grad, östlich durch den 16. und westlich etwa durch den 34. Längengrad (von Sierra Leone bis fast zum Victoria Nyanza) begrenzen lassen. Das Verbreitungsgebiet ist somit ein aequatorial-tropisches und beschränkt sich auf die waldreichen, feuchtheißen Teile von Afrika.

Kritische Untersuchungen über Ameisenpsychologie.

Von

Dipl.-Ing. **Robert Stumper,** Luxemburg.

Das Ameisenleben stellt mannigfache Probleme: physiologische, ethologische, soziologische, psychologische und endlich als Synthese aller: die philosophische Fragestellung. Diese Vielheit ist eben durch die Mannigfaltigkeit der Ameisenbehavior bedingt. Am interessantesten, aber auch am schwierigsten gestaltet sich zweifelsohne das Kampfproblem der psychologischen Bewertung dieser Hymenopteren. Kampfproblem deshalb, weil die Meinungen sehr geteilt sind: meinen doch die einen, die Ameisen besäßen alle Tugenden und Laster des Menschen, während andere behaupten, sie seien nur dumme Reflexautomaten. Zwischen beiden Anschauungen stehen die Fachmyrmekologen Forel, Wheeler, Emery, Escherich, Wasmann, Donisthorpe, Bouvier, Pieron, v. Buttel-Reepen, Brun u. v. a. Diese Autoren schreiben den Formiciden ein ausgeprägtes Instinktleben verbunden mit einem stark entwickelten Gedächtnis zu. (Artgedächtnis plus Individualgedächtnis.)

Neuerdings glaubt nun der bekannte Frankfurter Geruchspsychologe Hans Henning zu dem Schluß berechtigt zu sein, die Staatenbildung der Ameisen beruhe auf rein peripheren Prozessen. Zentrale, d. h. psychologische Vorgänge seien nicht nötig zur Erklärung der Staatenbildung. Das soziale Leben dieser Insekten sei bedingt einzig und allein durch eine positive Reaktion auf die Perzeption von Ameisensäuregeruch![1])

Der Psycholog N. Braunshausen resümiert die neue Theorie — die übrigens von sämtlichen Myrmekologen z. T. stillschweigend abgelehnt wird — folgendermaßen: „Auf eine merkwürdige Tatsache aus dem Gebiet der Reizschwelle hat Henning aufmerksam gemacht. Er erklärt die Entstehung der Ameisenfährten durch die Ausscheidung von Ameisensäure. Während nun Henning selbst nach 10—12 Überquerungen von Ameisen über ein Blatt Papier Ameisen-

[1]) H. Henning, Geruchsfährte u. Reaktionsstruktur der Ameise. Zeitschr. f. Psychologie, 1915, Heft 4.

säure wahrnahm, brauchen die Ameisen 50—100 Überquerungen, ehe für sie eine Fährte ausgebildet ist. Das Geheimnis der Staatenbildung bei den Ameisen wäre demnach darauf zurückzuführen, daß eine Überzahl von Individuen nötig ist, um die biologisch wichtigen Fährten zu erzeugen. Diejenigen Kolonien, deren Reizschwelle diesen Bedingungen nicht entspricht, gehen nach dem Gesetz der Auslese zugrunde."[2]) — Das wäre in knapper Form die Theorie Hennings. Ich habe nun im Laufe des Sommers 1919 einige Versuchsserien angestellt, um die neue Theorie kritisch zu prüfen. Bevor ich zur experimentellen Kritik schreite, schicke ich einige unumgängliche Worte deduktiv-sachlicher Kritik voraus.

I. Kritik der Schlußfolgerungen Hennings.

Nachdem die erstaunliche Heimkehrfähigkeit der nestbeständigen Ameisen fast ein Jahrhundert lang als ein unentwirrbares Rätsel gegolten hatte, ist es heutzutage wenigstens in seinen groben Umrissen gelöst. Jahrzehntelang arbeiteten Forscher, wie Lubbock, Forel, Wasmann, Brun, Piéron, Turner usw., an dieser Aufgabe, deren aktuelle Lösung wir in einer kombinierten Leistung der verschiedenen nachweisbaren Sinne, in Verbindung mit einem stark ausgeprägten Gedächtnis sehen. Der Schwerpunkt dieser Erkenntnis liegt in der Tatsache, daß die verschiedenartigen Sinneseindrücke sich assoziieren und bei der Orientierung im biologischen Raum in Kraft treten können. Wirksam sind, wie gesagt, alle nachweisbaren Sinne (mit Ausnahme vom Geschmack):

1. **Lichtsinn:** Perzeption der Qualität und der Gestalt.
2. **Tastsinn:**
3. **Geruchsinn:** } deren Kombination, resp. Komplikation ist der topochemische Sinn, d.h. die Wahrnehmung von Geruchsformen vermittelst der bewegl. Fühler.

Die Geruchsempfindungen der Formiciden nehmen in der biologischen Rolle den Hauptrang ein: es ist vor allem die Perzeption von Geruchsqualitäten, welche die Ameisen über ihre Nestzusammengehörigkeit unterrichtet, auch bildet die Perzeption von Geruchsqualitäten und Geruchsformen die Basis der Heimkehrfähigkeit. Diese Tatsachen stempeln die Ameisen zu vor wiegenden Geruchstieren.

4. **Muskelsinn:** Perzeption von aktiven Drehungen und Abschätzung der abgegebenen Muskelenergie.

Daß die Sinneseindrücke aber auch zentral verarbeitet werden, ergibt sich aus folgenden zwei Tatsachen:

1. Die Handlungen der Ameisen[3]) sind durch bekannte physiologische Faktoren nicht eindeutig bestimmt. Wir sind deshalb gezwungen, in der Kausalreihe der Handlung das Vorhandensein gewisser psychischer Zwischenglieder anzunehmen.

[2]) N. Braunshausen, Einführung in d. experiment. Psychologie, 1919.
[3]) Vgl. K. Escherich, Die Ameise, II. Aufl. 1917. — G. Kafka, Tierpsychologie, I. Bd. 1914.

ohne aber dabei zu vergessen, daß der physiologische Verlauf keineswegs gestört wird; daß wir mit anderen Worten das physiologische Korrelat der betreffenden psychischen Faktoren (z. B. Gedächtnis) eben noch nicht kennen.

2. Eine weitere Stütze der obigen Erkenntnis bringt die Forschung des Ameisenhirnes[4]); dessen anatomisch-histologische Besonderheiten in folgenden Tatsachen gipfeln:

a) Mächtige Entwicklung der pilzförmigen Körper (Corpora pedunculata).

b) Faltung der Hirnoberfläche.

c) Vorhandensein eines Filzes von zahllosen Assoziationsfasern, welche alle Hirnteile untereinander verbinden.

d) Phylogenetisch späte Entwicklung der Corpora pedunculata und zwar maximale Entfaltung gerade bei den sozialen Hymenopteren.

Diese Ergebnisse neuerer Forschung[3]) [4]) scheint Henning wesentlich unterschätzt, wenn nicht einfachhin ignoriert zu haben, wenn er von einem Überwiegen der peripheren Prozesse spricht und die zentralen Leistungen herabzuwürdigen versucht.

H. Henning behauptet des weiteren, alle künstlichen Zwingerversuche seien zum psychologischen Zwange eingeengt. Gewiß, man darf die Versuche im künstlichen Nest nicht überschätzen, speziell bei biologischer Fragestellung; jedoch ist bei rein psychologischen Forschungen das Formicarium nicht nur vorteilhaft, sondern geradezu unumgänglich notwendig und besonders lehrreich. Die Aussage Hennings — womit er obige Behauptung stützt —, daß die Ameisen im künstlichen Nest nie weibliche Geschlechtstiere erzeugen, ist offenbar falsch und zeugt von einer ungründlichen Einsicht in die Literatur. Es sind bis heute folgende, wenn auch seltene Fälle bekannt gegeben:

a) Lubbock erzielte 1883 Weibchenerziehung bei *Formica fusca*.[5])

b) Wasmann bringt zwei Fälle: *Formica sanguinea* und *Formica truncicola*.[6])

c) H. Donisthorpe berichtet neuerdings über Weibchenerziehung bei *Myrmecina graminicola*.[7])

Pater G. Wasmann teilte mir über obige irrige Meinung Hennings brieflich folgendes mit: „Die Ansicht Hennings, daß deswegen, weil in künstlichen Beobachtungsnestern besonders bei *Formica* aus den befruchteten Eiern der Königin gewöhnlich nur Arbeiter, keine Weibchen erzogen werden, die aus künstlichen Nestern gewonnenen Beobachtungsresultate wertlos seien für die Kenntnis der Ameisenbiologie und -psychologie, ist schon in

[4]) Siehe: H. Pietschker, Gehirn der Ameise. — H. F. Ziegler, Gehirn der Insekten.

[5]) Lubbock, Ameisen, Bienen und Wespen, 1883.

[6]) Wasmann, E., Ameisen u. Ameisengäste von Luxemburg 1908.

[7]) H. Donisthorpe, Myrmecophilous Notes for 1917. Entomol. Records. Vol. 31.

sich falsch. Es handelt sich um eine Instinktregulation, die gerade für den Wert der künstlichen Nester für die Ameisenpsychologie spricht. In geschlossenen Beobachtungsnestern erziehen die Arbeiter aus den befruchteten Eiern deshalb keine Weibchen, 1. weil sie den Eindruck haben, daß den Geflügelten der Ausweg zum Paarungsflug unmöglich ist und 2. weil sie einer größeren Arbeiterzahl, nicht aber einer Vermehrung der Kolonie durch Geschlechtstiere unter diesen Umständen bedürfen." — Diese Angaben Wasmanns werden bekräftigt durch den oft beobachteten Fall, wo weisellose Kolonien sekundär ergatoide Weibchen erzogen, indem die Arbeiterinnen eine ihrer Mitbürgerinnen durch reichlichere Nahrung (vielleicht spielt auch die Qualität eine Rolle?) zur Königin umbildeten. Beispiel: *Polyergus* rufescens.[8]) Beide Erscheinungen, die Aufzucht von Ersatzköniginnen und die Nichterziehung von Weibchen, rechnet man zu den Instinktregulationen bzw. unter die sozial-psychologischen Korrektionen der Ameisen, deren Basis individuelle Erfahrungen sind, auf Grund welcher sie ihr instinktives Verhalten zweckmäßig ändern.

Wir haben schon gesehen, daß Henning in seiner grundlegenden Arbeit den Ameisen vorwiegend peripher ausgelöste Handlungen zuschreibt und der Ansicht huldigt, die zentralen Vorgänge seien bisher gewaltig überschätzt worden. Hiergegen ist nun manches einzuwenden.

Zum ersten ist die Trennung zwischen peripheren und zentralen Prozessen keineswegs so strikt durchführbar, jene liefern diesen das nötige Aufbau- und Verarbeitungsmaterial. Die Unterscheidung zwischen beiden mag wohl didaktischen Wert haben, besteht aber in Wirklichkeit nicht. Henning meint wohl, daß die Gedächtnis- und Assoziationsfunktionen, sowie der psychologische Antrieb der Handlungen bei der Ameise nicht so stark entwickelt seien, wie bisher allgemein angenommen wurde, daß mithin für das Behavior dieses Insektes fast ausschließlich die aktuellen peripheren Sinneserregungen ausschlaggebend seien. Das mag teilweise wahr sein, bedarf aber einer weitgehenden Untersuchung. Dagegen spricht ein beredtes Wort die Anatomie des Ameisenhirnes und sodann speziell die unabsehbare Kette experimenteller Ergebnisse der Forschung über die Orientierung auf Einzelreisen. Wenn Henning behauptet: „Ich konnte die Mneme beim Tiere (Ameise) nicht vorfinden", so muß man dieses Urteil äußerst kritisch aufnehmen. Was versteht man unter Mneme? R. Semon, der diesen Begriff, unter Anlehnung an Hering, gebildet und ausgebaut hat, sieht in der Mneme jene Grundfunktion der lebenden Substanz, erlebte Erregungen latent zu behalten und unter bestimmten Bedingungen wieder zu erleben (Assoziation!). Engramme nennt er diese Originalerregungen und Ekphorien ihr

[8]) Wasmann, Die ergatogynen Formen bei den Ameisen u. ihre Erklärung. Biolog. Zentralblatt V, 15.

sekundäres, späteres Wiederwachwerden. Die Gesamtheit aller Engramme nennt er Mneme. Semon führt alle reproduktiven Phänomene der organischen Welt auf die Mneme zurück: so das Gedächtnis der Tiere und Menschen, die rhythmischen Bewegungen der Strandwürmer, die Schlafbewegungen der Pflanzen und auch die Vererbung. Alle diese Erscheinungen sind nach Semon also verschiedene Formen einer Grundfunktion, der Mneme, dem erhaltenden Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Henning wendet sich nun speziell gegen diese Begriffsbestimmung. Aus seinen Versuchen will er ableiten, daß der Standpunkt Semons verfehlt ist. Für ihn können obige heterogene Manifestationen keinen gemeinsamen funktionellen Untergrund haben. Und doch haben sie denselben organischen Untergrund, das Protoplasma!! In Anbetracht dieser Tatsache allein ist für mich die Synthese Semons eine wertvolle Gedankenarbeit, wenn auch die Kritik Hennings an sich berechtigt sein mag. Im engeren tierpsychologischen Sinne ist diese Kritik aber offenbar verfehlt. Unter Mneme in diesem spezielleren Sinne verstehen wir doch die Funktionen des individuellen und des erblichen Gedächtnisses (Instinkt); und diese Funktionen leugnet kein Forscher, nicht einmal Henning selbst, unlogischerweise! Die Ameisen besitzen tatsächlich ein relativ hochentwickeltes Gedächtnis, ein vorwiegend erbliches Sachgedächtnis und ein vorwiegend individuelles Ortsgedächtnis, deren Gesamtheit eben die Mneme ausmacht. Ich sage: ein vorwiegend erbliches Sachgedächtnis, weil im Sachgedächtnis (Instinkt) der Ameisen vorwiegend Inhalte vorkommen, die die nähere Umgebung der Ameisen betreffen; so beruht das taktile Wiedererkennen von Artgenossen, das Erkennen von Brut, das olfaktiv-optisch-taktile Erkennen von Symphilen und die hieraus erfolgenden Handlungen auf dem erblichen Sachgedächtnis; ein vorwiegend individuelles Ortsgedächtnis will besagen, daß die weitere Umgebung jene Gedächtniseindrücke bildet, welche in der Raumorientierung — neben anderen — verwertet werden und deren Komplex individuell erworben ist. Diese Unterscheidung soll aber keine reale Verschiedenheit zwischen Nah- und Fernreisen ausdrücken; sie gibt nur einer Verschiedenheit der verwerteten Elemente Ausdruck.

Denn auch individuell erworbenes Sachgedächtnis besitzen die Ameisen, das sich beim Wiedererkennen von Nestgenossen auf Grund obfaktiver Reize äußert. Es liegt daher eine offene Inkonsequenz seitens Hennings vor, wenn er an einem Orte behauptet: „Ich konnte die Mneme nicht vorfinden" und an einer anderen Stelle schlußfolgert, die Ameise reagiere auf die Bekanntheit bzw. auf die Unbekanntheit von Reizen.

Die Versuchsanordnung dieses Forschers ist folgende: Werden mit einem Pinsel künstliche Geruchsspuren von Ameisensäure (Formel H. COOH e. Abkürz.) gezogen, so werden sie von *Formica*

rufa hin und her begangen. Ähnlich wirken die ameisensauren Salze, Formaldehyd, d. h. Stoffe, die im Geruchsbereich von H. COOH liegen. Außerdem bringt Henning einzelne mit H. COOH bepinselte *F. rufae*-Arbeiter auf ein natürliches Nest und konstatiert, daß diese nicht totgebissen werden. Mit anderen Geruchsstoffen bepinselte Tiere werden unweigerlich getötet. Aus diesen Experimenten, die sozusagen ausschließlich an *Formica rufa* angestellt worden waren, schlußfolgert Henning:

„Jede Ameisenfährte, sowohl der Hinweg als der Rückweg, wird durch Ameisensäure gebildet." Das scheint denn doch zum mindesten eine sehr gewagte Verallgemeinerung zu sein, da nur die höheren Formiciden (die Subfamilie der *Camponotinae*) Ameisensäure ausscheiden. Außerdem kommen im Ameisenleben andere Gerüche vor als Ameisensäure! Doch hierüber weiter unten.

Ein anderes Resultat, philosophisch und psychologisch unstreitbar das wichtigste, bringt Henning in folgender Form: „Die Staatenbildung entspricht keinem sozialen Instinkt oder gar einer Intelligenz, die für den Menschen vorbildlich sein könnte, sondern der einfachen sinnlichen Tatsache, daß hinsichtlich der Massenaktion nur solche peripheren Reizungen auf jedes Individuum Einfluß nehmen, die von der Mehrzahl der übrigen Individuen verursacht sind. Der Grund der Staatenbildung liegt in einer relativ hohen Geruchsschwelle für selbstproduzierte Ameisensäure und einer positiven Reaktion des Geruchstieres auf diesen Riechstoff."

Gegen solche extreme Behauptungen sind a priori folgende Objektionen zu erheben:

Erstens wird Ameisensäure in genügender Quantität nur von den morphologisch und sozial höher organisierten, also auch phylogenetisch später entstandenen Formiciden hervorgebracht; die Arten der niederen Subfamilien der *Ponerinae*, *Myrmicinae* und *Dolichoderinae* erzeugen die Säure nicht oder nur in geringer Menge und scheiden dieselbe dann nicht aus (bzw. nur beim Stich), da sie keinen Spritzapparat besitzen. (Siehe hierzu meine Arbeiten über die Chemie des Ameisengiftes in den Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris. Januar und Februar 1922.)

Zweitens überdecken vielfach andere starke, von den Geruchstieren selbst hervorgebrachte Gerüche den eventuell vorhanden sein könnenden Ameisensäuregeruch. Die tropische Art *Paltothyreus tarsatus* verbreitet einen starken Aasgeruch; *Forelius foetidus*, unsere einheimische Dolichoderinae *Tapinoma erraticum*, ihre südlichen Artgenossen, sowie die *Bothriomyrmex*-Arten riechen fruchtig-aromatisch nach Methylheptenon (vielleicht ein Ameisensäureester?); *Myrmica rubra* erzeugt in minimaler Menge einen ähnlichen Geruch; ja sogar die Camponotinae-Arten *Lasius fuliginosus* und *Lasius emarginatus* verbreiten einen intensiven Geruch, der etwas an Trinitropseudobutyltoluol erinnert. Und damit ist die Geruchsskala der Ameisen noch gar nicht erschöpft. Diese Gerüche gehören, wie man leicht einsehen kann, keineswegs

in den Bereich der Ameisensäure, und doch reagieren die betreffenden Ameisen positiv auf dieselben.

Drittens ist die chemische Natur der Ameisensekrete und -exkrete noch allzu wenig bekannt, um behaupten zu können, diese Stoffe enthielten alle Ameisensäure.[9])

Viertens ist besonders hervorzuheben, daß die Lösung der Frage, was die Ameisenkolonie zusammenhält, nicht identisch ist mit dem Problem der Entstehung der Vergesellschaftung bei diesen Hymenopteren. Henning wirft beide Probleme in denselben Kasten. Kein Wunder, wenn seine Schlußfolgerungen dann falsch werden! Er spricht permanent von Staatenbildung und erklärt diese durch die anziehende Kraft des Ameisensäuregeruchs. Ebensowenig wie die Erkenntnis, daß Fensterrahmen und Glas durch Kitt zusammengehalten werden, uns die Herkunft und die Natur des Fensters zu erklären vermag, ebensowenig ist es möglich, den Ursprung und die Entwicklung der Ameisenkolonien zu erklären, wenn uns der „Kitt" auch bekannt wäre. Außer dem rein physiologischen Problem kommt noch die morphologische Fragestellung hinzu: die Basis der Ameisengesellschaft ist die polymorphe Aufspaltung des weiblichen Geschlechtes in Arbeiterinnen und Weibchen. Der Koloniegeruch kann sich erst nach Entstehung der Gesellschaft gebildet haben, mithin ist die positive Reaktion auf diesen Geruch eine sekundäre Erscheinung. Das Primäre, eben die Staatenbildung, vermag Henning keineswegs zu erklären. Wir müssen deshalb unterscheiden zwischen der Staatenbildung und dem gegenseitigen Erkennen der Ameisen; beide sind separat zu behandelnde Probleme, wenn auch die Beantwortung des ersten die Lösung des zweiten einschließt. Es liegt mithin ein innerer Widerspruch in dem Satz Hennings: „Hinsichtlich der Massenreaktion nehmen nur solche peripheren Reizungen auf jedes Individuum Einfluß, die von der Überzahl der übrigen Individuen verursacht sind."

Hiermit schließe ich die einleitende Kritik der Ausführungen Hennings und schreite zur Darlegung der experimentellen Ergebnisse.

II. Experimentelle Kritik.

Die beiden psychologisch wie erkenntnistheoretisch wichtigsten Forschungsergebnisse H. Hennings lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die Ameise orientiert sich auf Fährten ausschließlich nach dem spurbildenden H. COOH-Geruch.

2. Die Staatenbildung der Ameise beruht auf einer positiven Reaktion auf Ameisensäure.

Die Richtigkeit beider Ergebnisse voraussetzend, machte ich im Laufe des vergangenen Sommers zwei Versuchsreihen, die den Wert beider Schlüsse prüfen sollten. Ich experimentierte an folgenden Arten:

[9]) O. von Fürth, vgl. Chemische Physiologie d. niederen Tiere, 1903.

Formica rufa,	*Lasius niger*,
Formica sanguinea,	*Lasius fuliginosus*,
Formica fusca,	*Myrmica rubra*.

Mitunter machte ich interessante, wenn auch nicht direkt bezweckte Beobachtungen, die ich dann einschiebe.

Erste Versuchsreihe.

(Über künstliche Heerstraßen.)

I. Versuche an *Lasius fuliginosus*.

Neben dem Hüttenlaboratorium der Düdelinger Eisenwerke entdeckte ich ein *Lasius fuliginosus*-Nest, dessen Einwohner auf einer ca. 20 bis 30 Meter langen, lebhaft hin und her begangenen Fährte zu einem Kirschbaum zogen, um dort Blattläuse zu melken. Die Fährte führte über eine Steintreppe, dann am Fuße einer Mauer entlang, überquerte danach eine 1 Meter hohe Hofmauer, um endlich am Ziele anzulangen. Die Versuche wurden an verschiedenen Stellen der Heerstraße gemacht: der Erfolg war stets mit wenigen quantitativen Abweichungen gleich. Ich erinnere daran, daß unsere Versuchsameise einen intensiven Geruch verbreitet. Vorläufige chemische Untersuchungen ergaben, daß der Geruchstoff mit Wasserdampf überdestilliert und sich in kleinsten Tröpfchen auf der Oberfläche des Wassers ansammelt. Weitere diesbezügliche Untersuchungen werden nach Ausarbeitung exakter Mikromethoden folgen. Die Geruchsspur von *Lasius fuliginosus* wird, wie R. Brun feststellte, von diesem Stoffe gebildet.

Eine erste Beobachtung zeigt, wie schwierig es ist, künstliche Fährten dieser Ameisen herzustellen. Zerquetscht man einen *L. fuliginosus*-Arbeiter auf der Fährte, so bildet der so entstandene fuliginosus-Geruchfleck einen auffälligen Gegenstand der Flucht für diese Ameisen. Die Perzeption des eigenen Geruches löst also in diesem Falle eine ausgesprochene negative, fluchtartige Reaktion hervor. Die Erklärung dieser Erscheinung dürfte in der zu großen Intensität des betreffenden Geruches liegen (ein Fall der Unterschiedsempfindlichkeit nach Loeb-Bohn). Anschließend an diese sonderbare Beobachtung stellte ich nun „Geruchstofflösungen" her: 50 Arbeiterinnen wurden mit feinem Quarzsande zerrieben und mit 30 cm^3 Wasser ausgesogen. Mit der filtrierten Flüssigkeit versuchte ich nunmehr künstliche Fährten zu erzeugen. Das Resultat fiel ausschließlich negativ aus. Sowohl spitzwinklige wie auch stumpfwinklige Abzweigungen der natürlichen Fährte mit „künstlichem" Produkte wurden nicht nur nicht begangen, sondern — wie vorhin — direkt fluchtartig gemieden. Pinselte ich mit der Lösung einen Querstrich durch die Fährte, so erfolgten temporäre Verkehrsstockungen, deren Dauer ich in Tabelle I und II notiert habe. Die Zeiten beziehen sich auf das Intervall zwischen Querstrich und erster totaler Überquerung der Ameise.

Tabelle 1 (Mauer)		Tabelle 2 (Baumstamm)	
Nr. des Versuchs	Zeit	Nr. des Versuchs	Zeit
1	2′05″	1	0′09″
2	0′20″	2	75″
3	2′ 0″	3	25″
4	2′20″	4	15″
	Mittel 1′12″		Mittel 31″

Die Ursache der Differenz beider Mittel 72—31 = 41 Sekunden schreibe ich teilweise dem Substratum zu: die Flüssigkeit wird von der Baumrinde eher aufgesogen als vom Stein. Die Nässe wirkt an sich spurhemmend, wie ich nach Kontrollversuchen feststellte. Wir hätten also hier wiederum ein typisches Beispiel der Kombination taktiler und olfaktiver Erregungen zum topochemischen Sinne.

Zur näheren Kontrolle Hennings experimentierte ich hierauf mit Ameisensäure und zwar mit der offizinellen 24—25%igen Ware. Drei verschiedene Konzentrationen, 12,5%, 5% und 2,5%, ergaben stets negative Resultate; auch hier wurden die Geruchsflächen fluchtartig gemieden. Die Dauer der Verkehrsstockungen wurde zahlenmäßig festgehalten und ist aus Tabelle 3 ersichtlich.

Tabelle 3 (H. COOH).

Konzentrationen	12.5 %	Zeit	5 %	Zeit	2,5%	Zeit
Versuch . .	1	12″	1	35″	1	15″
	2	15″	2	37″	2	20″
	3	20″	3	65″	3	25″
	4	50″	4	20″	3	20″
	5	18″	5	15″	5	21″

Mit Formaldehyd (40%) erzielte ich folgende Stockungen:

Tabelle 4 (H. CHO).

Versuch	Zeit	Versuch	Zeit
1	7″	5	10″
2	10″	6	10″
3	5″	7	32″
4	7″	8	15″

Mittel 12″

Aus diesen Versuchen erhellt, daß die Ameisensäure den spurbildenden Geruch der *Lasius fuliginosus*-Fährten nicht bilden kann, daß also Hennings Aussagen schon etwas eingeschränkt werden müssen.

Zur Ermittlung des adäquaten Reizes bzw. der adäquaten Konzentration des *Lasius fuliginosus*-Riechstoffs zur Bildung von künstlichen Geruchspuren machte ich neue Versuche: 50 Arbeiterinnen wurden mit 50 ccm Wasser wie oben ausgezogen. Ein Kubikzentimeter Lösung entsprach mithin dem Geruchstoffe einer Ameise. Auf diesem Maßstabe machte ich folgende Verdünnungen:

Lösung 1	= Originalflüssigkeit		1 cm^3	= 1 Ameise.
Lösung 2	entspricht der	Konzentration	2 cm^3	= 1 Ameise.
Lösung 3	„	„ „	4 cm^3	= 1 Ameise.
Lösung 4	„	„ „	8 cm^3	= 1 Ameise.
Lösung 5	„	„ „	16 cm^3	= 1 Ameise.

Mit diesen verschiedenen Flüssigkeiten wurden Spursperrungen hervorgerufen; die schwächsten Stockungen ergaben die Lösungen 3 und 4. Somit scheint die adäquate Reizintensität im Bereich dieser Konzentrationen zu liegen. Es ist immerhin zu beachten, daß diese Versuche nicht fehlerfrei sind, da ja immer mit Nässe gearbeitet wird. Ich werde später diese Frage mit exakter Methode verfolgen; es genügt jetzt, dieselbe angeschnitten zu haben.

Bei allen bisherigen Versuchen fällt ein Umstand auf, der dem exakten Forscher unbedingt mißfallen wird: es ist dei ungeheure Variation der zahlenmäßigen Werte der Verkehrsstockungen. So erzielte ich z. B. mit 25% H. COOH folgende Zeiten:

Tabelle 5.

Versuch	Zeit	Versuch	Zeit
1	67″	6	13″
2	35″	7	10″
3	10″	8	50″
4	30″	9	65″
5	10″	10	15″

Betrachten wir diese Zahlenreihe etwas näher. Als arithmetisches Mittel erhalten wir 30,5 Sekunden und als Abweichungen die Werte

[+36,5, +4,5, —20,5, —5,5 —20,5, —17,5, —20,5, +19,5, +34,5 —18,5].

Als Streuung findet man ± 19,5. Dieser Wert ist bei einem Mittel von nur 30,5 viel zu hoch. Die große Variation der erhaltenen

Zahlen, sowie die hohe Streuung zeigen einen großen Fehler an, der in der Natur des Versuchsobjekts liegt. Wir müssen bedenken, daß wir mit Lebewesen zu tun haben und daß in diesem Falle die mathematischen Sätze eine ganz andere Bedeutung haben wie in der anorganischen Natur. Es handelt sich hier um Individualreaktionen, und hierbei ist nicht zu vergessen, daß der jeweilig aktuelle Erregungsgrad, die psychische Disposition von Ameise zu Ameise variiert. Auch ist zu bedenken, daß eine Ameisenfährte nicht konstant begangen ist: bald ist sie dichter, bald lockerer, die „Stromstärke" ändert sich in jedem Moment. Um das individuelle Verhalten der Ameisen festzustellen, notierte ich folgende Reaktionen gegenüber einer H. COOH-Geruchsfläche.

Ameise 1 stutzt und kehrt um.

Ameise 2 läuft tastend den Rand der Geruchsfährte ab und kehrt um.

Ameise 3 idem.

Ameise 4 idem.

Ameise 5 idem.

Ameise 6 stutzt und überquert ruckweise die Fläche.

Ameise 7 stutzt, läuft am Rand entlang und kehrt schließlich um.

Ameise 8 stutzt und überquert.

Ameise 9 stutzt und kehrt um.

Man erkennt hieraus 3 Reaktionsformen:

1. Stutzen und Umkehren (1,9).
2. Stutzen und Spursuchen (2, 3, 4, 5, 7).
3. Stutzen und Überqueren (6, 8).

Überquerungen ohne vorheriges Zaudern werden erst nach etlicher Zeit und nach öfteren Überquerungen (20—50) gemacht. Wichtig ist die zweite, häufigste Reaktionsform, da sie ein typisches Beispiel von der „Versuchs- und Irrtums-Methode" ist (Jenning, Morgan).

Daß die individuellen Verschiedenheiten zum Teil auf dem aktuellen Erregungsgrade beruhen, bewies ich experimentell dadurch, daß ich die Ameisen künstlich in Aufregung brachte (durch Anblasen, heftige Handbewegungen, brennendes Streichholz). In diesem Falle überquerten sie sogar frische, nasse Geruchsflächen von H. COOH ohne Zaudern. Anthropomorphistisch ausgedrückt: sie verloren den Kopf. Diese Versuche beweisen des weiteren, daß primäre Reaktionen durch verschiedene interkurrente Reize gehemmt bzw. ganz ausgeschaltet werden können. Ein Analogon findet beispielsweise bei den künstlichen Maischkolonien *R. Bruns* statt.

An anderen Beobachtungen seien folgende angeführt:

1. Putzreflexe. — Mit Ameisensäure benetzte Arbeiterinnen laufen mit weit gespreizten Beinen aufgeregt umher, kommen ganz von der Fährte ab und suchen den — offenbar unlustbetonten —

Fremdstoff durch Bauchrutschen und durch Reiben der Gula gegen das Substratum abzustreifen. An Individuen, denen ich die Antennen weggeschnitten hatte, bemerkte ich folgendes eigentümliche Verhalten: Sie waren komplett desorientiert und reagierten nicht mehr auf fremde Geruchstoffe. Außerdem versuchten sie öfters, besonders im Anfang, die nicht mehr vorhandenen Antennen mit dem tibio-tarsalen Putzapparat zu reinigen, wobei sie natürlich in die Leere griffen. Die Amputation der Fühler hebt die Putzreflexe also nicht auf; sie ruft sie sonderbarerweise gerade hervor. Dieses Verhalten wird uns durch die Arbeiten J. S. Szymanskis klar, der über die Putzreflexe der Insekten ausgedehnte vergleichende Untersuchungen angestellt hat.[10]) Szymanski hat festgestellt, daß die Insekten im Anfangsstadium der Narkose und noch häufiger nach dem Erwachen aus der Narkose die Sinnesorgane häufig und sorgfältig putzen. Es erwies sich des weiteren, daß diese Tätigkeit nicht allein durch die Narkose, sondern durch jedes Versetzen des Tieres in den Zustand der erhöhten Erregbarkeit herbeigeführt werden kann. Als wirksame Reize figurieren: Äthernarkose, Vakuum, Kältestarre. Speziell werden die Putzreflexe ausgelöst im Augenblicke des Übergangs von der Ruhe zur Motilität. Szymanski erklärt diese Tatsachen folgendermaßen:

Im normalen Leben wird der Putzreflex durch die infolge der Verunreinigungen der Sinnesorgane mangelhaften Rezeptionen der Außenwelt ausgelöst.

Im Zustand der Ruhe (Schlaf, Narkose usw.) ist die Rezeptionsfähigkeit der Sinnesorgane herabgesetzt.

Im Momente nun, in dem das Tier beginnt, wieder aktiv zu werden, d. h. im Momente der sich steigernden Motilität, empfängt es infolge der noch andauernden, teilweise herabgesetzten Rezeptionsfähigkeit die Reize der Außenwelt nur mangelhaft, d. h. so, als ob die Sinnesorgane „verunreinigt wären". Es putzt sich also die letzteren ohne etwaige periphere Reizung, bloß aus inneren Impulsen (loc. cit. p. 55—56).

Die Amputation beider Antennen ruft bei der Ameise einen Zustand erhöhter Erregbarkeit hervor und setzt die Rezeptionsfähigkeit der antennalen Nervenendigungen gleich null. Beide Faktoren wirken so, als ob die Rezeptionen infolge Verunreinigung mangelhaft seien, rufen also die Putzreflexe gerade wach, nach dem Gesetz der exzentrischen Lokalisation, d. h. das Tier überträgt seine mangelhaften zentralen Erregungen durch die gewöhnlich stärkeren Reize der Außenwelt auf die peripheren Nervenendpunkte.

2. Fernwitterungsvermögen. — Es ist in wissenschaftlichen Kreisen — im Gegensatz zur populären Meinung — ziemlich allbekannt, daß die Ameisen kein stark entwickeltes

[10]) J. S. Szymanski, Abhandl. zum Aufbau d. Lehre v. d. Handlungen der Tiere. Arch. f. d. gesamt. Physiol., 1918.

Fernwitterungsvermögen besitzen. Zur Perzeption von Gerüchen ist eine möglichst große Nähe erforderlich, bei *Lasius fuliginosus* scheint sogar ein direkter Kontakt der Ameise mit dem Geruchsstoff notwendig zu sein. Die Geruchsflächen von zerquetschten Ameisen, Ameisensäure, Formaldehyd usw. werden in der Regel nur bei direktem Kontakt der Fühler mit dem Geruchsstoff wahrgenommen (nach dem objektiven Kennzeichen, der Reaktion, zu schließen). Oft war die Ameise schon ganz in den Geruchsfleck hineingewandert, bis sie plötzlich reagierte. Eine Reaktion auf mehr wie 5 Millimeter Entfernung konstatierte ich nie.

3. Sogenannte Intelligenzprüfung. — Im Anfang der neueren experimentellen tierpsychologischen Periode bezeichnete man oft die Lernfähigkeit als Kriterium der Intelligenz. Als Maßstab galt dann die mehr oder minder große Geschwindigkeit, womit neue Reize assoziiert, neue Reaktionen gelernt wurden. Ließ ich einzelne *Lasius fuliginosus*-Arbeiter über eine erste Geruchsfläche marschieren und zog dann in etlicher Entfernung eine zweite, dritte, vierte bis sechste neue Geruchsfläche, so war die Reaktion stets dieselbe. Die Ameise lernte also aus der Erfahrung den neuen Reiz nicht kennen, änderte also ihr starres Verhalten nicht um. Dieses Ergebnis ist nicht überraschend. Bedenkt man, daß Yerkes erst bei 60 bis 70 Wiederholungen den Flußkrebs zu einer Umänderung seines normalen Verhaltens brachte, daß Szymanski bis zu 117 Wiederholungen brauchte, um den negativen Phototropismus der Küchenschabe umzuändern, so darf uns obiges Verhalten nicht wundernehmen.

Erklären können wir uns diese Unzweckmäßigkeit aber in der Weise, daß wir mit Volkelt[11]) den Tieren kein differenziertes Bewußtsein zuschreiben, sondern ein diffuses, primitives, in welchem dann neue mächtige Wahrnehmungen die Reaktionsform gewaltig beeinflussen.

Gegen Volkelts Ausführungen sprechen in einem gewissen Sinne die Tatsachen der Raumorientierung; es leuchtet mir z. B. nicht sehr ein, wie eine Ameise sich außerhalb des Nestes nur auf die Wahrnehmung der Gesamtqualität hin zurecht finden kann. Hoffentlich wird Volkelt, mit dessen Darlegungen ich sehr sympathisiere, uns weitere Beiträge über das Thema der „Tierseele" bringen.

II. Versuche an *Formica rufa*.

Nach den wenig ermutigenden Resultaten an *Lasius fuliginosus* versuchte ich mein Glück an dem Versuchstier Hennings. Ich stellte mir drei verschiedene Konzentrationen Ameisensäure her (25, 12,5 und 6% H. COOH) und experimentierte an einer großen, gut begangenen Heerstraße von *Formica rufa*. Das Nest

[11]) H. Volkelt, Die Vorstellungen der Tiere, 1914.

liegt auf Fort Olizy bei Luxemburg. Spurabzweigungen ergaben keineswegs die eindeutigen Resultate Hennings. Ab und zu folgten vereinzelte Individuen der künstlichen Fährte, in der Regel erfolgt bei allen drei Konzentrationen keine positive Reaktion. Die große Mehrzahl der Ameisen verhielt sich dem Reiz gegenüber indifferent, ließen sich also gar nicht stören. Manchmal erfolgten auch negative Reaktionen. Spursperrungsversuche ergaben nicht die schönen Resultate, die *Lasius fuliginosus* gezeitigt hatte. Größtenteils fand eine kurze Ansammlung der Arbeiter auf dem Geruchsfleck statt, jedoch kümmerten sie sich weiter nicht darum. Dieselben Erscheinungen wiederholten sich stets, ob ich auf Tannenstämmen, Waldboden oder Waldweg experimentierte. Henning sagt zwar, die Konzentration spiele eine gewisse Rolle, gibt sie aber nicht an! Ich sehe mich daher in der Lage, die Resultate Hennings bis auf weiteres zu verwerfen.

III. Versuche mit *Formica fusca, Lasius niger, Myrmica rubra.*

Künstliche Spuren, die ich vor vereinzelten Tieren dieser Arten mit H. COOH und H. CHO machte, ergaben stets negative Reaktionen.

Zweite Versuchsreihe.

(Über Staatenbildung.)

Aus den Versuchen über die Reizschwelle der Ameisensäureperzeption bei den Ameisen und über Annahme von bepinselten Arbeitern schlußfolgert Henning, die Staatenbildung dieser Insekten beruhe auf einer relativ hohen Geruchsschwelle und auf einer positiven Reaktion auf Ameisensäure. Schon G. Bohn und Waxweiler sprachen sich für eine rein physiologische Erklärung der Ameisenvergesellschaftung aus: „D'une façon générale, les Colonies mixtes on simples de fourmis se présentent à nous comme des agglomérations dans des endroits favorables au diveloppement de ces insectes et maintenues également par les attractions olfactives, génétiques on acquises." (Bohn, p. 116). Henning spezifiziert diese attractions olfactives als Ameisensäuregeruch.

Bei den nachfolgenden Versuchen ging ich von der Voraussetzung aus, die Staatenbildung und das gegenseitige Erkennen der Ameisen seien faktisch nur ein und dasselbe physiologische Problem. In diesem Falle mußten somit mit H. COOH bespritzte Ameisen jeder Art in den Versuchsnestern freundlich aufgenommen werden. Tritt dieses in Wirklichkeit ein, so ist der „Kitt" des Ameisenstaates tatsächlich Ameisensäure; wenn nicht, so büßt Hennings Theorie des weiteren an Wahrscheinlichkeit ein.

Versuch I. — Im Juli 1919 wurde eine *Formica sanguinea*-Kolonie, die dem Sanguinea-Gebiete vom „Bridel" entstammte, in ein Lubbock-Glasnest eingerichtet. Nachdem ich den Ameisen

genügend Zeit gelassen hatte, sich an die neuen Verhältnisse anzupassen, gab ich am 29. Juli ins Vornest eine Anzahl Cocons von *Lasius niger* und *Lasius flavus*. Die Cocons waren vorher mit Ameisensäure vorbehandelt worden und zwar wie folgt: Die Brut wurde in eine Blechschachtel gelegt, sodann wurde mit einem Zerstäuber Ameisensäure-Lösung hineingespritzt. Darauf wurde die Schachtel geschlossen und während einiger Zeit unter Umschütteln stehen gelassen, damit die Ameisensäure sich möglichst gleichmäßig verteile.

Die so behandelten Cocons von *Lasius flavus* und *L. niger* wurden größtenteils eingeschleppt, bis auf etwa $^1/_5$—$^1/_6$. Die Cocons werden jedoch offensichtlich vernachlässigt.

Versuch II. — Ich setzte zwei mit Ameisensäure bespritzte *Formica pratensis*-Weibchen in die weisellose Sanguinea-Kolonie. Die Massenreaktion war folgende: Beide *Pratensis*-Weibchen wurden aufgenommen, beleckt, gepflegt. Leider entwichen sie mir durch eine Öffnung, während die *Sanguinea*-Arbeiter hübsch im Neste blieben (20. VII.).

Versuch III. — Am 2. VII. gebe ich der Kolonie vorbehandelte Cocons von *Lasius niger*, *Formica fusca* und *Myrmica rubra*. Die Massenreaktion ist zuerst positiv für Lasius- und Formica-Brut, rein negativ für Myrmica. Teils wurden die nackten Nymphen dieser Gattung ignoriert, teils zerstückelt uud aufgefressen. Die weiblichen Cocons von *Lasius niger* wurden nach einigen Tagen geöffnet und lagen von da an vernachlässigt und zerstreut im Neste umher. Andere solche halbentwickelte Ameisen werden ins Vornest geschleppt. Kein einziges *Lasius niger*-Individuum wird großgezogen. Sämtliche Fusca-Larven werden gepflegt und großgezogen.

Versuch IV. — Unbehandelte Fusca-Larven werden ohne Vorbehandlung direkt definitiv aufgenommen.

Versuch V. — Zwei *Rufo pratensis*-Weibchen werden ohne Ameisensäurevorbehandlung ins Nest gegeben. Beide werden à froid exekutiert.

Versuch VI. — Am 28. VII. gebe ich neues Material ins Vornest: Etwa 20 *Pratensis*-Larven und ein *Rufo pratensis*-Weibchen nach vorhergehender Bespritzung mit H. COOH. Tags darauf liegt das Weibchen tot im Neste; es fehlen ihm 2 Beine und 1 Fühler; es ist also von den *Sanguinea* getötet worden; die Larven sind eingeschleppt.

Versuch VII. — Ein *Lasius niger*-Weibchen wird trotz Ameisensäurevorbehandlung getötet.

Versuch VIII. — Larven von *Formica fusca* und von *Formica rufibarbis* werden trotz Vorbehandlung aufgenommen und großgezogen.

Versuch IX. — Larven und Cocons von fremden *F. sanguinea*-Kolonien mit und ohne Ameisensäurebehandlung werden aufgenommen und gepflegt.

Diese Versuche kann man folgendermaßen zusammenfassen: Fremde Weibchen werden trotz Ameisensäure, die nach Henning eine universelle, gleichmäßige Geruchsmaske hervorbringen soll, teils direkt, teils nach kurzer Zeit als Fremdlinge erkannt und getötet. Versuch II ist mir nicht klar; er beweist jedoch die Mannigfaltigkeit und die Komplexität des Reaktionsbereiches dieser Ameise.

Larven und Cocons fremder Gattungen und Arten werden zuerst aufgenommen — mit Ausnahme von *Myrmica*-Larven —, jedoch vernachlässigt und so indirekt zugrunde gerichtet. Die Larven der normalen Sklaven werden jedoch definitiv aufgenommen. Ist nun die kurze temporäre Adoption der fremden Brut auf die Ameisensäuremaske zurückzuführen?

Die Frage ist nicht zu entscheiden, da auch fremde Larven und Cocons ohne Maske temporär aufgenommen werden können (Wasmann).

Wir können somit behaupten, daß das gegenseitige Erkennen, die Staatenbildung nach Henning, nicht auf einem den Ameisen universal geltenden Ameisensäuregeruch beruht, sondern auf dem bisher angenommenen und von Miß Fielde näher untersuchten Koloniegeruch.

Die Ameisen reagieren auf die Bekanntheit bzw. Unbekanntheit von Reizen. Die Bekanntheit setzt aber zwischen Reizung und Reaktion der Ameise das Dazwischentreten von Gedächtniselementen, also psychischer Qualitäten voraus, die wir in diesem Falle mit Herings „Residuen" und Semons „Mneme" anstandslos vereinbaren können.

Luxemburg, Sommer 1920.

Zur Synonymie palaearktischer Vertreter der Gattung Cerceris

aus der Sammlung des Berliner Zoolog. Museums.

Von

W. Ulrich, Berlin.

Im Katalog der Hymenopteren von Dalla Torre sowohl als in der bekannten Monographie der Gattung *Cerceris* von Schletterer ist *C. media* Klug als synonym mit *C. arenaria* L. verzeichnet. *C. media* ist von Klug in: Waltl, Reise nach Spanien nach einem einzigen ♀ aus Andalusien beschrieben worden, das sich, versehen mit der Originaletikette Klugs, als Type dieser Art im Besitz des Berliner Museums befindet und mit der Beschreibung

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Naturgeschichte

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 87A_11

Autor(en)/Author(s): Stumper Robert

Artikel/Article: Kritische Untersuchungen über Ameisenpsychologie. 241-256