

Zur Psychologie der künstlichen Allianzkolonien bei den Ameisen.

Von Dr. med. Rudolf Brun.

z. Zt. in Glarus.

In einer früheren Arbeit¹⁾ habe ich eine Reihe von Experimenten veröffentlicht, die den Zweck verfolgten, das gegenseitige Verhalten größerer Mengen von Ameisen verschiedener Kolonien unter wechselnden, aber möglichst natürlichen Versuchsbedingungen zu studieren. Ich kam dabei zu dem Resultate, dass die bei *F. rufa* relativ leicht erzielbaren künstlichen Allianzen keineswegs, wie gewöhnlich angenommen wurde²⁾, ausschließlich oder auch nur vorwiegend auf der Entstehung eines neuen und reizphysiologisch als einheitlicher Komplex wirkenden „Mischgeruches“ beruhen können (wie er sich bei der Mischung der Parteien im Sacke bilden soll und auf welchen die Ameisen dann sekundär automatisch oder gar „reflektorisch“ eingestellt wären), sondern dass sie im wesentlichen das Resultat relativ hochkomplizierter **plastisch-psychischer Tätigkeit** sind. Es sei mir gestattet, die Tatsachen, auf welche diese Schlüsse sich gründen, hier nochmals kurz in Erinnerung zu bringen:

1. Wenn man den alliierten Ameisen der einen Partei ihre unvermischten Schwestern aus dem Heimatneste neben das Mischnest setzte, so erkannten sie dieselben sofort wieder als alte Freunde³⁾. Von einer reflektorischen Einstellung auf den fraglichen Mischgeruch (im Sinne der Bethé'schen Reflextheorie) kann also jedenfalls keine Rede sein, vielmehr hatten die Ameisen eben neben der allmählich eingetretenen Gewöhnung an den neuen Mischgeruch das Engramm ihres heimatlichen Nestgeruches getreulich bewahrt und waren deshalb trotz der Ausbildung des genannten sekundären Automatismus (gewohnheitsmäßige Einstellung auf den Mischgeruch) jederzeit imstande, ihre alten Nestgenossen wieder zu erkennen.

2. Andererseits wurden letztere durch die Ameisen der Gegenpartei zwar genau unterschieden von den schon Alliierten und eher feindlich behandelt, aber doch auffallend schwach angegriffen und schließlich größtenteils geduldet. Daraus muss geschlossen werden, dass

a) bei der Mischung der Parteien doch schließlich eine gewisse Amalgamierung der beteiligten Partialgerüche zu einem phy-

1) Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen. Biol. Centralbl. 1910, S. 524.

2) Man vergleiche z. B. die Darstellung, die Escherich in seinem bekannten Werke (Die Ameise, Braunschweig 1906), S. 156 über die Ursachen der künstlichen Allianzkolonien gibt.

3) Das hat übrigens Forel schon 1874 genau beobachtet und in seinen „Fourmis de la Suisse“ p. 281 in trefflicher Weise geschildert.

siologisch gewissermaßen einheitlichen Mischgeruche stattgefunden haben muss, denn sonst hätten ja die Tiere überhaupt keinen Unterschied zwischen den neuen Alliierten und deren (ungemischten) ehemaligen Schwestern wahrnehmen können,

b) auf der anderen Seite kann aber — das geht aus der bedeutenden Abschwächung der feindlichen Reaktion gegen diese „Neuen“ zur Genüge hervor — diese Amalgamierung hinwiederum keine so feste sein, dass die Ameisen aus ihr die einzelnen Komponenten nicht mehr herausdifferenzieren könnten, m. a. W.: Es würde der Mischgeruch AB nicht ohne weiteres einem ganz homogenen neuen Produkte C gleichzusetzen sein.

Dieser scheinbare Widerspruch soll weiter unten noch seine Lösung finden.

3. Wenn man aber solche ungemischten Nestgenossen einer Partei in großer Zahl und namentlich unter Mitgabe großer Mengen Brut beim Mischneste aussetzte, so zeigte es sich, dass dieselben nun auch von den Ameisen der Gegenpartei ohne weiteres, d. h. ohne jede Feindseligkeit aufgenommen wurden.

4. Endlich ließen sich unter bestimmten Umständen Allianzen selbst dann erzielen, wenn überhaupt keine Mischung der Parteien vorgenommen wurde. Solche gewissermaßen „spontane“ Allianzen traten ein

a) wenn beide Parteien in eine gleichermaßen schwierige oder ungewohnte Situation gebracht wurden, wenn man sie z. B. in unbekannter Gegend zusammen aussetzte,

b) wenn beide Teile in annähernd gleichem Zahlenverhältnisse standen und wenn mindestens einer Partei zahlreiche Brut mitgegeben wurde,

c) bei Gegenwart befruchteter Königinnen,

d) bei Gegenwart eines mächtigen gemeinsamen Feindes.

Alle diese Fälle demonstrieren zur Genüge, eine wie dürftige Rolle der postulierte Mischgeruch (als rein physiologisches Reizmoment gedacht) beim Zustandekommen solcher Allianzen spielt: Er hätte dieselben hier überall höchstens nachträglich festigen und dauerhafter gestalten, niemals aber sie bewirken können. —

Im folgenden sollen an Hand eines mehrphasigen Experimentes, wie es Forel⁴⁾ ähnlich, nur nicht so vollständig schon 1873 ausgeführt hat, die soeben nur kurz gestreiften Fragen nochmals eingehend geprüft und die bereits gewonnenen Gesichtspunkte ergänzt und auf engrammtheoretischer Grundlage weiter geklärt werden.

4) l. c., p. 278.

I.

Erste Versuchsreihe.

Am 17. Mai 1911 vereinigte ich in einem etwa 2 l fassenden Sacke kleinere Teile der folgenden Ameisennester aus der unteren Sackalp im Klönthal:

I. Aus einem Riesenneste von *F. rufa* i. sp. (100 m lange Heerstraße!) füllte ich ca. $\frac{4}{10}$ des Sackes mit Arbeitern und zahlreicher Brut (3 Uhr 15 nachmittags).

II. Aus einem kleinen Neste A von *F. pratensis*: Einige 40 Arbeiter mit ganz wenig Brut (4 Uhr).

III. Aus einem zweiten, stark bevölkerten *Pratensis*-Neste B, 5 Minuten oberhalb A gelegen: Etwa $\frac{3}{10}$ des Sackes, Arbeiter nebst großen Mengen Brut (4 Uhr 30).

IV. Aus zwei eng benachbarten (3 m), stark bevölkerten Nestern A und B von *F. sanguinea*: Die übrigen $\frac{3}{10}$ des Sackes, — sehr viele Arbeiter, wenig Brut (meist Geschlechtspuppen), ganz wenig *Fusca*-Sklassen. —

Eine besondere Mischung der Parteien wurde nicht vorgenommen. Der gefüllte Sack musste, da die zur Beobachtung nötige Muße fehlte, zunächst noch $5\frac{1}{4}$ Stunden geschlossen liegen gelassen werden; erst um 10 Uhr 30 nachts verband ich das vordere Ende des Sackes mittelst durchgesteckter Glasröhre mit einem geräumigen Flachrahmenneste nach Lubbock-Wasmann.

Sofort strömten zahlreiche Ameisen durch die Glasröhre in den Apparat; die meisten *sanguinea*, *rufa* und *pratensis* gingen scheinbar gleichgültig aneinander vorbei; kämpfende Paare waren seltene Ausnahme und wo ich Kämpfe bemerkte, waren immer nur zwei Individuen ineinander verbissen; nur ganz vereinzelt kamen sogen. „exécutions à froid“ vor, d. h. kaltblütige Misshandlungen eines Individuums durch mehrere Gegner, ohne Anwendung von Gift. Dagegen bemerkte ich schon um 11 Uhr 20 eine *sanguinea*, die eine *rufa* nach Ameisenart friedlich in den Apparat trug . . .

Um 12 Uhr nachts war der Apparat schon stark mit Ameisen besetzt, — zum überwiegenden Teile allerdings *sanguinea*, die ja die oberste Etage des Sackes innehatten. Um auch den *rufa* besseren Zugang zu gewähren, bohrte ich den Sack hinten an und verband die Bresche mittelst langer T-Röhre mit der in den Apparat führenden Hauptstraße. Der Erfolg war prompt, es kam sofort zu einem starken Zuzug von *rufa* mit lebhaftem Puppentransporte, an dem sich die *sanguinea* alsbald beteiligten, indem sie den *rufa* in der Röhre entgegenwanderten und ihnen die sich stauenden Puppen auf halbem Wege abnahmen.

18. Mai. Am nächsten Tage war das friedliche Einvernehmen unter den Parteien ein nahezu vollkommenes;

kämpfende Paare waren so vereinzelt zu sehen, dass man sie geradezu suchen musste; — auch Tote lagen auffallend wenig in dem mit Ameisen und Brut vollgepfropften Apparat.

Abends entfernte ich den Sack und leerte seinen, den Rest der Ameisen bergenden Inhalt nacheinander in zwei geräumige Standgläser. Das erste dieser Gläser, welches die oberflächliche Schicht enthielt, verband ich wieder mit dem Neste, das zweite ließ ich dagegen halbgefüllt stehen. — Die *rufa* und *pratensis* überwogen jetzt im Apparat bedeutend über die *sanguinea*.

19. Mai. In dem nicht mit dem Neste verbundenen zweiten Standglas, welches die tiefe, noch größtenteils aus *rufa* und *pratensis* bestehende Schicht des Sackes enthielt, waren sämtliche *sanguinea* teils getötet, teils wurden sie noch von den *rufa* und *pratensis* à froid exekutiert. Dagegen schienen die letzteren, nahe verwandten Rassen, unter sich völlig einig zu sein.

Am 22. Mai bemerkte ich im Apparat eine vollkommen unverehrte *Sanguinea*-Königin; sie saß inmitten eines Haufens Brut und war von einem dichten Klumpen *sanguinea* umgeben, an dessen Peripherie sich allerdings auch einige *pratensis* und *rufa* zudrängten. Im allgemeinen zeigten aber die Parteien auch jetzt noch eine gewisse Neigung zur Sonderung, indem sich in verschiedenen Kammern des Nestes Gruppen gebildet hatten, in denen die eine oder andere Art mehr oder weniger vorherrschte, auch kamen gelegentlich noch kleine Reibereien vor, die ausnahmslos von den *sanguinea* ausgingen, ohne aber ernsteren Charakter anzunehmen; die *rufa* und *pratensis* verhielten sich diesen kleinen Anrempelungen gegenüber völlig passiv, obschon sie sich in starker Überzahl befanden. —

Ich verband nun ein zweites Lubbocknest, sowie ein größeres Fütterungsglas mit dem Apparat und warf in das letztere zahlreiche *rufa* und *pratensis* aus jenem zweiten Zylinderglase, in welchem alle *sanguinea* getötet worden waren. Sie verhielten sich gegen die *sanguinea* des Mischnestes vollkommen friedlich und wurden auch von diesen nicht angegriffen.

Zwei Versuche (am 23. und 25. Mai), fremde befruchtete *rufa*-Weibchen in der Allianzkolonie zur Adoption zu bringen, schlugen fehl, weil beide von den *sanguinea* nachträglich umgebracht wurden (das erste Weibchen, nachdem es von den *rufa* und *pratensis* des Mischnestes bereits adoptiert worden war!). Dieser Ausgang hat nichts Befremdliches, denn die *sanguinea* hatten ja angesichts der Gegenwart ihrer art- und stammeseigenen Königin nicht die geringste Veranlassung, auch noch artfremde Königinnen, die zudem nicht einmal einen der ihnen bekannt gewordenen fremden Nestgerüche besaßen, im Neste zu dulden.

Résumé und Analyse der Versuche der I. Reihe.

1. Es gelang, im künstlichen Apparat binnen wenigen Stunden eine dauernde Allianz zwischen relativ starken Kontingenten von *P. rufa* i. sp., *pratensis* (zwei Parteien) und *sanguinea-fusca* zu erzeugen.

2. Diese Allianz beruhte nicht auf der momentanen Entstehung eines neuen, als reizphysiologisch einheitlicher Komplex wirkenden Mischgeruches. — Beweis:

a) Erstens wurden die verschiedenen Parteien im Sacke nicht eigentlich durcheinander gemischt, sondern lediglich übereinander geschichtet.

b) Allerdings musste der Sack nach erfolgter Einsammlung wegen Zeitmangel noch 5 Stunden uneröffnet liegen bleiben; dass aber auch diese Zeit nicht genügt hatte, weder um eine hinlängliche Mischung der Parteien noch der entsprechenden Nestgerüche zu bewirken, geht aus folgendem hervor:

Als der Sack mit dem Apparate verbunden wurde, überwogen unter den einströmenden Ameisen weitaus die *sanguinea*, die ja auch anfänglich im Sacke die oberste Schicht gebildet hatten und als nun — wieder $1\frac{1}{2}$ Stunden später — der Sack am hinteren Ende geöffnet wurde, kamen umgekehrt wieder fast lauter *rufa* mit ihrer Brut zum Vorschein. Trotz dieser äußerst mangelhaften Mischung war aber unter den verschiedenen Parteien sozusagen kein Kampf mehr (wenigstens kein neuer Streit) zu bemerken, — im Gegenteil, die *sanguinea* halfen den *rufa* freundschaftlichst beim Transporte ihrer Brut und schon am nächsten Morgen war die Eintracht im Apparate eine fast vollkommene.

Andererseits zeigte es sich, dass die im Fundus des Sackes zurückgebliebenen *rufa* und *pratensis*, sobald sie (nach 24 Stunden!) aus ihrer Zwangslage befreit und in ein geräumiges Standglas einquartiert wurden, die wenigen unter sie geratenen *sanguinea* nachträglich umbrachten. Sie hatten sie somit sehr wohl als Fremde erkannt und sich ihrer, da sie numerisch weit überlegen waren, bei der ersten Gelegenheit entledigt. Diese selben *rufa* aber, die eben so unduldsam verfahren waren, dachten nicht mehr daran, die ihnen begegnenden *sanguinea* anzugreifen, als sie, 5 Tage später, wieder in die Mischkolonie zurückversetzt wurden und bestätigten uns dadurch nur wieder, dass sich ihr Verhalten keineswegs sklavisch nach den sie jeweiligen treffenden „freundlichen“ oder „feindlichen“ Geruchsreizen richtete, sondern mindestens ebenso nach den begleitenden Umständen, deren für sie verschieden günstige Konjunktur sie jedesmal sehr richtig zu erfassen schienen.

3. Fast noch wichtiger ist aber hier für uns die weitere Tatsache, dass diese selben *rufa* (ich spreche immer von den Insassen des zweiten Standglases) auch von den in Überzahl vor-

handenen *sanguinea* des Mischnestes nicht angegriffen, sondern ganz wie die schon früher mit ihnen Alliierten behandelt wurden. Das will besagen, dass sich auch fünf Tage nach Beginn des Experimentes im Mischneste ein reizphysiologisch homogener Mischgeruch noch nicht gebildet hatte, denn wäre ein solcher inzwischen entstanden, so hätten die *sanguinea* doch sicher einen Unterschied zwischen den alliierten *rufa* des Mischnestes und den neu hinzukommenden (bei denen wir das Nichtexistieren eines solchen Mischgeruches soeben nachgewiesen haben) wahrnehmen und entsprechend, d. h. wenigstens eine Spur feindlich, reagieren müssen. —

Aus allen diesen Überlegungen geht n. E. die völlige Unhaltbarkeit der physiologischen Mischgeruchstheorie als Erklärung des Zustandekommens der künstlichen Allianzkolonien einwandfrei hervor und wir müssen daher dieses Phänomen in der Tat auf rein psychische Momente zurückführen. Als solche haben wir kennen gelernt:

Die plötzliche gewaltsame Herausreißung aus dem gewohnten Nestverbande und die damit verbundene vollständige Desorientierung;

2. die Zwangslage, in der sich relativ starke Völker befinden, wenn sie in engem Raume zusammengepfercht werden, bei ganz ungenügender Möglichkeit der beteiligten Parteien, sich voneinander zu sondern;

3. die Gegenwart zahlreicher Brut, die entsprechend ihren Bedürfnissen untergebracht und gepflegt werden muss (Ablenkung des Kampfinstinktes auf den bei den Ameisen so mächtigen Brutinstinkt, bezw. — bei *sanguinea* — auf den Raubinstinkt);

4. die psychische Kontrastwirkung der Gegenwart befruchteter Königinnen, an denen die Existenz der Völker hängt;

5. die Gegenwart eines mächtigen gemeinsamen Feindes⁵⁾.

Welche Bedeutung dem gegenseitigen Stärkeverhältnis der Parteien für die Frage, ob Allianz eintritt oder nicht, zukommt, haben wir oben zur Genüge erlebt⁶⁾.

II.

Haben uns die ersten Versuche über die wahren Ursachen des Eintritts der Allianz Aufklärung gebracht, so sollen uns die nun

5) Vgl. die schöne Beobachtung meines Bruders l. c. (Biolog. Centralbl., 1910), S. 539.

6) Dass die Ameisen die Vielheit von Individuen — in unserem Falle die jeweilige Stärke des Gegners — sehr wohl wahrnehmen und ihr Verhalten danach einrichten, hat u. a. auch Wasmann (Biolog. Centralbl., 1908, S. 295) sehr schön nachgewiesen; er beobachtete nämlich, dass in *Formica*-Nestern, welche eine gewisse Anzahl von *Dinarda* beherbergten, jedesmal dann eine heftige Verfolgung dieser vorher geduldeten parasitischen Käfer ausbrach, sobald jene in größerer Anzahl in das Nest gesetzt wurden.

folgenden Versuchsreihen darüber Aufschluss geben, ob sich in der künstlichen Allianzkolonie nachträglich aus den verschiedenen Partialgerüchen ein physiologisch einwertiger Mischnestgeruch bildet und wenn ja, welchen Einfluss ein solcher auf das Verhalten der Ameisen haben kann.

Zweite Versuchsreihe.

Verhalten der alten Nestgenossen gegen ihre ehemaligen Kameraden aus der Mischkolonie.

Am 27. Mai 2 Uhr nachmittags (also 10 Tage nach der Mischung) isolierte ich aus der Mischkolonie je 100 *rufa* i. sp., 50 *pratensis* und 60 *sanguinea* in drei Gläsern für sich, alle ohne Beigabe von Brut.

1. Um 3 Uhr 30 wurden die *rufa* auf ihr Heimatnest auf der unteren Sackalp ausgeschüttet. Resultat: Äußerst misstrauische Untersuchung von seiten der „Alten“, dann wurden sehr viele Misch-*rufa* gepackt und teils rasch in einen Nesteingang gezogen (wobei sich viele nach *Formica*-Art über dem Träger zusammenrollten), teils aber auch an Ort und Stelle fixiert und à froid exekutiert. Noch nach einer halben Stunde war der Kampf ein sehr heftiger; trennte ich solche Gruppen, so liefen die befreiten Misch-*rufa* ängstlich umher und suchten sich zu verbergen oder ins Nest zu flüchten, wurden aber bald wieder angehalten und aufs neue fixiert.

2. Die 50 *pratensis* wurden um 4 Uhr 30 am Fuße des großen *Pratensis*-Nestes B ausgeleert. Resultat: Leichte Aufregung der Nesteinwohner, die den Ankömmlingen abwärts entgegeneilten. Misstrauische Untersuchung, lebhaftes „Fühlerparlamentieren“, Anfahren mit geöffneten Kiefern; schließlich wurden zwei der Misch-*pratensis* — aber nur zwei! —, an Fühlern und Beinen gepackt und fixiert, im übrigen sah man höchstens Paare, die sich wechselseitig an den Mandibeln umherzogen, wobei nicht selten die unterliegende Ameise sich über den Kopf der Gegnerin zusammenrollte und nun von dieser ins Nest getragen wurde. Schon nach 10 Minuten war — abgesehen von den beiden Fixierten — absolut nichts mehr von feindlicher Reaktion zwischen den Parteien zu bemerken.

3. Die 60 *sanguinea* wurden um 5 Uhr 15 beim *Sanguinea*-Neste B ausgesetzt. Resultat: Ganz wie im vorhergehenden Versuche, nur mit dem Unterschiede, dass es noch friedlicher zuging: Nur Zeichen des Misstrauens, vereinzelte Paare, die sich an den Mandibeln zogen, keine einzige Exekution oder auch nur vorübergehende Fixierung.

Résumé und Analyse:

Im ersten Versuche wurden die der Mischung unterworfen gewesenen *rufa* von ihren alten Nestgenossen zu einem großen Teile

feindlich angegriffen, festgehalten und à froid exekutiert. Geht nun aus diesem Verhalten die tatsächliche Existenz eines sekundär sich bildenden physiologisch einwertigen Mischgeruches (in welchem die einzelnen Partialgerüche gleichsaam zu einem Amalgam unlösbar verbunden wären) hervor? Ganz und gar nicht! —, vielmehr beweist der Versuch lediglich, dass der ursprüngliche Eigengeruch der Misch-*rufa* durch die ihnen anhaftenden Fremdgerüche mehr oder minder verdeckt oder maskiert worden war. Sie gleichen also darin jenen Ameisen Bethé's, die, nachdem sie in einer Brühe aus fremden zerquetschten Ameisen gebadet worden waren, von ihren eigenen Nestgenossen nicht mehr erkannt wurden, — nur mit dem Unterschiede, dass Bethé diesen Effekt durch sein Bademanöver in wenigen Minuten erreichte, während es hier bei einfachem Zusammenleben mit den fremden Arten dazu eines Zeitraumes von 10 Tagen bedurfte.

Bekanntlich ergab eine sorgfältige Nachprüfung der Bethé'schen Badeexperimente⁷⁾, aus denen dieser Forscher so voreilig geschlossen hatte, das Erkennungsvermögen der Ameisen sei lediglich ein Geruchsreflex, dass bei längerer Verfolgung des Experimentes die Ameisen schließlich ihren Irrtum erkannten und die Misshandlungen einstellten. Waren wir nun auch nicht in der Lage, festzustellen, ob auch in unserem Falle der Ausgang ein solcher war — teils wegen Zeitmangel, teils wegen der großen Schwierigkeit solcher Detailbeobachtung in freier Natur —, so haben wir doch andere Anhaltspunkte genug, welche die Richtigkeit unserer oben ausgesprochenen Ansicht erweisen:

Zunächst ist mit allem Nachdrucke zu betonen, dass auch im ersten Versuche keineswegs sämtliche Mischameisen in diesem Maße feindselig behandelt wurden, sondern dass eine ganze Anzahl von ihnen gleich nach der ersten eingehenden — ich möchte sagen: vorurteilsfreien — Prüfung offenbar als harmlos erkannt und von ihren alten Kameraden sogar ins Nest getragen wurden. Schon dieser Umstand allein spricht gegen einen wirklichen „Mischgeruch“. Die Probe aufs Exempel liefern aber die beiden anderen Versuche. Man erinnert sich, dass der zweite Versuch erst volle 2 $\frac{1}{2}$ Stunden, der dritte gar erst 3 $\frac{1}{4}$ Stunden nach der Isolierung der betreffenden Parteien aus der Mischkolonie angestellt wurde; — diese Quarantäne von wenigen Stunden hatte offenbar genügt, um die den Tieren nur lose anhaftenden Fremdgerüche zu mehr oder minder vollständiger Verflüchtigung zu bringen. Nur so ist es zu erklären, dass sowohl die *pratensis* als vollends die *sanguinea* bei ihren ehemaligen Nestgenossen nur noch ein ge-

7) Vgl. Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Stuttgart 1909, S. 13ff.

wisses Befremden hervorriefen und dass selbst dieses Misstrauen bei eingehender Untersuchung sehr bald schwand. Die beiden fixierten *pratensis* des zweiten Versuches stammten vielleicht zufällig gerade aus dem fremden *Pratensis*-Neste A.

Immerhin ist nicht ausgeschlossen, dass bei diesen erheblichen Differenzen auch der verschiedene „Charakter“ der drei Arten eine gewisse Rolle gespielt hat: Das obstinate, blindwütende Draufgängertum der *rufa* einerseits, das ruhigere, mehr phlegmatische Wesen der *pratensis* und die hohe, psychoplastische Begabung der *sanguinea* andererseits. Die letzteren mussten zudem auch infolge der bei ihrer relativ geringeren Individuenzahl doppelt fühlbaren Dezimierung ihrer Kolonie und namentlich infolge des Verlustes ihrer Königin an Kampfeslust wesentlich eingebüßt haben.

III.

Dritte Versuchsreihe.

Verhalten der Mischameisen gegen ihre ehemaligen Nestgenossen.

1. Am 27. Mai 10 Uhr abends verband ich mit dem Hauptneste meiner Mischkolonie ein kleines Glas mit ca. 200 *sanguinea* aus der Kolonie A + B. Resultat: Unmittelbar nach hergestellter Verbindung stürzt eine große *sanguinea* aus dem Glase ins Hauptnest; einige *rufa*, die den Eingang bewachten, fahren zurück ohne anzugreifen. Die *sanguinea* rennt in größter Aufregung im äußeren Nestbezirk herum, weicht dabei den ihr begegnenden *rufa* und *pratensis* aus, versucht einige Male, sich ins Zentrum eines großen *Sanguinea*-Klumpens einzudrängen, wird wiederholt von *rufa* angehalten und untersucht, jedoch trotz ihrem verdächtigen Benehmen nicht angegriffen. Mittlerweile sind einige *pratensis* ihrerseits vorsichtig in der Verbindungsröhre vorgedrungen und nähern sich den *Sanguinea*-Vorposten bis auf $1\frac{1}{2}$ cm; dann machen sowohl die *pratensis* als die *sanguinea* schleunigst kehrt, um aber sofort wieder vorzurücken. Noch größere Annäherung als das erstmal! — drohendes Öffnen der Kiefer, prüfendes Vorstrecken der Fühler, abermaliges Zurückweichen u. s. f. Schließlich läuft eine große *pratensis* ohne weiteres ins *Sanguinea*-Glas hinein; sie begegnet auf diesem Wege mehreren *sanguinea*, die aber nicht die geringste Notiz von ihr zu nehmen scheinen. Was im Glase mit ihr geschieht, ist nicht zu erkennen. Nun stürzen plötzlich fünf *sanguinea* nacheinander an den in der Röhre postierten *rufa* vorbei ins Nest, benehmen sich dort ähnlich aufgeregt wie die erste *sanguinea*, gehen aber zum Teil aggressiv gegen die *rufa* und *pratensis* vor: So wird eine *rufa* bei den Mandibeln gepackt, eine *pratensis* gar an einem Bein ergriffen und heftig im Nest umhergezerrt; die *pratensis* leistet dabei wiederholt heftigen Widerstand.

Im Neste herrscht jetzt sichtliche Aufregung, die sich namentlich den *sanguinea* mitzuteilen scheint, weniger den *rufa* und *pratensis*. Weitere *rufa*, die in der Glasröhre vorgedrungen sind, haben einen *Sanguinea*-Vorposten angegriffen; sie halten die *sanguinea* fixiert und versuchen, sie ins Nest zu ziehen, was ihnen schließlich gelingt. Die fremden *sanguinea* beginnen die Verbindungsröhre mit Nestmaterial zu verbarrikadieren! — Um Mitternacht wird der Versuch abgebrochen, die verbindenden Glasröhren auseinander genommen und mit Watte verstopft.

23. Mai 10 Uhr 30 vormittags. Wiederansetzung des Versuches. Es wiederholen sich zunächst während etwa 15 Minuten ganz ähnliche Szenen wie gestern, dann aber beginnt plötzlich eine unaufhaltsame Masseneinwanderung der neuen *sanguinea* ins Hauptnest, indem diese die aufgestellten *Rufa*-Posten teils einfach überrennen, teils von letzteren gepackt und ohne Widerstand ins Nest gezogen werden. Bald ist der ganze proximale Nestbezirk von den neuen *sanguinea* förmlich überschwemmt, die nun teilweise ihrerseits zum Angriff vorgehen und mehrere *rufa* und *pratensis* — niemals aber *sanguinea*, ihre einstigen Kameraden! — zu zweit oder dritt fixieren und misshandeln; die Angegriffenen leisten kaum irgendwelchen Widerstand. Um 3 Uhr nachmittags zähle ich im ganzen 12 solche fixierte *rufa* und *pratensis*, die in aller Form à froid exekutiert werden. Dabei geht es im Neste ganz ruhig zu und in zahlreichen Gruppen sitzen *sanguinea*, *rufa* und *pratensis* friedlich untereinander. In der Peripherie des Nestes überwiegen die *sanguinea* weitaus; noch immer ist der Strom der aus dem kleinen Glase Einwandernden nicht erschöpft. Einige *pratensis* versuchen umsonst, in der Verbindungsröhre postiert, sich diesem Strome zu widersetzen, sie werden einfach von den entgegendrängenden *sanguinea* überrannt. Man sieht jetzt auch zahlreiche *sanguinea* in umgekehrtem Sinne wandern. Um 5 Uhr 30 sehe ich eine große *rufa* unversehrt aus dem Glase ins Hauptnest spazieren.

Am 29. Mai ist das *Sanguinea*-Glas fast leer, aber immer noch wandern *Sanguinea*-Träger aus ihm ins Mischnest. Ein einzigesmal sah ich auch eine *pratensis* eine *sanguinea* tragen. Im Neste haben die Kämpfe vollständig aufgehört, es liegen etwa 20 *Rufa*- und *Pratensis*-Leichen umher, von denen aber mindestens die Hälfte schon früher vorhanden waren. Die *sanguinea* überwiegen jetzt weitaus über die *rufa* und *pratensis* zusammengenommen.

2. Am 3. Juni 6 Uhr abends verband ich ein Glas mit etwa 200 *pratensis* aus Nest B mit dem Mischneste. Es wandern sofort zahlreiche *rufa* und *pratensis* aus letzterem in das *Pratensis*-Glas, bei Begegnung mit den neuen *pratensis* erfolgt nur lebhaftes Fühlerpiel, kein Angriff. Die *sanguinea* halten sich in auffälliger Weise fern. Um 7 Uhr versucht eine große *pratensis*, eine der „Neuen“.

die bis jetzt keine große Neigung zeigten ins Nest einzuwandern, an den Mandibeln ins Nest zu ziehen; am Eingange angelangt, bricht eine kleine *sanguinea* in höchster Aufregung in die Röhre ein und rennt ohne Aufenthalt bis ins *Pratensis*-Glas; eine zweite *sanguinea* folgt ihr auf dem Fuße. Einen Augenblick später spazieren nacheinander fünf große *pratensis* ins Hauptnest; sie begegnen dabei mehreren *sanguinea*, stutzen aber nicht einmal und werden von letzteren auch nicht aufgehalten. Um 8 Uhr ist eine lebhafte *Pratensis*-Einwanderung mit zahlreichen Trägern (ausschließlich *pratensis* und *rufa*) im Gang, einige Male sieht man allerdings auch *sanguinea* eine widerstrebende *pratensis* an Fühlern und Beinen ins Nest ziehen. Im Neste finde ich aber nur zwei *pratensis* durch *sanguinea* fixiert. — Am andern Morgen waren fast alle neuen *pratensis* eingewandert; Kämpfe waren nirgends zu beobachten.

3. Ein dritter Versuch mit einigen 20 *rufa* aus der Riesenkolonie I verlief ganz ähnlich wie der zweite.

4. Vom 31. Mai bis 3. Juni warf ich wiederholt große Mengen *pratensis* und *rufa* aus dem früher erwähnten Standglase B (wo alle *sanguinea* umgebracht worden waren) ins Futterglas der Mischkolonie: Sie wurden nur im ersten Tumulte von den *sanguinea* teilweise flüchtig angegriffen, dann aber wieder losgelassen und bald dauernd geduldet.

Am 5. Juni setzte ich die Mischkolonie im Garten des Glarner Kantonsspitals neben einem großen Steine aus, dessen eine Seite von einem mächtigen *Lasius*-Neste eingenommen wurde. Schon am nächsten Tage hatten die Alliierten, unter denen nach wie vor nicht die geringsten Differenzen zu bemerken waren, einen Teil des *Lasius*-Nestes (*L. niger*) erobert und einen kleinen Nesthaufen aus Vegetabilien erbaut. Auch in der Folge vermochten sie sich gegen die *Lasius* mit Erfolg zu behaupten und nötigten diese schließlich zum gänzlichen Wegzuge.

5. (Kontrollversuch.) Am 27. Juni setzte ich ca. 200 Arbeiter von *F. truncicola* mit zahlreicher Brut bei der Mischkolonie aus. Sie wurden von den Bewohnern derselben in die Flucht geschlagen, verloren eine Menge Puppen an die *sanguinea* und mussten sich wo anders ansiedeln.

Im August hatten die *sanguinea* die Frechheit, einen Raubzug gegen eine allerdings ziemlich schwache Kolonie von *F. cinerea*, die etwa 10 m entfernt an der Spitalmauer ansässig war, zu unternehmen; sie mussten indessen nach zweitägiger Belagerung der *cinerea* unverrichteter Dinge wieder abziehen.

Résumé und Analyse der dritten Versuchsreihe.

1. Alle Versuche dieser Gruppe ergaben zunächst übereinstimmend, dass die neu ankommenden Ameisen der verschiedenen

Stammnester von ihren ehemaligen Schwestern in der Mischkolonie keinerlei Anfeindung erfuhren. Den Grund dieses Verhaltens haben wir schon am Eingange der vorliegenden Arbeit darin gefunden, dass die Mischameisen neben ihrer sekundär-automatischen Einstellung auf den Mischgeruch auch das Engramm ihres ehemaligen Nestgeruches nach wie vor bewahrten und daher auch bei allfälliger Wiederkehr dieser alten Originalerregung (Heimatsnestgeruch) sofort wieder mit der entsprechenden Ekphorie reagierten.

2. Auffallender war die große Duldsamkeit, die den Neuen jeweils auch von den übrigen Parteien des Mischnestes entgegengebracht wurde; zumal im ersten Versuche, wo die *rufa* und *pratensis* es im ganzen bei schwachen Bemühungen, die *Sanguinea*-Invasion aufzuhalten, bewenden ließen und nur eine einzige *sanguinea* ernstlich angriffen und fixierten. So kam es, dass die *sanguinea* diese für sie günstige Situation alsbald auszunutzen begannen und den Spieß umdrehten, so dass man nun das immerhin ungewöhnliche Schauspiel erlebte, dass ein fremdes Invasionsvolk die rechtmäßigen Nestbesitzer im eigenen Hause angriff; — ein solches Vorgehen entspricht aber durchaus dem kühnen, ungestümen Charakter der *sanguinea* (immerhin blieben ja auch diese Angriffe auf einige wenige Individuen beschränkt und wurden bald gänzlich sistiert). Um so merkwürdiger musste dann die weitgehende Duldsamkeit dieser selben, nunmehr in Übermacht stehenden *sanguinea* den späteren *Pratensis*- und *Rufa*-Invasionen gegenüber anmuten, ganz abgesehen davon, dass ja auch die *rufa* (und *pratensis*) des Mischnestes diesen neu ankommenden *pratensis* (bezw. *rufa*) gegenüber eine ganz auffallende Gleichgültigkeit an den Tag legten, — fast als ob in diesem Falle die nahe Verwandtschaft der beiden Rassen ein gewisses Gefühl der Zusammengehörigkeit gezeitigt hätte! Das Problem wird noch augenfälliger, sobald man dieses relativ friedfertige Verhalten mit der Feindseligkeit vergleicht, welche die *rufa* im ersten Versuche der zweiten Reihe ihren eigenen früheren Nestgenossen, die im Mischneste gelebt hatten, entgegenbrachten; es ist dasselbe Problem, dessen scheinbaren Widerspruch wir schon am Anfange dieser Studien hervorgehoben und zu lösen versprochen haben, — ein Widerspruch, der darin zu liegen scheint, dass die Mischameisen auf der einen Seite frisch aus dem Heimatneste ankommende Kameraden der Alliierten von den letzteren genau unterschieden und uns damit die Existenz eines sekundären „Mischgeruches“ glaubhaft machten, dass sie aber andererseits doch diese Neuen bei weitem nicht so feindlich behandelten, wie sie dies ganz Unbekannten gegenüber getan hätten (vgl. den Kontrollversuch 5 der dritten Serie).

Die Lösung ist sehr einfach, sobald man sich die Verschiedenheit der energetischen, beziehungsweise mne-

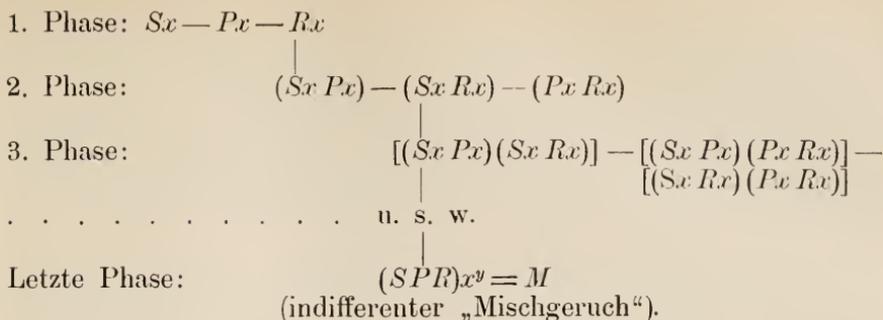
mischen Situation in den Versuchen der zweiten und der dritten Reihe vergegenwärtigt:

Jene *rufa* im ersten Experimente der zweiten Versuchsreihe nahmen an den maskiert zurückkehrenden ehemaligen Nestgenossen zunächst eine komplizierte Geruchsmischung wahr, die ihnen schon deswegen gänzlich fremdartig erscheinen musste, weil ihnen nicht weniger als zwei Komponenten derselben, — die Partialgerüche *pratensis* und *sanguinea*, bisher noch nie oder doch nur in feindlicher Beziehung vorgekommen waren und daher kein in ihrem Engrammschatze aufgespeichertes „Freundenogramm“ (sit venia verbo!) zur Ekphorie bringen konnten. Sie sahen sich somit hier in der Tat vor ein physiologisches Novum gestellt, von dem aus keine Brücke zu ihrer Mneme führte.

Anders die Parteien des Mischnestes. Sie alle hatten die verschiedenen Nestgerüche *rufa*, *pratensis* und *sanguinea* auch in ihrem reinen (d. h. unmaskierten) Zustande schon einmal erfahren und besaßen daher u. a. auch ein „reines“ Engramm von jedem dieser Gerüche. Dieses Engramm stand aber nicht vereinzelt da, sondern es musste sich nach dem von Semon⁸⁾ entdeckten allgemeinen „Assoziationsgesetze“ sowohl mit allen gleichzeitig als mit den sukzessive gewonnenen übrigen Engrammen (soziale Engramme des notwendigen Zusammenlebens mit den Fremden, der gemeinsamen Besorgung der Brut etc.) synchron und sukzessive zu einem einheitlichen Engrammkomplex assoziieren. In Wirklichkeit bestand demnach der „neu“ erworbene (d. h. durch die Mischung bedingte) Engrammschatz der Tiere, 10 Tage nach der Mischung, nicht etwa bloß aus einem einzigen Engrammkomplex, welcher z. B. dem gegenwärtigen Mischungszustande der verschiedenen Gerüche u. s. w. entsprach, sondern vielmehr aus einer ganzen Unsumme von Einzelengrammen, die den verschiedensten zeitlichen Schichten angehören und deren sämtliche Phasen untereinander in einer steten Folge von kleinsten Übergängen verbunden sind. So wäre also beispielsweise — um das Gesagte graphisch darzustellen —, eine *sanguinea* 10 Tage nach der Mischung im Besitze folgender Sukzessionen geruchlicher Engrammkomplexe (s. nebenstehende Aufstellung):

Dabei würde *S*, *P*, *R* den reinen *Sanguinea*-, bzw. *Pratensis*-, bzw. *Rufa*-Geruch, *x* die assoziativ damit verbundenen übrigen

8) Semon (Mneme, 2. Aufl., 1908) hat bekanntlich den Beweis dafür erbracht, dass das Phänomen der synchronen und sukzessiven Engrammassoziation, kurz: das Phänomen der Assoziation überhaupt, im letzten Grunde einfach darauf beruht, dass schon die den betreffenden Engrammen zugrunde liegenden Originalerregungen, selbst wenn sie noch so heterogen sind, stets zu einem einheitlichen Empfindungskomplexe „assoziiert“ sind und dass wiederum diese originalen Empfindungskomplexe mittelst ihrer „akoluthen Phase“ sich auch in der Sukzession untereinander verbinden.



(sozialen) Engramme bedeuten; die zusehends komplizierter werdende Kombination der Komplexe in den verschiedenen Phasen sei durch die sich komplizierende Einschachtelung in Klammern versinnbildlicht.

Die Endreaktion auf die letzte Phase (M) dieses Engrammkomplexes ist die indifferente (positiv soziale) gegenseitige Duldung, — eben jene „automatische Einstellung auf den Mischgeruch“, von der wir eingangs gesprochen haben.

Was wird nun geschehen, wenn beispielsweise eine *sanguinea* des Mischnestes auf eine ungemischte *pratensis* des Nestes B trifft? Zunächst ekphoriert der reine *Pratensis*-Geruch p sofort wieder das primäre reine Engramm P , oder vielmehr, da dieses letztere zudem mit den verschiedenen übrigen (sozialen) Engrammen x synchron assoziiert ist, den Engrammkomplex Px . Da nun ferner dieser Engrammkomplex durch eine Reihe von Übergängen schließlich auch mit dem zurzeit vorherrschenden (d. h. die gegenwärtige automatisch-soziale Einstellung bedingenden) Engrammkomplexe M phasogen assoziiert ist, so wird er mit dem letzteren in eine gewisse, wenn auch schwache mnemische Homophonie⁹⁾ treten, d. h. als wiederkehrende Komponente desselben eine gewisse entfernte „Bekanntheitsempfindung“ wachrufen. Diese Homophonie wird aber natürlich nur eine sehr partielle, d. h. stark „differenzierende“ sein können, teils deshalb, weil der Engrammkomplex Px in der ganzen Kette mit am weitesten zurückliegt, spärliche Wiederholungen erfuhr und daher im Gegensatze zu den heute beständig ekphorierten jungen Engrammkomplexen, die den Schlusskomplex M zusammensetzen, stark abgeblasst ist, teils aus dem Grunde, weil er in M nur eine relativ schwache, gemeinsame Komponente darstellt. Das betreffende „Empfindungsdifferential“⁹⁾ (d. h. der Grad der Unterschiedsempfindung zwischen Px und M) wird deshalb noch immer ein sehr

9) Über die Begriffe der „mnemischen Homophonie“ und des „Empfindungsdifferentials“ derselben vgl. Semon, *Mneme*, Kap. 7, und besonders Semon, *Die mnemischen Empfindungen* (Leipzig 1909, bei W. Engelmann), die Kap. 14–17.

bedeutendes sein, aber doch nicht so groß, dass daraus eine entschieden und dauernd feindliche Reaktion resultieren könnte.

Wir haben somit auch das eigentümlich duldsame Verhalten der übrigen Komponenten des Mischnestes gegen die unvermischten Nestgenossen der anderen Parteien völlig befriedigend durch die gegebenen mnemischen Dispositionen erklärt.

Zum Schlusse können wir die **Ergebnisse** vorstehender Untersuchung wie folgt zusammenfassen:

1. Die künstlichen Allianzen der Ameisen beruhen nicht auf der Entstehung eines homogenen Mischgeruches, sondern ausschließlich auf komplexer assoziativer Gehirntätigkeit, insbesondere auf den Gesetzen der individuell erworbenen **mnemischen** Engraphie.

2. Auch alle übrigen in solchen Mischkolonien experimentell zu beobachtenden sekundären Phänomene, namentlich die Reaktionen der Mischameisen gegen die unvermischten Ameisen ihrer eigenen wie der andern Parteien, sprechen entschieden gegen das Vorhandensein eines physiologisch homogenen Mischgeruches und lassen sich viel besser, ja vielfach einzig und allein, aus der jeweiligen vorhandenen mnemischen Situation erklären.

3. Die Mischgeruchtheorie, welche die künstlichen Allianzen der Ameisen auf rein physiologischem Wege zu erklären versucht, ist daher als völlig unhaltbar aufzugeben.

Die Knospung von *Eleutheria* und den Margeliden.

Bemerkungen zu dem Aufsatz von A. Nekrassoff in Bd. XXXI (1911), S. 759 ff. dieser Zeitschrift.

Von F. Braem.

Nekrassoff hat bei der Meduse *Eleutheria* die Knospung in ihren ersten Anfängen untersucht in der ausgesprochenen Erwartung, ähnliche Verhältnisse vorzufinden, wie sie bei der Knospung der Margeliden bestehen. Er meinte also, dass die Knospen lediglich von einer Keimschicht, dem Ektoderm, würden gebildet werden. Statt dessen ergab sich, dass sie in der gewöhnlichen Weise, unter Beteiligung beider Keimblätter, ihre Entstehung nehmen.

An der Richtigkeit dieses Befundes wird nicht zu zweifeln sein. Nekrassoff's Angaben stimmen fast vollständig überein mit dem, was ich selbst für *Hydra* und einige andere Hydroiden festgestellt habe¹⁾, und diese Übereinstimmung ist um so wertvoller, als Ne-

1) Braem, Über die Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden. Biol. Centralbl., Bd. XIV (1895), S. 140 ff.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Brun Rudolf

Artikel/Article: [Zur Psychologie der künstlichen Allianzkolonien bei den Ameisen. 308-322](#)