrmica* eigenen Merkmale besaßen, d. h. das normale Flügelgeäder, die kammförmigen Sporen usw. Der Absonderungsvorgang, welcher, wie ich weiter unten auseinandersetzen werde, in der Entwicklungsgeschichte der Ausgangsform verhältnismäßig spät in Erscheinung tritt, hat nur wenige Merkmale berührt. Es steht zu vermuten, daß dieser Vorgang recht energisch verlief und zu dem Resultat führte, daß die ganze Menge kleiner, für die Ausgangsart charakteristischer Merkmale bis zu den Einzelheiten der Behaarung und Skulptur unangetastet verblieb, während manche Besonderheiten ein ganz anderes, vom ursprünglichen stark abweichendes Aussehen erlangten. Ohne Zweifel ging die Entstehung der neuen Form Hand in Hand mit der Entwicklung des Parasiteninstinktes, mit dem Verlust der Arbeiterkaste vor sich und muß der parasitären Lebensweise entsprechen, obgleich die eingetretenen morphologischen Veränderungen schwer als Anpassungen zu erklären sind.

Andere mit *Myrmica* zusammenlebende Ameisen sind leider zu wenig untersucht; falls wir aber ein analoges Schema auch auf diese anwenden wollen, so finden wir viel mit *Symbiomyrma* Gemeinsames. *Sifolinia* und *Sommimyрма* zeigen einen mit *Myrmica* übereinstimmenden Typus, dabei können wir die nächststehende, wahrscheinlich eben die Ausgangsgruppe angeben: Für die letztere Ameise ist das augenscheinlich die Gruppe *M. rubra*. Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß 2—3 Merkmale (vor allem das Fehlen der Sporen) bei allen drei Gattungen ganz gleiche Veränderungen erfuhren; die Veränderungen der übrigen von der Grundform abweichenden Merkmale haben aber ganz verschiedene Richtungen eingeschlagen und verschiedene Organe berührt. Um sich davon zu überzeugen, möchte ich als Beispiel den Bau der Fühler bei allen drei Arten vergleichen: Die Fühler der Weibchen von *Sifolinia* und *Symbiomyrma* unterscheiden sich von

Myrmica nur schwach und weichen voneinander nur durch die Dicke und Länge des Scapus ab, bei *Sommimyrmica* sind sie dagegen sehr verschieden und zeichnen sich durch das abgerundete letzte Glied aus, während die Männchen von *Symbiomyrmica* einen auffallend langen Scapus und eine verhältnismäßig reduzierte Geißel haben. Ebenso liegen die Dinge in bezug auf andere Merkmale. Sie weichen vom *Myrmica*-Typus bei verschiedenen Gattungen in verschiedenen Richtungen ab, und nur die gewisse Deformierung des 2. Stielchengliedes hat viel Gemeinschaftliches bei allen drei Arten. Hinsichtlich des letzten Merkmals sind ihnen auch die obenerwähnten, aus der Gattung *Myrmica* nicht heraustretenden Arten ähnlich, nämlich *M. myrmecoxena* und *M. myrmecophila*. Der Fortsatz des 2. Stielchengliedes ist bei der ersteren sowie bei *Symbiomyrmica* und *Sifolinia* sehr gut entwickelt, etwas schwächer bei *Sommimyrmica* und bei *M. myrmecophila* durch eine Erweiterung des ganzen Segmentes ersetzt.

Die angegebenen Tatsachen lassen, wie es mir scheint, manche interessante Schlußfolgerung ziehen. Es ist zwar wohl verständlich, daß, insofern diese bemerkenswerten Beispiele noch einer weiteren Analyse und Untersuchung bedürfen, unsere Schlußfolgerungen nicht als ganz kategorische aufgefaßt werden können.

Gehen wir der Schätzung des phylogenetischen Wertes beider aufgestellter Gruppen von Merkmalen nach — 1. der Merkmale, welche für die Vorfahren unserer parasitischen Ameisen charakteristisch sind, und 2. der Besonderheiten, welche jede der drei Gattungen sowie beide parasitäre *Myrmica*-Arten charakterisieren —, so tritt uns folgendes entgegen: Wir müssen, wie es scheint, das höhere phylogenetische Alter der ersten Gruppe von Besonderheiten anerkennen, nämlich der Entwicklung und Anordnung der Runzeln und der Punktierung verschiedener Skleriten des Ameisenkörpers, d. h. der Skulpturdetails und dergleichen Merkmale, welche oft nur kleine intraspezielle Formen unter den *Myrmica*-Arten oder einzelne Arten unterscheiden. Es scheinen auf dem Hintergrunde dieser kleinen, aber unverändert gebliebenen Merkmale auch bestimmte verhältnismäßig rasche Abänderungen einzelner Besonderheiten in verschiedenen Richtungen stattgefunden zu haben, indem diese Abänderungen so weit fortgeschritten sind, daß sie über die Schranken der Gattung *Myrmica* hinausreichen und von den Systematikern als Gattungsmerkmale aufgefaßt werden.

Ohne einem weitgehenden Theoretisieren geneigt zu sein,

möchte ich doch an dieser Stelle das unbezweifelbare Interesse betonen, welches die beschriebenen Verhältnisse erregen.

Die Frage betrifft das Problem der Entstehung der Gattung und der Gattungsmerkmale, ein Problem, welches sehr verwickelt erscheint und bekanntlich prinzipiell ganz verschieden anzugreifen ist, indem die Biologen dieses Problem auf Grund ganz entgegengesetzter Anschauungen zu lösen suchen. Ich möchte nur den grundsätzlichen und fruchtbaren DARWINSchen Gedanken über die prinzipielle Gleichheit des Prozesses der Entstehung der Art und der Gattung, unter Anerkennung der prinzipiellen Gleichheit der intra- und extraspeziellen Variabilität erwähnen, zugleich mit den bekannten widersprechenden Gedanken von COPE, welche bei uns unter anderen von einem so hochverdienten Genetiker wie PHILIPTSCHENKO vertreten werden.

Ich glaube nicht, daß die meinerseits angegebenen Tatsachen imstande wären, große Bedenken und Uneinigkeit hinsichtlich ihrer Schätzung von irgendeinem Standpunkte aus zu erregen. In unserem Falle treten die phyletischen Beziehungsverhältnisse so deutlich hervor, daß diese Verbindungen zwischen den Merkmalen verschiedener Formen, sowie die Ausgangspunkte der eingetretenen Merkmalstransformation, figürlich gesprochen, »greifbare« sind; nur der eigentliche Mechanismus der Veränderungen selbst, wohl ein genetischer, bleibt uns verborgen, durch Untersuchungen der Genetiker bisher noch nicht erschlossen.

Es bilden also in unserem Falle die Art- und Gattungsmerkmale ein eng verbundenes Ganzes. Dafür zeugt auch die Variation bei verschiedenen dieser Merkmale, welche wir als Gattungsmerkmale ansprechen und welche morphologisch wohl als solche gelten müssen. Ihre Variation, wie oben klar hervorgehoben ist, geht in der Richtung der ursprünglichen Besonderheiten, d. h. wie sie bei den Ausgangsformen vorhanden waren.

Das Gesamtbild zeigt uns, daß einige *Myrmica*-Arten Material für verhältnismäßig rasche, ungleichzeitige und in verschiedenen Richtungen verlaufende Umformungsvorgänge in bezug auf einige Merkmale lieferten und es noch jetzt tun, was anscheinend in Verbindung mit der parasitären oder halbparasitären Lebensweise steht. Einen charakteristischen Zug dieser Veränderung bildet z.B. eine gewisse Deformierung des 2. Stielchengliedes, sowie eine gewisse Reduktion der für die Gattung *Myrmica* charakteristischen Merkmale, wie der Sporen und des Flügelgeäders. In manchen Fällen ist der Reduktionsvorgang noch nicht weit fortgeschritten, ein Bei-

spiel hierzu bilden zwei wiederholt verzeichnete parasitäre *Myrmica*-Arten, welche wir ganz konventionell, wenn vom formellen morphologischen Gesichtspunkte auch ganz richtig in die Gattung *Myrmica* einreihen, ungeachtet der schon vorhandenen Veränderungen des Postpetiolus, welche für *Symbiomyrma* u. a. so sehr kennzeichnend sind.

Auf diese Weise beobachten wir die Entstehung und Entwicklung verschiedener Gattungsmerkmale aus einem im Grunde gleichartigen Material, welches uns in diesem Falle verschiedene *Myrmica*-Arten liefern. Diese Entwicklung, in den meisten Fällen aber eher eine Reduktion der Merkmale, führt zu einer Absonderung bestimmter Gruppen von Individuen in eine Gattung in Verbindung mit der parasitären Lebensweise, und zwar vielleicht als eine Anpassung an diese.

Dies ist im allgemeinen das Entstehungsschema der neuen Gattungen, wie es meiner Meinung nach auf Grund der dargelegten Angaben zu entwerfen ist. Hier ist gerade der Umstand charakteristisch, daß der Umformungsvorgang der Merkmale, welcher zur Absonderung neuer Gattungen führt, bisweilen vielleicht sehr schnell fortschreiten, dabei auch sehr weitgehend sein kann, was eben bei unseren Ameisenparasiten der Fall ist.

Es drängt sich wohl im betreffenden Falle von selbst die Frage auf, ob das angegebene Bild nur für die parasitären Organismen allein charakteristisch (vielleicht nur zulässig) sei, den normalen und ganz selbständig lebenden Arten aber gar nicht eigen. Hätten wir nur mit den letzteren zu tun, so würden wir nicht solch einen Zusammenhang und Aufeinanderfolge der Merkmale der Gattungen und Arten bemerken können, da die bei den parasitischen Formen zu beobachtenden Verhältnisse nicht notwendig für die ganze Natur zutreffen müssen.

Die Natur scheint an vielen Beispielen zu lehren, daß die Evolution der parasitären Gruppen viele eigenartige Besonderheiten erkennen läßt. Doch ist hier das grundsätzliche Moment, nämlich das genetische Wesen dieser Erscheinung im Auge zu behalten. Es ist leicht ersichtlich, daß es sich hier sowohl in den Schranken der geringsten taxonomischen Gruppierungen der Individuen wie auch in der Evolution der Arten, sei es ein Parasit oder eine freilebende Form, stets um diese oder jene Veränderung der genotypischen Struktur der Organismen handelt; es kann also von diesem grundsätzlichen Standpunkte aus kein prinzipieller Unterschied im

Mechanismus der Formbildung der ersteren und der letzteren bestehen.

Dieser wichtigste Umstand läßt uns das hier geschilderte Bild als ein auf die Vorgänge der Entstehung der Gattungsmerkmale prinzipiell allgemein anwendbares ansehen, so sehr auch die Schnelligkeit der Umformungen oder der Charakter und die Tiefe der Merkmalsveränderungen bei den parasitären Organismen von denselben anderer Arten verschieden sein können. Beispiele der parasitären Ameisen aus der Gruppe *Myrmica* bestätigen diesen Satz abermals. Zugleich zeigen sie uns gut, inwieweit die in ihrer Evolution weit fortgeschrittenen Merkmale, welche wir als Gattungsmerkmale ansprechen, mit den Ausgangsmerkmalen der Arten verbunden sind; diese Verbindung scheint uns keine Anerkennung prinzipieller Unterschiede zwischen derselben zu gestatten, es sind also für die Gattungsmerkmale keine besonderen Gesetzmäßigkeiten zu suchen, die außerhalb der allgemeinen genotypischen Organismenstruktur liegen; die letztere wird in neuester Zeit immer vollkommener und tiefergehender auf dem Wege der Genetik ergründet.

Zum Schluß möchte ich nur kurz ein für die Evolution der in ihrer Lebensweise manche Charaktere des sozialen Parasitismus aufweisenden Ameisen charakteristisches Moment besprechen. In der ziemlich reichen Literatur über die Biologie und Herkunft der parasitären und sklavenhaltenden Ameisen ist diese Frage wiederholt umstritten worden; deshalb möchte ich nur ein ganz allgemeines Bild geben, um manche in der systematischen Literatur neu angegebene Tatsachen zusammenzufassen.

Als besonders charakteristisch und wichtig muß für die Evolution der parasitären Ameisen der allgemeine Satz gelten, daß die parasitären oder halbparasitären, teils auch sklavenhaltenden Ameisengattungen systematisch denjenigen Gattungen näher verwandt sind, deren Arten Wirte der betreffenden Parasiten darstellen, eine Tatsache, die Anlaß zu weitgehenden phylogenetischen Verallgemeinerungen gibt. Selbst in den Fällen, wo die äußeren Besonderheiten keinen Grund für die Feststellung eines direkten phyletischen Zusammenhanges zwischen dem Parasiten und dem Wirte zu geben scheinen, läßt die entsprechende sorgfältige Untersuchung diesen Zusammenhang behaupten (ungeachtet einiger morphologischer Merkmale), wie er augenscheinlich bei den drei beschriebenen parasitären, in den *Myrmica*-Nestern lebenden Gattungen besteht. Gelegentlich kommt aber ohne Zweifel ein wieder-

holter Wechsel der Wirte und Anpassung an das Leben mit einer anderen Art zustande.

Es ist von Interesse zu bemerken, daß fast alle großen, jetzt blühenden Myrmicinen-Gattungen, sowohl die paläarktischen wie die nearktischen, ganze Serien verschiedenartig gestalteter parasitischer Formen, darunter sogar einige Sklavenhalter, gegeben haben. Die unten angeführte kurze Liste mag diesen Umstand illustrieren. Es ist zu betonen, daß manche der hier erwähnten Ameisen-Symbionten nur provisorisch zu solchen gestellt werden können, weil ihre Morphologie und Biologie noch zu ungenügend bekannt ist. Es ist demzufolge ganz wahrscheinlich, daß einzelne darunter sich im weiteren als xenobiotische, aber nichtparasitische Arten erweisen werden.

Mit der großen Gattung *Leptothorax* leben folgende zusammen: *Chalepoxenus* (2 Arten), *Epimyрма* (2 Arten), *Myrmoxenus* (1 Art), *Harpagoxenus* (2 Arten), dabei gehört die letztere zu der biologischen Gruppe der »degenerierenden Sklavenhalter«. Mit der umfangreichen Gattung *Monomorium* leben: *Epixenus* (3 Arten), *Wheeleriella* (1 Art), *Phacota* (2 Arten), *Paraphacota* (1 Art), *Xenohyboma* (1 Art), *Epoecus* (1 Art). Mit *Pheidole*: *Sympheidole* (1 Art), *Epipheidole* (1 Art) in Nordamerika. Mit *Tetramorium*: *Anergates* (1 Art) und *Strongylognathus* (2 Arten, eine von diesen mit vielen Rassen) u. a.

Die Mehrzahl der genannten Formen hat nahe systematische Beziehungen zu ihren Wirten, nur bei wenigen Arten sind diese Beziehungen unklar, das liegt aber wahrscheinlich an unserer geringen Bekanntschaft mit diesen Formen.

Von sehr großem Interesse sind zwei Beispiele des xenobiotischen Zusammenlebens, nämlich das Vorkommen der *Formicoxenus nitidulus* in den Nestern der roten Waldameise, *Formica rufa*, in Europa und *Symmyrmica chamberlini* mit *Myrmica (Manica) mutica* in Nordamerika. Beide Formen stehen wohl einander sehr nahe und erinnern dabei sehr stark an die Gattung *Epimyрма* (die vor kurzem von *Formicoxenus* noch nicht abge sondert war), deren Arten mit *Leptothorax* leben. Die Herleitung der *Epimyрма* von der letzteren scheint gerechtfertigt und wird durch die ganze Morphologie der ersten Gattung sowie durch die Merkmale von *Formicoxenus nitidulus* unterstützt.

Auf diese Weise sehen wir hier augenscheinlich eine schroffe Abweichung von den Ausgangsformen und eine Anpassung an das Leben in den Nestern sehr entfernter Arten. Ebenso interessant ist

ein anderer Fall: Das Zusammenleben von *Leptothorax emersoni* und *glacialis* mit *Myrmica brevinodis* in Nordamerika.

Es ist mir unmöglich, in vorliegender Abhandlung mich auf nähere Erörterung dieser Verhältnisse einzulassen; es würde zu weit gehen, um so mehr, da die angegebenen Beispiele das allgemeine Bild, wie es mir scheint, recht deutlich darstellen.

Allerdings scheinen diese oder jene symbiontischen Beziehungen mit weitverbreiteten, tätigen und gut gedeihenden Arten für die anderen Ameisen höchst vorteilhaft zu sein. Es liegt daher nahe zu denken, daß die blind und verschieden gerichtet fortschreitende Variabilität, welche eben die Grundlage der Formbildung darstellt, in verschiedenen Fällen unter dem Einfluß dieses mächtigen Faktors der Nützlichkeit ganz selbständig ein und denselben Weg einschlägt; vielleicht sind sogar kleine Veränderungen der Instinkte oder die Anpassungsveränderungen in der Struktur für die weitere Richtung des ganzen Evolutionsvorganges entscheidend.

Immerhin scheinen das verhältnismäßig seltene Vorkommen und die große Abgesondertheit der meisten parasitären Formen darauf hinzuweisen, daß, so groß auch die Bedeutung der Nutzbarkeit bei diesem Zusammenleben und so beträchtlich und mannigfaltig die Variabilität der Genotypen während des Entwicklungsverlaufes auch sind, doch das erste Moment das der Evolution ist, wobei ihre ersten Schritte sehr schwierig und verwickelt sind; es gelingen daher sozusagen aus einer Menge möglicher Fälle nur sehr wenige; sind aber die ersten Stufen dieser Entwicklung vorbei, so kann die Anpassung an die parasitäre Lebensweise sehr weit und recht schnell vor sich gehen, indem sie durch einen vollkommenen Verlust der Arbeiterkaste und der Flügel bei einem Geschlecht abgeschlossen wird, sowie durch den Gewinn derartiger eigentümlicher Merkmale begleitet wird, wie es z. B. beim Männchen von *Anergates atratulus* der Fall ist, wo die Ameise zu irgendeiner selbständigen Lebenstätigkeit nicht mehr fähig ist.

Es ist zu hoffen, daß weitere Untersuchungen viele neue Tatsachen auf dem besprochenen Gebiete bringen werden; die eingehendere Erforschung der bereits festgestellten Fälle des parasitischen Zusammenlebens wird vielfache höchst interessante Evolutionsmomente zum Vorschein bringen, und dadurch wird das so ganz allgemein entworfene Bild viel klarer und anziehender werden.
