

absolute Unverletzbarkeit des Fisches nicht angenommen zu werden braucht. Die Mund- und Rachenpartien müssen zwar gegen die Wirkung der beiden unempfindlich sein, da die Tentakel ja gefressen werden. Im übrigen kann man häufig sehen, wie es dem Fisch gelingt, infolge seiner geschickten Bewegungen die Berührung der nesselnden Fäden mit dem Körper zu vermeiden. Außerdem fragt es sich doch noch, ob bei einer eventuellen Berührung die Nesselfäden genug Kraft haben, die ziemlich dicke schleimige Epidermis des Fisches zu durchstoßen.

Literaturverzeichnis.

- Bridge, T. E. and Boulenger, G. A. 1904. Fishes. In: Cambridge Natural History, Bd. 7.
- Collet, R. 1875. Norges Fische med Bemaerkninger om deres Udbredelse, Trykt som Tillaegsh. til Vidensk. Selsk. Forh. f. 1874.
- Griffini. 1904. Ittiologia italiana.
- Heineke, Fr. und Ehrenbaum, E. 1900. Eier und Larven von Fischen der Norddeutschen Bucht. In: Wiss. Meeresunters. N. F., Abt. Helgoland, Bd. 3.
- Heineke, Fr. 1905. Die Eier und Jugendformen der Nutzfische der Nord- und Ostsee und die Altersbestimmungen der Nutzfische. In: Rapports et Procès-verbaux, III. Gesamtbericht, Anlage E.
- 1906. Die Arbeiten der Kgl. Biologischen Anstalt auf Helgoland im Interesse der Internat. Meeresforschung in der Zeit vom 1. April 1904 bis 31. März 1905. In: Die Beteiligung Deutschlands an der Internat. Meeresforschung, III. Jahresbericht.
- Malm, A. W. 1852. Om yngel af *Caranx trachurus*, in Öfersigt af Kongl. Vitensk. Akad. Förh. Åttonde Argängen 1852.
- 1877. Göteborgs och Bohusläns Fauna, Rygggradjuren.
- Möbius, K. und Heineke, Fr. 1883. Die Fische der Ostsee. Kiel.
- Smitt, F. A. 1893. A History of Scandinavian Fishes, II. Ed.
- Waite, E. R. 1908. Additions to the Fish-Fauna of Lords Howe Islands, Nr. 2. In: Rec. Austral. Mus. Bd. IV, 1901—1903.

Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen¹⁾.

Von Dr. med. Rudolf Brun.

Assistent an der Nervenpoliklinik der Universität in Zürich.

M. H.! Das Problem der Orientierung im Raum bietet bekanntlich auch beim Menschen ein nicht geringes psychophysiologisches und klinisches Interesse; — ich erinnere hier nur an das staunenswerte Orientierungsvermögen, welches, nach den Berichten zahlreicher Forschungsreisender, Angehörige gewisser wilder Völkerschaften an den Tag legen sollen, sowie andererseits an jene merkwürdigen und schweren Orientierungsstörungen, welche der Neurologe bei der Rinden- und bei der sogen. Seelenblindheit zu beobachten Gelegen-

1) Vorträge, gehalten in der psychiatrisch-neurologischen Gesellschaft in Zürich, am 12. Dezember 1914 und am 23. Januar 1915.

heit hat. Doch ist diese Frage beim Menschen naturgemäß eine außerordentlich verwickelte; sie ist hier (wie übrigens auch bei den Säugern) experimentell noch kaum ernstlich in Angriff genommen²⁾ und daher selbst mit Bezug auf die Beteiligung der wesentlichsten Komponenten noch sehr wenig geklärt. Dagegen vermag die experimentelle Analyse der um vieles einfacheren Verhältnisse bei niedrigeren Organismen (Vögeln, Insekten) uns wenigstens einen rohen Einblick in die Prinzipien zu gewähren, nach denen der komplizierte Mechanismus der Fernorientierung sich abwickelt, und eine Reihe wichtiger Gesichtspunkte als Basis für künftige Fragestellungen. Durchgeht man aber die reiche diesbezügliche Literatur, so ist man vielfach überrascht zu sehen, wie willkürlich manche sonst streng wissenschaftliche Autoren bei der theoretischen Beurteilung ihrer an sich sehr sorgfältigen und klaren Beobachtungen verfahren; — eine Willkür, die vielfach selbst vor der Aufstellung ganz abenteuerlicher, physiologisch unbegreiflicher und schon erkenntnistheoretisch von vornherein unhaltbarer Hypothesen nicht zurückschreckte: Geheimnisvolle, noch unentdeckte Kräfte (Fabre, Bethe), eine „absolute, von allen sinnlichen Anhaltspunkten der Außenwelt unabhängige innere Richtungskraft“ (Cornetz), eine absolute Kenntnis der vier Kardinalpunkte des Raumes (Berthelot), Wahrnehmung des Erdmagnetismus (Viguier) oder „infraluminöser Strahlen“ (Duchatel), ein „nasaler Raumsinn“ (Cyon), eine minutiöse kinästhetische Registrierung sämtlicher beim Hinweg ausgeführter Körperdrehungen (Bonnier, Reynaud, Piéron), eine Polarisierung chemischer Duftteilchen (Bethe); — alle diese und noch manche andere mysteriöse Fähigkeiten wurden nacheinander zur „Erklärung“ der Fernorientierung der Brieftauben, Bienen und Ameisen mit herangezogen. Die Ursache aller dieser wissenschaftlichen Missgriffe ist m. E. in einem gewissen Mangel an allgemein-biologischen Gesichtspunkten zu suchen; es fehlte an einer festeren theoretischen Grundlage, welche eine einheitliche Betrachtungsweise der Orientierungsphänomene im allgemeinen, ihrer verschiedenen biologischen Stufen und der allgemeinen psychophysiologischen Gesetze, welche sie beherrschen, ermöglicht hätte. Eine solche theoretische Basis habe ich in meiner Monographie über die Raumorientierung der Ameisen³⁾ in ihren Umrissen zu skizzieren versucht und die dabei gewonnenen Gesichtspunkte haben sich mir auch bei meinen speziellen experimentellen Fragestellungen als praktisch und fruchtbar erwiesen. Ich möchte Sie

2) Systematische Untersuchungen über den kinästhetischen Richtungssinn des Menschen wurden erst in jüngster Zeit von Szymanski (Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys. 1913) ausgeführt.

3) Brun, Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen. — Gustav Fischer, Jena 1914.

daher auch an dieser Stelle zunächst mit diesen allgemeinen Gesichtspunkten bekannt machen, bevor ich, im zweiten Teile meines Vortrages, zur Darstellung der experimentellen Ergebnisse bei den Ameisen übergehe, — um so mehr, als eine solche theoretische Übersicht Ihnen auch das Verständnis der dort zu erörternden, oft recht komplizierten Versuchsanordnungen wesentlich erleichtern dürfte.

I.

Über Raumorientierung im allgemeinen.

Als Orientierung im Raum können wir ganz allgemein die Fähigkeit der Organismen definieren, ihren Körper oder Teile desselben in bestimmter Weise auf die einwirkenden Reize einzustellen, bzw. ihre räumliche Fortbewegung in irgendeiner gesetzmäßigen Weise auf die betreffenden Reizquellen zu beziehen. Nach dieser allgemeinen Definition kommt die Orientierungsfähigkeit wohl sämtlichen Organismen, auch den sesshaften, ohne Ausnahme zu: Sie ist eine primäre Eigenschaft des lebenden Protoplasmas und als solche schon mit jeder primären Reizantwortung verknüpft.

Versuchen wir, die ungeheure Mannigfaltigkeit aller hier in Betracht kommenden Erscheinungen nach biologischen und physiologischen Gesichtspunkten zu gruppieren, so können wir sie zunächst zwanglos in zwei Hauptkategorien unterbringen und unterscheiden:

I. Eine propriozeptive (absolute) und II. eine exterozeptive (relative, relationelle) Orientierung.

I. Die propriozeptive Orientierung empfängt ihre Angaben ausschließlich von inneren, d. h. bei passiven oder aktiven Bewegungen in den bewegten Teilen selbst entstehenden Reizen; sie hat deshalb keinerlei nähere Beziehungen zur Außenwelt, sondern orientiert den Organismus lediglich über seine absolute Lage im umgebenden Raum, bzw. über die gegenseitige Stellung seiner Glieder. Natürlich tritt die propriozeptive Orientierung auch bei der exterozeptiv orientierten Lokomotion jeweils ausgiebig in Funktion, jedoch nur als notwendige Vorbedingung zur korrekten Ausführung der dabei stattfindenden Einzelbewegungen, niemals im Sinne einer Direktion der Gesamtleistung, hinsichtlich des Bewegungszieles.

Die propriozeptive Orientierung ist eine statische oder eine dynamische, je nachdem, ob ihr Zweck sich in der einfachen Beantwortung der primären „Positionsreize“ erschöpft, oder ob das Resultat dieser primären Antwortbewegungen seinerseits wieder in einem höheren Zusammenhange registriert und zum Aufbau neuer, sekundärer Orientierungen verwertet wird.

1. Bei der statischen Orientierung handelt es sich um einfache Einstellungsbewegungen des Körpers oder seiner Teile in

einem bestimmten Verhältnis zur Lotrichtung der Schwerkraft. Bei den Pflanzen sind diese Bewegungen äußerst träge; sie beruhen hier offenbar auf polar ungleicher Wachstumsintensität in den von dem Reize getroffenen Zellen und führen so allmählich zu jenen Wachstumseinstellungen des Pflanzenkörpers, wie sie als Axotropismen (Geotropismus, Heliotropismus u. s. w.) bekannt sind. Wir können diese primitivste Form der räumlichen Orientierung als plasmostatische Orientierung bezeichnen und der neurostatischen Orientierung der Tiere gegenüberstellen, wo die betreffenden Einstellungsbewegungen äußerst prompt und in feinsten Anpassung an die fortwährend stattfindenden aktiven Änderungen des Körpergleichgewichts durch Vermittlung komplizierter statotonischer Sinnes- und Reflexapparate erfolgen.

2. Die dynamisch-propriozeptive Orientierung baut sich auf aus einer mehr oder minder komplizierten zeitlichen Sukzession derjenigen sekundären propriozeptiven Registrierungen, welche man als Kinästhesien (im weitesten Sinne) zu bezeichnen pflegt.

Die Statolithenapparate, die Organe der Seitenlinie, die Bogengänge des Labyrinths, zeigen dem Organismus passive Lageveränderungen der Körperachse bekanntlich auch dann an, wenn alle übrigen Kinästhesien und exterozeptiven Merkzeichen ausgeschaltet sind. Dass dem so ist, beweist die interessante Tatsache, dass Taubstumme unter Wasser (wo der myostatische Sinn ausgeschaltet, bzw. sehr herabgesetzt ist) sehr oft jede Orientierung über die absolute Lage ihres Körpers im Raum verlieren und sogar nicht mehr wissen, was oben und unten ist. Wir können die Funktion der statischen Apparate zusammen mit dem myostatischen Sinn (nebst den entsprechenden passiven Spannungswahrnehmungen in den Sehnen, Gelenken und der Haut) als passiven Lagesinn oder als passive Kinästhesie zusammenfassen. Im Gegensatz zu ihm orientiert die aktive Kinästhesie, der Muskelsinn sens. strict. oder besser: der „Bewegungssinn“ in ziemlich genauer Weise über den jeweiligen aktiven Kontraktionsgrad in den verschiedenen Muskelgruppen und somit auch über die bei Ausführung bestimmter kinetischer Figuren (z. B. „Vierteldrehung rechts“) zu benutzenden Synergien und Sukzessionen. Als Barästhesie („Schwere- oder Kraftsinn“) registriert er ferner in roher Weise die aktive Erhöhung des Muskelwiderstandes, welcher beim Bergansteigen zur Überwindung der Schwere oder beim Bergabsteigen zur Verhinderung des passiven Falles erfordert wird und ermöglicht so eine gewisse Schätzung des Neigungswinkels. Und schließlich wäre es denkbar, dass auch von der Länge einer zurückgelegten Wegstrecke dadurch eine gewisse Vorstellung entstehen würde, dass die Intensität der dabei auftretenden Ermüdungsgefühle der Weglänge irgendwie proportional ist. In diesem Sinne ist man also auch berechtigt, von einem „Er-

müdungssinn“, oder — nach seiner Funktion — geradezu von einem Strecken- oder Podometersinn zu sprechen.

Die Bedeutung aller dieser Kinästhesien für die räumliche Orientierung wird im allgemeinen entschieden unterschätzt; man hat sich gewöhnt, dieselben unter die sogen. „dunkeln Empfindungen“ zu rechnen, welche keine klarer assoziierten Vorstellungen zu erwecken vermögen. Das ist aber ein Irrtum, denn schon die alltägliche Beobachtung lehrt, dass diese komplexen Sensationen unter Umständen sehr deutliche kinästhetische Engrammsukzessionen⁴⁾ hinterlassen, die — im Verein mit exterozeptiven Sinneserfahrungen, aber nur mit diesen! — auch für die lokomotorische Orientierung im Raume von der größten Bedeutung sind. Jeder weiß z. B. aus eigener Erfahrung, wie sicher man im Dunkeln die nötigen Drehungen und Wendungen ausführt, um, sagen wir, vom Bette zum Waschtisch oder zur Zimmertür zu gelangen. Aber hier hat uns der Tastsinn zuvor über die relative Lage des Bettes belehrt und von diesen exterozeptiven Anhaltspunkten aus können wir dann getrost die gewohnte kinästhetische Reise ins Dunkle antreten, die uns im fremden Hotelzimmer natürlich an ganz verkehrte Orte hinbefördern würde. — Noch viel feiner sind die kinästhetischen Engrammsukzessionen bekanntlich bei den Blinden entwickelt; sie bilden hier wohl den wesentlichsten Inhalt des Engrammschatzes, welcher diesen Leuten ihre oft so staunenswerte Sicherheit in den ihnen bekannten Räumen, ja selbst in den Straßen ihrer Heimatstadt verleiht.

II. Während die propriozeptive Orientierung sich nur auf die Lage und Bewegung des Körpers in einem sozusagen „absoluten“ Raume bezieht, orientieren **die exterozeptiven Sinne** den Organismus **relationell**, d. h. sie setzen ihn in Beziehung zu ganz bestimmten Punkten in der Außenwelt. Die notwendige Voraussetzung hierzu ist natürlich eine mehr oder minder scharfe sinnliche Lokalisation der betreffenden Reize, oder mit anderen Worten: Die Ausstattung der betreffenden Sinne mit Ortszeichen. Sich im Raum exterozeptiv orientieren heisst also: Exterozeptive Reize auf den rezipierenden Sinnesflächen scharf lokalisieren.

Ein Beispiel wird Ihnen dies klar machen: Beim Menschen kommt der Geruchssinn für eine exaktere räumliche Orientierung nur deshalb nicht in Betracht, weil die rezipierende Sinnesfläche — die Riechschleimhaut — tief im Inneren des Schädels versteckt liegt und daher die von den verschiedenen Gegenständen ausgehenden Ge-

4) Ich bediene mich im folgenden (wie schon in früheren Arbeiten) zur Bezeichnung mnemischer Vorgänge im wesentlichen der einfachen und klaren Terminologie von R. Semon (Die Mneme, 2. Aufl., Leipzig 1908).

ruchsemanationen nicht räumlich getrennt, sondern in diffuser Mischung empfängt. Anders bei den Ameisen: Hier sind die Geruchssensillen oberflächlich an symmetrischen und äußerst beweglichen Organen, den Fühlern, angebracht und mit diesen ihren „beweglichen Nasen“ (wie Forel sich treffend ausdrückt) pflegen die Ameisen außerdem fortgesetzt alle Objekte, die sie beriechen wollen, in allen Ebenen des Raumes abzutasten. Der Geruchssinn der Ameisen ist also ein Kontaktgeruchssinn, ein relationeller „topochemischer Sinn“ (Forel), welcher seinen Trägern ganz exakte olfaktorische Raumempfindungen (und event. olfaktorische Raumvorstellungen) vermitteln muss. —

Die exterozeptive Orientierung fängt nicht erst bei der Lokomotion an, sondern sie erstreckt sich zunächst auch

1. auf den eigenen Körper und dessen nächste Umgebung. Sie kann hier eine reflektorische oder eine spontane sein.

a) Zu den exterozeptiven Orientierungsreflexen gehören alle diejenigen reflektorischen Antwortbewegungen, welche mit Ortszeichen versehen sind, d. h. deutlich nach der gereizten Stelle hinzielen. Unter den spinalen Orientierungsreflexen dieser Kategorie sind der Wischreflex des dekapitierten Frosches (bei Betupfen des anderen Beines mit Säure) und der Kratzreflex des Rückenmarkshundes (Sherrington) schöne, jedem Physiologen bekannte Beispiele. Von den kortikalen Reflexen gehören hierher der Plantarreflex des Fußes, die Seh- und die Hörreflexe (Augeneinstellung nach dem optischen Reiz, Kopf- und Blickwendung nach der Schallquelle).

b) Die höchste Stufe der orientierten Gliedbewegungen bilden die spontanen Zielbewegungen, das Greifen, Zeigen, Abtasten mit den Fingern, das Fixieren mit den Augen u. a. m.

2. Mit dem Auftreten der spontanen Lokomotion nimmt die Orientierung im Raum wesentlich andere Formen an. Sie wird zur lokomotorischen Fernorientierung, welche nicht mehr allein auf die Befriedigung unmittelbarer Bedürfnisse des nächsten Raumes hinzielt, sondern zum Teil auf entferntere biologische Ziele gerichtet ist: Aufsuchung des andern Geschlechts, Herbeischaffung von Nahrung und Baumaterial zum Nest — oft aus weiter Ferne, endlich Nestwechsel, Raub- und Kriegszüge aller Art mit vorausgehenden Erkundungsreisen einzelner: Eine ganze biologische Welt.

Während eine reflektorische Gliedorientierung gewöhnlich durch jeden beliebigen (genügend kräftigen) Reiz der betreffenden Sinnesqualität ausgelöst werden kann (z. B. eine Augeneinstellungsbewegung durch jeden beliebigen optischen Reiz), so ist für die orientierte Lokomotion charakteristisch, dass es hier selbst in den allerprimitivsten Fällen nur ganz bestimmte, nach Quantität und Qualität spezifische Reize sind, auf welche der Organismus mit einer

nach Vorzeichen⁵⁾ und Richtung meist ebenfalls spezifischen Orientierung antwortet. Ein so spezialisierter Prozess hat nun offenbar mit primärer Reizbeantwortung schon nichts mehr zu tun, er setzt vielmehr unbedingt noch das Dazwischentreten eines weiteren, mnemischen Faktors voraus. Nach der Natur dieses mnemischen Prozesses, wie er sich, Hand in Hand mit der fortschreitenden Ausbildung besonderer Reizleitungs- und Reizspeicherungsapparate, im Laufe der Phylogenie allmählich differenzierte, kann man nun bei der lokomotorischen Fernorientierung wiederum zwei Hauptformen unterscheiden: Eine mehr primitive, die unmittelbare oder direkte Orientierung, und eine höhere Stufe, die mittelbare oder indirekte Orientierung.

a) Eine unmittelbare oder direkte Orientierung liegt dann vor, wenn das Endziel der Lokomotion als aktueller Reiz direkt sinnlich wahrgenommen wird.

Entspricht einem spezifischen Fernreiz ein vorgebildeter Mechanismus, der im Organismus gleichsam ab ovo für ihn bereitlag, so ist die resultierende Orientierung als Ekphorie eines erblichen Engrammkomplexes zu betrachten und zwar kann es sich da wieder entweder um einen Tropismus, oder um einen Reflexautomatismus, oder endlich um einen Instinktautomatismus handeln.

Wenn eine direkte Orientierung unabänderlich in der Einfallsachse des Reizes erfolgt, so ist man berechtigt, von einem Tropismus (Loeb, Verworn) zu sprechen. Doch sollte m. E. diese Bezeichnung ausschließlich auf die entsprechenden einfachen Reizbeantwortungen niederster Organismen, bei denen weder spezifische Sinnesorgane noch ein zentrales Nervensystem ausgebildet sind, beschränkt bleiben⁶⁾. Bei den höheren Tieren, wo diese Apparate vorhanden sind, bringt der „tropische Reiz“ gewöhnlich einen komplizierteren vorgebildeten Automatismus zur Auslösung, nämlich einen Reflex-, bzw. einen Instinktautomatismus.

Eine reflektorische Fernorientierung darf nur dann angenommen werden, wenn eine zwangsmäßig erfolgende Lokomotion zeitlich streng an die Fortdauer des adäquaten richtunggebenden Reizes gebunden ist und bei Erlöschen dieses Reizes sofort ebenfalls aufhört. Ein Frosch z. B. kriecht und springt nur so lange nach der Fliege, als diese sich bewegt; sobald sie stillsitzt, erlischt

5) Nach der Reizquelle hin oder von ihr weg.

6) Vollends als Missbrauch ist es zu bezeichnen, wenn Szymanski (Arch. f. d. ges. Physiologie 138. 1911) neuerdings sogar den Begriff des „Mnemo-tropismus“ aufstellt und darunter solche Fälle versteht, wo eine bestimmte Richtung unter dem Einfluss einer mnemischen Erregung (z. B. bei Ameisen infolge der Erinnerung an eine vorher stattgehabte Winkelabweichung, zu der man sie gezwungen hatte) eingeschlagen wird. „Tropisch“ im eigentlichen Sinne des Wortes können unter allen Umständen nur aktuelle (originale) Reize wirken.

das Interesse des Amphibiums an dem soeben noch anscheinend heiß begehrten Nahrungsobjekt. Wir können solche reflektorischen Fernorientierungen als einphasige Bewegungskomplexe bezeichnen, weil hier der hereditäre Engrammkomplex sich in der einen Phase der orientierten Lokomotion vollständig erschöpft.

Anders beim Instinktautomatismus. Hier ekphoriert der primäre Richtungsreiz einen bereits hochdifferenzierten, mehrphasigen hereditären Engrammkomplex, der sich, einmal angetönt, durch alle seine Phasen in ziemlich autonomer Weise, d. h. unabhängig von der Fortdauer des primär auslösenden Reizes, wie eine willkürliche Handlung, abwickeln kann. Das hängt mit zwei Eigentümlichkeiten solcher mehrphasiger hereditärer Komplexe (= Instinkte) zusammen: Einmal damit, dass sie aus einer Reihe sukzessiv assoziierter Einzelengrammkomplexe (zeitlicher Phasen) zusammengesetzt sind, welche durch sogen. „phasogene Ekphorie“ manifest werden können, indem die durch den Ablauf jeder Phase jeweiligen neu entstandene energetische Situation an sich wiederum als „adäquater Reiz“ ekphorisch auf die nächstfolgende Phase wirkt⁷⁾. Zweitens besitzen aber die meisten Instinkte auch eine gewisse Plastizität (individuelle Anpassungsfähigkeit), die sich darin äußert, dass sie sich mit plastischen Engrammen, d. h. solchen, welche erst während ihres Ablaufs neu erworben wurden, assoziieren und so gewisse Veränderungen (Korrekturen, Ergänzungen, Hemmungen) ihres Ablaufs erleiden können.

Ein Beispiel möge das veranschaulichen. Es gibt Nachschmetterlinge, welche den Duft ihrer Weibchen auf kilometerweite Entfernung zu wittern imstande sind. Sobald ein solcher Schmetterling diesen spezifischen Duft rezipiert, wird er sich nach derjenigen Richtung in Bewegung setzen, nach welcher der Reiz zunimmt. Angenommen nun, ein Windstoß verwehe auf einige Minuten diese äußerst feine Emanation. Wird das Männchen seinen Flug unterbrechen? Keineswegs! Denn da die hereditäre Engrammsukzession (in unserm Falle die verschiedenen Phasen des Sexualinstinkts) noch nicht durchlaufen ist, sondern sich vielmehr erst in ihrer ersten oder Orientierungsphase befindet, so dauert die entsprechende mnemische Erregung fort. Da aber anderseits der tropische Originalreiz, welcher den Ablauf dieser Phase realisierte, verschwunden ist, so kann der Flug des Männchens jetzt natürlich nicht mehr orientiert sein, sondern wird einen unruhig hin- und herpendelnden Charakter annehmen: Das Tier „sucht“ gleichsam den verloren gegangenen Reiz⁸⁾.

7) Das bedingt zugleich einen gewissen Zwang, die einmal begonnene Sukzession unter allen Umständen zum Ende zu führen: Die mnemische Erregung dauert während des ganzen Ablaufs an.

8) Diese instinktive Unruhe wird regelmäßig beobachtet, wenn man den Ablauf einer hereditären Engrammsukzession plötzlich dadurch unterbricht, dass man

Es besteht aber noch eine zweite Möglichkeit: Das Tier hatte vielleicht während seines ziemlich geradlinigen Fluges nach der Duftquelle zugleich konstant das Bild des Mondes in den vorderen Abschnitten seiner Fazettenaugen wahrgenommen und diesen aktuellen, einer ganz andern Sinnessphäre angehörenden Reizkomplex sekundär mit der Richtung seines Fluges assoziiert. Dann könnte dieser sekundär erworbene plastische Richtungsengrammkomplex nach Verschwinden des primär tropischen Reizes offenbar vikariierend an dessen Stelle treten und so die bisherige Orientierung wenigstens noch eine Zeitlang aufrecht erhalten: Die ursprünglich direkte Orientierung ist sekundär zur indirekten geworden. Ähnliche Mechanismen, wie der eben angedeutete, sind bei Ameisen tatsächlich wiederholt nachgewiesen worden. —

Bei den bis jetzt genannten Formen der direkten Orientierung reicht, wie wir sahen, die erbliche Mneme wenigstens zur Erzeugung des Initialphänomens vollkommen aus. Es gibt nun aber selbstverständlich auch eine direkte Orientierung, welche auf Ekphorie individuell erworbener plastischer Engramme beruht. Die Reizkomplexe, welche diese Ekphorie bewirken, treffen im Organismus nicht einen eigens für sie vorgebildeten primären Mechanismus, sondern verdanken ihre sekundär-tropische Kraft lediglich dem Umstande, dass ihre erste Einwirkung seinerzeit von einer direkten sinnlichen Anziehung oder Abstoßung gefolgt war. Es erfolgt dann bei jeder späteren Wiederkehr einer ähnlichen (oder auch nur scheinbar ähnlichen) Situation prompt die nämliche Reaktion, infolge einer „Ähnlichkeitsassoziation“ oder eines „einfachen Analogieschlusses“. Ein Beispiel:

Forel⁹⁾ reichte Bienen Honig auf künstlichen verschiedenfarbigen Blumen aus Papiermaché. Nachdem die Bienen den Vorrat durch Zufall entdeckt hatten, stürzten sie sich gierig auf sämtliche Artefakte und kehrten erst dann wieder zu den natürlichen Blumen zurück, nachdem das letzte Honigtröpflein aufgeleckt war. Nach einiger Zeit legte Forel in die Nähe des Blumenbeetes, auf dem die Bienen weideten, zwei einfache Stücke roten und weißen Papiers, aber ohne diesmal Honig darauf zu tun. Trotzdem stürzten sich alle Bienen sofort wieder auch auf diese neuen Attrappen, untersuchten sie peinlich genau und ließen erst dann wieder von denselben ab, nachdem sie sich überzeugt hatten, dass wirklich kein Honig darauf sei. Bienen, welche jene günstige Erfahrung eines Honigfundes auf Papier früher nie gemacht hätten, wären nie dazu gekommen, irgendwelchen farbigen Papierstückchen auch nur die geringste Aufmerksamkeit zu schenken!

b) Die höchste Stufe der lokomotorischen Orientierungsfähigkeit ist in der mittelbaren oder indirekten Orientierung

den aktuellen Reiz, welcher die betreffende Phase realisierte, eliminiert. Ich habe die Erscheinung, in Ermangelung eines schöneren griechischen Wortes, als „Reizsuchung“ bezeichnet. Dieselbe ist also für das Vorhandensein einer mnemischen Erregung charakteristisch. Das Phänomen wurde u. a. auch von Bethe ganz richtig beobachtet, von ihm aber fälschlich als „Schreflex“ bezeichnet.

9) Forel, A., Das Sinnesleben der Insekten. — Reinhardt, München 1910.

erreicht. Was wir unter einer solchen zu verstehen haben, ist nach allem früher Gesagten ohne weiteres ersichtlich: Im Gegensatz zu direkter Orientierung ist hier das Endziel der Lokomotion nicht mehr sinnlich, als direkter tropischer Reiz gegeben, sondern im „Sensorium“ des Tieres lediglich als Engramm vertreten. Die Ekphorie dieses Zielengramms veranlasst zwar die Lokomotion als solche, d. h. sie bildet den inneren Antrieb zu derselben und begleitet sie als mnemische Erregung während ihrer ganzen Dauer, doch sagt es natürlich an sich gar nichts aus über die reelle räumliche Lage des Zieles und somit auch nichts über die zur Erreichung dieses Zieles einzuschlagende Richtung. Die Richtung der Lokomotion, mit anderen Worten die eigentliche Orientierung (bei der Realisation) wird hier vielmehr mittelbar bestimmt, durch sekundäre intermediäre Komplexe, welche mit dem Reizkomplex des Ausgangspunktes einerseits, mit dem des Zieles andererseits assoziativ verknüpft sind und zwar, sofern es mehrere sind, durch kontinuierliche sukzessive Assoziation¹⁰). Jeder dieser intermediären Reizkomplexe hinterließ bei seiner ersten Einwirkung einen entsprechenden Engrammkomplex und die gesamte Reihe dieser letzteren vom Ausgangspunkt bis zum Ziele bildet somit einen sukzessiv assoziierten Engrammkomplex. Der Vorgang der indirekten Orientierung besteht nun darin, dass jeder dieser intermediären Komplexe bei seiner aktuellen Wiederkehr zunächst das ihm entsprechende Engramm zur Ekphorie bringt. Die bei diesem inneren Vorgang auftretende mnemische Erregung wird als mehr oder minder übereinstimmend mit der betreffenden (sekundären) Originalerregung empfunden; es findet somit eine Deckempfindung (ein „Gleichklang“) zwischen beiden statt, die wir mit Semon als identifizierende mnemische Homophonie bezeichnen; oder vulgärpsychologisch als „Wiedererkennung“. Zweitens wirkt aber diese mnemische Erregung ihrerseits auch wieder ekphorisch auf das nächstfolgende Engramm der intermediären Reihe und erzeugt den Trieb, den diesem zweiten Engrammkomplex homophonen Reizkomplex mit den Sinnen aufzusuchen: Es kommt zu jener Erscheinung, die wir bereits im vorhergehenden Abschnitt als „Phänomen der Reizsuchung“ kennen gelernt haben.

10) Die sukzessive Assoziation einer Reihe aufeinanderfolgender Engrammkomplexe kommt nach Semon bekanntlich dadurch zustande, dass die aufeinanderfolgenden einzelnen Originalerregungen vermittelt ihrer sogen. „akoluten Phasen“ (Abklingungsphasen) kontinuierlich ineinander überfließen, derart, dass der Beginn jeder nächstfolgenden Erregung zeitlich noch mit dem Abklingen der vorausgegangenen Erregung zusammenfällt, also mit ihr „akolut-synchron“ ist. Zeitlich weiter auseinanderliegende Originalerregungen können sich somit nicht zu einem sukzessiven Engrammkomplex assoziieren.

In dieser Weise wird der gesamte intermediäre Komplex vom Ausgangspunkt bis zum Ziele sukzessive wieder abgewickelt, wobei natürlich dieser mnemische Ablauf in der ursprünglichen Reihenfolge stattfinden muss bei einfacher Wiederholung eines „Hinweges“ (Reiteration), dagegen in der umgekehrten Folge, sofern es sich um einen Rückweg handelt (sukzessive Reversion).

Die Rückkehr von einer indirekten Fernreise wäre also demnach im Prinzip stets eine sukzessive Reversion des Hinweges („Loi du contre-pied“ von Reynaud¹¹⁾). Die theoretische Begründung dieses — vom rein logischen Standpunkt aus eigentlich selbstverständlichen — Mechanismus begegnet aber, namentlich mit Bezug auf die Rückkehr von einer Erstreise, doch gewissen Schwierigkeiten: Nach Semon ist nämlich der mnemische Ablauf sukzessiv assoziierter Engrammkomplexe bekanntlich ein „polar ungleichwertiger“, indem sukzessiv erzeugte Engramme weit stärker in der Reihenfolge ihrer Entstehung aufeinander ekphorisch wirken als umgekehrt. So wird z. B. eine in der umgekehrten Tonfolge (nach rückwärts) gesungene Melodie niemals erkannt und ebenso macht eine bekannte optische Sukzession (z. B. die Bewegungsfolge irgendeiner ganz alltäglichen Handlung) einen ganz bizarren Eindruck, wenn sie im Kinematographen nach rückwärts abgewickelt wird. Demnach müsste also auch die Rückkehr von einer einigermaßen ausgedehnten Erstreise zum mindesten eine sehr unsichere, wenn nicht unmögliche Sache sein, da eben die beim Hinweg sukzessiv angetroffenen optischen Komplexe in der umgekehrten Reihenfolge nicht richtig „assoziert“ werden können. Allein in Wirklichkeit wird eine solche Erstreise niemals auf größere Entfernungen ausgedehnt, vielmehr lernen die jungen Tiere die Umgebung ihres Nestes nur ganz allmählich auf sukzessive immer weiter ausgedehnten „Orientierungsreisen“ kennen, wobei jede folgende Reise den bei der letzten Reise erreichten Endpunkt zu ihrem Ausgangspunkt nimmt¹²⁾. Der Endpunkt *a* der ersten Reise ist sozusagen noch in Schweite des Nestes gelegen, er wird daher mit dem Komplex Nest noch akolut-synchron assoziiert und die erste Rückkehr

11) Reynaud, Théorie de l'instinct d'orientation, C. R. Acad. Sc. 125, 1897. — L'orientation chez les oiseaux, Bull. Inst. gén. Psychol. 1, 1902. — Bonnier (Revue scientif. 1898) und Piéron (Bull. Inst. gén. Psychol. 1904) führten die Erscheinung auf den „Muskelsinn“ zurück, d. h. sie stellten sich vor, dass die Tiere beim Rückweg eine minutiöse sukzessive Reversion sämtlicher beim Hinweg evolvierter kinetischer Figuren ausführen.

12) Dieser Modus ist durch Hachet-Souplet (Annales de Psychol. Zool. V, 1902) bei Brieftauben, durch v. Buttel-Reepen (Biol. Centralbl. 1900) bei Bienen, durch Bates (The Naturalist on the River Amazone, London 1873) und C. und E. Peckham (Wisconsin Nat. Hist. 1893) bei anderen fliegenden Hymenopteren, durch Ernst (Arch. f. d. ges. Psychol. 1910 und 1914) und mich (l. c.) bei Ameisen übereinstimmend nachgewiesen worden.

ist nicht eine sukzessive, sondern eine simultane Reversion des akolut-synchronen Engrammkomplexes $a-N$. Der nämliche Vorgang wiederholt sich bei der zweiten Reise (von a aus) hinsichtlich des Komplexes b und so fort, bis schließlich eine ausgedehnte, durch zahlreiche Intermediärkomplexe $a-x$ vermittelte Fernreise entsteht. Die sukzessiv assoziierten Intermediärkomplexe einer ausgedehnten indirekten Fernreise sind also im wesentlichen nichts anderes als die ursprünglichen Endetappen der früheren Teilreisen und die indirekte Orientierung auf Grund sukzessiv assoziierter Engrammkomplexe kann in der Weise aus der direkten Orientierung abgeleitet werden, dass man sie auffasst als eine etappenweise fortschreitende Serie direkter Orientierungen auf diese Intermediärkomplexe, als die ursprünglichen direkten Ziele¹³⁾. Und die Rückkehr von einer solchen etappenweisen Fernreise ist in Wirklichkeit weniger eine unmittelbare Reversion des gesamten sukzessiven Engrammkomplexes, als eine Reiteration einer zweiten, in der umgekehrten Richtung ablaufenden Sukzession, welche ebenso etappenweise wie die Hinweg-Sukzession und unabhängig von derselben im Laufe der wiederholten Rückwege erworben wurde.

Wir gingen bisher von der stillschweigenden Voraussetzung aus, dass die indirekte Fernorientierung stets durch mehrere oder zahlreiche verschiedene Intermediärkomplexe vermittelt werde. Das trifft aber in Wirklichkeit nur in einer sehr beschränkten Zahl von Fällen zu, für welche ich allein den Namen des echten, assoziativen Ortsgedächtnisses reservieren möchte. Unter einem echten Ortsgedächtnis wäre also — um eine exakte Definition desselben zu geben — nur diejenige höchste Stufe der indirekten Orientierungsfähigkeit zu verstehen, welche auf dem Vorhandensein einer Sukzession zahlreicher qualitativ verschiedener („differenzierter“) Ortsgramme beruht. Der Typus eines solchen Ortsgedächtnisses ist die Orientierung des Menschen in den Straßen einer bekannten Stadt, nach den zu beiden Seiten sukzessive angetroffenen optischen Engrammen der verschiedenen Gebäudekomplexe, verbunden mit den kinästhetischen Engrammkomplexen eines Abzweigens bald nach links, bald nach rechts, u. s. w. Es ist klar (und damit haben wir eine letzte Eigentümlichkeit dieser differenzierten indirekten Orientierung erwähnt), dass bei einem solchen Orientierungsmodus die relative Richtung der Orientierung (relativ zum Aus-

13) Nur mit Hilfe dieser Annahme ist es auch zu erklären, wie diese scheinbar ganz zufällig gewählten Intermediärkomplexe, die ja an sich gar nichts mit dem Endziel der Reise zu tun haben, überhaupt dazu kommen, als „Anhaltspunkte“ (zur Agnostizierung des Weges bis zu diesem Ziele) zu dienen.

gangspunkt oder zum Ziele) unter allen Umständen unmittelbar eindeutig bestimmt wird durch die zeitliche Folge der verschiedenen Engrammkomplexe, d. h. durch ihre Ablaufsrichtung. —

In zahlreichen einfacheren Fällen genügt aber schon ein einziges intermediäres Richtungszeichen, um die indirekte Orientierung zu ermöglichen, nämlich dann, wenn dieses Richtungszeichen die gesamte Strecke vom Ausgangspunkt bis zum Ziele als stabiler Komplex begleitet. Das ist z. B. der Fall bei einer Ameisenstraße, die von dem am Fuße einer Mauer gelegenen Nest *N* dieser Mauer entlang zu einem Blattlausstrauche *Bl* führt (Fig. 1).



Fig. 1.

Es ist klar, dass ein so beschaffener gleichförmiger Komplex nur in globo, in einer zeitlichen Phase engraphiert wird; er hinterlässt einen einphasigen (globalen) Engrammkomplex, zum Unterschied von den mehrphasigen (differenzierten) Komplexen, auf denen das echte, sukzessiv assoziierte Ortsgedächtnis beruht.

In dem soeben angeführten Beispiel wird die globale Orientierung durch die Mauer gleichsam kanalisiert; wir können deshalb diese Form füglich als kanalisierte Orientierung bezeichnen. In diese Kategorie gehören offenbar alle Fälle, bei denen sich die Orientierung auf räumlich vorgezeichneter Bahn bewegt, sei es, dass wirkliche gebahnte Straßen oder räumliche Wegmarken aller Art: Fußspuren, Geruchsfährten, bestimmte topographische Linien, wie Mauern, Flussufer o. dgl. als orientierendes Merkmal benutzt werden. Das Gemeinsame aller dieser Fälle liegt darin, dass hier der orientierende globale Reizkomplex in unmittelbarer Nähe der rezipierenden Sinnesflächen (Augen, Geruchs- und Tastorgane) gelegen ist, so dass schon eine geringe seitliche Abweichung das Tier außerhalb des Wirkungsbereiches der betreffenden Reizquelle bringt und es daher notwendigerweise vollständig desorientieren muss.

Ganz anders verhält sich die Sache in denjenigen Fällen, wo die Quelle des globalen Orientierungsreizes sich in relativ unendlicher Entfernung von den aufnehmenden Sinnesflächen befindet. Typische Beispiele hierfür sind die Orientierung nach den magnetischen Polen (d. h. nach dem Kompass) und nach einer entfernten Lichtquelle, z. B. nach der Sonne. Die relativ unendliche Entfernung dieser Reizquellen bedingt einerseits eine Ubiquität der von ihnen ausgehenden Reizwellen und andererseits, dass diese letzteren innerhalb sehr weiter (praktisch unendlich weiter) Grenzen

in allen von ihnen getroffenen Punkten parallel einfallen. Infolgedessen wird hier selbst eine sehr bedeutende seitliche Abweichung (z. B. experimentell vermittelt seitlichen Transportes des Tieres) an der absoluten Richtung der Orientierung offenbar gar nichts ändern: Das Tier (oder, bei der Kompassorientierung: das Schiff) wird seinen bisherigen Kurs beibehalten; es wird mit anderen Worten eine Scheinorientierung oder virtuelle Orientierung (Santschi)¹⁴⁾ ausführen, deren absolute Richtung der früher eingehaltenen genau parallel sein wird und die daher wohl sehr exakt ist hinsichtlich der räumlichen Lage der benutzten intermediären Orientierungsquelle, nicht aber mit Bezug auf das erstrebte reelle Ziel. Daraus folgt, dass eine solche „freie“ Orientierung (im Gegensatz zur eben besprochenen kanalisierten Orientierung) nur so lange eine reelle sein wird (mit Bezug auf ein bestimmtes Ziel in der Außenwelt), als die räumlich-kinetische Kontinuität der Reise streng gewahrt bleibt. —

Noch auf eine letzte wichtige Erscheinung möchte ich hier aufmerksam machen. Wir haben gesehen, dass bei der indirekten Orientierung auf Grund mehrphasiger (differenzierter) Komplexe die relative Richtung eindeutig aus der zeitlichen Reihenfolge der verschiedenen Intermediärkomplexe hervorgeht. Bei der einphasigen, globalen Orientierung kann dies natürlich schon deshalb nicht der Fall sein, weil hier ja entweder nur ein einziger globaler Komplex vorhanden ist, oder, falls eine Sukzession besteht (wie z. B. bei einer kontinuierlichen Fußspur), die sich folgenden Einzelkomplexe vollkommen gleichförmig beschaffen sind. Wenn nun trotzdem auch hier die relative Richtung der Fortbewegung in den meisten Fällen unmittelbar eindeutig bestimmt erscheint (man denke wieder an das Beispiel der Fußspurfahrte!), so kann dies nur auf der räumlichen Anordnung der betreffenden Komplexe beruhen, oder, physiologisch ausgedrückt: auf der Art ihrer sinnlichen Lokalisation. Und in der Tat finden wir in allen Fällen, wo ein globaler Komplex eine eindeutige relative Richtungsangabe vermittelt, dass die betreffenden Reize asymmetrisch auf scharf umschriebenen Sinnesflächen lokalisiert sind und daher bei der Rückkehr eine sinnliche Reversion auf die korrespondierenden, bzw. diametral symmetrischen Sinnesflächen der anderen Seite erfahren. Überall dort dagegen, wo dies nicht der Fall ist — so vor allem bei diffuser oder bilateral-symmetrischer Lokalisation — erscheint die globale Orientierung mit Bezug auf ihre relative Richtung im Prinzip zweideutig determiniert (Gesetz der sinnlichen Reversion). So

14) Santschi, F., Comment s'orientent les Fourmis. — Revue Suisse de Zoologie 21, 1913.

sind in unserem ersten Beispiel von der eine Mauer flankierenden Ameisenstraße (Fig. 1 S. 202) die beiden Richtungen dieser Straße — nach den Blattläusen, nach dem Nest — an jedem Punkte eindeutig bestimmt infolge der asymmetrischen Lokalisation des einphasigen Orientierungskomplexes der Mauer. Alle vom Nest nach den Blattläusen wandernden Ameisen fühlen nämlich diese Mauer mit dem rechten Fühler und sehen sie mit dem rechten Fazettenauge; bei der Rückkehr dagegen nehmen sie den Komplex mit den entsprechenden Sinnesflächen der anderen Körperseite wahr. Falls sie nun diese konstanten asymmetrischen Lokalisationen mit den entsprechenden Zielengrammen assoziieren, so werden sie offenbar jederzeit wissen, in welcher der beiden Richtungen das Nest, in welcher der Blattlausstrauch liegt. Nun nehmen Sie aber an, die Ameisenstraße verlaufe wie ein Hohlweg zwischen zwei ganz gleichen Mauern. Dann empfangen die links- und rechtsseitigen Sinnesorgane genau identische und symmetrische Eindrücke, welche eine sinnliche Reversion im obigen Sinne nicht zulassen. Würde man also eine Ameise von einer solchen Straße abfangen und nach einiger Zeit wieder zurückversetzen, so wäre sie zweifellos unfähig, auf Grund dieser symmetrischen globalen Komplexe zu entscheiden, in welcher Richtung das Nest und in welcher der Blattlausstrauch liegt und wäre somit genötigt, irgendeine der beiden Strecken aufs Geratewohl zu verfolgen, um erst am Ende des Komplexes zu erkennen, ob sie zufällig richtig oder falsch gegangen ist. — Genau das gleiche Prinzip gilt *mutatis mutandis* auch für alle übrigen einphasigen Orientierungskomplexe, kanalisierende wie freie: Eine Orientierung nach dem Kompass, nach einer entfernten Lichtquelle wird hinsichtlich ihrer relativen Richtungen immer eindeutig bestimmt sein; wären dagegen zwei genau symmetrisch lokalisierte Lichtquellen vorhanden oder würden auf dem Kompass die Bezeichnungen für die Himmelsgegenden *N—S* fehlen, so wäre die Orientierung lediglich hinsichtlich ihrer absoluten Richtungsachse bestimmt. Eine Fußspur oder eine Wegmarkierung durch rote Pfeile stellt einen Orientierungskomplex dar, dessen einzelne Richtungszeichen sinnlich polarisiert sind; würde die Wegmarkierung einfach aus gleichartigen roten Strichen, statt Pfeilen bestehen, so wäre sie hinsichtlich der relativen Richtungsanzeige offenbar wertlos. Ebenso könnte eine vollkommen homogene Geruchsspur, deren kleinste chemische Teilchen auf jeder Teilstrecke qualitativ und quantitativ gleichartig wären¹⁵⁾, niemals eine relative Richtungsanzeige vermitteln. —

Zum Schluss noch einige allgemeine Bemerkungen über den

15) Wir werden später sehen, dass dies bei den Geruchsfährten der Ameisen nur für gewisse Fälle zutrifft.

mnemischen Mechanismus und die biologische Bedeutung der indirekten Orientierung.

Was zunächst die Natur des Engrammschatzes anbetrifft, auf dem sich die indirekte Orientierung aufbaut, so dürfte klar sein, dass derselbe im wesentlichen der im individuellen Leben erworbenen (plastisch-assoziativen) Mneme angehören muss. Für die mehrphasige Orientierung (differenziertes Ortsgedächtnis) ist dies eigentlich selbstverständlich, indem der Standort des Nestes, in dem die verschiedenen Generationen zur Welt kommen, doch innerhalb weniger Jahre oder Jahrzehnte fortwährendem Wechsel unterworfen ist. Aber auch von den einphasigen Intermediärkomplexen muss für gewöhnlich von jedem Individuum — oft sogar für jede einzelne Reise¹⁶⁾ — ein mit Bezug auf seine jeweilige sinnliche Lokalisation besonderes Engramm erworben werden, — wenschon natürlich die Disposition, sich vorzugsweise nach diesen oder jenen globalen Intermediärkomplexen (z. B. nach der Sonne) zu orientieren, als solche eine hereditär fixierte sein kann. Das letztere gilt auch für die Ekphorie des „Zielengramms“: Es wäre z. B. denkbar, dass sowohl das Zielengramm „Nest“ als dasjenige gewisser Nahrungsquellen, wie Blattläuse, bei Wiederkehr bestimmter Situationen primär-instinktiv zur Ekphorie gelangen würde.

Die biologische Bedeutung der indirekten Orientierungsfähigkeit liegt auf der Hand: Bei Tieren, die ohne festen Wohnsitz frei herumstreifen, reicht die direkte Orientierung natürlich zur Bestreitung aller Lebensbedürfnisse vollkommen aus. Anders bei den nestbauenden, und ganz besonders bei den sozialen Tieren; da wird die indirekte Orientierungsfähigkeit, infolge der Notwendigkeit, von allen Streifzügen immer wieder zu einem bestimmten Wohnsitz zurückzukehren, zur notwendigen Existenzbedingung. Sie ist denn auch hier, wenn auch vielfach erst in ihren primitiveren Formen, wohl überall ohne Ausnahme nachweisbar.

Natürlich erfordert die Leistung einer indirekten Orientierung auf Grund individuell erworbener Engrammassoziationen weit mehr Hirnsubstanz, oder — physiologisch ausgedrückt — das Vorhandensein von weit komplizierteren Erregungsbögen, als die Abwicklung einer auf festgefügtten hereditären Mechanismen beruhenden direkten Orientierung, wie ja überhaupt selbst die kompliziertesten Instinkte mit einem viel geringeren Aufwand von Neuronkomplexen arbeiten, als verhältnismäßig einfache plastische Leistungen. Doch darf auf der andern Seite die bei der indirekten Fernorientierung jeweilen aktuell geleistete Nervenarbeit auch nicht überschätzt werden; —

16) So z. B. bei der Orientierung nach der Sonne.

kann doch selbst eine so ungeheuer komplizierte Sukzession assoziierter optischer, kinetischer und akustischer Engrammkomplexe, wie der tägliche Gang ins Geschäft, in einer Großstadt, nach häufiger Wiederholung fast unbewusst sich abwickeln! Diese sekundäre Automatisierung ursprünglich hochbewusster plastischer Engrammkomplexe ist eine der interessantesten Erscheinungen auf dem Gebiete der Biologie der Mneme; sie beruht in erster Linie auf dem Gesetz der Ekphorie, nach welchem schon die partielle Wiederkehr eines kleinen Bruchteils desjenigen Erregungskomplexes, welcher vormals engraphisch gewirkt hatte, genügt, um den gesamten sukzessiv assoziierten Engrammkomplex zu reaktivieren, indem die sukzessive Ekphorie gleichsam „wie im Lauffeuer“, autonom sich von einem Engramm aufs andere ausbreitet.

Damit sind wir am Ende unserer theoretischen Betrachtungen angelangt. Wenn dieselben vielleicht auch vielfach äußerlich einen etwas abstrakt-philosophischen Charakter hatten, so sind sie doch nichts weniger als sterile Spekulationen: Ich hoffe vielmehr, Sie im zweiten, experimentellen Teil meines Vortrages hinlänglich davon überzeugen zu können, dass alle die soeben erörterten psychobiologischen Mechanismen auch in der Natur mit eben der strengen Gesetzmäßigkeit sich abspielen, wie wir sie hier zunächst rein theoretisch-logisch abgeleitet haben und dass die stete Vergegenwärtigung dieser Gesetzmäßigkeiten auch für die fruchtbare experimentelle Analyse der oft sehr verwickelten Einzelfälle von eminenter praktischer Bedeutung ist. Dabei ist aber allerdings nie zu vergessen, dass die Natur auch hier meist mit mannigfachen Mitteln arbeitet, indem bei der Fernorientierung nicht allein der höheren Tiere, sondern auch der Ameisen, viele jener, aus Gründen der Einfachheit für sich analysierten Mechanismen ständig in den mannigfachsten Kombinationen bald simultan, bald sukzessiv assoziiert zusammenwirken.

Biologische Einteilung der Orientierungsphänomene.

I. Propriozeptive (absolute) Orientierung.

1. Statisch-propriozeptive Orientierung.

- a) Plasmostatische O. (axotropische Wachstumseinstellungen).
- b) Neurostatische O. (statotonische Reflexapparate).

2. Dynamisch-propriozeptive (kinästhetische) Orientierung.

a) Passive Kinästhesie.

- a) Passive Lageveränderungen der Körperachse: Vestibularsinn.
- β) Passive Lageveränderungen einzelner Glieder: Passiver Lagesinn, insbesondere: Myostatischer Sinn.

- b) Aktive Kinästhesie: Myodynamischer Sinn, Schwere- und Kraftsinn (Barästhesie), Ermüdungssinn (sogen. Strecken- oder Podometersinn).

II. Exterozeptive (relationelle) Orientierung.

1. Orientierungsbewegungen einzelner Gliedmaßen.

- a) Exterozeptive Orientierungsreflexe.
b) Spontane Zielbewegungen.

2. Orientierte Lokomotion (Fernorientierung).

- a) Unmittelbare (direkte) Fernorientierung.
a) Auf Grund hereditär-mnemischer Automatismen (Tropismen, Reflex- und Instinktautomatismen).
β) Auf Grund individuell erworbener (plastischer) Engrammkomplexe.
- b) Mittelbare (indirekte) Fernorientierung.
a) Vermittelt einphasiger (globaler) Intermediärkomplexe (sinnlich reversible — irreversible),
kanalisierte Orientierung,
freie Orientierung.
β) Vermittelt mehrphasiger (differenzierter) Intermediärkomplexe (echtes Ortsgedächtnis). (Schluss folgt.)

E. Wasmann. Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten. Gesammelte Beiträge zur sozialen Symbiose bei den Ameisen.

Zweite, bedeutend vermehrte Auflage. — I. Band. Mit 7 Tafeln und 16 Figuren im Texte. — Aschendorff'sche Verlagsbuchhandlung, Münster (Westf.), 1915.

Das neue Buch Wasmann's, dessen I. Band mir vorliegt, ist zum großen Teil eine zweite, erweiterte Auflage verschiedener Abhandlungen des hochverdienten und unermüdlichen Forschers des Lebens der Ameisen und ihrer Gäste. Er hat, wie er selbst in dem Vorwort schreibt, dieselben nicht zu einem neuen Buch etwa nach Art von Wheeler's Werk „Ants“ umarbeiten, sondern in ihrer historischen Reihenfolge unter einem neuen Titel zusammenfassen wollen.

„Der Plan des vorliegenden Werkes ist somit folgender: Wegen seines 800 Druckseiten übersteigenden Umfangs musste es in zwei Bände geteilt werden. Der vorliegende I. Band enthält den I. und II. Teil, der im nächsten Jahre folgende II. Band wird den III. und IV. Teil enthalten.“

„Der I. Teil ist die Neuauflage der ‚Zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien‘ von 1891. Auf besonderen Wunsch mehrerer Fachkollegen wurden, um das Nachschlagen und Zitieren zu erleichtern, die Seitenzahlen der ersten Auflage beibehalten. Die neuen Zusätze sind auf die allernotwendigsten Ergän-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [35](#)

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

Artikel/Article: [Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen 190-207](#)