

einer Oberhautzelle und einer Anzahl darunter liegender Zellen. Sie dienen bei *Taeniophyllum* zunächst als Haftscheiben, später wachsen die äußeren Zellen zu Wurzelhaarbüscheln aus. Außer bei Keimlingen sind diese „Hapteren“ auch bekannt an den unterirdischen Sprosssteilen von *Coralliorhiza*, *Goodyera*, an den Niederblättern von *Microstylis*, *Sturmia*, *Malaxis*<sup>28)</sup>.

Ihre höchste bis jetzt bekannte Entwicklung erreichen sie bei *Corysanthes*. Sie sind offenbar namentlich dann von Bedeutung, wenn Wurzeln fehlen oder spärlich entwickelt sind.

6. Ob die Dorsiventralität des Hypokotyls mancher Orchideen eine „autonome“ oder eine durch die Außenwelt bedingte ist, bleibt zu untersuchen.

Es liegt aber kein Grund vor, bei den Orchideen von einem „Protokorm“ zu sprechen. Was so genannt wurde, ist nichts als ein Hypokotyl von oft eigenartiger Ausbildung, an welchem keine „Hauptwurzel“ sich findet. Dieses Hypokotyl spielt vielfach auch eine wichtige Rolle als erstes Assimilationsorgan.

7. Der Kotyledo ist bei *Taeniophyllum* — entgegen der Angabe von N. Bernard — in normaler Stellung vorhanden, aber sehr rückgebildet.

## Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen.

Von Dr. med. Rudolf Brun,

Assistent an der Nervenpoliklinik der Universität in Zürich.

(Schluss.)

### II.

#### Experimentelle Ergebnisse über die Fernorientierung der Ameisen.

Nachdem wir im vorhergehenden die allgemeinen psychobiologischen und mnemischen Gesetze, welche den verwickelten Mechanismus der Fernorientierung beherrschen, in großen Umrissen skizziert haben, wollen wir uns nunmehr den Ergebnissen der experimentellen Analyse eines ganz besonders lehrreichen Spezialfalles zuwenden, nämlich der Fernorientierung der Ameisen. Die Erkenntnis der großen Bedeutung, welche diese Spezialfrage für das Orientierungsproblem im allgemeinen besitzt, veranlasste nicht nur Entomologen von Fach, sondern auch zahlreiche Biologen, Psychologen und Physiologen, sich mit derselben näher zu befassen und so entstand allmählich eine ziemlich umfangreiche Literatur, in

28) Vgl. Goebel, Zur Biologie der Malaxideen, Flora 88 (1901), p. 100, Fig. 6.

welcher ein reiches und äußerst interessantes Tatsachenmaterial niedergelegt ist<sup>17)</sup>.

Die Ameisen eignen sich nämlich zu Studien über die Fernorientierung aus zwei Gründen in ganz besonderem Maße: Einmal wegen ihrer sesshaften, sozialen Lebensweise, welche sie nötigt, von ihren Fernwanderungen immer wieder zu einem ganz bestimmten Ausgangspunkt, dem Neste, zurückzukehren; — dann aber auch deshalb, weil sie (im Gegensatz zu den Bienen) in der Arbeiterkaste flügellos sind und daher eine verhältnismäßig langsame, leicht verfolgbare Fortbewegung haben.

Das richtige Verständnis einer so komplizierten biologischen Leistung, wie sie die Fernorientierung der Ameisen darstellt, setzt natürlich vor allem eine genauere Kenntnis der Anatomie und Physiologie der beteiligten Sinnesorgane, sowie des diesen Sinnen übergeordneten zentralen Assoziationsapparates voraus. Ich möchte daher, bevor ich auf die biologischen Erscheinungen eingehe, noch ganz kurz die wesentlichsten dieser anatomischen und physiologischen Tatsachen in Erinnerung bringen.

Die Sinne, die bei der Orientierung der Ameisen in Betracht kommen können, sind im wesentlichen der Geruchssinn, der Tastsinn, der Gesichtssinn und die kinästhetischen Registrierungen. Was die Mitwirkung dieser letzteren betrifft, so sind wir da natürlich ausschließlich auf die experimentell-physiologische Analyse angewiesen. Über die Funktionen der anderen Sinne kann uns, teilweise wenigstens, schon die anatomische Struktur der betreffenden Organe wichtige Fingerzeige geben.

Der Geruchssinn ist bekanntlich der biologisch weitaus wichtigste Sinn der Ameisen. Wie wir schon im allgemeinen Teil dieser Arbeit (S. 195) gesehen haben, kommt derselbe hier auch für die exterozeptive Orientierung im Raume sehr wesentlich in Betracht, weil seine peripheren Endapparate oberflächlich, an den symmetrischen und äußerst beweglichen (geknieten) Antennen lokalisiert sind. Der Geruchssinn der Ameisen gehört daher, wie unser Auge, zu den relationellen Sinnen, d. h. er ist in erster Linie ein Kontaktgeruchssinn, welcher die von den verschiedenen Objekten ausgehenden Duftemanationen nicht, wie unsere Riechschleimhaut, in diffuser Mischung, sondern in ganz bestimmter räumlicher Anordnung, entsprechend den gleichzeitig durch die Tasthaare der Fühler wahrgenommenen Formen der duftenden Objekte, rezipieren muss. Auf diese Überlegungen gründete Forel<sup>18)</sup>

17) Ich werde im folgenden nur die wichtigsten einschlägigen Arbeiten anführen und verweise im übrigen auf meine kürzlich erschienene Monographie („Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen“, — Gustav Fischer, Jena 1914), welche ein ausführliches Literaturverzeichnis enthält.

18) Forel, *Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes*. — *Rivista di Sc. Biol.* II n. III, Como 1900—1901. — Die psychischen Fähig-

bekanntlich seine geistreiche Kontaktgeruchstheorie oder Theorie des topochemischen Fühlersinnes, welche eben besagt, dass die Ameisen vermittelt ihrer Fühler räumlich scharf umschriebene „Geruchsformen“ wahrnehmen. Sie werden also beispielsweise runde von viereckigen, harte von weichen, elliptische von kugeligen Gerüchen unterscheiden und werden diese verschiedenen Geruchsformen in eben der gegenseitigen räumlichen Anordnung und zeitlichen Folge, wie sie im umgebenden Raume angetroffen wurden, auch im Gedächtnis als assoziierte topochemische Engrammkomplexe aufspeichern. Doch betont Forel ausdrücklich, dass die Ameisen von dieser topochemischen Assoziation, entsprechend der absoluten Kleinheit ihres Gehirns, natürlich nur in sehr beschränktem Umfange Gebrauch machen können. Diese selbstverständliche Einschränkung vorausgesetzt, besteht seine Theorie zweifellos auch heute noch zu Recht.

Im Vergleich zum Kontaktgeruchssinn ist das Ferngeruchsvermögen der Ameisen offenbar nur sehr gering entwickelt; man kann sich wenigstens leicht davon überzeugen, dass Ameisen selbst stark duftende und für sie ungemein „lustbetonte“ Substanzen, wie Honig, nur auf wenige Zentimeter zu wittern imstande sind.

Auch der Gesichtssinn weist bei den Ameisen — wie bei den Insekten überhaupt — eine Reihe von Besonderheiten auf, welche von vornherein vermuten lassen, dass derselbe bei der Fernorientierung wohl in ganz anderer Weise funktioniert als bei den Wirbeltieren. Bekanntlich entwerfen die Fazettenaugen der Insekten nach der Müller-Exner'schen Theorie des musivischen Sehens von den Objekten der Außenwelt ein einziges aufrechtes Mosaikbild (Appositionsbild), dessen Schärfe in erster Linie von der Zahl der Fazetten, in zweiter Linie von der Länge und Schmalheit der einzelnen Ommatidien abhängt: Je zahlreicher nämlich die Fazetten, in um so zahlreichere Bildpunkte wird das Gesamtbild aufgelöst und desto kleinere Objekte werden somit noch einigermaßen deutlich „erkannt“; je länger und schmaler die Ommatidien, um so konzentriertere Lichtbündel leiten sie den entsprechenden Netzhautelementen zu, indem die Randstrahlen abgeblendet werden. Die Augen der bestehenden Ameisen haben (im Arbeiterstand) eine verhältnismäßig geringe Fazettenzahl<sup>19)</sup> und ziemlich kurze Ommatidien. Ihr Fernpunkt, der hauptsächlich von der Wölbung der Korneallinsen abhängt, ist bei den meisten Arten bis auf wenige Millimeter oder Zentimeter ans Auge herangerückt. Die Unbeweglichkeit der Fazettenaugen bringt es ferner mit sich, dass die Auf-

keiten der Ameisen, 2. Aufl., Reinhardt, München 1902. — Sinnesleben der Insekten, ebend. 1910.

19) Bei *Formica rufa*, einer der bestehenden Arten, beispielsweise nur 600, gegenüber 20000 bei vielen Libellen!

merksamkeit des ruhenden Insekts nur durch bewegte Objekte zu erregen ist. — Die Augen der Ameisen scheinen demnach hauptsächlich für das Sehen großer, bewegter Objekte aus nächster Nähe eingerichtet (Forel). Man glaubte daher früher allgemein, dass der Gesichtssinn bei der Fernorientierung dieser Insekten nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen könne. Es ist hauptsächlich Santschi's<sup>20)</sup> Verdienst, diesen Irrtum, der, im Verein mit einer gewissen Voreingenommenheit zugunsten des Geruchssinnes, das unbefangene Urteil in der Deutung mancher Tatsachen lange Zeit trübte, endgültig widerlegt zu haben. Wir werden auf die wichtigen neuen Ergebnisse der Forschungen dieses hervorragenden Myrmekologen noch ausführlich zurückzukommen haben. —

Die Frage, ob die Ameisen „hören“, scheint trotz allen darauf gerichteten Untersuchungen noch immer nicht ganz einwandfrei entschieden zu sein. Man hat eigentümliche, im Inneren der Tibien ausgespannte sogen. „chordotonale“ Organe wiederholt als Gehörgänge angesprochen; — falls dieselben wirklich echte Schallwellen rezipieren, dürften sie aber wohl nur für die Wahrnehmung jener feinsten Zirplante („Stridulationen“) aus nächster Nähe in Betracht kommen, welche manche Ameisen durch Aneinanderreiben gewisser Teile ihres Chitinpanzers erzeugen. Was endlich statische Organe anbetrifft, so sind solche bis jetzt bei Insekten überhaupt nicht nachgewiesen worden. —

Vergleichen wir die eben kurz angedeuteten Sinnesfunktionen mit Bezug auf ihren direkten Wirkungsbereich, so stellen wir ohne weiteres fest, dass durch keine derselben eine direkte Rezeption des Nestes (oder besser: des psychophysiologischen Erregungskomplexes „Nest“) aus größeren Entfernungen als höchstens einem Meter ermöglicht wird. Daraus folgt, dass jede Fernorientierung der Ameisen über einen Meter hinaus eine indirekte sein muss, d. h. dass sie nicht nach einem sinnlich (als aktueller Reizkomplex) gegebenen, sondern nach einem im „Sensorium“ der Tiere lediglich als Engramm vertretenen Ziele erfolgt, mit Hilfe von intermediären, mit diesem Zielengramm sekundär assoziierten Richtungszeichen. Nun setzt aber, wie wir gesehen haben, jede, auch die einfachste Form einer indirekten Orientierung im Prinzip die Fähigkeit zur Erwerbung und Assoziation individueller Engrammkomplexe voraus und es fragt sich daher, ob wir berechtigt sind, so winzigen Geschöpfen wie Ameisen ein solches plastisches Engraphie- und Assoziationsvermögen zuzuschreiben. Manche Autoren

20) Santschi, F., Observations et remarques critiques sur le mechanisme de l'orientation chez les Fourmis. Revue Suisse de Zool. 1911. — Comment s'orientent les Fourmis. Ibid. 1913. — L'œil composé considéré comme organe d'orientation chez la Fourmi. Revue Zool. Africaine III, 1913.

— unter ihnen namentlich Bethe<sup>21)</sup> — haben den Insekten bekanntlich alle „psychischen“ Qualitäten (oder sagen wir besser: eine individuelle Mneme) rundweg abgesprochen, und wo ihre eigenen Experimente sie mit dieser vorgefassten Meinung in Widerspruch brachten, waren sie eher geneigt, ihre Zuflucht zu irgendeiner physiologisch unerklärlichen „unbekannten Kraft“ zu nehmen, als ihre These aufzugeben. Bevor wir indessen diesen Autoren auf das dunkle Gebiet der wissenschaftlichen Mystik folgen, werden wir doch gut tun, uns vorerst noch danach umzusehen, ob im Zentralnervensystem der höheren Insekten nicht anatomische Strukturen vorhanden sind, welche als das morphologische Substrat jener biologisch nachweisbaren plastischen Neurokymtätigkeiten angesehen werden könnten.

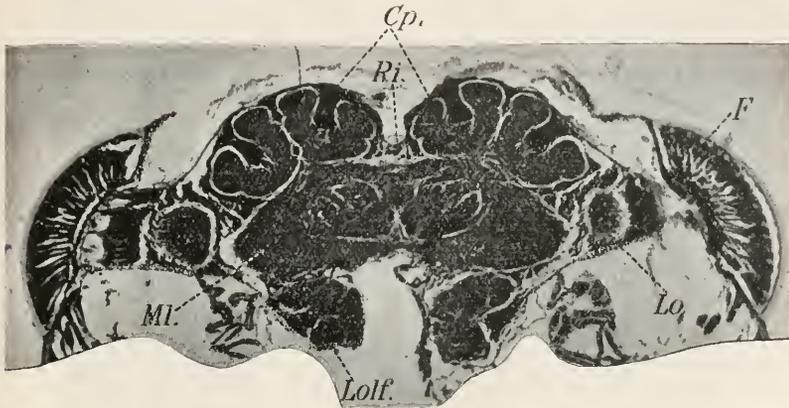


Fig. 2. Frontalschnitt durch das Gehirn (Oberschlundganglion) der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). — Mikrophotogramm. Vergr. ca. 65 $\times$ . Hämatoxylin-Eosin. Cp = Corpora pedunculata Dujardini. F = Fazettenauge. Lo = Lobus opticus. Lolf. = Lobus olfactorius. Mi. = Massa lateralis protocerebri. Ri = Regio intercerebralis.

Wenn wir einen Frontalschnitt durch den vorderen Abschnitt („Proto- und Deutocerebron“) des Gehirns (Oberschlundganglions) einer phylogenetisch hochstehenden Ameise betrachten (Fig. 2), so fallen uns daran sofort vier eigentümlich strukturierte dorsale Gebilde in die Augen, welche in diesen Frontalebene einen relativ sehr bedeutenden Teil des gesamten Hirnquerschnitts einnehmen. Es sind dies die sogen. pilzhutförmigen Körper oder Corpora pedunculata von Dujardin. Dieselben präsentieren sich im Frontalschnitt als vier symmetrische, tief eingebuchtete, bzw. gewundene Massen grauer Substanz vom Typus des flächenförmigen oder Rindengraus, bestehend aus einer dorsalen kompakten Rindenschicht sehr dichtstehender indifferenten

<sup>21)</sup> Bethe, A., Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? — Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 70, 1898.

Körnerzellen und einer tieferen, semmelförmig gebuchteten dickeren Molekularschicht. Diese Massenanhäufung von Substantia molecularis besteht im wesentlichen aus nichts anderem als aus den, zu einem unentwirrbaren Neuropilemfilz verflochtenen, Fibrillenaufsplitterungen und Axonen zahlreicher Projektions-, Assoziations- und Kommissurenfasern, welche teils aus den Körnerzellen der Rindenschicht hervorgehen, teils aus allen übrigen Hirnregionen (Lob. olfactorius, Lob. opticus u. s. w.) herbeifließen, um sich um die Körnerzellen aufzusplittern. Jede Windung entsendet zwei dicke Stiele (Pedunculi), welche tief in die Zentralmasse des Protocerebrons eintauchen (in dem Mikrophotogramm Fig. 2 sind nur die vor-

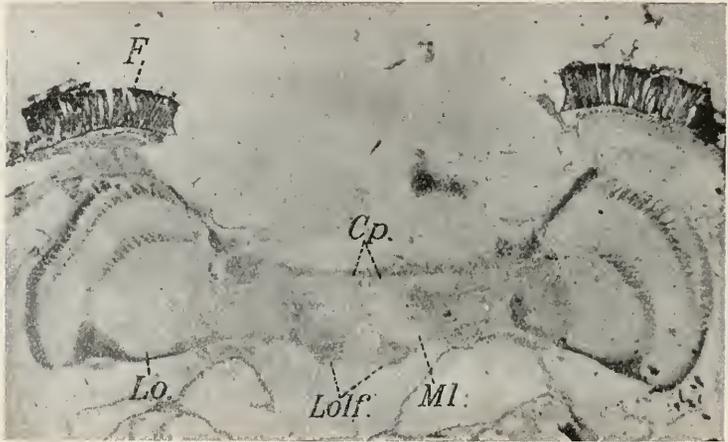


Fig. 3. Frontalschnitt durch das Gehirn (Obersehlganglion) der Schmeißfliege (*Calliphora vomitoria*). — Mikrophotogramm. Vergr. ca. 40 X. Toluidinblaufärbung. Cp = die kaum andeutungsweise entwickelten Corpora pedunculata. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2.

deren Umbiegungen dieser mächtigen Stiele zu sehen, da ihre Vereinigung mit den Corp. pedunc. erst in etwas kaudalere Ebenen erfolgt).

Die eben geschilderte mächtige Entwicklung der Corpora pedunculata findet sich nun aber bezeichnenderweise nur bei den phylogenetisch jungen sozialen Hymenopteren (Ameisen, Bienen, Wespen), und auch da nur in der Weibchen- und Arbeiterkaste, welche ja auch allein jene höheren plastischen Fähigkeiten verraten, von denen wir oben gesprochen haben. Bei den viel dümmere Männchen sind diese Organe, wie Forel zuerst nachwies, stets wesentlich kleiner, nur wenig gefaltet, oft geradezu rudimentär und bei den übrigen (nicht sozialen) Insekten stellen sie bestenfalls nur einfach geschichtete, dorsale Höcker, ohne jede Faltung dar, oder fehlen vollständig. So werden Sie dieselben z. B. bei den stu-

piden Fliegen, diesen Proletariern unter den Insekten, vergeblich suchen; man sieht hier (Fig. 3) an der entsprechenden Stelle nur medial eine spärliche Ansammlung von Körnerzellen, während die ganze dorsale Partie des Protocerebrons zwischen den (hier dafür um so mächtiger entwickelten) Lobi optici einfach flach abgeschnitten erscheint. — Mit Rücksicht auf alle diese Tatsachen ist man m. E. gewiss zu dem Schlusse berechtigt, dass man in den Corpora pedunculata tatsächlich einen phylogenetisch relativ spät auftretenden, funktionell hochwertigen zentralen Assoziationsapparat vor sich hat, welcher also insofern gewissermaßen ein Analogon des Großhirns der Wirbeltiere darstellen dürfte. —

Und nun wollen wir uns den merkwürdigen biologischen Problemen zuwenden, vor welche die staunenswerte Orientierungsfähigkeit der Ameisen die Wissenschaft gestellt hat. Wir unterscheiden dabei, nach dem Vorgehen von Cornetz, zunächst aus rein praktischen Gründen scharf zwischen zwei Grundphänomenen: Einer Massensorientierung zahlreicher Individuen auf kollektiv begangenen Wegen und der Orientierung einzeln vom Nest ausgehender Individuen. Bei vielen Arten, so namentlich bei den augenlosen und schlecht sehenden, wie *Lasius fuliginosus*, ist ausschließlich der erste Modus im Gebrauch, andere Arten gehen nach Belieben bald scharenweise, bald einzeln vom Neste aus (*Formica*, *Polyergus*, *Lasius niger*), noch andere immer nur vereinzelt (*Cataglyphis*). Die psychobiologischen Grundlagen beider Orientierungsarten sind z. T. wesentlich verschieden.

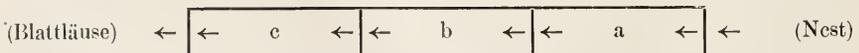
### 1. Die Massensorientierung.

Dieselbe ist in der Regel (aber durchaus nicht immer) eine Orientierung auf vorgezeichneter Bahn, welche zumeist durch eine chemische Spur, seltener durch eigentliche von den Ameisen angelegte gebahnte Straßen markiert wird. Uns interessiert hier vor allem die Orientierung auf Geruchsspuren, da diese Erscheinung trotz ihrer scheinbaren Einfachheit ein Problem in sich birgt, das bis vor kurzem noch aller Erklärungsversuche zu spotten schien. Es bietet sich dabei gewöhnlich folgendes Bild: Man sieht auf einer Strecke von 5, 10, ja selbst 100 und mehr Metern eine ununterbrochene Kette von Ameisen zwischen Nest und Ziel (gewöhnlich ein Blattlausstrauch) hin- und herwandern; dabei folgt jedes Tier, fortwährend den Boden mit den Fühlern abtastend, genau seinem Vordertier, ohne auch nur einen Finger breit vom Weg abzuweichen. Dass die Ameisen dabei in der Tat eine auf dem Boden deponierte materielle Geruchspur verfolgen, geht aus einem einfachen Versuch hervor, den der Genfer Gelehrte Ch. Bonnet schon vor mehr als 100 Jahren machte. Zieht man

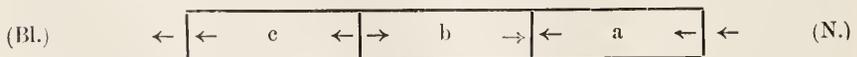
nämlich mit dem Finger einen Strich quer über die Straße, so stauen sich die Ameisen zu beiden Seiten desselben an; sie suchen aufgeregt mit den Fühlern herum, bis endlich eine es wagt, das Hindernis langsam, zögernd zu überschreiten, worauf die übrigen folgen und der Verkehr sich allmählich wieder herstellt. Neuerdings (1911) hat übrigens Santschi durch aufmerksame Beobachtung mit der Lupe festgestellt, dass viele Ameisen ihre Spur aktiv markieren, indem jedes Individuum von Zeit zu Zeit stehen bleibt und ein winziges, wahrscheinlich den Analdrüsen entstammendes Sekrettröpfchen auf dem Boden deponiert. Über die Flüchtigkeit, bezw. die Zähigkeit des Festhaftens des Spurgeruches gewann ich selbst auf folgende Weise einige Anhaltspunkte: Ich ließ Ameisen (*Lasius niger*) durch ein System kommunizierender Glasröhren wandern, schaltete dann einzelne Röhren für eine bestimmte Zeit aus und sodann wieder ein. Ich fand, dass der Spurgeruch der aus dem Verkehr ausgeschalteten Röhre noch nach 2, 4 und 8 Stunden in fast unverminderter Stärke anhaftete; auch durch Ausblasen mit dem Munde, ja selbst durch 5 Minuten langes Auswaschen in kaltem Wasser wurde er nicht völlig entfernt. Um eine vollständige Verkehrsunterbrechung zu bewirken, musste ich das Lumen der Röhre nach der Spülung mit Watte ausreiben!

Nach alledem sollte man denken, dass die Orientierung auf Geruchsspuren ein sehr einfacher, vielleicht gar reflektorischer Vorgang sei. Nun hat aber Bethe (l. c.) im Jahre 1898 die merkwürdige Entdeckung gemacht, dass die Ameisen nicht allein die Spur als solche, sondern auch die beiden Richtungen derselben anscheinend unmittelbar zu unterscheiden vermögen, und zwar nicht etwa mit Hilfe zufälliger Nebenwahrnehmungen anderer Sinne (z. B. Wahrnehmung der Lichtrichtung), sondern auf rein olfaktivem Wege. Infolge dieser wichtigen Entdeckung Bethe's gestaltete sich die Frage der Orientierung auf Geruchsspuren zu einem der schwierigsten und umstrittensten Probleme der Insektenpsychologie.

Bethe leitete eine Fährte von *Lasius niger*, die zu einem Blattlausstrauch führte, über drei aufeinanderfolgende schmale Brettchen, a, b und c:

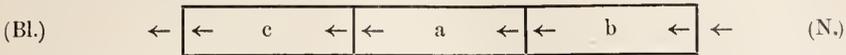


Drehte er nun eines dieser Brettchen (z. B. b) rasch um 180°,

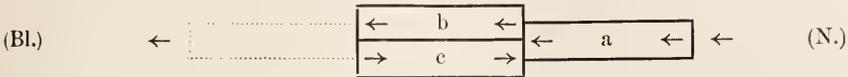


so entstand an den beiden Grenzen des Drehstückes jedesmal eine sehr deutliche Verkehrsstörung, ähnlich wie im Bonnet'schen Versuch, obschon ja durch das Drehungsmanöver die Spur als solche nicht unterbrochen wurde. Dagegen bewirkte die bloße Vertauschung

der Brettchen keine Verkehrsstörung, so lange dieselben nicht gleichzeitig auch gedreht wurden:



Nun legte Bethe die Brettchen b und c nebeneinander, und zwar b nicht gedreht, c um 180° gedreht:



Die Folge war natürlich einmal eine komplette Verkehrsunterbrechung an der Stelle, wo c früher gelegen hatte, seitens der von den Blattläusen heimkehrenden Ameisen. Die vom Nest her auf dem Teilstück a ankommenden Ameisen hingegen gingen von a sämtlich auf das nicht gedrehte Teilstück b über, suchten an dessen Ende eine Weile nach der unterbrochenen Spur und wanderten dann auf c wieder nach a zurück. Dasselbst neue Verwirrung, abermaliges Übergehen nach b, wiederum Zurückwandern auf c u. s. w., „wie in einem Circulus vitiosus gefangen“.

Aus diesen merkwürdigen Resultaten seiner Experimente glaubte Bethe den Schluss ziehen zu müssen, dass die chemischen Duftteilchen der Ameisenspur eine polare Anordnung besitzen, so zwar, dass alle in der Richtung vom Nest nach den Blattläusen verlaufenden Spuren negativ polarisiert seien, alle in der umgekehrten Richtung (nestwärts) führenden dagegen positiv polarisiert. Die olfaktive Rezeption dieser Polarisierung sollte dann in den Ameisen einen „Chemoreflex“ auslösen, welcher sie zwingen würde, die verschiedenen Fährten stets nur im Sinne ihrer „Polarität“ zu verfolgen.

Die Bethe'sche Polarisationshypothese hat indessen trotz ihrer bestechenden Einfachheit bei den Kennern des Ameisenlebens ebensowenig Anklang gefunden, wie die übrigen nihilistischen Anschauungen dieses Autors über das psychische Leben der Insekten. Sie wurde insbesondere durch Wasmann<sup>22)</sup> als theoretisch wie sachlich gleichermaßen unbegründet vollständig widerlegt. Auf die scharfsinnige und gründliche Beweisführung Wasmann's brauche ich hier nicht näher einzugehen, da Bethe's Polarisationslehre, wie seine Reflextheorie überhaupt, längst von allen Forschern verlassen ist und heute nur noch historisches Interesse besitzt. Nur ein Hauptpunkt der Wasmann'schen Kritik sei hier wenigstens angedeutet, die Tatsache nämlich, dass ja die Ameisen auf ihren Geruchsfährten stets in beiden Richtungen verkehren, so dass somit eine beim Hinweg allenfalls entstandene Polarisierung der

22) Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. II. Aufl. — Schweizerbart'scher Verlag (E. Nägele), Stuttgart 1909.

„Hinspuren“ durch die umgekehrt polarisierten „Rückspuren“ der heimkehrenden Ameisen vorweg wieder aufgehoben würde; — es sei denn, dass die beiden Spuren stets säuberlich getrennt nebeneinander herlaufen würden. Das ist aber keineswegs der Fall; vielmehr überkreuzen und überlagern sich auf dem sehr schmalen Terrainstreifen natürlich Tausende von Hin- und Herspuren in wirrem Durcheinander.

Wasmann's Erklärung des Bethe'schen „Polarisationsphänomens“ gipfelt in der Annahme, dass die Ameisen imstande seien, die „Geruchsform“ ihrer Fußspuren zu unterscheiden. Dieselbe müsste natürlich für die hin- und zurückführenden Spuren verschieden sein (d. h. eine verschiedene Richtung haben), da die Stellung der Füße in beiden Fällen eine entgegengesetzte ist. Nimmt man nun außerdem noch an, dass die Hinspuren wahrscheinlich einen gewissen Nestgeruch, die Rückspuren dagegen mehr einen Blatt-



Fig. 4. Schema zur Veranschaulichung der „Fußspurentheorie“ von Wasmann: Das Mittelstück der Fährte  $NZ$ :  $a\beta\gamma\delta$  ist um  $180^\circ$  gedreht. Weiße Keile: Die mit Nestgeruch behafteten „Hinspuren“. Schwarze Keile: Die nach Futter duftenden „Rückspuren“. Die bei  $a\ b$ , bzw.  $c\ d$  vor dem Drehstück ankommenden Ameisen treffen dort plötzlich verkehrt stehende „Geruchsformen“ (Hin- und Rückspurformen) an. — (Aus Brun, Raumorientierung der Ameisen.)

laugeruch an sich haben, so wären durch eine solche Kombination zweier verschieden gerichteter Spurformen mit zwei verschiedenen Geruchsqualitäten die beiden Richtungen der Fährte allerdings unmittelbar eindeutig erkennbar. Die Sache wäre dann nämlich, um ein Gleichnis aus unserer Sinneswelt zu gebrauchen, ungefähr so, wie wenn auf einer Landstraße alle von der Stadt nach dem Dorfe wandernden Passanten mit roter Farbe angestrichene Schuhe an hätten und somit rote, dorfwärts gerichtete Fußabdrücke hinterlassen würden, alle in der umgekehrten Richtung wandernden Leute dagegen blaue (Fig. 4).

Es ist ohne weiteres zuzugeben, dass diese „Fußspurentheorie“ Wasmann's (wie wir sie nennen wollen) sämtliche von Bethe beobachteten Erscheinungen in befriedigender Weise erklärt. Bedenkt man aber andererseits, dass die Gehspur einer Ameise sechsfüßig ist und dass auf einer vielbegangenen Fährte nicht zwei, sondern Tausende von solchen sechsfüßigen Einzelspuren sich in wirrem Durcheinander überlagern, so wird man zugeben müssen, dass der Wasmann'sche Erklärungsversuch doch zum mindesten ein sehr gewagter und gekünstelter ist.

Noch anders, wiewohl ebenfalls auf der Grundlage seiner topochemischen Theorie, suchte Forel das Bethé'sche Phänomen zu erklären. Im Gegensatz zu Wasmann verlegt er das Hauptgewicht nicht auf die Spur selbst, sondern auf den benachbarten Raum links und rechts neben der Spur und stellt sich vor, dass die Ameisen bei häufiger Begehung einer bestimmten Fährte von den sukzessive angetroffenen Gegenständen links und rechts der Spur allmählich eine gewisse Summe assoziierter topochemischer Engramme gewinnen werden. Sie werden, mit anderen Worten, allmählich eine förmliche „Geruchskarte“ ihres Weges aufnehmen, mit deren Hilfe sie sich jederzeit darüber orientieren können, was links und rechts, was vorn und hinten ist und sie werden also, wenn man nun plötzlich eine Teilstrecke des Terrains um  $180^\circ$  dreht, offenbar „eine plötzliche Umkehrung des Raumes verspüren, die sie notwendig desorientieren muss“, da jetzt die Reihenfolge der links und rechts angetroffenen Geruchsformen sich nicht mehr in Übereinstimmung befindet mit der in ihrem Gedächtnis engraphierten Sukzession.

Auch durch diese geistreiche Theorie wird m. E. das Zustandekommen des Bethé'schen Phänomens nicht in allen Fällen erklärt. Denn wenn es auch zweifellos richtig ist, dass die Ameisen auf ihren Reisen von der sukzessive wechselnden allgemeinen Beschaffenheit des Bodens, über welchen sie gewandert sind<sup>23)</sup>, vielleicht auch von gewissen, besonders charakteristischen Örtlichkeiten topochemische Engramme fixieren, so ist doch schwer einzusehen, wie eine sukzessive Engraphie zahlreicher differenter Einzelengramme auch unter den künstlich vereinfachten Bedingungen des Bethé'schen Versuchs zustande kommen soll, wo die Spur über drei ganz gleichartige homogene Brettchen führte.

Diese kritischen Bedenken, die ich sowohl der Wasmann'schen wie der Forel'schen Deutung des Spurdrehungsphänomens entgegenhalten musste, veranlassten mich, die merkwürdige Erscheinung unter variablen Versuchsbedingungen nochmals nachzuprüfen und genauer zu analysieren. Ich ging dabei von den folgenden Überlegungen aus:

Falls die Ameisen wirklich, wie Wasmann annimmt, die Geruchsform ihrer Fußspuren zu unterscheiden vermögen, so müssten sie offenbar auch imstande sein, die beiden Richtungen ihrer Fährte augenblicklich, vom Fleck weg, wo man sie hinsetzt, zu erkennen, und zwar ganz gleichgültig, ob sie die betreffende Fährte von früheren Gängen her „kennen“ oder nicht. Hätte dagegen Forel recht, so wäre die Richtungsunterscheidung den Ameisen natürlich nur auf solchen Fährten möglich, welche sie von früher

---

23) Ich werde hierfür weiter unten noch nähere Beweise anführen.

her kennen, nicht aber auf solchen, die sie früher nie begangen haben (da sie ja keine Engramme von solchen besitzen). Aber auch auf „bekanntten Fährten“ wäre ihnen die Entscheidung zwischen den beiden Richtungen jedenfalls nicht sofort, vom Fleck weg, wo man sie hinsetzt, möglich, sondern sie wären zweifellos genötigt, durch kurzes Hin- und Herwandern in beiden Richtungen zunächst den Gang der topochemischen Sukzession festzustellen.

Meine Versuche, die ich in ihrer Gesamtheit als den „mne-mischen Versuch“ bezeichnet habe, bestanden demnach im Prinzip darin, dass ich Ameisen auf irgendeinen Punkt bald einer ihnen im obigen Sinne „bekanntten“, bald einer sicher unbekanntten Fährte setzte und nun beobachtete, ob und auf welche Weise sie eine

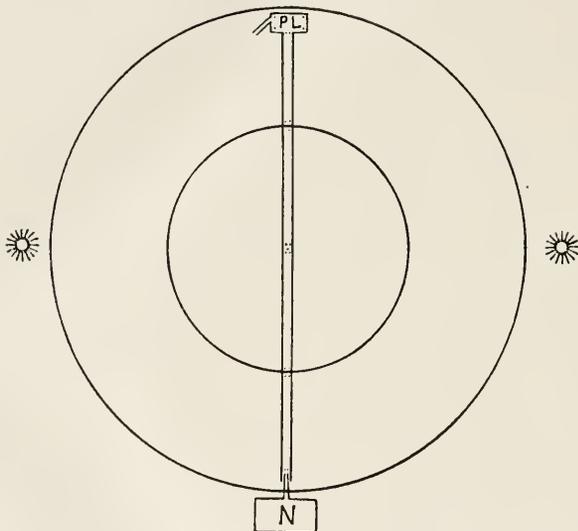


Fig. 5. (Aus Brun, Raumentorientierung der Ameisen.)

Richtungsentscheidung zu treffen imstande waren. Zu diesem Zwecke teilte ich eine Kolonie der glänzend schwarzen *Lasius fuliginosus* (eine Art, die sich fast ausschließlich auf Geruchsfährten bewegt) in zwei getrennte Abteilungen A und B. Die Abteilung A kam in einen provisorischen Behälter, aus dem ich nach Bedarf Ameisen und Brut entnehmen konnte. Die Abteilung B dagegen etablierte ich in einem künstlichen Beobachtungsnest (N) dessen gläserne Ausgangsröhre auf den Anfang einer 1 m langen schmalen Papierbrücke mündete (Fig. 5). Diese Brücke verlief quer über den Mittelpunkt eines nach meinen Angaben konstruierten kreisrunden Experimentiertisches zu einer kleinen Plattform (PL), auf welcher ich den Ameisen nach Bedarf Honig reichte. Der zentrale Kreis des Tisches samt dem über ihn führenden Brückenstück konnte für sich gedreht werden.

Um eine rein olfaktorische Orientierung zu haben, musste ich natürlich alle übrigen Orientierungsmöglichkeiten durch geeignete Maßnahmen sicher ausschließen, in erster Linie die optische Orientierung. Dies geschah erstens dadurch, dass ich in einem Dunkelzelt arbeitete, dessen gleichmäßig schwarze Wände und Gewölbe keinerlei visuelle Anhaltspunkte boten und zweitens durch „bipolare“ Beleuchtung, indem ich statt einer Lichtquelle deren zwei an genau symmetrischen Punkten links und rechts am Tische (quer zur Achse der Brücke) aufstellte. Bei dieser Versuchsanordnung ist es klar, dass eine von der Mitte der Brücke abgehende Ameise in beiden Augen streng symmetrische Lichteindrücke empfangen muss, deren sinnliche Lokalisation sich gleichbleibt, ob sie nun in der Richtung *N* oder in der entgegengesetzten Richtung läuft; mit anderen Worten die Orientierung wird hinsichtlich der sinnlichen Lokalisation der Lichtquelle zweideutig bestimmt sein und keinerlei Indikation der relativen Richtungen gewähren.

Die Ameisen zögerten nicht, eine lebhaft begangene „Futterfährte“ zu dem Honig auf *Pl* zu etablieren. Nun führte ich die oben angedeuteten Versuche wie folgt aus:

I. 1. Ich fing Ameisen, die eben, vom Honig gesättigt, nach dem Nest zurückkehren wollten, bei *Pl* mittelst eines Bleistifts ab und ließ sie von dessen Spitze auf die Mitte der Brückenfährte absteigen, und zwar in der falschen Richtung, d. h. gegen *Pl*. Resultat: Alle Ameisen behielten diese falsche Richtung zunächst noch eine Strecke weit bei. Nach einer Weile aber stutzten sie, schwankten ein- oder mehrmals, indem sie kurze Schleifen nach beiden Richtungen beschrieben und kehrten dann schließlich definitiv nestwärts um. Sie benahmen sich also genau so, wie wir es nach der Forel'schen Hypothese erwartet hatten: Als ob sie den Gang der topochemischen Sukzessionen feststellen wollten.

2. Ich lasse die Ameisen näher beim Nest auf die Brücke absteigen. Gleiches Resultat, doch erfolgt jetzt die Umkehr aus der falschen Richtung viel früher als von der Mitte aus.

3. Abstieg von der Mitte in der Richtung *N*: Die im Versuch 1 beobachteten Schwankungen werden zu meist vermisst; die Ameisen verfolgen die gute Richtung anfangs zögernd, dann immer sicherer bis zum Nest.

II. Ich wiederholte die gleichen Versuche mit Ameisen aus der Abteilung A, denen also die Brücke vollständig „unbekannt“ (im Sinne Forel's) sein musste. Um eine eindeutige Reaktion zu haben, benutzte ich aber zu diesen Versuchen nur solche Ameisen, die gerade eine Larve trugen, denn diese können selbstverständlich nur ein Ziel haben: Das schützende Nest. Resultat: Diese Ameisen benahmen sich genau ebenso wie die Ameisen B, d. h.

auch sie erkannten, nach anfänglichem Falschgehen, regelmäßig ihren Irrtum und korrigierten nach N. Folglich kann diese olfaktorische Richtungsunterscheidung nicht auf dem Vorhandensein einer topochemischen Engrammsukzession beruhen, wie es anfangs den Anschein hatte. Aber auch Wasmann hat Unrecht, denn diese Richtungsunterscheidung erfolgte in keinem einzigen Falle unmittelbar vom Fleck weg, wo die Ameisen hinggesetzt wurden, sondern erst nach Zurücklegung einer gewissen Wegstrecke und eventuell unter wiederholtem Schwanken zwischen beiden Richtungen.

III. Nunmehr ersetzte ich den Honig auf der Plattform durch eine große Menge Larven, welche die Ameisen sofort ins Nest abzuholen begannen. Nach einigen Stunden war der Larventransport noch in vollem Gange. Ich wiederholte die verschiedenen Varianten des mnemischen Versuchs und war überrascht zu sehen, dass jetzt alle in der falschen Richtung abgestiegenen Ameisen diese falsche Richtung bis zur Plattform beibehielten, ohne unterwegs jemals zu schwanken oder gar zu korrigieren, mit anderen Worten, dass auf Fährten, über welche längere Zeit Brut getragen wurde, eine olfaktorische Richtungsindikation vollständig zu fehlen schien. Das wurde noch deutlicher, als ich nun die Larven, anstatt von der Plattform, von der Mitte der Fährte abholen ließ: Die vom Nest her bei dem Larvenhaufen ankommenden Ameisen stutzten, stiegen auf den Larven herum, ergriffen schließlich eine und wollten mit ihr nach Hause eilen. Gut die Hälfte gingen aber nach der falschen Seite ab, gelangten zur Plattform, wo sie lange nach dem Nesteingang suchten und kehrten dann erst nestwärts um oder verirrten sich gänzlich<sup>24)</sup>.

Nun brachte ich an der einen Seite der Brücke eine 5 mm hohe Brüstung aus steifem Papier an, so zwar, dass die vom Nest zur Plattform wandernden Ameisen dieses Geländer links hatten, die heimkehrenden Ameisen dagegen zur Rechten. 3 Tage ließ ich diese Versuchsanordnung bestehen und wiederholte sodann den Versuch des „Larvenabholens aus der Mitte“. Und siehe da! Diesmal ging nur etwa ein Viertel bis ein Fünftel der Ameisen aus der Mitte nach der falschen Seite ab und auch von diesen falsch gegangenen korrigierten die meisten, sobald sie zufällig mit dem Fühler ans Geländer stießen. Sie stutzten dann, traversierten schräg zur geländerfreien Seite hinüber, stutzten abermals und kehrten um! Der merkwürdige Vorgang wiederholte sich so konstant, dass ein Zufall vollkommen auszuschließen ist. Die Probe

24) Ich erinnere hier nochmals, dass sämtliche Versuche im Dunkelzelt unter bipolarer Beleuchtung ausgeführt wurden.

aufs Exempel erhielt ich übrigens sofort, als ich das Geländer mit der Schere wieder abschnitt: Sofort gingen wieder 50% der Ameisen falsch und keine einzige stutzte unterwegs oder kehrte um. Dieser Versuch beweist somit, dass die Ameisen die topochemischen Eindrücke ihrer linken Körperseite von denjenigen der rechten unterscheiden und dass sie auch imstande sind, solche konstant einseitig lokalisierten Eindrücke mit der entsprechenden Wegrichtung zu assoziieren, bezw. die Wegrichtung daraus zu erkennen.

Diese verschiedenen Varianten des mnemischen Versuchs haben uns über die Natur des Bethe'schen Phänomens eigentlich mehr negative Aufklärung gebracht, neben einigen positiven Hinweisen. Wir wissen jetzt, dass diese geheimnisvolle Richtungsindikation nicht vom Fleck weg, sozusagen von Millimeter zu Millimeter, entsteht, dass sie (auf gleichförmig begrenzter Fährte) nicht auf dem Vorhandensein einer topochemischen Engrammsukzession beruht, dass sie näher beim Nest rascher zustande kommt als in der Mitte der Fährte und endlich, dass sie auf Fährten, über welche längere Zeit Brut getragen wurde, vollständig fehlt.

Zum Zwecke einer weiteren Aufklärung der Erscheinung wiederholte ich nun auf meiner Brückenfährte auch die Bethe'schen Drehungsexperimente, und zwar einerseits auf der „Futterfährte“, andererseits auf der „Brutfährte“, mit folgenden Modifikationen: Ich legte auf das Nestende und auf das Plattformende der Brücke gleichbreite mobile Papierstreifen von sukzessive zunehmender Länge. Nachdem sich der Verkehr notgedrungen seit einigen Stunden über diese Hindernisse wieder hergestellt hatte, drehte ich erstens jeden Streifen an Ort und Stelle um  $180^\circ$ , sodann vertauschte ich beide Streifen miteinander, bald um  $180^\circ$  gedreht, bald nicht gedreht. Es wurde jedesmal an beiden Orten beobachtet, ob eine Verkehrsstörung eintrat oder nicht und der Grad derselben zahlenmäßig (nach den Reaktionen der 12 ersten bei den Drehstücken ankommenden Ameisen) festgestellt, wobei ich vier verschiedene Grade des Stutzens unterschied. So erhielt ich eine fortlaufende Serie zahlenmäßiger Belege, aus deren Vergleichung im wesentlichen folgendes hervorgeht:

1. Es zeigte sich, wie im mnemischen Versuch, dass das Bethe'sche Phänomen auf der „Brutfährte“ vollständig negativ ist, indem alle Ameisen sowohl die an Ort und Stelle gedrehten als die miteinander vertauschten Streifen stets passierten, ohne im geringsten zu stutzen.

2. Dagegen ist das Phänomen auf der Futterfährte allerdings durchweg positiv, jedoch mit folgenden wichtigen Besonderheiten:

a) Im Gegensatz zu Bethe's Angaben kam eine starke Reaktion auch dann zustande, wenn der Neststreifen mit dem Plattformstreifen ohne Drehung vertauscht wurde<sup>25)</sup>.

b) Die Reaktion nimmt zu mit zunehmender Länge des gedrehten Spurabschnittes;

c) sie fällt stärker aus nach Vertauschung der (gedrehten) Teilstücke als nach bloßer Drehung derselben an Ort und Stelle;

d) sie ist am Nestende der Fährte um das Vielfache intensiver als am Futterende;

e) und endlich reagieren die vom Nest zum Futter wandernden Ameisen an beiden Orten stets viel intensiver als die heimkehrenden Ameisen.

M. H.! Alle diese Tatsachen lassen sich m. E. in befriedigender Weise nur durch die Annahme erklären, dass der Geruchskomplex der Ameisenspur im Verlaufe seiner Kontinuität ein sukzessives Intensitätsgefälle gewisser Komponenten aufweist, und zwar wahrscheinlich nach beiden Richtungen: Beim Ausgehen vom Neste verschleppen Tausende von Ameisen den Nestgeruch an den Füßen und Fühlern in sukzessive abnehmender Intensität in der Richtung des Zieles, und umgekehrt verschleppen die heimkehrenden Ameisen den Honiggeruch in abnehmender Stärke nestwärts. Die Fährte wird also in der Nähe des Nestes starken Nestgeruch und keinen oder nur schwachen Honiggeruch aufweisen, während in der Nähe des Zieles das Umgekehrte der Fall sein wird. Dreht man nun — sagen wir in der Nähe des Nestes — ein Teilstück der Fährte um 180°, so werden die vom Nest her bei demselben ankommenden Ameisen plötzlich eine starke Intensitätsschwankung wahrnehmen, die natürlich um so stärker ist, je länger das gedrehte Teilstück ist. Betreten sie aber das Drehstück trotzdem, so werden sie bei weiterer Verfolgung der Fährte anstatt zunehmenden Honiggeruchs wieder zunehmenden Nestgeruch verspüren, was sie vollends desorientieren muss. In der Nähe des Zieles liegen die Verhältnisse ähnlich mit Bezug auf den Honiggeruch, doch dürfte dieser letztere sich der Fährte mit viel geringerer Intensität mitteilen, als der Geruch des Nestes, in dem sich die Ameisen den größten Teil des Tages über aufhalten. Auch werden die Ameisen in der Nähe des Zieles nicht mehr in dem Maße fähig sein, auf kleinste Intensitätsschwankungen zu reagieren wie beim Nest, teils wegen direkter Ermüdung der Geruchsorgane, teils weil sie, nach Zurücklegung des größten Teiles des Weges, ihrer Sache nunmehr sicherer geworden sind. So erklärt sich die viel geringere Reaktion der Ameisen in der

25) Dieser Widerspruch mit Bethe's Resultaten dürfte sich so erklären, dass bei meinen Versuchen die beiden Teilstücke viel weiter auseinanderlagen als in den Bethe'schen Experimenten.

Nähe des Zieles, verglichen mit der Reaktion beim Nesteingang. In noch höherem Maße wird das zuletzt erwähnte — mnemische — Moment sich bei den heimkehrenden Ameisen geltend machen, denn diese alle haben ja die gesamte Strecke schon einmal beim Hinweg durchmessen und dürften daher im Besitze gewisser aktueller Engramme sowohl von der allgemeinen topochemischen Beschaffenheit der Fährte als von deren Länge sein. Sie haben es daher nicht mehr nötig, die Spur so sklavisch mit den Antennen zu verfolgen wie beim Hinwege und so werden ihnen feinere Intensitätsschwankungen in der Zusammensetzung des Spurgeruches leicht entgehen. Daher die geringe Reaktion der heimkehrenden Ameisen auf die Spurdrehung.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse auf der „Brutfährte“. Hier wird der Zielgeruch (in diesem Falle also der Larvengeruch) nicht bloß in Gestalt spärlicher Geruchspartikel auf die Spur verschleppt, sondern die Fährte wird, infolge des Transportes der Larven, mit diesem Zielgeruch in gleichmäßiger und originärer Stärke gleichsam bestrichen. Die Fährte wird daher in allen ihren Abschnitten allmählich einen vollkommen homogenen Brutgeruch annehmen, welcher den Nestgeruch um so eher übertäuben wird, als dieser letztere, infolge der Gegenwart von vielen tausend Larven im Neste, im wesentlichen wohl selbst einen „Brutgeruch“ darstellt und welcher weder in der einen noch in der anderen Richtung ein merkliches Intensitätsgefälle darbieten wird. —

Damit haben wir das geheimnisvolle Spurdrehungsphänomen, wie ich glaube, in einfacher und befriedigender Weise erklärt, — ohne Herbeiziehung eines physiologisch unfassbaren, mystischen Prinzips, wie es die Bethe'sche „Polarisation“ im Grunde ist und ohne andererseits den Ameisen irgendwelche außerordentlichen sinnlichen oder psychischen Fähigkeiten zuzuschreiben. Glauben Sie aber nicht, dass die Frage der Orientierung auf Geruchsfährten damit erschöpft sei; — der olfaktorische Faktor ist nur eine, allerdings sehr wesentliche Komponente dieses verwickelten Mechanismus, welche nötigenfalls für sich allein zur Indikation der relativen Richtungen ausreicht. Die übrigen Faktoren, welche hier noch eine Rolle spielen, werden wir bei der Orientierung auf Einzelwanderung kennen lernen, deren experimenteller Analyse wir uns nunmehr zuwenden wollen.

## 2. Die Orientierung auf Einzelwanderung.

Die Rolle des Geruchssinnes bei der Orientierung der Ameisen wurde früher im allgemeinen überschätzt, obschon man längst wusste, dass es sogar gewisse Formen der Massensorientierung gibt, bei welchen dieser Sinn von sekundärer Bedeutung zu sein scheint.

So versagt z. B. der Bonnet'sche Fingerversuch auf den Heerstraßen der roten Waldameise (*Formica rufa*) vollkommen. Bei der gleichen Art blendete Forel die Fazettenaugen, indem er sie mit schwarzem Lack überzog; er fand, dass die so behandelten Tiere die größte Mühe hatten, die Ameisenstraße zu verfolgen und alle Augenblicke seitwärts abirrten. Forel<sup>26)</sup> sowie Fabre<sup>27)</sup> berichten ferner übereinstimmend, dass die von ihren Raubzügen heimkehrende Armee der Amazonenameise (*Polyergus rufescens*) durch Abschwemmen des Bodens mit dem Wasserstrahle in der Einhaltung ihrer Richtung keineswegs beeinträchtigt wird. Auch Miss Fielde<sup>28)</sup>, die Ameisen auf der Heimkehr durch Unterwassersetzen des Bodens zum Schwimmen zwang, konstatierte die gleiche Erscheinung. Wassmann (l. c.) wies in seiner Kritik der Bette'schen Polarisations-theorie unter anderm auch auf die Saisonunzüge der *Formica sanguinea* hin, welche keineswegs auf einer schmalen Fährte erfolgen. Alle diese Autoren kamen zu dem Schlusse, dass, zum mindesten bei den genannten Arten, auch der Gesichtssinn, bezw. ein gewisses Maß von visuellem Ortsgedächtnis, bei der Orientierung wesentlich beteiligt sei.

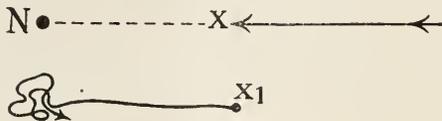


Fig. 6.

Man wusste ferner längst, dass Ameisen sehr oft auch einzeln vom Nest ausgehen und dass sie dabei oft sogar recht weite Wanderungen unternehmen; man setzte aber ohne weiteres voraus, dass diese Einzelgänger auf ihrer eigenen Hinspur zum Neste zurückfinden. Diese durch nichts begründete Annahme wurde dann durch den französischen Psychologen H. Piéron<sup>29)</sup> zum ersten Male experimentell widerlegt.

Piéron fing einzeln wandernde Ameisen auf der Heimkehr zum Nest bei irgendeinem Punkt  $x$  ab und versetzte sie mehrere Meter seitwärts, auf einen Punkt  $x_1$  (Fig. 6):

Die so transportierten Ameisen setzen ihre Reise ruhig fort, jedoch nicht mehr in der Richtung des Nestes, sondern in einer Richtung, welche der vor dem Transport eingehaltenen genau parallel ist und noch ungefähr so weit, als der Distanz ( $x-N$ ) entspricht, die sie, ohne Transport, noch bis zum Neste hätten zurücklegen müssen. Dann beginnen

26) Forel, Fourmis de la Suisse, Genève 1874.

27) Fabre, Souvenirs entomologiques II; Paris, Délagrave 1879.

28) Fielde, Experiments with ants induced to swim. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1903.

29) Piéron, Du rôle du sens musculaire dans l'orientation des Fourmis. Bull. Inst. gén. Psychol. 1904.

sie wirre „konzentrische Kurven“ zu beschreiben, als ob sie das Nest suchen wollten. Mit anderen Worten: Die Ameisen verhalten sich nach dem seitlichen Transport genau so, als ob sie einen inneren Kompass hätten, an dem sie die absolute Richtung ihrer Orientierung ablesen könnten und als ob sie einen Schrittmesser (Podometer) besäßen, der ihnen die noch zurückzulegende Distanz in Streckendifferenzen anzeigen würde.

Von dieser interessanten Erscheinung ausgehend hat dann der algerische Ingenieur V. Cornetz<sup>30)</sup> die Einzelwanderung bei Ameisen eingehend studiert. Er bediente sich dabei der graphischen Methode, indem er die von den Ameisen beschriebenen Kurven jeweilen dicht hinter den Tieren im Terrain markierte, sodann aufs Genaueste ausmaß und in verkleinertem Maßstab in einen geometrischen Plan einzeichnete. Er erhielt so überaus exakte Bilder der gesamten Reise mit allen Einzelheiten ihres Verlaufs. Das erste, was Cornetz feststellte, war die Tatsache, dass die Einzelwanderer nicht auf einer Geruchsspur gehen, denn man kann den ganzen Boden vor ihnen her ausgiebig mit dem Besen bearbeiten, ohne dass sie davon im geringsten Notiz nehmen. Die Reise ist kein regelloses Umherirren, sondern sie lässt gewöhnlich eine bestimmte Hauptrichtung erkennen, zu welcher das Tier nach vorübergehenden seitlichen Abschweifungen immer wieder mit bemerkenswerter Genauigkeit zurückkehrt. Die Rückkehr zum Nest erfolgt niemals auf der „Hinspur“, sie verläuft jedoch in der Nähe derselben und ist ihr im großen ganzen parallel. Selten kommt es vor, dass eine Ameise im Verlaufe der Reise nacheinander zwei (oder drei) verschiedene Hauptrichtungen einschlägt, die dann meist senkrecht aufeinander stehen. Bei der Rückkehr wird das so entstandene Dreieck oder Polygon nie direkt vermittelt der Diagonale geschlossen, sondern die verschiedenen Hauptachsen werden sukzessive in der umgekehrten Reihenfolge und auf ungefähr gleiche Distanzen wieder aufgenommen. Hat sich die Ameise dem Nest wieder bis auf eine gewisse (wechselnde) Distanz genähert, so verlässt sie in der Regel die meist etwas fehlerhafte Hauptrichtung plötzlich an irgendeinem Punkte und korrigiert genauer nach *N*; meist schießt sie jedoch etwas am Ziele vorbei, wodurch eine neue Korrektur nötig wird; der gleiche Vorgang kann sich noch einige Male wiederholen, so dass die Ameise das Nest in immer engeren konzentrischen Kurven umkreist, bis sie schließlich genau den Nestingang trifft. Interessant ist dabei, dass diese Korrekturen von den betreffenden Punkten aus (aber nur von diesen!) immer in der gleichen Richtung erfolgen: Ver-

30) Cornetz, Trajets de fourmis et retours au nid. Mémoires de l'Institut gén. Psychol. 1910.

setzt man beispielsweise eine Ameise, die von *Y* nach *Z* (Fig. 7) korrigiert hat, wieder nach *Y* zurück, so läuft sie wieder nach *Z*, bringt man sie aber auf irgendeinen Punkt der Strecke zwischen *Y*—*Z*, so läuft sie in einer beliebigen anderen Richtung<sup>31)</sup>.

Was den Piéron'schen Parallellauf betrifft, so will Cornetz denselben selbst im tiefsten Waldesschatten, sowie nach Transport aus der Sonne in den Schatten, oder umgekehrt, beobachtet haben. Dagegen versagt die Erscheinung meist vollständig, wenn der Transport auf einen dem früheren ganz unähnlichen Boden (z. B. von Sandboden auf eine Wiese) erfolgt, — m. E. ein Beweis, dass die Ameisen auf ihren Wanderungen die allgemeine Bodenbeschaffenheit engraphieren. Nach primärem Transport vom Nest weg fand Cornetz die Ameisen stets vollständig desorientiert, mit Ausnahme eines einzigen Falles, der sich folgendermaßen verhielt: Eine Ameisenfährte überquerte in schräger Richtung eine Landstraße; das Nest befand sich unter einem Randstein des Trottoirs. Als Cornetz einige Tage später den Ort wieder aufsuchte, war diese Fährte eingegangen. Er nahm nun einige Ameisen direkt beim Nesteingang und setzte sie mitten auf die Landstraße, einige Meter seitlich von der früheren Fährte.



Fig. 7.

Die Tiere liefen sofort zum Randstein zurück und zwar in einer Richtung, welche der alten Fährte genau parallel war, und am Randstein angekommen bogen sie nach links ab, genau wie auch jene Fährte verlaufen war. —

So tüchtig und gewissenhaft sich Cornetz als Beobachter erwiesen hat, so ratlos ließen ihn die von ihm beobachteten Tatsachen bezüglich ihrer Deutung. Der Piéron'sche Parallellauf und die Konstanz der Reiserichtung sind für ihn Rätsel, die uns zur Annahme eines uns noch ganz unbekanntes Richtungssinnes zwingen sollen. Und so stellt Cornetz denn allen Ernstes die folgenden erstaunlichen Behauptungen auf:

Die Orientierung der einzeln wandernden Ameise sei im Prinzip gänzlich unabhängig von irgendwelchen sinnlichen Anhaltspunkten in der Außenwelt, — sie erfolge vielmehr kraft eines unbekanntes, absoluten, inneren Richtungssinnes, einer Richtungsangabe, welche während der Hinreise im Sensorium des Tieres entstehe und ihm erlaube, eine früher einmal innegehaltene absolute Richtung des Raumes jederzeit (selbst nach Tagen) wieder aufzunehmen.

31) Cornetz, La connaissance du monde environnant son gîte pour une fourmi d'espèce supérieure. Revue des Idées 1912.

Diese Lehre, die schon erkenntnistheoretisch völlig unhaltbar ist, wurde in neuester Zeit von Dr. Santschi<sup>32)</sup>, einem in Tunis lebenden Myrmekologen, aufs heftigste angegriffen und durch glänzende Gegenexperimente vollständig widerlegt.

Für Santschi stand es von vornherein fest, dass jede orientierte Lokomotion sich auf irgendwelche in der Außenwelt wirkende Reizquelle beziehen muss. Wenn also eine Ameise nach seitlichem Transport von einem Punkte  $x$  nach  $x_1$  vom letzteren Ort aus ohne weiteres ihre frühere Richtung wieder aufnimmt, so kann es hierfür logischerweise nur eine Erklärung geben: Nämlich die, dass der bei  $x$  wirkende tropische Reizkomplex auch bei  $x_1$  in genau der nämlichen räumlichen Beziehung (zum sinnlichen Rezeptor des Tieres) gegenwärtig ist. Ein solcher allgegenwärtiger und an jedem beliebigen Ort aus der gleichen Richtung fallender tropischer Reiz ist z. B. das Licht, speziell das Licht der Sonne. Sollten sich nicht die einzeln wandernden Ameisen nach dem Lichte orientieren? Alles, was wir über die Anatomie und Physiologie des Insektenauges wissen, scheint Santschi zugunsten dieser Hypothese zu sprechen:

Wir haben gesehen, dass die Fazettenaugen hauptsächlich für das Sehen von Bewegungen, d. h. der relativen Ortsveränderungen des Netzhautbildes eingerichtet sind. Wenn dies richtig ist, so scheinen sie aber auch umgekehrt geeignet, bei geradliniger Fortbewegung des eigenen Körpers, große, entfernte stabile Objekte oder entfernte direkte Lichtquellen in ungemein exakter Weise räumlich zu lokalisieren. Da nämlich die schmalkonischen Ommatidien nur den mehr oder minder senkrecht einfallenden Strahlen den Zutritt zur lichtempfindenden Sinnesfläche gestatten, alle schrägen Strahlen dagegen in ihren pigmentumhüllten Wänden absorbieren, so wird sich eine solche Lichtquelle jeweilen nur in wenigen Fazetten abbilden, und zwar wird diese Lokalisation — bei geradliniger Fortbewegung — konstant die nämliche sein, dank der unendlichen Entfernung der Lichtquelle. Mit anderen Worten: um eine bestimmte gerade Richtung einzuhalten, hat das Tier nur dafür zu sorgen, dass das Sonnenbild konstant in die nämlichen Fazetten fällt. Und wenn es sich ferner bei der Rückkehr nun so zur Lichtquelle einstellt, dass deren Bild jetzt ebenso konstant die diametral entgegengesetzten (korrespondierenden) Fazetten des andern Auges trifft, so ist klar, dass sein Rückweg dem Hinweg parallel sein wird und es somit ziemlich genau zum Ausgangspunkte zurückführen muss. Und nun formuliert Santschi aus diesen Prämissen seine geistreiche Theorie wie folgt:

32) Santschi, Comment s'orientent les fourmis. Revue Suisse de Zoologie 21, 1913.

Die Fazettenaugen der Ameisen sind gewissermaßen Lichtkompass, welche den Tieren mit Hilfe einer exakten sinnlichen Lokalisation der Lichtquelle und — bei der Rückkehr — vermittelt sinnlicher Reversion dieses lokalisierten Lichteindruckes auf diametral symmetrische Sinnesflächen eine geradlinige Richtungseinhaltung und eine sichere Rückkehr zum Ausgangspunkte ermöglichen. Der Piéron'sche Parallellauf aber ist nichts anderes als eine virtuelle Orientierung nach der Lichtquelle.

Unter den zahlreichen experimentellen Tatsachen, durch welche Santschi die Richtigkeit seiner „Lichtkompasstheorie“ belegt, will ich hier nur seine Spiegelexperimente<sup>33)</sup>, als die beweiskräftigsten, hervorheben:

Bei einzeln heimkehrenden Ameisen beschattete Santschi das Terrain durch einen großen Schirm und projizierte sodann das Bild der Sonne vermittelt eines großen Spiegels auf die andere Seite. Der Erfolg war jedesmal der, dass die Tiere sofort umkehrten und so lange in der entgegengesetzten Richtung (also jetzt gerade vom Neste weg) liefen, als Santschi die falsche Sonne einwirken ließ. Drehte Santschi den Spiegel so, dass die falsche Projektion der Sonne nur 90° betrug, so wichen die Ameisen dementsprechend auch nur in einem rechten Winkel aus ihrer Richtung ab. Der Spiegelversuch ergab Santschi selbst auf Ameisenstraßen und mir sogar auf Geruchsfährten (bei *Lasius fuliginosus*) noch positive Resultate, — ein Umstand, der beweist, dass die Lichtorientierung selbst hier noch der ausschlaggebende Indikator der relativen Richtung ist!

Santschi ist übrigens nicht der erste, der die Orientierung nach dem Lichte bei Ameisen nachgewiesen hat; er hat sie aber physiologisch näher begründet. Lubbock<sup>34)</sup> (nachmals Lord Avebury) hatte nämlich schon vor mehr als 30 Jahren gezeigt, dass Ameisen augenblicklich auf ihrem Weg umkehren, wenn man die relative räumliche Lokalisation der Lichtquelle um 180° ändert, sei es durch Umstellung des Lichtes auf die andere Seite, sei es durch Drehung der Unterlage bei feststehendem Licht. Die Ameisen antworten dann sofort mit einer entsprechenden Gegendrehung im umgekehrten Sinne, welche ausbleibt, wenn man die Lichtquelle in geeigneter Weise verdeckt oder wenn die Lichtquelle die Drehung mitmacht. Hätte Bethe diesen letzteren Umstand beachtet, so hätte er nicht, in gänzlicher Missversteherung der Experimente Lubbock's, aus der Erscheinung einen „Drehreflex“ gemacht. Gegen

33) Revue Suisse de Zoologie 19, 1911.

34) Ants, bees and wasps. — London 1881.

einen solchen spricht auch die Tatsache, dass blinde Ameisenarten auf Drehungen der Unterlage niemals mit einer Gegendrehung reagieren.

Auf noch anderem Wege gelang es mir selbst, bei Ameisen die Tatsache der Orientierung nach der Sonne nachzuweisen und zugleich zu zeigen, wie exakt der eben geschilderte Mechanismus der sinnlichen Reversion des Lichteindrucks arbeitet. Es war mir aufgefallen, dass die Rückkurve der von mir mittelst der Cornetz'schen Methode verfolgten Einzelwanderer von der Hinweglinie meist um einen kleinen Winkel nach rechts ab-

wich. Ich ging nun so vor, dass ich eine Ameise, die — fast geradlinig der Sonne entgegen — über einen mit Sand bestreuten Spielplatz wanderte, an einem Punkte  $x$  fixierte, indem ich eine kleine runde Schachtel über ihr in den Sand stülpte. Es war genau 3 Uhr nachmittags. Ich ließ die Ameise genau 2 Stunden gefangen. Als ich um 5 Uhr das Schächtelchen wegnahm, saß die Ameise unbeweglich im Zentrum des kleinen Kreises. Sie drehte sich langsam um und wanderte wiederum fast geradlinig über den Sandplatz zurück, in der Richtung des Beetrandes, an dem sich ihr Nest befand. Doch wich ihre Rückweglinie von der Hin- kurve um  $30^\circ$  nach rechts ab, d. h. um genau so viele Bogen-

grade, als die Sonne während der 2 Stunden am Firmament nach links gewandert war (Fig. 8). Ich wiederholte den Versuch, indem ich den Zeitraum der Fixierung variierte: Der Abweichungswinkel der Rückkurve entsprach in allen Fällen dem betreffenden Sonnenwinkel, mit einem Fehler von meist nur  $\frac{1}{2}$ —1 Bogengrad (nur in einem Falle betrug er 6 Bogengrade). — Dass die Ameisen die Zeit ihrer Gefangenschaft und die Tatsache, dass die Sonne inzwischen am Firmament weiter wandert, nicht in Rechnung bringen, ist nicht verwunderlich; — es wäre im Gegenteil wunderbar, wenn sie diesen logischen Schluss machen würden!

Ich denke, diese Beobachtungen dürften vollkommen genügen, um die Richtigkeit der Lichtkompassstheorie von Santschi darzutun. Bedarf es da noch positiver Beweise gegen die Cornetz'sche

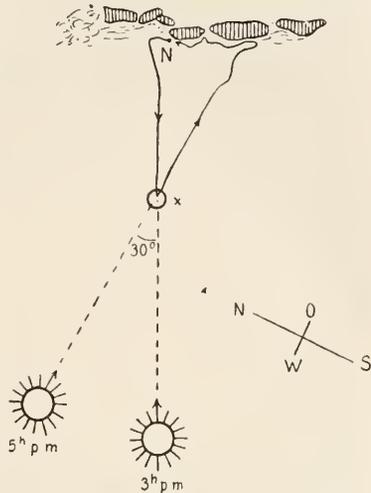


Fig. 8. Nachweis der Orientierung nach der Sonne durch den „Fixierversuch“. (Nach Brun, Raumorientierung der Ameisen.)

Lehre von der Existenz eines (erkenntnistheoretisch unmöglichen und physiologisch undenkbaren) absoluten Richtungssinnes? Ich bin indessen im Falle, auch solche positive Gegenbeweise anzuführen, und zwar haben wir dieselben bereits kennen gelernt. Sie erinnern sich an jene Brückenfährte, auf welcher wir das Bethe'sche Polarisationsphänomen analysierten. Wir hatten damals die Möglichkeit der Lichtorientierung vermittelt der Methode der bipolaren Beleuchtung vollständig ausgeschaltet. Trotzdem waren die Ameisen zur Not noch imstande, die beiden Richtungen ihres Weges zu unterscheiden, da ihnen das „Wärmer- und Kälterwerden“ des Nestgeruchs noch immer eine gewisse Richtungsangabe vermittelte. Als wir ihnen aber, durch Verwandlung der Futterfährte in eine Brutfährte auch diese letzte Möglichkeit genommen hatten und nun Larven von der Mitte der Brücke abholen ließen, da zeigte es sich, dass die Ameisen vollständig dem Zufall ausgeliefert waren, ob sie in der Richtung des Nestes oder in der entgegengesetzten Richtung aus der Mitte abgingen, denn 50% gingen eben falsch. Dieses Falschgehen von 50% aller Ameisen nach Ausschaltung aller äußeren sinnlichen Orientierungszeichen beweist, dass etwas ähnliches wie ein absoluter innerer Richtungssinn nicht existiert.

Andererseits versagt aber mein „Fixierversuch“ gerade bei den mit den besten Augen ausgestatteten und auch psychisch höherstehenden Arten der Gattung *Formica* meist vollständig, indem die Tiere nach der Fixierung ihre frühere Richtung ohne merkbare Abweichung wieder aufnehmen. Auch sonst deutet manches darauf hin, dass diese Ameisen sich auf ihren Einzeltwegen meist in viel freierer Weise orientieren als dies mit dem Lichtkompassmechanismus von Santschi vereinbar wäre. Es gelang mir hier auch verhältnismäßig selten, einen typischen Piéron'schen Parallellauf zu erzeugen, namentlich dann nicht, wenn der seitliche Transport nur einige Meter betrug, indem die Ameisen dann nicht selten die seitliche Abweichung durch entsprechendes Traversieren prompt ausglich. Kurz, man hat den Eindruck, dass die Fernorientierung hier größtenteils durch differenzierte visuelle Komplexe vermittelt wird, vielleicht durch die mehr oder weniger verschwommene Wahrnehmung gewisser entfernter großer Objekte (Bäume, Häuser o. dgl.), mit deren Standort die räumliche Lage des Nestes assoziiert wird. Zugunsten dieser Annahme sprechen auch die Resultate gewisser anderer Experimente, die ich — ursprünglich, um den Einfluss kinästhetischer Winkelregistrierungen zu studieren — bei *Formica sanguinea* vornahm. Dieselben bestanden darin, dass ich eine Ameise vom Nest fortjagte und durch Lenken mit den Händen zwang, auf dem oben erwähnten freien Sandplatz einen in bestimmter Weise kurvierten

Weg zurückzulegen, den ich vorher in den Sand gezeichnet hatte. Zu meiner Überraschung kehrten die Ameisen nach Absolvierung eines solchen „Zwangslaufes“ stets ohne weiteres und auf der direktesten Linie zum Neste zurück, obwohl der Endpunkt, wo ich sie freigab, oft recht weit, 20—34 m, vom Nest entfernt war. Und zwar erfolgte die Rückkehr nach rechtwinkligem (zweiachsigem) Zwangslauf merkwürdigerweise nicht mittelst sukzessiver Reversion der beiden Schenkel des Weges, sondern gegen die Cornetz'sche Regel, in der Diagonale, also durch direkte Schließung des Polygons (Fig. 9). Nun ließ ich die Ameisen große Kreisbögen oder in anderen Fällen sehr komplizierte vielwinklige Kurven mit zahlreichen Gegenrichtungen beschreiben; die Rückkehr geschah in den ersten Fällen prompt in der Sekante, in den zweiten Fällen in

der ungefähren Resultante der Hinkurve, also wiederum ziemlich direkt in der Richtung des Nestes. Wurden die Ameisen vor Ausführung des Zwangslaufes, direkt vom Nest auf den Endpunkt der Kurve transportiert, so zeigten sie sich vollständig desorientiert; — ein Beweis, dass das betreffende Richtungsengramm tatsächlich während des Zwangslaufes

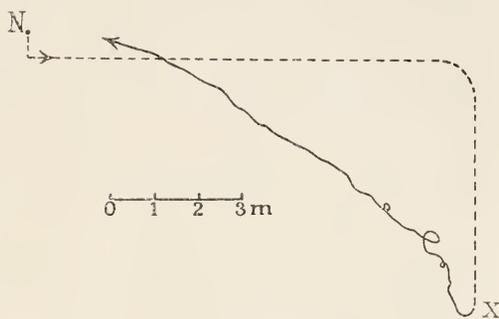


Fig. 9. Das „Zwangslaufexperiment“. Zwei-schenkligem Zwangslauf  $N-x$  (gestrichelte Linie). Rückkehr in der Diagonale (ausgezogene Linie). (Nach Brun, Die Raumorientierung der Ameisen.)

erworben wurde. Nun blendete ich mehreren Ameisen die Fazettenaugen nach Forel's Methode und ließ sie dann einen einfachen zweiachsigen Zwangslauf ausführen: Sie waren absolut unfähig zur Heimkehr; nur ein einziges Tier machte einen mühsamen Versuch, den zweiten Schenkel der Reise zu revertieren. Folglich kann der Diagonallauf nicht etwa auf komplizierter Assoziation kinetischer Winkelengramme beruhen! Und endlich ließ ich eine Ameise einen zweiachsigen Zwangslauf auf sehr große Distanz ausführen, einen Weg, dessen zweiter Schenkel weit über jenen freien Sandplatz hinausführte. Der Erfolg war der, dass das Tier bei der Rückkehr zunächst nicht die Diagonale einschlug, sondern den zweiten Schenkel des Weges revertierte und erst nach Wiederankunft auf dem freien Platz plötzlich in der Richtung des Nestes korrigierte.

Und nun zur Frage: Ist bei Ameisen auch ein echtes, aus sukzessiv assoziierten Engrammen aufgebautes individuelles Ortsgedächtnis, wie es bekanntlich bei Bienen in einwandfreier Weise

festgestellt werden konnte, nachweisbar? Unsere bisherigen Beobachtungen scheinen nicht dafür zu sprechen, sie zeigen höchstens, dass einige psychisch hochstehende Arten imstande sind, im Laufe einer aktuellen Reise gewisse visuelle Richtungszeichen zu engrammieren, mit welchen sie die Lage des Nestes simultan assoziieren; doch schienen sie nicht mehr fähig, im weiteren an diesen Richtungskomplex nun auch die Örtlichkeit, welche den Endpunkt ihrer Reise bildete, zu assoziieren und somit einen sukzessiv assoziierten Engrammkomplex  $a-b-c$  zu fixieren, — ein Vorgang, welcher allein den Namen eines echten Ortsgedächtnisses verdient. Auch Cornetz hat die Existenz eines solchen ohne weiteres verneint, gestützt auf seine Erfahrung, dass Ameisen nach Transport vom Nest weg sich in allen Fällen vollständig desorientiert zeigen. Demgegenüber verfüge ich aber über eine ganze Reihe von Beobachtungen bei *Formica*, in welchen diese Ameisen sich nach dem besagten primären Transport auf 30 m Entfernung fast augenblicklich auf dem kürzesten Wege nach dem Nest reorientierten. Allerdings hatte ich meine Ameisen nicht wahllos an irgendeinen beliebigen Ort  $x$  versetzt, sondern auf eine Örtlichkeit, die von der betreffenden Kolonie früher einmal nachweislich sehr häufig besucht worden war, und von der somit noch am ehesten zu erwarten war, dass zahlreiche Individuen individuelle Engramme von derselben besaßen. Natürlich führte ich aber die Experimente jeweils erst dann aus, nachdem dieser Verkehr seit Wochen gänzlich eingestellt war und wandte auch dann noch alle Kautelen an, um die Möglichkeit, dass die Tiere vielleicht doch eine noch vorhandene Geruchsspur verfolgten, mit Sicherheit ausschließen zu können.

Es ist somit diesen Tieren ein individuelles, auf sukzessiv assoziierten Richtungsengrammen aufgebautes echtes Ortsgedächtnis unbedingt — wenn auch in bescheidenem Umfange — zuzuschreiben. Wie wir uns diesen Mechanismus im einzelnen vorzustellen haben, darüber kann ich mich vorläufig nur vermutend äußern. Wahrscheinlich wird der Engrammkomplex der betreffenden entfernten Örtlichkeit zunächst auf topochemischem Wege ekphoriert; hierauf stellen sich die weiteren, vermutlich in erster Linie visuellen, Richtungsengramme ein, welche diese Örtlichkeit mit einer zweiten intermediären oder mit dem Neste assoziativ verknüpfen. Die diesen Engrammen entsprechenden (homophonen) Komplexe in der Außenwelt (bestimmte Baumgruppen, das verschwommen perzipierte Bild einer weißen Hauswand u. s. w.) werden aufgesucht und nun wird dieser, aus drei, event. noch mehr Gliedern bestehende Richtungsengrammkomplex sukzessive wieder abgewickelt. —

Haben wir jetzt alle Orientierungsmittel, über welche die Ameisen möglicherweise verfügen, erschöpft? Keineswegs! Noch haben wir eine wichtige Gruppe — die kinästhetischen Richtungszeichen — kaum erst erwähnt. Allerdings ist die Frage der kinästhetischen Orientierung bei Ameisen noch sehr mangelhaft studiert und auch die wenigen bisher vorliegenden Angaben der Autoren sind m. E. nicht einwandfrei. Man hat sich lange darüber gestritten, ob Insekten imstande seien, die Schwerkraft zu empfinden und man glaubte im allgemeinen diese Frage verneinen zu müssen im Hinblick auf das ungemein geringe Körpergewicht der Insekten, das bei der relativ ungeheuren Muskelkraft, welche diese Tiere bekanntlich entwickeln, gar nicht in Betracht komme. Demgegenüber gelang es mir, den Nachweis zu erbringen, dass Ameisen nicht allein fähig sind, schon mäßige Terrainsteigungen auf rein kinästhetischem Wege wahrzunehmen, sondern dass sie zur Not — d. h. bei Ausschluss aller übrigen Richtungszeichen — auch imstande sind, sich auf Grund dieses einzigen dürftigen kinästhetischen Engramms allein noch einigermaßen zu orientieren.

Meine Versuchsanordnung war folgende: Ich befestigte am Rande meines großen Experimentiertisches ein künstliches Nest mit einer kleinen Kolonie von *F. rufa*. Die Ausgangsröhre des Nestes mündete auf die Tischplatte. Dieser Tisch ist so konstruiert, dass seine Platte in allen Ebenen des Raumes drehbar ist und zwar sind alle Bewegungsachsen genau zentriert. Bei diesen Experimenten nun war die Tischplatte in der Ausgangsstellung um  $20^\circ$  nach der Nestseite geneigt, derart, dass der Nesteingang die tiefste Stelle bildete. Die Tiere mussten von hier zum Honig, der sich genau im Zentrum des Tisches in einem runden Näpfchen befand, ansteigen. Durch bipolare Beleuchtung, die in der Transversalebene des Tisches zu beiden Seiten desselben angebracht war, wurde für Ausschaltung der Lichtorientierung gesorgt und das ganze System befand sich im Zentrum eines Dunkelzertes. Ich wartete nun jeweilen, bis eine Ameise am Honig saß und kehrte dann die Neigung des Tisches geräuschlos in die entgegengesetzte um, so dass sich das Nest jetzt oben befand. Die Tiere wollten, nachdem sie genug gefressen hatten, natürlich nach Hause; aber da war guter Rat teuer! Die Ameisen schwankten zunächst eine geraume Zeit unentschlossen zwischen beiden Richtungen hin und her, indem sie nach jeder Seite nur einige Zentimeter zurücklegten und immer wieder zum Honig zurückkehrten. (Man beachte hier die Differenz mit den *Lasius* unserer Brückenspur, die gewöhnlich ohne weiteres aufs Geratewohl in einer Richtung davonrannten; — die *Formica* dagegen schienen sich offenbar eines Dilemmas bewusst zu sein.) Endlich entschlossen sie sich aber doch für eine

Richtung, und zwar gingen alle **ohne Ausnahme abwärts**, ziemlich genau nach dem tiefsten Punkt, wo sie lange Zeit eng begrenzte Kurven beschrieben, ganz als ob sie den verschwundenen Nesteingang suchten! Sie hatten somit in der Tat eine virtuelle Orientierung nach der Schwerkraft ausgeführt!

Damit will ich meine Ausführungen schließen. Die Aufgabe, das verwickelte Thema im knappen Rahmen einer Stunde vorzuführen, gestattete mir nicht, auf zahlreiche interessante Einzelfragen näher einzugehen. Ich denke aber, Sie werden nach allem, was Sie eben gehört haben, doch die Überzeugung gewonnen haben, dass die Fernorientierung der Ameisen ein ungemein komplizierter psychophysiologischer Vorgang ist, bei welchem je nach den vorwaltenden Umständen und je nach der Organisation der betreffenden Art, Erfahrungen der verschiedensten Sinnesgebiete: topochemische, topographische, visuelle, kinästhetische Eindrücke bald für sich allein, häufiger aber kombiniert zur individuellen Engraphie und Ekphorie gelangen. Wir haben es in der Hand, in jedem Einzelfalle die Art der Mitbeteiligung jedes einzelnen dieser Faktoren durch geeignete Versuchsanordnungen festzustellen und so allmählich zu einer befriedigenden Analyse des ganzen komplexen Mechanismus fortzuschreiten.

Dank der Anwendung solcher im streng physiologischen Sinne exakter Versuchsanordnungen in Verbindung mit der neutralen Terminologie von Semon sind wir nunmehr auch ein- für allemal der Versuchung enthoben, uns über vergleichend-psychologische Fragen in unfruchtbaren Spekulationen zu verlieren; die vergleichende Psychologie ist zur exakten Wissenschaft geworden, zur vergleichenden Physiologie der individuellen Mneme.

## Können weiselose Ameisenvölker die fehlende Mutter aus eigenen Mitteln ersetzen?

Von C. Emery (Bologna).

Anfang November 1910 erhielt ich aus Portici eine Anzahl Arbeiterinnen und viele kleine Larven von *Messor barbarus minor* Er. André aus einem Nest; kein Weibchen war vorhanden. Ich setzte die Ameisen in ein Janet-Nest und hielt es, während des Winters, in meinem geheizten Studierzimmer. Die Larven entwickelten sich sehr langsam; die erste Puppe sah ich am 6. Juni 1911, die ersten Arbeiterinnen erst Mitte Juli. Eine Larve wurde gewaltig groß; daraus entwickelte sich am 11. August ein geflügeltes Weibchen.

Am 3. März hatte ich einen Klumpen von ungefähr 30 Eiern bemerkt, die jedenfalls von den Arbeiterinnen gelegt waren; andere

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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. 225-252](#)