

matischen Individualität an bestimmte Außenbedingungen erst die Konstellation ergeben, innerhalb derer sich die physikalischen Kräfte frei betätigen können.

Weitere Untersuchungen über die Fernorientierung der Ameisen.

Von Dr. med. Rud. Brun
in Zürich.

Inhalt: I. Kritische und experimentelle Untersuchungen über den topochemischen Fühlersinn (Kontaktgeruchssinn) und die topochemische Orientierung im Sinne Forel's. — II. Versuche über Registrierung kinästhetischer Richtungszeichen (sogen. „Winkelsinn“). — III. Über topographische Orientierung. — IV. Komplizierte polygonale Einzelwanderungen.

Die folgenden Untersuchungen bilden die Fortsetzung und den vorläufigen Abschluss einer Reihe experimenteller und kritischer Studien, die ich im Jahre 1913 begann und deren bisherige Ergebnisse ich in einer 1914 erschienenen Monographie¹⁾ im Zusammenhang niedergelegt habe. Eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Versuchsanordnungen und Resultate habe ich auch in diesem Centralblatte²⁾ gegeben. Indem ich diese Ergebnisse zum Ausgangspunkte neuer Fragestellungen machte und die betreffenden Versuchsanordnungen entsprechend ausbaute, habe ich mich im folgenden bemüht, eine Reihe weiterer unaufgeklärter Einzelfragen, auf deren exakte experimentelle Prüfung ich damals nicht mehr eingehen konnte, einer vorläufigen Beantwortung näher zu bringen. — Einige weitere Beobachtungen von mehr kasuistischem Wert seien am Schlusse beigefügt.

I.

Kritische und experimentelle Untersuchungen über den topochemischen Fühlersinn (Kontaktgeruchssinn) und die topochemische Orientierung im Sinne Forel's.

1. Kritische Vorbemerkungen.

Zum Verständnis der folgenden Versuchsreihen ist eine kurze Darstellung der Forel'schen Theorie, ihrer Voraussetzungen und bisherigen Grundlagen erforderlich.

Der Geruchssinn der Insekten ist bekanntlich vor dem der Wirbeltiere dadurch ausgezeichnet, dass seine Endapparate oberflächlich an nach außen gekehrten und meist sehr beweglichen

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

2) Brun, Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen. — Biolog. Centralbl. Bd. XXXV, 1915, S. 190 u. 225.

Organen (den Antennen) angebracht sind³⁾. Schon die deutsche Bezeichnung dieser Organe als „Fühler“ weist aber darauf hin, dass dieselben nicht lediglich dem Riechen dienen, sondern (wenigstens bei den meisten Insekten) gleichzeitig die Tastfunktion ausüben. Am vollkommensten ist diese Doppelfunktion zweifellos bei den Formiciden ausgebildet, deren flügellose Arbeiterkaste ja ohnehin auf ständigen engsten Kontakt mit der Scholle angewiesen ist, und in der Tat ist für die Angehörigen dieser Familie die Gewohnheit geradezu typisch, dass sie auf Schritt und Tritt fast unausgesetzt den Boden und alle Gegenstände ihrer nächsten Umgebung mit den Fühlern abtasten. Ohne einen solchen ständigen Bodenkontakt wäre ja schon die einfache Fähigkeit so vieler Arten, einander auf der Spur zu folgen, ganz unverständlich.

Auf diese Tatsachen hat bekanntlich Forel⁴⁾ seine geistreiche Kontaktgeruchstheorie oder Theorie des „topochemischen Geruchssinnes“ gegründet, deren wesentlichen Inhalt wir kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen können:

1. Die Ameisen rezipieren die von den verschiedenen Gegenständen der Außenwelt ausgehenden Gerüche nicht, wie wir, in diffuser Mischung, sondern — infolge des unmittelbaren Kontaktes mit den Objekten — in scharfer räumlicher Trennung, d. h. in Form umschriebener Geruchsfelder. Gleichzeitig rezipieren aber die Tasthaare der Fühler beim Abtasten eines Objektes auch dessen körperliche Form, sowie die sonstigen taktilen („haptischen“) Eigenschaften desselben (Aggregatzustand, Härte, Viskosität u. s. w.).

2. Da beide Qualitäten — die olfaktorische und die taktile — synchron rezipiert werden und zudem (unter gewöhnlichen Umständen) sich sinnlich decken, so müssen sie sich schon primär, bei der Rezeption, zu einem einheitlichen „Tastgeruchseindruck (topochemischen Eindruck, Geruchsform)“ assoziieren.

3. Falls nun die beim Vorwärtsschreiten im Raume nacheinander angetroffenen „Geruchsformen“ im Gehirn der Ameisen entsprechende topochemische Engrammsukzessionen hinterlassen, so müssen diese Tiere eine mehr oder minder umfassende topochemische Raumkenntnis gewinnen. So werden sie bei-

3) Neuerdings hat Mc. Indoo (Journ. of experimental Zool. 1914, S. 265) bei Bienen allerdings auch Porenplatten an den Coxen nachgewiesen, welche nach seinen Experimenten zweifellos ebenfalls Geruchsempfindungen vermitteln. Doch kann es sich dabei meines Erachtens nur um Ferngeruchsapparate handeln, die an der fundamentalen Tatsache nichts zu ändern vermögen, dass die zur Auslösung (Ekphorie) der sozialen Instinkte in erster Linie wichtigen Kontaktgeruchsempfindungen auch bei den Bienen an den Antennen lokalisiert sind.

4) Forel, A., Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes. — Rivista di biolog. Como 1900—1901. — Forel, A., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, mit einem Anhang über die Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes bei jenen Tieren. — 2. Aufl., München (Reinhardt) 1902.

spielsweise von solchen Wegstrecken, welche sie häufig in beiden Richtungen begangen haben, allmählich eine förmliche „Geruchskarte“ aufnehmen, mit deren Hilfe sie jederzeit imstande sind, zu erkennen, was vorn und hinten, was rechts und links ist u. s. w. —

Prüfen wir nun die anatomischen, physiologischen und experimentell-biologischen Tatsachen, auf welche diese Theorie sich stützen könnte.

a) Die anatomischen Tatsachen.

Die geknieten — und dadurch ungemein beweglichen — Ameisenfühler erscheinen schon aus diesem Grunde ganz besonders geeignet, die umgebenden Objekte in allen Ebenen des Raumes abzutasten. Ganz abgesehen von diesen grob-morphologischen Verhältnissen, stimmt aber auch die feinere Anatomie des Antennenorgans sehr wohl mit Forel's Theorie zusammen: Die keulenförmige Anschwellung der Endglieder der Fühlergeißel gerade bei denjenigen Arten, welche mit über das feinste Kontaktgeruchsvermögen verfügen, — die enorme Zahl von Nervenendigungen und Sinneszellen in dieser Endkeule⁵⁾, die dichte und feine Behaarung derselben: All das weist darauf hin, dass wir es da mit einem hochdifferenzierten und offenbar mit sehr feinen Erregungsformen arbeitenden Sinnesapparat zu tun haben.

Damit sind aber erst die peripheren Bedingungen des Zustandekommens topochemischer Eindrücke erfüllt. Der zweite, mindestens ebenso wichtige Akt dieses verwickelten Prozesses ist der psychologische, und dieser setzt ein relativ hochorganisiertes Zentralnervensystem voraus: Hier müssen die betreffenden sukzessiven Erregungen zunächst eine geordnete Projektion erfahren; sodann aber müssen sie sich untereinander — sowohl synchron als namentlich sukzessiv — assoziieren und entsprechende topochemische Engrammkomplexe hinterlassen. Und endlich müssen diese Engrammsukzessionen sich noch mit den bezüglichen Zielengrammen (den „Zielvorstellungen“ Nest, Futter u. s. w.) zu einem nach seiner Ablaufsrichtung eindeutig ekphorierbaren Richtungsengrammkomplex verbinden. Der Bau des Ameisengehirns

5) Forel (Sinnesleben der Insekten, München 1910, S. 237) gibt für *Lasius fuliginosus* ♀ beispielsweise folgende, nach Krause zusammengestellte Zahlen:

	Tasthaare	Riechkolben	Flaschenorgane	Champagnerpfropforgane
Am Fühlerschaft. . . .	492—513	0	0	0
Am 1. Geißelglied . . .	138—203	158	2. Glied: 1—3	2. Glied: 1
Am letzten (Keulen-)Glied	302—412	359	7—10	7—10

lässt nun meines Erachtens auch die Möglichkeit solcher zentraler assoziativ-mnemischer Vorgänge im Prinzip durchaus zu, wenn auch natürlich nur in sehr bescheidenem Umfange. Denn das Oberschlundganglion der weiblichen und der Arbeiterameisen enthält nicht allein ziemlich kompliziert gebaute primäre olfaktorische Zentren (*Lobi olfactorii*), sondern es weist auch eine verhältnismäßig mächtige (vierfach gefaltete) Assoziationsrinde (die *Corpora pedunculata* von Dujardin) auf. Auch konnte ich mich an selbstverfertigten Serienschritten ohne weiteres von dem Vorhandensein eigentlicher „Riechstrahlungen“, d. h. zentraler Verbindungen der Riechlappen mit den *Corpora pedunculata* (bezw. mit deren Stielen) in Gestalt zweier ziemlich kräftiger Bündel, überzeugen. — Dass wir aber allen diesen Strukturen, angesichts der absoluten Kleinheit des Ameisengehirns, natürlich nur ein äußerst bescheidenes Maß plastisch-assoziativer Leistungsfähigkeit zuschreiben dürfen, hat Forel selbst zu allererst nachdrücklichst betont.

b) Die physiologischen Grundlagen.

Wenn wir irgendeinen Gegenstand, z. B. einen Schlüssel, auf die flach ausgestreckte Hohlhand gelegt bekommen, so unterscheiden wir nur annähernd das Gewicht, die Temperatur und eventuell die ungefähre Größenausdehnung desselben. Um das Objekt als solches zu „erkennen“, d. h. dessen gesamten Engrammkomplex von der Tastsphäre aus zu ekphorieren, ist es bekanntlich notwendig, dass wir es in den Fingern „manipulieren“, nach allen Seiten abtasten u. s. w. Die sogen. „Stereognosis“ der Hände ist somit nichts weniger als ein einfacher taktiler Erregungsvorgang, sondern vielmehr ein kompliziertes Assoziationsprodukt zahlreicher dynamischer Einzelvorgänge, wobei die sukzessive gewonnenen Eindrücke der exterozeptiven Sinnesqualitäten (der Oberflächensensibilität) sich ausgiebig mit propriozeptiven Wahrnehmungen (Muskelsinn) kombinieren. Bei der Gewinnung exakterer Vorstellungen von der Form, Dicke und Größe der Objekte fällt dem Muskelsinn sogar zweifellos die Hauptrolle zu, — man denke nur an die durch die Opposition des Daumens vermittelten kinästhetischen Empfindungen.

Es dürfte nun einleuchten, dass die fragliche topochemische Raumwahrnehmung der Fühler, falls sie wirklich existiert, im Prinzip an ganz ähnliche physiologische Bedingungen geknüpft sein muss. Um also ein Objekt topochemisch zu „erkennen“, werden auch die Ameisen sich nicht mit bloßem „betriellern“ begnügen dürfen, sondern werden genötigt sein, dasselbe nach allen Richtungen — und zwar mit beiden Antennen kombiniert — abzutasten.

Diese theoretische Vermutung wird durch die Beobachtung bestätigt. Denn wir sehen in der Tat, dass die beim Untersuchen eines Objektes oder des Terrains ausgeführten Orientierungsbewegungen der Antennen von allen übrigen, — namentlich von den beim sozialen Fühlerverkehr üblichen —, deutlich und wesentlich verschieden sind: Bei der sogen. „Fühlersprache“, wobei es sich um vorgebildete Automatismen im Dienste einer instinktiven Übertragung subjektiver Erregungszustände handelt, sind es meist zahlreiche regelmäßige und oft in sehr raschem Tempo geführte Trillerschläge, welche mit kleiner Exkursion auf ganz bestimmte Kopfpartien der Gefährtin abgegeben werden. Die tastenden Orientierungsbewegungen der Fühler dagegen erfolgen verhältnismäßig langsam, ganz unregelmäßig und oft weit ausholend unter ausgiebiger Zirkumduktion des Fühlerschaftes, indem die jeweiligen Bewegungsfolgen durch die Form des untersuchten Gegenstandes bedingt erscheinen. Wer einmal einer Ameise beim Aufnehmen eines Gegenstandes, z. B. einer Larve zugesehen hat, wird dies ohne weiteres bestätigen. Die Larve lag beispielsweise quer auf dem Weg der herankommenden Ameise; sie muss also, um transportiert werden zu können, zunächst in die richtige Lage (Längsachse parallel zu der des Trägers, Bauchseite nach oben) gedreht werden. Diese Manipulation wird nun ganz methodisch mit Hilfe der Kiefer und der Vorderbeine vorgenommen, wobei die beiden Fühlerkeulen unaufhörlich über die gesamte Oberfläche des hilflosen Paketes hintasten und so die Bewegungen der Kiefer und Beine sukzessive leiten und kontrollieren. Bekanntlich spielt sich ja auch die Brutpflege der Ameisen, mit allen ihren oft so komplizierten Einzelheiten, wie Fütterung, Umbettung je nach den Witterungsverhältnissen, Separation der verschiedenen Altersklassen u. s. w., rein unterirdisch, also unter Ausschluss des Gesichtssinnes ab, — eine Tatsache, in welcher Wheeler⁶⁾ mit Recht einen Beweis für die tatsächliche Existenz des topochemischen Fühlersinnes erblickt. Dabei ist allerdings nicht zu vergessen, dass es sich bei diesen letzteren Manipulationen im wesentlichen um hereditär fixierte und an ganz bestimmte Objekte angepasste Erregungs- und Bewegungskombinationen (sog. „komplizierte Reflexe“) handelt. Die individuelle topochemische Differenzierung der Außenwelt dagegen, wie Forel sie sich denkt und die zur Gewinnung orientierender Wegzeichen führen soll, bezieht sich auf ursprünglich indifferente Objekte und setzt somit eine weitgehende Betätigung der plastisch-assoziativen Mneme voraus.

Noch auf einen Punkt muss ich hier kurz eingehen. Derselbe betrifft einen Einwand, den Forel⁷⁾ sich selbst gemacht und treffend

6) Wheeler, W. M., Ants. — New-York 1910, S. 69.

7) Forel, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, 2. Aufl., München 1902; Anhang S. 53.

beantwortet hat. Man könnte nämlich sagen, dass der Tastsinn der Fühler für sich allein vollkommen genügen würde, um den Ameisen die besagten Raumvorstellungen zu vermitteln, indem ein Kontaktgeruch nicht viel mehr geben könnte als ein feines, in den Fühlerspitzen lokalisiertes Tastvermögen. Das ist, wenn schon etwas wahres daran sein mag, in dieser Form sicher nicht zutreffend. Denn erstens ist es eine altbekannte Tatsache, dass durch kombiniertes Zusammenwirken zweier Sinne für eine bestimmte Funktion stets ungleich mehr geleistet wird als durch jeden der betreffenden Sinne allein. So mag es beispielsweise vorkommen, dass mehrere Objekte sehr ähnliche Formverhältnisse aufweisen (z. B. verschiedene Ameisenarten der gleichen Gattung), während sie durch verschiedenen Geruch — und nur durch diesen — sofort und sicher unterscheidbar sind. Aber auch das Umgekehrte kommt natürlich vor, — so bei Larven oder Puppen verschiedener Altersstufen. Auf jeden Fall wird also eine Kombination beider Qualitäten die Zahl der gegebenen Differenzierungsmöglichkeiten erheblich steigern. Und was nun die topochemische Raumorientierung betrifft, so ist es doch Tatsache, dass die meisten Objekte, welche die Ameisen in ihrer Miniaturwelt antreffen, nicht allein der Form, sondern auch ihrem Geruche nach verschieden sind und es ist mit Forel anzunehmen, dass die Ameisen diese verschiedene Geruchsqualität mindestens ebenso sehr, wenn nicht mehr, beachten werden.

Man könnte daher den obigen Satz auch ebensogut umkehren und behaupten, dass die chemischen Kontakteindrücke allein für die räumliche Orientierung ausreichen würden, da sich dieselben ja ebenfalls auf räumlich scharf umschriebene „chemische Felder“ beziehen. So wäre es z. B. denkbar, dass eine Ameise sich sogar auf spiegelglatter Glasfläche zurechtfinden würde, falls auf derselben qualitativ verschiedene Geruchsfelder vorhanden wären⁸⁾. Die Verfolgung einer schmal-strichförmigen Geruchsfährte ist ja nichts anderes als ein solcher Orientierungsmodus in seiner einfachsten Form.

Man hätte demnach nicht weniger als drei verschiedene Unterformen der antennalen Raumorientierung zu unterscheiden; nämlich 1. eine „thigmoolfaktive“, 2. eine stereotaktile und 3. die eigentliche (kombinierte) topochemische Orientierung im engeren Sinne. Ob alle diese Formen tatsächlich vorkommen und wie weit die betreffenden Differenzierungen gehen, ist a priori natürlich nicht zu sagen; — jedenfalls aber wird man gut tun, bei der Aufstellung neuer Versuchsanordnungen an alle diese Möglichkeiten zu denken.

8) Ein ähnlicher Gedankengang lag der bekannten Wasmann'schen „Fußspuretheorie“ zugrunde, nach welcher die Ameisen die beiden Richtungen ihrer Geruchsfährten an den verschieden gerichteten und verschieden duftenden Fußabdrücken der hin- und herwandernden Gefährten unterscheiden sollten.

c) Die experimentell-biologischen Grundlagen.

Eine experimentelle Bestätigung seiner Theorie hatte Forel früher vor allem in der Tatsache erblicken wollen, dass die Ameisen imstande sind, die beiden Richtungen ihrer Heerstraßen (vom Nest weg und zu ihm hin) zu unterscheiden. Den Nachweis dieser Tatsache hatte Forel⁹⁾ selbst zuerst erbracht, und zwar auf folgendem Wege: Er fing auf einer *Pratensis*-Straße einzelne auf der Heimkehr begriffene Ameisen ab und setzte sie nach einigen Minuten an einer anderen Stelle des Weges wieder hin: Sie liefen ausnahmslos in der früheren Richtung weiter. Nach dem heutigen Stande unseres Wissens müssen wir indessen die Beweiskraft dieses Experimentes für sehr gering anschlagen: Dasselbe zeigt lediglich, dass die Ameisen im Besitze einer relativen Richtungsangabe waren, nicht aber, durch welchen Sinn dieselbe vermittelt wurde. Die grundlegenden Untersuchungen Santschi's¹⁰⁾ haben nun gezeigt, dass diese Richtungsgewissheit fast überall, wo sie zutage tritt, in erster Linie auf virtueller Lichtorientierung beruht, d. h. auf der Aufnahme eines Engramms von der relativen Lokalisation der Lichtquelle (der Sonne bzw. der hellsten Stelle des Firmamentes) im Fazettenauge. Alle übrigen sinnlichen Hilfsmittel kommen hier wohl erst in zweiter Linie in Betracht. Ich selbst¹¹⁾ habe die Lichtorientierung sowohl auf den Heerstraßen der *Formica rufa* als auf den Geruchspfaden von *Lasius fuliginosus* nachgewiesen; — anderseits fand ich in Übereinstimmung mit Wasmann's¹²⁾ Angaben, dass die *Formica*-Arten sich auf sogen. „Durchgangsstrecken“ (und wohl z. T. auch auf Einzelwanderung) vorzugsweise sogar mit Hilfe differenzierter Gesichtseindrücke orientieren (nach den mehr oder minder verschwommen wahrgenommenen Gesichtsbildern bestimmter großer entfernter Objekte, wie Bäume, Häuser u. dgl.)¹³⁾.

Nun hat allerdings wiederum Forel¹⁴⁾ gefunden, dass eine der Antennen beraubte *F. rufa* vollständig unfähig ist, sich zum Neste zurückzufinden, während sie dies nach Ausschaltung des Gesichtsinnes (durch Lackieren der Augen) zur Not noch vermag und dabei sogar die beiden relativen Richtungen noch ganz gut unterscheidet. Der negative Ausfall des ersten Versuches (Amputation der Antennen) beweist aber meiner Ansicht nach sehr wenig gegen das

9) Forel, Études myrmécologiques. — Ann. Soc. Ent. Belg. Bd. 30, 1886. — Vgl. auch Sinnesleben der Insekten 1910, S. 279.

10) Santschi, F., Revue Suisse de Zoologie 1911 und 1913.

11) A. a. O. 1914, S. 76f. und S. 111.

12) Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, 2. Aufl., 1909, S. 33ff.

13) A. a. O. 1914, S. 137, 158, 175, 183, 196, 215.

14) Forel, Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes. — Rivista di Biologia generale, Como 1900--1901. — Sinnesleben der Insekten, S. 143ff. — München 1910.

Wegfinden mittelst der Augen. Denn der Geruchssinn der Ameisen dient ja nicht lediglich der Orientierung im Raum, sondern er ist zugleich auch von fundamentaler Bedeutung für die Ekphorie fast aller lebenswichtigen und sozialen Instinkte dieser Tiere. Kein Wunder daher, wenn der plötzliche Ausfall dieses Hauptsinnes eine schockartige schwere Hemmung der gesamten Spontaneität des betreffenden Individuums nach sich zieht¹⁵⁾. Dagegen ist das zweite Experiment Forel's (Firnissen der Fazettenaugen) allerdings in dem Sinne beweisend, dass sogar *F. rufa* im Notfall instande ist (wenigstens auf ihren Heerstraßen) die Wegrichtung ausschließlich mit Hilfe der Antennen zu unterscheiden. Ob nun aber diese Richtungsunterscheidung wirklich auf dem Vorhandensein einer topochemischen Engrammsukzession (d. h. auf dem Wiedererkennen bestimmter topochemischer „Wegmarken“) beruht, ist damit meines Erachtens noch immer nicht bewiesen; — denn der Vorgang lässt sich, wie wir gleich sehen werden, ebenso gut auch auf viel einfachere Weise erklären.

In zweiter Linie wurde als Beweis für die Richtigkeit der Kontaktgeruchstheorie Forel's noch das „Spurdrehungsphänomen“ Bethé's¹⁶⁾ mit herangezogen: Wenn man eine *Lasius*-Spur über eine schmale drehbare Brücke leitet und nun diese Brücke plötzlich um 180° dreht, so beobachtet man an den beiden Grenzen des Drehstückes gewöhnlich eine Verkehrsstockung, als ob die Spur unterbrochen wäre. Da bei diesem Versuch alle übrigen sinnlichen Faktoren sich gleichgeblieben sind, so kann die Wahrnehmung der Umkehrung des Terrains hier in der Tat nur auf dem Wege des Antennensinnes erfolgt sein. Die Erklärung des Phänomens nach Forel ist nun folgende: Es seien die verschiedenen „Geruchsformen“, welche die Ameisen links und rechts der Spur sukzessive angetroffen und engraphiert haben, mit

N →	A B C a b c	D E F d e f	G H I g h i	u. s. w → Blattläuse
-----	----------------	----------------	----------------	----------------------

bezeichnet. Dreht man nun das Mittelstück der Fährte (zwischen den beiden senkrechten Strichen) plötzlich um 180°, so ist klar, dass jetzt die Reihenfolge und räumliche Anordnung der auf diesem Mittelstück angetroffenen Geruchsformen sich nicht mehr in Übereinstimmung befindet mit der obigen, im Gedächtnis der Ameisen engraphierten Sukzession:

15) Übrigens scheint auch dies keineswegs allgemein der Fall zu sein, denn Santschi (l. c. 1911, S. 317; 1913, S. 393) fand bei der Gattung *Cataglyphis* (einer gut sehenden und schnellfüßigen Saharajägerin) die Orientierung nach Amputation der Antennen kaum nennenswert beeinträchtigt.

16) Bethé, A.. Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? — Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. 70, 1898, S. 43 ff.

N →	A B C a b c	f e d F E D	G H I g h i	u. s. w. → Blattläuse
-----	----------------	----------------	----------------	-----------------------

Die Ameisen werden also an den beiden Grenzen eine „plötzliche Umkehrung des Raumes verspüren, die sie notwendig desorientieren muss“ (Forel, a. a. O. 1910, S. 282).

Gegen diese Erklärung des Spurdrehungsphänomens hatte seinerzeit schon Claparède¹⁷⁾ den Einwand erhoben, dass bei den künstlich vereinfachten Verhältnissen der Bethé'schen Versuche, wo die Spur über drei ganz glatte homogen beschaffene Streifen aus Zinkblech führte, eine Wahrnehmung topochemischer Einzelheiten doch außerordentlich unwahrscheinlich wäre. Als ich 10 Jahre später anfang, mich mit dem Problem zu beschäftigen, kam ich unabhängig von Claparède zu dem gleichen Schlusse. Doch war mir dabei noch eine andere Überlegung maßgebend, die sich sofort aufdrängt, sobald man sich die psycho-physiologischen Bedingungen vergegenwärtigt, unter denen ein Kontaktsinn arbeiten muss. Es ist nämlich klar, dass der direkte Wirkungsbereich eines solchen Kontaktgeruches naturgemäß nur ein sehr beschränkter sein kann und zumal bei so kleinen Tieren wie Ameisen kaum über einen Umkreis von mehr als 1 cm hinausreichen dürfte. Nach dem Gesetze der sukzessiven Assoziation (Semon) können sich aber sukzessiv erzeugte Engramme nur dann zu einem Komplex assoziieren, wenn die betreffenden Originalerregungen kontinuierlich ineinander übergegangen sind (d. h. wenn sie sich gegenseitig innerhalb ihrer Abklingungsphasen berührten). Da nun das Bethé'sche Phänomen anscheinend an jeder beliebigen Strecke einer selbst sehr ausgedehnten Fährte zu erzeugen ist, so würde daraus folgen, dass jede Ameise von einer solchen Fährte eine ganz gewaltige Zahl topochemischer Einzelengramme fixiert haben müsste, — eine Annahme, die wie wir gesehen haben, mit der absoluten Kleinheit des Ameisengehirns ganz unvereinbar ist.

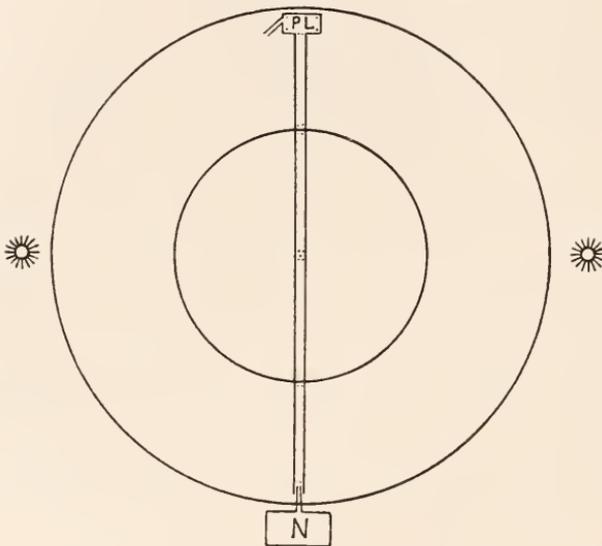
Eine genauere Analyse, die ich daraufhin mit dem Spurdrehungsphänomen vornahm¹⁸⁾, hat denn auch mit Sicherheit ergeben, dass die Erscheinung (wenigstens auf homogen beschaffenem Boden) nicht auf einem topochemischen Gedächtnis im Sinne Forel's beruht. Es zeigte sich nämlich: Erstens, dass das Bethé'sche Experiment nur auf sogen. „Futterfährten“ positiv ausfällt, wogegen es auf Fährten, über welche längere Zeit Brut getragen wurde, vollständig versagt. Man kann dann auf solchen „Brutfährten“ beliebige Spurabschnitte um 180° drehen bzw. sogar in gedrehtem Zustande miteinander vertauschen, ohne dass die Ameisen

17) Claparède, Ed., La faculté d'orientation lointaine. — Arch. de Psychologie II, 1903, p. 133.

18) A. a. O. 1914, S. 83 ff.

von der dadurch bewirkten „Umkehrung des Raumes“ die geringste Notiz nehmen. Und zweitens stellte es sich heraus, dass — auf der Brutfährte — auch solche Ameisen die Richtungen zu unterscheiden vermögen, welche die betreffende Fährte nachweislich früher noch nie begangen haben, und die somit unmöglich Engramme von derselben besitzen können. — Da die neuen Versuchsreihen, welche ich im folgenden zu schildern habe, unmittelbar auf die genannten Tatsachen (bezw. auf die betreffende Versuchsanordnung) als auf ihre Voraussetzungen gegründet sind, so müssen wir hier auf diese früheren Experimente nochmals ganz kurz eingehen.

Fig. 1.



Meine Versuchsanordnung war folgende (Fig. 1): Ein Lubbocknest *N* mit einer Kolonie von *Lasius fuliginosus* Latr. mündet auf den Anfangsteil einer 95 cm langen, schmalen Papierbrücke, welche geradlinig durch den Mittelpunkt des großen kreisrunden Experimentiertisches zu einer kleinen Plattform *Pl* führt. Auf dieser Plattform reichte ich den Ameisen nach Belieben Honig oder Larven, welche sie ins Nest abzuholen hatten. Der „Lichtkompassinn“ von Santschi (vgl. S. 267) wurde in einfacher Weise dadurch ausgeschaltet, dass statt einer Lichtquelle deren zwei verwendet wurden: Zwei Kerzen, die ich an diagonalen Punkten am Rande des Tisches, quer oder parallel zur Längsachse der Brücke aufstellte. Dann ist klar, dass jede von der Mitte der Brücke abgehende Ameise spiegelbildlich gleiche Lichteindrücke haben wird, ob sie nun in der Richtung *N* oder in der entgegengesetzten Richtung marschiert (Prinzip der bipolaren Beleuchtung). Um ferner auch die

Möglichkeit einer Orientierung nach allfälligen differenzierten Gesichtsbildern (Gegenständen im Zimmer) auszuschalten, baute ich um den Experimentiertisch ein Dunkelzelt, dessen tiefschwarze Wände keinerlei visuelle Anhaltspunkte bieten konnten. Und endlich ist noch zu sagen, dass ich meine *Fuliginosus*-Kolonie vor Einrichtung dieser Versuchsanordnung in zwei Hälften *A* und *B* geteilt hatte: Nur die Abteilung *A* kam in das mit der Brücke kommunizierende Lubbocknest; wogegen die Ameisen *B* vorläufig in einer Forel'schen Gipsarena untergebracht wurden.

Mein Experimentum crucis gestaltete sich nun folgendermaßen:

I. Auf der „Honigspur“: a) Ich fing Ameisen, die gerade vom Honig heimkehren wollten, bei *Pl* vermittelt eines Bleistifts ab und ließ sie genau auf die Mitte der Brücke, und zwar in der falschen Richtung, also *Pl*-wärts, wieder absteigen. Resultat: Alle behielten diese falsche Richtung zunächst noch eine Strecke weit bei; dann aber schienen die meisten zu merken, dass sie falsch gingen, denn sie stutzten plötzlich, schwankten einige Male zwischen beiden Richtungen hin und her und wandten sich endlich entschlossen nestwärts. b) Genau ebenso benahmen sich aber auch Ameisen der Abteilung *B* (aus der Gipsarena), die ich mit einer Larve¹⁹⁾ auf die Mitte der Brückenspur gesetzt hatte. Diese Richtungsanzeige beruhte somit sicher nicht auf Registrierung einer topochemischen Engrammsukzession, wie man auf Grund der Resultate a vielleicht voreilig zu schließen geneigt gewesen wäre („Mnemischer Versuch“).

II. Ganz anders fiel der mnemische Versuch auf der „Brutfährte“ aus, d. h. nachdem die Ameisen einige Stunden lang Larven von der Plattform abgeholt hatten: Jetzt behielten alle Ameisen, die ich in der falschen Richtung auf die Brücke absteigen ließ, diese falsche Richtung unentwegt bis *Pl* bei, ohne unterwegs zu zögern oder gar umzukehren. Und als ich nunmehr eine Anzahl Larven auf die Mitte der Brücke legte, da gingen ungefähr 50% aller mit Larven aus der Mitte abgehenden Ameisen nach der falschen Seite (und zwar bis zum falschen Ende *Pl*), d. h. es gingen ungefähr ebensoviele falsch wie richtig und gaben uns somit die Probe aufs Exempel, dass jetzt die sinnlichen Bedingungen auf beiden Seiten genau die gleichen waren und dass jene olfaktorische Richtungsanzeige, wie sie auf der Futterfährte bestanden hatte, auf der Brutfährte nicht mehr vorhanden war.

Was nun die eigentliche Natur jener geruchlichen Richtungsindikation auf Futterfährten, bezw. die Natur des Bethé'schen

19) Larventragende Ameisen können selbstverständlich nur ein Ziel haben: Das Nest.

Spurdrehungsphänomens betrifft, so bin ich auf Grund weiterer Versuchsreihen (auf deren Schilderung hier nicht mehr eingegangen werden kann) zu der Überzeugung gekommen, dass diese Erscheinung auf einem sukzessiven Intensitätsgefälle gewisser auf der Fährte deponierter Geruchsstoffe beruht. Von der Nestseite her verschleppen die Ameisen den Nestgeruch an den Füßen und Fühlern in sukzessive abnehmender Stärke in der Richtung des Zieles, wogegen sie von der Futterseite her den Honiggeruch in abnehmender Intensität nestwärts verschleppen. Wenn also eine Ameise durch unser Bleistiftmanöver veranlasst wird, die Spur zunächst nach der falschen (d. h. von ihr nicht erstrebten) Richtung zu verfolgen, so wird sie ihren Irrtum an der stetigen Intensitätsabnahme dieses ihres „Zielgeruches“ alsbald gewahren und umkehren. Beim Bethe'schen Versuch dagegen ist es wohl die plötzliche Intensitätsschwankung der betreffenden Geruchskomponenten, was die Ameisen an den beiden Grenzen der um 180° gedrehten Teilstrecke stutzig macht. Das vollständige Fehlen dieser quantitativen olfaktorischen Richtungsindikation auf der Brutfährte dürfte sich somit am einfachsten so erklären, dass hier — infolge des Transportes der Larven — der Zielgeruch sich allmählich allen Abschnitten der Fährte in originärer Stärke und völlig gleichmäßig mitgeteilt hat, so dass ein merkliches Intensitätsgefälle nicht mehr besteht.

Wenn somit auch die Richtungsunterscheidung auf Geruchsspuren an sich unabhängig ist von der topochemischen Engraphie im Sinne Forel's, so ist damit doch keineswegs gesagt, dass diese letztere Fähigkeit nicht existiert oder dass sie für die räumliche Orientierung der Ameisen belanglos ist. Denn meine Analyse des Bethe'schen Phänomens bezog sich ja auf künstlich vereinfachte Fährten, welche über eine ganz homogen beschaffene Papierbrücke verliefen; — die im Freien etablierten Geruchspfade werden aber kaum jemals auf längere Strecken so einfache Bodenverhältnisse aufweisen. Es lassen sich denn auch zahlreiche Tatsachen anführen, welche dafür sprechen, dass die Ameisen wenigstens die **allgemeine** topische und chemische Beschaffenheit derjenigen Bodenflächen, über welche sie auf ihren Reisen nacheinander gewandert sind, engraphieren. Vor allem geht dies aus der bemerkenswerten Tatsache hervor, dass das bekannte Piéron'sche Phänomen²⁰⁾: Der Parallellauf der isoliert wandernden Ameise nach seitlichem Transport²¹⁾, meist nicht eintritt, wenn der Transport auf einen von dem früheren wesentlich verschiedenen Boden

20) Piéron, H., Du rôle du sens musculaire dans l'orientation des fourmis. — Bull. Inst. gén. Psych. 1904, p. 168.

21) Santschi (Revue Suisse de Zool. 1911) hat bekanntlich als erster den Nachweis erbracht, dass die Erscheinung auf virtueller Lichtorientierung beruht.

stattfand²²⁾, wenn er z. B. von Sandboden auf eine Wiese erfolgte. In einem meiner Fälle²³⁾ weigerten sich die Ameisen (*Myrmica*) sogar trotz Transport auf gleichartiges Terrain, eine virtuelle Orientierung einzugehen, weil ich die Sukzession der topochemischen Einzelkomplexe, welche sie beim Hinweg durchlaufen hatten, durch Umdrehen der ganzen Unterlage in die umgekehrte verwandelt hatte. Desgleichen habe ich gezeigt²⁴⁾, dass isoliert wandernde Ameisen durch gröbere Terrainveränderungen, welche man ihnen vor der Rückreise zubereitet hat, nicht selten vorübergehend schwer beirrt werden; — dabei lässt sich mit Leichtigkeit zeigen, dass solche Einzelwanderer nicht etwa auf einer Geruchsspur gehen. Sie mussten somit auf der Hinreise die Bodenbeschaffenheit irgendwie beachtet haben, denn sonst hätten sie auf der Rückreise unmöglich einen Unterschied wahrnehmen können.

Diese generelle (oder „globale“) topochemische Engraphie — wie ich sie bezeichne — ist aber etwas ganz anderes, viel primitiveres als diejenige, welche Forel bei seiner Theorie im Auge hatte, denn die bezüglichlichen sukzessiven Engramme betreffen augenscheinlich keine einzelnen „Geruchsformen“, sondern haben einen ganz allgemeinen Charakter: Die Ameisen merken sich beispielsweise wohl, dass sie jetzt über einen Kiesweg, dann über einen Sandplatz und schließlich über ein Ackerfeld oder durch eine Wiese gewandert sind, ob der Boden hier und dort trocken oder feucht war u. s. w., — doch geht ihnen eine feinere Detailkenntnis dieser relativ ausgedehnten Bodenflächen (im Sinne eines echten „differenzierten“ Ortsgedächtnisses) offenbar ab. Ob nun neben dieser allgemeinen topochemischen Engraphie auch jene feinere Formenwahrnehmung, wie sie Forel annimmt, tatsächlich vorkommt, und welche Bedeutung dieselbe für die Fernorientierung der Ameisen haben kann, dies festzustellen, soll die Hauptaufgabe der folgenden Versuchsreihen sein.

2. Versuche.

A. Versuchsanordnung.

Meine allgemeine Versuchsanordnung ist die auf S. 270 Fig. 1 geschilderte, also die nämliche, die bei der Analyse des Bethe'schen Phänomens zur Anwendung kam.

Versuchstier: *Lasius fuliginosus* Latr. Großer Experimentiertisch im Dunkelzelt. 2 cm breite, 95 cm lange auf Stecknadeln montierte gerade Papierbrücke von *N* bis *Pl*. Bipolare Beleuchtung quer zur Längsachse der Brückenfährte. Als Lichtquelle dienten zwei elektrische Glühlampen von je 25 Kerzen Lichtstärke.

22) Brun, 1914, S. 175; 1915, S. 244.

23) Brun, 1914, S. 160 ff.

24) Brun, 1914, S. 120 und 153.

Wir haben gesehen, dass die Ameisen bei dieser Versuchsanordnung auf der Larvenfährte in keiner Weise mehr imstande waren, die beiden Richtungen der Brückenspur zu unterscheiden, denn beim „Versuch des Larvenabholens aus der Mitte“ gingen ungefähr ebensoviele Ameisen falsch wie richtig und behielten ihre falsche Orientierung unentwegt bis zur Plattform bei. Es liegt nun nahe, diese letztere Tatsache zur Prüfung des topochemischen Unterscheidungs- bzw. Engraphievermögens zu benutzen. Man hätte zu diesem Zwecke nur die bisher homogene Papierbrücke durch eine solche zu ersetzen, auf welcher verschiedenartige Bodenarten und eventuell verschiedene Einzelgeruchsformen in einer bestimmten Aufeinanderfolge abwechseln, beispielsweise so, dass die Strecke vom Nest bis zur Mitte eine andere topochemische Beschaffenheit aufweisen würde als die Strecke von der Mitte bis zur Plattform. Dann wäre — bei vorhandenem Unterscheidungsvermögen — zu erwarten, dass beim Larvenabholen aus der Mitte das früher äquale Verhältnis der richtiggehenden zu den falschgehenden Ameisen sich merklich zugunsten der ersteren verschieben würde, indem jetzt von den 50% falsch abgegangenen Ameisen eine ganze Anzahl ihren Irrtum nachträglich bemerken und umkehren müssten. Würden dagegen auch bei dieser Versuchsanordnung nach wie vor alle aus der Mitte falsch abgegangenen Ameisen ihre falsche Richtung bis *Pl* beibehalten, so wäre man allerdings zu dem Schlusse gezwungen, dass die betreffenden topochemischen Komplexe nicht engraphiert worden sind und dass folglich ein topochemischer Fühlersinn im Sinne Forel's nicht existiert. — Eine selbstverständliche Vorsicht, die dabei noch zu beobachten sein wird, besteht darin, dass man den Ameisen die nötige Zeit geben muss, ihre topochemischen Erfahrungen zu sammeln. Ich habe daher die Versuche jeweilen erst 24—48 Stunden nach Einrichtung der betreffenden Versuchsanordnung ausgeführt²⁵⁾.

B. Vorversuche.

Da die nachfolgenden Hauptversuche auf die eine Voraussetzung der vollkommenen „Apolarität“ der Larvenfährte gegründet sind und mit der Richtigkeit dieser Voraussetzung stehen oder fallen, so schien mir eine nochmalige Nachprüfung meiner früheren Befunde auf der homogenen Brücke dringend erwünscht. Es

25) Um Missverständnissen vorzubeugen, bemerke ich noch, dass in Wirklichkeit die einzelnen Versuche nicht in der Reihenfolge ausgeführt wurden, wie sie hier, nach Gesichtspunkten geordnet, im Zusammenhang aufgeführt werden. Dieser Umstand kann aber nur dazu beitragen, die Sicherheit und Beweiskraft meiner Resultate zu erhöhen.

wird ja dadurch, ganz abgesehen von der Kontrolle unserer allgemeinen Versuchsanordnung (Zuverlässigkeit der bipolaren Beleuchtung u. s. w.), auch eine gute Vergleichsbasis für die Beurteilung der späteren Hauptversuche gewonnen.

Versuch 1. Das Bethe'sche Experiment auf der Futterfährte.

9. Oktober 1915 abends. Etablierung einer homogenen Brückenfährte *N-Pl* (glattes weißes Kartonpapier). Honig auf die Plattform gegeben.

10. Oktober 9^h a. m. Das 25 cm lange Mittelsegment (Fig. 1, S. 270) auf der Nestseite der Brücke wird um 180° gedreht. Resultat: Sehr starke Verkehrsstörung auf beiden Seiten.

Versuch 2. Das Bethe'sche Experiment auf der 4 Stunden alten Brutfährte.

10^h 15 a. m. Die Plattform wird durch eine neue saubere ersetzt und mit zahlreichen Larven (aus der gleichen *Fuliginosus*-Kolonie) besetzt. Es beginnt sofort ein lebhafter Transport.

2^h 20 p. m. Neuer Larvenschub auf *Pl* gegeben, bipolare Beleuchtung eingeschaltet.

3^h 20 p. m. Das Mittelsegment der Brücke wird um 180° gedreht. Resultat: Keine Verkehrsstörung.

Versuch 3. Larvenabholen aus der Mitte.

Ich entferne alle noch übrig gebliebenen Larven von der Plattform und schütte sie auf die Mitte der Brücke. Die Reaktionen der ersten hundert Larventräger, welche nacheinander aus der Mitte abgingen, waren folgende:

Es gingen unmittelbar richtig:	58,
es gingen falsch:	42.

Von diesen kehrten vor Erreichen der Plattform um: Keine!
(somit waren alle bis *Pl* falsch gegangen)²⁶⁾.

Wir hatten oben das Verhältnis der bei diesem Versuch richtig- und falschgehenden Ameisen grob schätzungsweise auf $\frac{5}{50}$ angegeben. Dieses Verhältnis hat sich, wie die obigen Ziffern zeigen, bei genauerer Prüfung nicht ganz bestätigt, indem die Zahl der unmittelbar richtig gegangenen Individuen über die Falschgänger immerhin deutlich überwog. Es fragt sich nun, was die Ursache dieses

26) Zur Vermeidung von Verwechslungen wurde sowohl bei diesem wie bei allen folgenden Versuchen jede falsch gegangene Ameise von der Brücke heruntergeworfen, sobald sie bei *Pl* angekommen war. Wenn ich also bei diesem Vorgehen einen Larventräger auf der Plattformhälfte nestwärts wandern sah, so war ich sicher, es mit einem Individuum zu tun zu haben, welches unterwegs, d. h. vor Erreichung der Plattform, umgekehrt war.

leichten Überschusses an richtigen Reaktionen ist. Ein allenfalls noch vorhandenes Intensitätsgefälle des Honigduftes kann nicht in Frage kommen, da das Bethé'sche Phänomen vollständig negativ war und da von den 42 falsch gegangenen Ameisen des Versuches 3 keine einzige unterwegs stutzte oder gar korrigierte. Beobachtet man aber das Verhalten der vom Nest her bei den Larven ankommenden Ameisen etwas genauer, so sieht man folgendes: Die meisten Ameisen steigen längere Zeit auf dem Larvenhaufen herum und untersuchen zahlreiche Larven sorgfältig mit den Fühlern, bevor sie sich endlich entschließen, eine auszuwählen um sie fortzutragen: Diese wählerischen Individuen werden dann natürlich nicht mehr wissen, aus welcher Richtung sie gekommen sind, so dass es allerdings gänzlich vom Zufall abhängt, ob sie richtig oder falsch gehen. Nun gibt es aber auch einige wenige Ameisen, die einfach die erste beste Larve ergreifen, worauf sie sich umdrehen und ohne weiteres in der Richtung, aus der sie gekommen sind, wieder forteilen: Die Richtungsgewissheit dieser wenig wählerischen Ameisen beruht höchstwahrscheinlich auf kinästhetischer Reversion ihrer absoluten Lage und Bewegung im Raume, — einer Reversion, zu der sie deshalb befähigt sind, weil sie während ihres kurzen Aufenthaltes bei den Larven die kinästhetische Kontinuität ihrer Reise gewahrt haben.

So dürfte es sich erklären, weshalb man trotz sorgfältigster Ausschaltung aller exterozeptiven Richtungszeichen immer noch einen kleinen Überschuss richtig gehender Individuen zu verzeichnen hat. Wir können diese auf kinästhetischer Richtungsreversion beruhende Fehlerquelle als den „kinästhetischen Richtungskoeffizienten“ (oder kurzweg als „kinetischen Koeffizienten“) bezeichnen und also aussagen, dass derselbe im vorliegenden Falle $\frac{8}{100}$ betrug.

Man kann nun leicht beobachten, dass Ameisen, die irgendwo eine Beute abzuholen haben, im allgemeinen um so wählerischer sind, je geringer die Zahl der abzuholenden Beutestücke (und proportional damit auch die Zahl der abholenden Ameisen!) ist. Ich versuchte daher, den kinetischen Koeffizienten dadurch herabzusetzen, dass ich jeweilen nur wenige (5—10) Larven gleichzeitig auf die Mitte der Brücke gab; auch beunruhigte ich die bei den Larven weilenden Ameisen von Zeit zu Zeit mit einem Pinsel, wodurch sie veranlasst wurden, einige Augenblicke wütend durcheinander zu rennen. Der Erfolg entsprach, wie die folgenden Resultate beweisen, durchaus meinen Erwartungen, denn in

Versuch 4

(10. Oktober 6^h 30 p. m., 34 Abgänge aus der Mitte) zählte ich nacheinander

17 richtig gehende und
 17 falsch gehende Ameisen
 (alle bis *Pl* falsch).
 Kinetischer Koeffizient: $\frac{0}{100}$.

Versuch 5.

Ein weiterer Kontrollversuch, den ich am 16. Oktober, 10^h p. m. auf einer 5 Stunden alten Larvenfährte ausführte, ergab folgende Zahlen:

Zahl der nacheinander beobachteten Abgänge: 100,
 es gingen unmittelbar richtig: 53,
 es gingen falsch: 47,
 (alle unentwegt bis *Pl*),
 kinetischer Koeffizient: $\frac{3}{100}$.

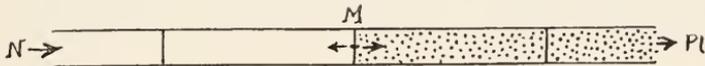
C. Hauptversuche.

Erste Versuchsreihe: Prüfung auf rein stereotaktile Formenwahrnehmung.

Versuch 6.

10. Oktober 10^h 30 p. m. Die gesamte Oberfläche der Plattformhälfte der Brücke wird in der Weise rauh gemacht, dass von der Unterseite her zahlreiche kreisrunde Erhabenheiten (von 1–1½ mm Durchmesser) in das Papier eingestanzt werden (Fig. 2).

Fig. 2.



12. Oktober 10^h 15 a. m. Zahlreiche Larven auf die Plattform geschüttet (Herstellung der Larvenspur).

2^h 15 p. m. Zweiter Larvenschub.

5^h p. m. Dritter Larvenschub. Einschaltung der bipolaren Beleuchtung.

6^h p. m. Versuch des Larvenabholens aus der Mitte.

Resultat (100 aufeinander folgende Reaktionen):

Es gehen insgesamt richtig: 67,
 (alle unentwegt bis *N*),
 es gehen insgesamt falsch: 49.
 Von diesen stutzen unterwegs (meist schon nach wenigen Zentimetern) und kehren um: 16,
 (= 32,6 % aller falsch gegangenen),
 es gehen unentwegt bis *Pl* falsch: 33.

Wir haben somit eine reichliche Zweidrittelmehrheit richtiger Orientierungen. Dass dieses Resultat nicht auf Zu-

fall beruht, sondern in der Tat auf die topische Verschiedenheit des Bodens auf der *Pl*- und *N*-Seite zurückzuführen ist, ergibt sich ohne weiteres aus der Vergleichung der obigen Zahlen: Zieht man nämlich die Zahl der nachträglich aus der falschen Richtung umgekehrten Individuen von der Gesamtzahl der richtigen Reaktionen ab, so erhält man als Summe der primär (d. h. unmittelbar) richtig gegangenen Ameisen nur 51, d. h. wieder ungefähr so viel als der Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{2}$ entsprochen hätte, wenn die Fährte eine homogene gewesen wäre, plus einem kinetischen Koeffizienten von $\frac{1}{100}$.

Versuch 7.

Eine zweite Beobachtung, die ich um 7 Uhr abends machte, ergab nahezu identische Werte:

Es gingen insgesamt richtig:	68,
es gingen insgesamt falsch:	48,
davon kehrten unterwegs um:	16,
(= 33,3% der falsch gegangenen),	
es gingen unentwegt bis <i>Pl</i> falsch:	32,
kinetischer Koeffizient:	$\frac{2}{100}$.

Versuch 8.

1. November 2^h 30 p. m. Einrichtung einer differenzierten stereotaktilen Sukzession: Die 50 cm lange Mittelbrücke wird jederseits durch Einstechen von Punkten (von der Unterseite her) nach Art der Blindenschrift in folgender Weise differenziert (Fig. 3).

Fig. 3.



Es bestehen somit folgende Sukzessionen:

- Von *N* bis zur Mitte: Glatte Papier + längsgerichtete Punktstriche (5–8 mm lang) + glattes Papier;
- Von der Mitte bis *Pl*: Punktierte Vierecke (2–3 mm breit) + quere Punktstriche + punktierte Vierecke + glattes Papier.

2. November 2^h p. m. Herstellung der Larvenspur.

7^h 30 p. m. Neuer Larvenschub. Bipolare Beleuchtung.

9^h 30 p. m. Larvenabholen aus der Mitte.

Resultat (100 Reaktionen):

Es gingen insgesamt richtig:	68,
es gingen insgesamt falsch:	46,
von diesen kehrten unterwegs um:	14,
(= 30% der falsch gegangenen Ameisen).	

Bei allen erfolgte die Umkehr bevor die queren Punktstriche erreicht waren.

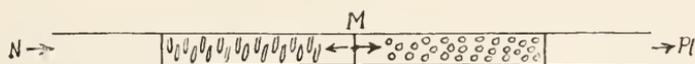
Es gingen unentwegt bis *Pl* falsch: 32,
 kinetischer Koeffizient: $\frac{1}{100}$.

Zweite Versuchsreihe: Prüfung auf rein thigmo-olfaktorische
 Formenwahrnehmung.

Versuch 9.

29. Oktober 2^h p. m. Glattes Papier²⁷⁾. Die 50 cm lange Mittelbrücke wird, beiderseits 5 cm von der Mitte beginnend, mit stark duftender öliger Veilchenessenz bestrichen, und zwar in der Weise, dass auf der Nestseite eine Anzahl querer Striche (1 cm lang, 3 mm breit), auf der Plattformseite kreisrunde Flecken (3—4 mm Durchmesser) aufgepinselt werden (Fig. 4).

Fig. 4.



Nach erfolgter Eintrocknung ist diese Zeichnung nur bei schrägem darüber Hinsehen sehr blass gelblich sichtbar. Der Veilchengeruch ist nach meinem Geruchsempfinden auf beiden Seiten gleich intensiv und völlig diffus. Die Ameisen zeigen anfänglich starken Widerwillen gegen den fremdartigen Duft; nach Verabreichung von Honig auf der Plattform stellt sich aber doch schließlich eine Fährte her.

30. Oktober 12^h 30 p. m. Herstellung der Larvenspur. (Der Veilchenduft ist auf der Brücke noch sehr deutlich wahrnehmbar.)

2^h p. m. Neuer Larvenschub.

5^h p. m. Neuer Larvenschub. Bipolare Beleuchtung.

6^h p. m. Larvenabholen aus der Mitte (100 Reaktionen).

Es gehen insgesamt richtig: 58,

es gehen insgesamt falsch: 50,

von diesen kehren unterwegs um: 8

(= 16% aller falsch gegangenen); alle auf der Mittelbrücke im Bereich der runden Flecken.

Es gehen unentwegt bis *Pl* falsch: 42,

kinetischer Koeffizient: 0.

27) Es versteht sich von selbst, dass für jede neue Kategorie von Versuchen wieder neues, ungebrauchtes Papier verwendet wurde.

Dritte Versuchsreihe: Prüfung auf kombinierte topo-olfaktorische Formenwahrnehmung (topochemische Orientierung im Sinne Forel's).

Versuch 10.

12. Oktober 11^h p. m. Einrichtung einer allgemeinen (nicht differenzierten) topochemischen Sukzession (Fig. 5).

Fig. 5.



Strecke *a* = Papier mit aufgeklebtem Sand.

Strecke *b* = ein 2 cm breiter, 25 cm langer Streifen eines Schwertlilienblattes.

Strecken *c* + *d* = rau gestanztes Papier wie in den Versuchen 6 und 7.

11^h 15 p. m. Herstellung der Larvenspur.

13. Oktober 10^h 15 a. m. Neuer Larvenschub. Bipolare Beleuchtung. Die mit Larven beladenen Ameisen haben große Mühe, das glatte Lilienblatt zu überschreiten, viele kommen am Seitenrande desselben ins Rutschen und stürzen ab.

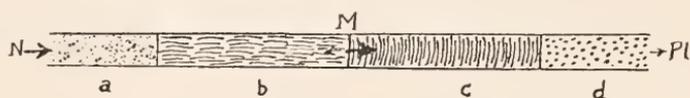
11^h 15 a. m. Larvenabholen aus der Mitte (100 Reaktionen).

Es gehen insgesamt richtig:	86,
es gehen insgesamt falsch:	45,
von diesen kehren unterwegs wieder um (meist schon nach wenigen Zentimetern):	31,
(= 69% aller falsch abgegangenen),	
es gehen unentwegt bis <i>Pl</i> falsch:	14,
kinetischer Koeffizient:	$\frac{5}{100}$.

Versuch 11.

13. Oktober 2^h 30 p. m. Einrichtung einer differenzierten topochemischen Sukzession (Fig. 6).

Fig. 6.



Strecke *a* = Papier mit aufgeklebtem Sand.

Strecke *b* = Papier mit ziemlich dicht in der Längsrichtung aufgeklebten welken Tannennadeln.

Strecke *c* = Papier mit ziemlich dicht in der Querrichtung aufgeklebten Tannennadeln.

Strecke *d* = rau gestanztes Papier.

14. Oktober 10^h a. m. Herstellung der Larvenspur.

11^h 30 a. m. Zweiter Larvenschub.

2^h p. m. Dritter Larvenschub. Bipolare Beleuchtung.

3^h p. m. Larvenabholen aus der Mitte (100 Reaktionen).

Es gingen insgesamt richtig:	74,
es gingen insgesamt falsch:	48,
von diesen kehren unterwegs um:	22,
(= 45,8% der falsch abgegangenen Individuen); und zwar auf <i>c</i> :	17,
(= 35,4% der falsch gegangenen); erst auf <i>d</i> :	5,
(= 10,4% der falsch gegangenen),	
es gehen bis <i>Pl</i> falsch:	26,
kinetischer Koeffizient:	$\frac{2}{106}$.

Versuch 12 (Kontrolle).

14. Oktober 4^h p. m. Versuchsanordnung wie in 11. Ich schütte eine Anzahl Larven auf die Brückenmitte und warte, bis sich eine größere Menge von Ameisen bei dem Haufen eingefunden hat. Dann drehe ich den zentralen Kreis des Tisches mit dem 50 cm langen Mittelstück der Brücke rasch um 180°, so dass jetzt die Strecke *b* mit den längsgerichteten Tannennadeln plattformwärts, die Strecke *c* mit den queren Tannennadeln nestwärts sieht. Die Strecke *b* wird außerdem für sich nochmals um 180° gedreht. Die Verbindungen mit *a* und *d* werden unterbrochen. Um Verwechslungen zu vermeiden wird jede mit einer Larve abgegangene Ameise von der Mittelbrücke heruntergeworfen, sobald sie eines der beiden Enden erreicht hat. Nachdem alle Ameisen, die sich ursprünglich bei den Larven befanden, abgegangen sind, fange ich weitere Individuen, die eben aus dem Nest gestürzt sind um neue Larven zu holen²⁸⁾, beim Nesteingang ab und setze sie zu den Larven auf die Brückenmitte und zwar wiederhole ich dies so oft, bis die Zahl von 50 Abgängen erreicht ist.

Resultat:

Es gingen insgesamt nestwärts:	23,
davon kehrten vor Erreichen des blinden Endes der Mittelbrücke um:	12,
(= 52% der virtuell falsch gegangenen),	
es gingen bis zum blinden Ende nestwärts:	11,
es gingen insgesamt plattformwärts:	39,
davon kehrten vor Erreichen des blinden Endes um:	Keine!

28) Es darf angenommen werden, dass von diesen ausgehenden Ameisen die meisten schon ein- oder mehrmals bei den Larven waren.

Das im Versuch 11 gefundene Zahlenverhältnis zwischen den reell richtig (d. h. nestwärts) und den reell falsch (d. h. plattformwärts) wandernden Ameisen hatte sich somit umgekehrt. Dieser Reaktionsumschlag kann nicht durch ein allenfalls noch vorhanden gewesenes Intensitätsgefälle des Nestgeruchs — eine „quantitative Polarisierung“, die durch unser Drehungsmanöver natürlich gleichfalls eine Umdrehung erlitten haben müsste —, bedingt sein. Durch die Annahme eines solchen würde zwar allerdings der Umstand erklärt, dass über 50% der nestwärts wandernden Ameisen unterwegs wieder umkehrten. Nun hatte ich aber, in Voraussicht dieses Einwandes, die plattformwärts gerichtete Teilstrecke *b* (welche ursprünglich nestwärts sah) ausdrücklich nochmals für sich um 180° gedreht: Es wäre daher zu erwarten gewesen, dass unter den 39 auf diesem Teilstück plattformwärts wandernden Ameisen mindestens eine gewisse Anzahl abermals umkehren würden, indem die abermalige Intensitätsabnahme des von ihnen erstrebten Nestgeruchs sie von neuem hätte stutzig machen müssen. Da dies nicht der Fall war, da vielmehr sämtliche *Pl*-wärts wandernden Ameisen diese ihre reell falsche Orientierung unentwegt bis zum blinden Ende des Mittelstückes beibehielten, so bleibt schlechterdings keine andere Erklärung übrig als die, dass es sich hier tatsächlich um eine virtuelle topochemische Orientierung gehandelt hat, welche durch die Umkehrung der topochemischen Sukzession hervorgerufen war²⁹⁾.

Versuch 13 (Kontrolle).

Ausschaltung des Gesichtssinnes: Es ist zu beweisen, dass die verschiedene Bodenbeschaffenheit von den Ameisen tatsächlich vermittelt der Fühler und nicht etwa mit den Augen wahrgenommen wird.

23. Oktober 3^h p. m. Gleiche Versuchsanordnung wie in Versuch 11.

3^h 45. Etablierung der Larvenspur.

24. Oktober 10^h 30 a. m. Neuer Larvenschub.

2^h p. m. Dritter Larvenschub. Bipolare Beleuchtung.

3^h p. m. Ich fange eine Anzahl Ameisen, die eben im Begriffe waren zu den Larven zu eilen, beim Nesteingang ab und schwärze ihnen die Fazzettenaugen mit undurchsichtigem Lack (aus einer rasch trocknenden Mischung von chinesischer Tusche, Gummi arabicum und Äther hergestellt). Sodann setze ich sie auf die Mitte der Brücke, die ich vorher mit einigen Larven besetzt habe.

29) In dem S. 273 erwähnten Beispiel jener *Myrmica* kam eine virtuelle topochemische Orientierung (nach Umkehrung der betreffenden topochemischen Hinwegsukzession) deshalb nicht zustande, weil die Richtung derselben mit der durch das Lichtengramm bestimmten Reiserichtung im Widerspruch stand.

Die Verbindung mit *a* und *d* wird unterbrochen. (Ich gedachte, mindestens 50 Ameisen in dieser Weise zu prüfen; doch erwies sich die Manipulation des Firnisses der Augen als so schwierig, dass ich schließlich froh sein musste, wenigstens 10 Exemplare zu haben, bei denen die Nachkontrolle mit der Lupe ergab, dass die Operation gelungen war.) Die Ameisen versuchten zuerst vergeblich, den Lack von den Augen zu entfernen; als ihnen dies nicht gelang, ergriffen sie aber doch schließlich eine nach der andern eine Larve und machten sich auf den Weg, und zwar marschierten sie ziemlich sicher, wenn auch viel langsamer und vorsichtiger als gewöhnlich.

Die Reaktionen waren folgende:

Es gingen richtig:	7,
es gingen zunächst falsch:	6,
davon kehrten vor Ankunft am blinden Ende wieder um:	3,
(= 50% der falsch gegangenen Ameisen),	
es gingen bis zum blinden Ende der Strecke falsch:	3.

Es hatten sich somit nicht weniger als 70% der geblendeten Ameisen richtig orientiert, und zwar trotzdem sie nicht einmal eine aktuelle Hinreise ausgeführt hatten. Aus diesem letzteren Umstand (der ja teilweise auch beim Versuch 12 zutraf), muss geschlossen werden, dass diese Ameisen bei ihrer topochemischen Rückorientierung nicht allein die während einer aktuellen Hinreise gewonnenen Erfahrungen verwerten, sondern dass sie dabei auch ältere, auf früheren Reisen erworbene Engrammschichten reekphorieren, oder, m. a. W.: dass sie imstande sind, ihre topochemischen Eindrücke während längerer Zeit festzuhalten.

Versuch 14.

Gegenkontrolle: Ausschaltung des Antennengeruchsinns.

24. Oktober 5^h 15 p. m. Versuchsanordnung wie oben.

Ich fange nacheinander 12 Ameisen beim Verlassen des Nestes ab, amputiere ihnen die Antennen und setze sie zu den Larven auf die Mitte der Brücke. Sie zeigen sich anfänglich sehr erregt; nach einigen Minuten aber werden sie umgekehrt auffallend apathisch. Sie drehen sich fortwährend innerhalb eines ganz engen Raumes im Kreise herum, mit schleichender Langsamkeit. Einige machen schließlich sichtliche Anstrengungen, nach Hause zu kommen, doch kommen sie nur sehr allmählich vorwärts, da sie fortwährend zwischen beiden Richtungen hin- und herpendeln, wobei sie allerdings jedesmal etwas weiter nach der Peripherie vorrücken. Nach

1 Stunde finde ich 3 von den 12 Ameisen noch immer genau in der Mitte, 2 auf der falschen, 1 auf der richtigen Seite in der Nähe der Mitte; 3 haben das falsche, 3 das richtige Ende der Mittelbrücke erreicht. Keine einzige hat eine Larve aufgenommen.

Dieses Resultat war vorauszusehen; ich habe den Versuch auch mehr der Vollständigkeit halber gemacht. Er bestätigt im Verein mit dem vorhergehenden Versuch aufs neue die Angaben Forel's³⁰⁾, welcher fand, dass selbst gut sehende Ameisen ohne ihre Antennen vollständig verloren sind, während sie sich ohne Augen noch ganz ordentlich zu orientieren vermögen.

3. Zusammenfassung und Besprechung der Ergebnisse.

Ich hatte mir die Aufgabe gestellt, eine experimentelle Nachprüfung der Theorie des topochemischen Geruchssinns der Ameisen vorzunehmen. Bevor ich an diese Aufgabe herangehen mochte, erschien es mir jedoch zweckmäßig, die Grundlagen, auf welche die geistvolle Lehre Forel's sich bisher stützte, einer kritischen Revision zu unterziehen. Ich kam dabei zu dem Ergebnis, dass diese Lehre zwar theoretisch sowohl vom anatomischen wie vom physiologischen Gesichtspunkt aus sehr wohl begründet erscheint und dass ihr somit (gewisse selbstverständliche Einschränkungen vorausgesetzt) ein hoher Grad von Wahrscheinlichkeit nicht abzusprechen ist, — dass aber auf der andern Seite keiner der bisher zu ihren Gunsten vorgebrachten experimentell-biologischen Tatsachen eindeutige Beweiskraft zuerkannt werden kann: Denn in allen diesen Fällen waren außer den topochemischen Komplexen stets noch andere sinnliche Faktoren mit im Spiele, welche möglicherweise die Orientierung vermittelt hatten.

Es handelte sich also zunächst darum, eine Versuchsanordnung zu finden, bei welcher die Ameisen bei der Bestimmung der relativen Wegrichtungen wirklich ausschließlich auf ihre allfälligen topochemischen Wahrnehmungen angewiesen sind. Diese Vorbedingungen schienen mir erfüllt beim „Versuch des Larvenabholens aus der Mitte“ auf der vollkommen geradlinigen (und horizontalen) „apolaren“ Brutfährte, im Dunkelzelt und unter bipolarer Beleuchtung. Denn ich hatte gefunden, dass bei dieser Versuchsanordnung ungefähr ebensoviele Ameisen falsch wie richtig gehen und dass sie ihre falsche Richtung bis zum Endpunkt der Fährte beibehalten, — ein Beweis, dass die sinnlichen Bedingungen auf den beiden Seiten spiegelbildlich gleiche sind, so dass den Ameisen unter diesen Umständen eine Richtungsunterscheidung nicht mehr möglich ist. Eine genauere prozentualische Durchzählung der einzelnen Reaktionen (Versuch 3) hat nun allerdings ergeben, dass selbst unter den ge-

30) Forel, a. a. O., Anm. 14.

nannten Umständen immer noch etwas mehr Ameisen richtig gehen; es gelang aber durch Anwendung gewisser Kautelen (Versuche 4—5, sowie alle folgenden), diese Fehlerquelle, die nach ihrer wahrscheinlichen Ursache als der „kinetische Koeffizient“ bezeichnet wurde, auf einen verhältnismäßig sehr kleinen Bruch (im Maximum $\frac{5}{100}$) zu reduzieren.

Bis dahin hatte ich stets auf einer vollkommen einförmigen Papierbrücke experimentiert. Jetzt ersetzte ich diese „homogene Fährte“ durch solche, die auf ihren verschiedenen Abschnitten eine verschiedene topochemische Beschaffenheit aufwiesen und wiederholte sodann — jeweils 24—48 Stunden nach Einrichtung der betreffenden Versuchsanordnung — den Versuch des Larvenabholens aus der Mitte. Die Resultate dieser Versuche stimmten alle in folgenden Punkten überein:

Erstens überstieg die Zahl der richtig gehenden Ameisen in allen Fällen erheblich 50%; sie betrug nämlich 58% im ungünstigsten, 86% im günstigsten Falle. Eine nachträgliche Umkehr der Ameisen aus der „guten“ Richtung fand dabei so gut wie niemals statt.

Zweitens: Dessenungeachtet gingen nach wie vor gegen 50% aller aus der Mitte abgehenden Individuen falsch: Von diesen zunächst falsch abgegangenen Ameisen wurde aber regelmäßig eine gewisse (je nach Umständen wechselnde) Anzahl unterwegs stutzig und kehrte wieder um, — ein Verhalten, das auf der homogenen Brutfährte niemals beobachtet wurde. In den Fällen, wo nur bestimmte Teilabschnitte der beiden Brückenhälften topochemische Verschiedenheiten zeigten (so in Versuch 8 die ganze Mittelbrücke, in Versuch 9 nur die peripheren Abschnitte derselben), da erfolgte auch die Umkehr aus der falschen Richtung ausschließlich auf diesen topochemisch differenten Strecken der Fährte, und niemals auch auf den homogenen Strecken.

Drittens: Zieht man die Zahl der in jedem Versuch auf der falschen Seite nachträglich umgekehrten Individuen von der Summe der richtigen Abgänge ab, so erhält man stets wieder annähernd 50%, plus einem kleinen Bruchteil (höchstens $\frac{5}{100}$), welcher dem kinetischen Koeffizienten entspricht. Daraus folgt unmittelbar, dass der bedeutende Überschuss an richtigen Abgängen fast ausschließlich durch die nachträglich aus der falschen Richtung umgekehrten Ameisen geliefert wird.

Die neue Versuchsanordnung hatte also, um es vorläufig ganz allgemein auszudrücken, die Wirkung, dass jetzt regelmäßig eine gewisse Anzahl der zunächst falsch gegangenen Ameisen ihren Irrtum bemerkten, d. h. imstande waren, die beiden Richtungen der „neutralen“ Brutfährte zu unterscheiden. Dass diese Richtungs-

unterscheidung tatsächlich auf der Wahrnehmung, bzw. mnemischen Engraphie der Bodenverschiedenheit auf den beiden Seiten beruhte, wird nach allem Gesagten wohl nur ein Hyperskeptiker bezweifeln wollen. Die letzten Bedenken, die man gegen die genannte Deutung allenfalls noch geltend machen könnte, müssen aber weichen vor dem Resultate des Kontrollversuches 12, in welchem es gelang, durch Umkehrung der betreffenden topochemischen Sukzession eine regelrechte virtuelle Orientierung zu erzeugen. — derart, dass jetzt die große Mehrzahl (78%) der aus der Mitte abgehenden Ameisen sich nach der falschen Richtung wandte, indem von den zufällig richtig abgegangenen Individuen über 50% auf halbem Wege wieder umkehrten³¹). Ein „Intensitätsgefälle“ des Nestgeruches kann hier schon deshalb nicht in Frage kommen, weil ja der vertauschte (d. h. jetzt plattformwärts gewendete) Komplex der Nestseite nochmals für sich um 180° gedreht worden war; es hätten also mindestens einige von den 78% plattformwärts wandernden Ameisen abermals stutzig werden und umkehren müssen. Im weiteren müsste man sich dann doch fragen, weshalb denn das besagte Intensitätsgefälle niemals auf der homogenen Larvenfährte vorhanden war, sondern gerade nur auf den nicht homogenen Brutfährten sämtlicher Hauptversuche, und weshalb es sich hier nur auf die topochemisch differenten Abschnitte ausdehnte.

Man konnte sich ferner fragen, vermittelt welchen Sinnes die Ameisen die verschiedene Bodenbeschaffenheit wahrnehmen. In Betracht kamen von vornherein nur zwei Sinnesorgane: die Augen und die Antennen. Ich schaltete also in den Kontrollversuchen 13 und 14 erst die Fazettenaugen, dann die Fühler aus und setzte eine Anzahl der so vorbereiteten Ameisen zu den Larven auf die Mitte der Brückenfährte. Der Erfolg war der erwartete: Im ersten Fall (Lackierung der Augen nach Forel's Methode) gingen von 10 Ameisen 7 richtig, davon 3 nach anfänglichem Falschgehen; im zweiten Experiment waren sämtliche 12 Ameisen, denen die Fühler amputiert waren, gänzlich unfähig sich zu orientieren. Die betreffenden Wahrnehmungen werden also zweifellos durch den Kontaktsinn der Fühler vermittelt. — Der erste Versuch (Nr. 13) beweist zugleich, dass bei diesem Wegfinden mittelst des Kontaktsinnes der Fühler auch ältere, auf früheren Reisen erworbene Engramme ekphoriert werden können, so dass nicht einmal unter allen Umständen eine aktuelle Hinreise erforderlich ist.

31) Der Eintritt einer virtuellen Orientierung in der entgegengesetzten Richtung des Raumes nach Umkehrung bestimmter sinnlicher Reizkomplexe ist wohl der zuverlässigste Beweis dafür, dass die betreffenden Komplexe engraphiert worden sind und dass sie es waren, die in dem speziellen Falle die Orientierung vermittelt hatten.

Über die feinere Physiologie dieses Antennenkontaktsinnes können wir unsern Versuchsreihen mit Sicherheit folgendes entnehmen:

Man erinnert sich, dass wir im kritischen Teil dieser Arbeit aus theoretischen Gründen drei verschiedene Modalitäten eines solchen Kontaktsinnes als im Prinzip möglich annahmen, nämlich 1. eine rein stereotaktile, 2. eine rein thigmo-olfaktorische (topochemischer Geruchssinn im engeren Sinne) und 3. eine kombinierte topochemische Formenwahrnehmung (topochemischer Geruchssinn im weiteren Sinne). Die experimentelle Prüfung dieser theoretischen Vermutung wurde nun sehr einfach in der Weise durchgeführt, dass den Ameisen in einer ersten Versuchsreihe nur stereotaktile, in einer zweiten nur thigmo-olfaktorische (reine „Geruchsflächen“), in einer dritten Versuchsreihe endlich kombinierte topochemische Unterscheidungsmerkmale auf ihrer Fährte dargeboten wurden. Da alle diese Versuche ausnahmslos (wenn auch in sehr verschiedenem Grade) positiv ausfielen, so darf füglich geschlossen werden, dass die Ameisen alle drei genannten Formqualitäten wahrzunehmen vermögen und dass sie auch imstande sind, die betreffenden sukzessiven Formunterschiede mit den bezüglichen relativen Richtungen ihrer Fährte zu assoziieren.

Im weiteren geht aus unsern Versuchen hervor, dass sich das besagte topochemische Unterscheidungsvermögen keineswegs nur auf die Wahrnehmung allgemeiner topischer, chemischer oder topochemischer Eigenschaften des durchwanderten Terrains beschränkt, die wir oben S. 271 als „globale“ topochemische Komplexe bezeichnet haben, sondern dass neben dieser globalen (allgemeinen) topochemischen Orientierung tatsächlich auch eine weitgehende Differenzierung und Engraphie einzelner „Geruchsformen“ vorkommt; — ganz so wie sie Forel auf Grund rein theoretischer Überlegungen mit genialem Scharfblick schon vor bald zwanzig Jahren postuliert hatte. Denn unsere *Lasius* unterschieden nicht allein rauhes Papier von glattem, die Oberfläche eines Schwertlilienblattes von Papierboden u. s. w., sondern sie waren sogar imstande, so feine Einzelheiten wie strichförmig punktierte Erhabenheiten von quadratischen, länglichen Veilchenduft von rundem, queren Tannennadelgeruch von längsgerichtetem durch die Antennenbetastung zu differenzieren! Wenn nun auch — wie leicht verständlich — die globalen Komplexe im allgemeinen besser (d. h. von zahlreicheren Individuen) engraphiert wurden als die differenzierten, so muss doch, in Anbetracht der verhältnismäßig sehr beschränkten plastischen Fähigkeiten der Gattung *Lasius*, dieses Formendifferenzierungsvermögen als ein hervorragend feines bezeichnet werden. Bei der stereotak-

tilen Orientierung war ja übrigens jener Unterschied zwischen der Auffassung der globalen und der differenzierten Komplexe ein auffallend geringer (32—33 % im ersten Falle, Versuche 6—7, gegenüber 30 % im zweiten Falle, Versuch 8), wogegen bei der kombinierten topochemischen Orientierung die Zahlen allerdings bedeutender differieren, indem hier das Verhältnis ungefähr 70 % (Versuch 10) zu 50 % (Versuche 11—13) bestand. Die genannten Zahlen liefern zugleich eine gute experimentelle Bestätigung der schon einleitend (S. 266) ausgesprochenen Vermutung, dass ein kombiniertes Zusammenwirken zweier verschiedener Sinnesmodalitäten im allgemeinen höhere Leistungen hervorbringen dürfte, als wenn jeder dieser Sinne allein funktioniert.

Auffallend war demgegenüber die verhältnismäßig geringe Leistungsfähigkeit des Kontaktgeruchssinnes sens. strict. in unserer zweiten Versuchsreihe (Versuch 9), indem hier eine rein „thigmo-olfaktorische“ Formenwahrnehmung anscheinend nur bei 16 % der falsch abgegangenen Ameisen nachweisbar war. Da aber die hier angewendeten Reize doch ziemlich unphysiologische und den Ameisen antipathische waren, so wird man, glaube ich, gut tun, dieses schlechte Resultat vorläufig nicht zu verallgemeinern und es bis auf weiteres dahingestellt sein zu lassen, ob die Fähigkeit zur Differenzierung reiner „Geruchsflächen“ bei den Ameisen wirklich so viel schlechter ausgebildet ist als z. B. die taktile Stereognosis der Föhler.

Noch auf einen Einwand müssen wir hier kurz eingehen. Man könnte sich nämlich fragen, weshalb denn dieses von uns erschlossene topochemische Orientierungsvermögen nie bei sämtlichen, sondern immer nur bei einem Teil (und vielfach nicht einmal bei der Mehrzahl) der aus der Mitte falsch abgegangenen Ameisen in Erscheinung trat? Diese Tatsache hat aber nichts befremdendes, wenn man bedenkt, dass unter den vielen Larven abholenden Ameisen doch zweifellos auch manche die betreffende Fährte erst ein- oder wenige Male begangen hatten, so dass die topochemische Engrammsukzession bei ihnen noch nicht in dem Maße fixiert war wie bei ihren erfahreneren Kameraden. Man muss ferner berücksichtigen, dass sogar Ameisen der gleichen Art, Rasse und Kolonie gewisse individuelle Schwankungen in bezug auf plastisch-mnemische Leistungsfähigkeit aufweisen, dass es, m. a. W., eben auch hier „dümmere“ und „intelligentere“ Individuen gibt. Es ist auch sehr wohl möglich, dass der Antennenkontaktsinn bei psychisch höher stehenden Ameisen, wie z. B. *Formica*, trotz der hier wesentlich geringeren Ausbildung seiner peripheren Endorgane für die Orientierung im Raum noch mehr leisten würde als bei den *Lasius*, so dass man bei solchen Arten vielleicht von einem eigentlichen topochemischen

Ortsgedächtnis zu sprechen berechtigt wäre³²⁾. Dabei darf man sich aber nicht etwa vorstellen, dass die Ameisen nun ihre Aufmerksamkeit „bewusst“ auf die Einprägung der betreffenden topochemischen Formen und ihrer Sukzession wenden würden; es ist vielmehr anzunehmen, dass die individuelle Mneme bei diesen niederen Tieren selbst in den kompliziertesten Fällen noch rein automatisch arbeitet. Zeigt uns doch auch unsere Selbstbeobachtung, dass dieser Vorgang der unbewussten, gleichsam nebensächlichen Engraphie (und selbst Assoziation) komplizierter sinnlicher Tatbestände sogar bei uns Menschen noch in weitestem Umfange vor sich geht!

Schlussresultate.

1. Die Ameisen sind befähigt, die taktilen und chemischen Eigenschaften derjenigen Bodenflächen, über welche sie auf ihren Reisen wandern, durch Abtastung vermittelt der Antennen wahrzunehmen. Sie engraphieren die gewonnenen Kontakteindrücke nach Maßgabe ihrer plastisch-mnemischen Fähigkeiten simultan und sukzessiv und assoziieren die betreffenden Engrammsukzessionen mit den zugehörigen Zielengrammen (Nest, Futter, Beuteplatz u. s. w.) zu einem nach seiner Ablaufsrichtung eindeutig ekphorierbaren Richtungsengrammkomplex.

2. Die durch Antennenkontakt gewonnenen Raumeindrücke sind im wesentlichen von zweierlei Art:

a) Generelle Eindrücke, welche sich auf die allgemeinen taktilen und chemischen Eigenschaften der sukzessive durchwanderten Bodenflächen beziehen (Resistenz, Glätte, Rauigkeit, Feuchtigkeitsgehalt, Wärmegrad, Geruch): Globale topochemische Orientierung.

b) Einzeleindrücke, im Sinne einer weitgehenden Differenzierung der besonderen Form und räumlichen Anordnung der abgetasteten Einzelobjekte: Differenzierende topochemische Orientierung.

3. Diese Formdifferenzierung kann in drei Modalitäten vorkommen:

a) Als reine stereotaktile Formdifferenzierung. Beispiel: Unterscheidung längspunktierter Erhabenheiten von punktierten quadratischen Erhabenheiten.

b) Als reine thigmo-olfaktorische Formdifferenzierung (Unterscheidung der Formen bestimmt konturierter „Geruchsflächen“. Kontaktgeruch im engeren Sinne). Beispiel: Unterscheidung eines länglichen Veilchendufts von rundem.

³²⁾ Globale topochemische Komplexe werden von *F. rufa* und *sanguinea* sicher mindestens ebenso beachtet und engraphiert wie von *Lasius*, *Myrmica* und anderen vorwiegenden „Geruchstieren“.

c) (Am häufigsten.) Als kombinierte topochemische Formdifferenzierung (Kontaktgeruch im Sinne Forel's). Beispiel: Unterscheidung längsgerichteter Tannennadeln von quergerichteten.

Die nämlichen Modalitäten des Antennenkontaktsinnes können, ins allgemeine übersetzt, auch bei der globalen Orientierung vorkommen.

4. Die globalen topochemischen Komplexe gelangen (unter gleichen Bedingungen) im allgemeinen leichter zur Engraphie bzw. Ekphorie (bei der „Wiedererkennung“) als die differenzierten Komplexe. Von den letzteren wiederum werden die kombinierten topochemischen Formkomplexe viel leichter engraphiert als die rein stereotaktilen oder olfaktorischen, und die stereotaktilen anscheinend leichter als die thigmo-olfaktorischen (?) Komplexe.

5. Die Forel'sche Lehre vom topochemischen Fühler-sinn wird durch die vorstehenden Ergebnisse einer exakten experimentellen Analyse in allen Einzelheiten bestätigt.

II.

Versuche über Registrierung kinästhetischer Richtungszeichen (sogenannter Winkelsinn).

Die Mitwirkung innerer, propriozeptiver Registrierungen (kinetischer Winkel- oder Richtungsengramme) bei der Fernorientierung der Ameisen wurde bisher von den meisten Autoren nicht genügend berücksichtigt, von andern wieder, wie Piéron³³⁾ und Cornetz³⁴⁾, sicherlich überschätzt. Die bis heute vorliegenden experimentellen Beobachtungen sind spärlich und widerspruchsvoll. In erster Linie wäre hier der Ablenkungsversuch Szymanski's³⁵⁾ zu nennen. Szymanski lenkte Ameisen (*Formica rufa*) mittelst eines unübersteigbaren Hindernisses von ihrer Straße rechtwinklig zur Seite ab; er fand, dass die Tiere nach Umgehung des Hindernisses stets in der Diagonale auf die Heerstraße zurückkehrten und zwar betrug der Winkel zwischen dem Ablenkungslot und der Rückkehrlinie stets ziemlich genau 75°. Der Autor schloss hieraus auf das

33) H. Piéron (Du rôle du sens musculaire dans l'orientation des Fourmis. — Bull. Inst. gén. Psychol. 1904) wollte seinerzeit das von ihm entdeckte „Phänomen der virtuellen Orientierung nach seitlichem Transport“ auf ein minutiöses kinästhetisches Gedächtnis zurückführen, durch welches die Ameisen befähigt seien, sämtliche während einer Hiureise ausgeführten Körperdrehungen bei der Rückkehr in der umgekehrten Folge wieder abzuwickeln.

34) V. Cornetz hat zwar die Piéron'sche Hypothese durch sorgfältige Beobachtungen widerlegt; das hinderte ihn aber nicht, das Piéron'sche Phänomen durch ein noch viel mystischeres Prinzip, nämlich durch die Annahme eines absoluten kinetischen Richtungssinnes, zu „erklären“!

35) Szymanski, Ein Versuch, das Verhältnis zwischen modal verschiedenen Reizen in Zahlen auszudrücken. — Arch. f. d. ges. Physiologie 138, 1911, S. 481.

Vorhandensein eines kinetischen Winkelengramms, welches die Resultante zweier mnemischer Kräfte, nämlich des „Skalarreizes“ der geraden Reiserichtung auf der Heerstraße und des „Vektorreizes“ der Ablenkungsrichtung, darstellen soll. Nun hat aber Santschi³⁶⁾ das Experiment Szymanski's mit einer schlechtsehenden Art (*Messor*) wiederholt und ist dabei zu ganz anderen Resultaten gekommen. Die *Messor* strebten zwar nach der Umgehung des Hindernisses ebenfalls wieder auf ihre Heerstraße zurück, doch erfolgte die Rückkehr nur selten in der Diagonale, sondern meist in ganz unregelmäßiger und individuell verschiedener Weise: Die einen Ameisen nahmen sofort Gegenrichtung, andere verfolgten die Ablenkungsrichtung auch nach dem Verschwinden des Hindernisses noch eine Strecke weiter, noch andere liefen zuerst längere Zeit parallel der Heerstraße, bevor sie wieder in dieselbe einbogen, ja, einige wenige verirrten sich sogar gänzlich. Diese auffallenden Unregelmäßigkeiten im Rückkehrmodus der schlecht sehenden *Messor* legten Santschi die Vermutung nahe, dass der von Szymanski beobachtete regelmäßige Diagonallauf der *Rufa* nicht sowohl durch die Registrierung kinetischer Richtungszeichen, sondern wohl in erster Linie durch das gute Sehvermögen dieser Ameisen bedingt ist. Ich bin auf Grund der Resultate meiner „Zwangslaufexperimente“³⁷⁾ geneigt, dieser Ansicht beizupflichten, nur glaube ich nicht, wie Santschi, dass die *Rufa* direkt ihre Heerstraße sahen, sondern vielmehr, dass sie irgendein entferntes großes Objekt wahrnahmen, das ihnen für den betreffenden Sektor ihrer Straße als Richtungspunkt gedient hatte. Auch die Möglichkeit der Entstehung eines „optischen Winkelengramms“ (als Resultante der beiden sukzessiven Lokalisationen der Lichtquelle im Fazettenauge) ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen: Kurz und gut, man wird nach dem Gesagten das Experiment Szymanski's kaum als einen hinreichenden Beweis für die Existenz eines kinästhetischen Richtungssinnes bei den Ameisen betrachten können.

Dagegen schien mir der „Versuch des Larvenabholens aus der Mitte“ — unser mit so gutem Erfolg bei der Analyse des topochemischen Geruchssinnes angewendetes Standartexperiment — bei entsprechender Modifikation geeignet, auch über die Frage der Engraphie kinästhetischer Richtungszeichen einigen Aufschluss zu geben. Die

Versuchsanordnung,

die ich am 14. Oktober 1915, abends 6 Uhr einrichtete, war folgende.

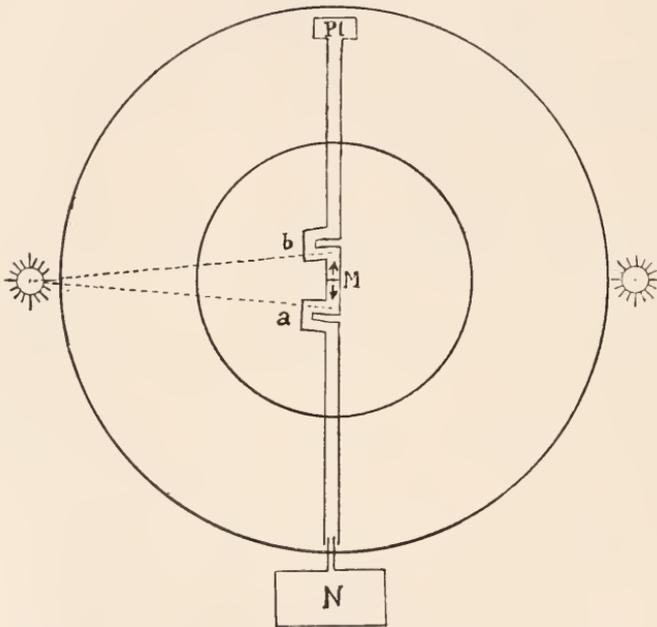
Großer Experimentiertisch, Dunkelzelt, bipolare Beleuchtung, Brückenfährte *N—Pl* wie in den vorhergehenden Versuchsreihen.

36) Santschi, F., *Revue Suisse de Zoologie* 1913, S. 410ff.

37) Brun, 1914, S. 184ff., 1915, S. 248ff.

Die aus glattem weißem Papier bestehende (homogene) Brücke zeigt jederseits 4 cm von der Mitte beginnend, eine winklige seitliche Ausbiegung (Fig. 7 *a*, *b*), und zwar sind beide Ausbiegungen nach der gleichen Seite (vom Nest aus gesehen nach links) gerichtet. Im weiteren sind ihre beiden winkelförmig von der Längsachse der Brücke abgehenden Schenkel nicht genau rechtwinklig gestellt, sondern etwas schief, nämlich so, dass ihre Achsen genau auf die linksseitige Lichtquelle zentriert sind. Durch diese letztere Anordnung soll erreicht werden, dass die Ameisen bei der Links- bzw. Rechtswendung sowohl auf *a* als auf *b* jedesmal genau die

Fig. 7.



gleichen Lichteindrücke (nämlich „Wendung gegen das Licht“, bzw. „Abwendung vom Licht“) empfangen, so dass also die Entstehung eines für *a* und *b* verschiedenen „optischen Winkelengramms“ verhindert wird.

Die Wegstrecken *M—N* und *M—Pl* bieten somit vollkommen gleiche sinnliche Bedingungen dar, mit alleiniger Ausnahme der propriozeptiven kinästhetischen Eindrücke, welche die Ameisen beim Passieren der Winkelausbiegung in der Richtung *N* und in der Richtung *Pl* empfangen müssen: Auf der Strecke vom Nest bis zur Brückenmitte hat jede Ameise, kurz bevor sie das Ziel erreicht, eine Sukzession von Drehungen ihrer Körperachse auszuführen, die sich im vorliegenden Fall aus einer annähernd rechtwinkligen Linksdrehung, zwei ebensolchen Rechtsdrehungen

und einer nochmaligen Linksdrehung zusammensetzt. Bei der Rückkehr von *M* nach *N* muss diese kinetische Sukzession natürlich in der umgekehrten Folge wieder abgewickelt, oder, wie wir sagen können, revertiert werden, d. h. es wird die kinästhetische Hinwegsukzession links—rechts—rechts—links sich in eine Rückwegsukzession rechts—links—links—rechts verwandeln müssen. Wenn also, wie zu erwarten steht, beim Versuch des Larvenabholens aus der Mitte wieder ungefähr 50% aller Ameisen nach der falschen Seite abgehen, so werden diese falsch gegangenen Ameisen, falls sie die kinästhetische Sukzession *M—N* engraphiert haben, bei der Biegung *b* stutzig werden müssen und umkehren, da diese Biegung statt der obigen kinetischen Reversion eine Reiteration der Hinwegsukzession bedingt.

1. Hauptversuch.

15. Oktober 6^h p. m. Etablierung der Larvenfährte (zahlreiche Larven auf *Pl* geschüttet). Die Ameisen haben anfänglich große Mühe, ihren Weg über die beiden Ausbiegungen nach *Pl* zu finden; sie rennen oft blindlings geradeaus, verfehlen an den Ecken die Fortsetzung der Spur und kehren wiederholt um. Um 8 Uhr abends, zu welcher Zeit der Larventransport nahezu beendet ist, hat sich diese Erscheinung indessen schon ziemlich verloren und man sieht jetzt die Ameisen ihren Pfad mit großer Sicherheit über die beiden Krümmungen nach *Pl* und zurück verfolgen.

16. Oktober 10^h 30 a. m. Neuer Larvenschub auf *Pl* gegeben.

2^h p. m. Dritter Larvenschub. Einschaltung der bipolaren Beleuchtung. Die Ameisen verfolgen ihre Spur mit vollkommener Sicherheit.

3^h p. m. Versuch des Larvenabholens aus der Mitte (100 aufeinander folgende Reaktionen). Resultat:

Es gehen insgesamt richtig:	80,
es gehen insgesamt falsch:	49,
von diesen kehren schon bei der ersten Biegung von <i>b</i> oder spätestens auf dem parallelen Schenkel derselben wieder um:	29,
(= 64,4% der falsch gegangenen Ameisen),	
es gehen bis <i>Pl</i> falsch:	20,
(davon 7 zögernd nach wiederholter Umkehr auf der Krümmung <i>b</i>),	
kinetischer Koeffizient:	$\frac{1}{100}$.

Von den 29 endgültig umgekehrten Ameisen war keine einzige über die letzte Wegkrümmung von *b* hinausgekommen; die überwiegende Mehrzahl kehrte schon bei der ersten Linkskrümmung um, nachdem sie längere Zeit vergeblich versucht hatten, nach rechts auszubiegen. Nur wenige Ameisen legten

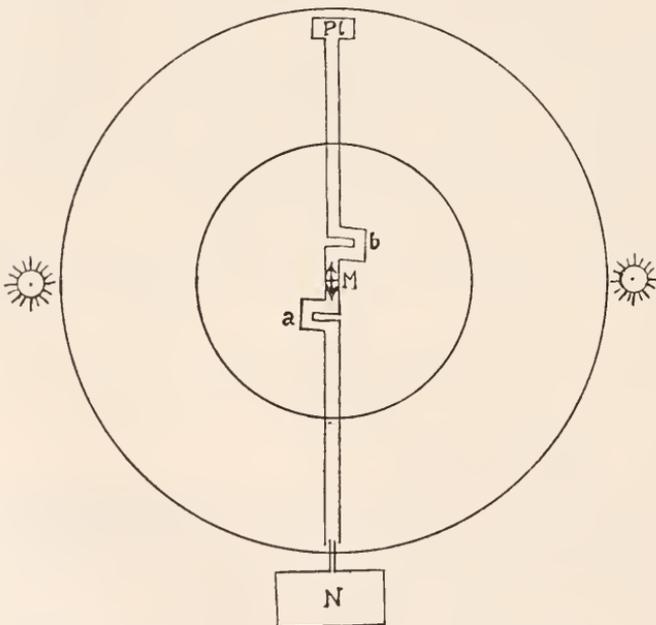
noch die erste Rechtsbiegung auf den parallelen Schenkel der Ausbiegung *b* zurück, um erst bei der zweiten Rechtskrümmung endgültig umzukehren. Hatte ein Individuum auch diese zweite Krümmung zurückgelegt, so ging es meist ohne fernerhin zu stützen bis *Pl* weiter (mit Ausnahme von 7 Individuen, die noch schwankten).

Es hatten somit nach 45stündigem Bestehen der obigen Versuchsanordnung über 64% der primär falsch abgegangenen Ameisen die ziemlich komplizierte kinästhetische Sukzession des Hinweges *N—M*, bezw. die Reversion dieser Sukzession, engraphiert.

2. Kontrollversuch.

27. Oktober 11^h p. m. Die beiden Winkelausbiegungen werden spiegelbildlich symmetrisch angeordnet, so dass die kinästhetische Sukzession von *M* nach *Pl* die Reversion der Sukzession *N—M* darstellt (Fig. 8).

Fig. 8.



28. Oktober 2^h p. m. Herstellung der Larvenspur.

7^h 30. Neuer Larvenschub. Bipolare Beleuchtung.

9^h p. m. Larvenabholen aus der Mitte (100 aufeinanderfolgende Reaktionen).

Es gehen insgesamt richtig:	52,
es gehen insgesamt falsch:	48,
alle bis <i>Pl</i> !	
kinetischer Koeffizient:	$\frac{2}{100}$.

Es kam wohl auch hier vereinzelt Umkehr auf *b* vor, doch war dieselbe, wie die obigen Zahlen beweisen, niemals definitiv und beruhte somit nicht auf einer Reorientierung, sondern darauf, dass viele Ameisen sich noch nicht genügend an die Krümmungen des Weges gewöhnt hatten. Auch kam es nicht etwa nur auf der falschen Seite zu solcher vorübergehender Umkehr, sondern ganz ebensowohl auf der Ausbiegung der Nestseite.

III.

Über topographische Orientierung.

Wenn eine Ameisenkolonie am Fuße einer Mauer liegt, wie das beispielsweise häufig bei *Formica cinerea* vorkommt, so pflegen die Ameisen bei ihren Ausgängen zunächst eine Strecke weit dieser Mauer entlang zu wandern, bevor sie sich nach verschiedenen Richtungen in ihre Jagdgründe zerstreuen. Es liegt nahe, anzunehmen, dass sie dabei die Richtung ihres Weges in erster Linie auf den einseitig wahrgenommenen globalen Komplex der Mauer beziehen, dass sie sich, m. a. W., topographisch orientieren. Haben sie beispielsweise beim Hinweg die Mauer mit dem rechten Fazettenauge gesehen und mit dem rechten Fühler betastet, so werden sie sich beim Rückweg automatisch so einstellen, dass sich diese ständig rechtsseitig empfangenen Eindrücke jetzt auf die entsprechenden Organe der linken Körperhälfte revertieren, — ein Vorgehen, das sie mit Sicherheit wieder zum Neste zurückführen muss.

Das Vorkommen einer solchen Orientierungsweise ist von verschiedenen Autoren experimentell nachgewiesen worden:

Cornetz³⁸⁾ fand unter dem Randstein eines Trottoirs ein Nest von *Messor barbarus*, von welchem eine Fährte nach rechts abging. Dieselbe folgte zunächst dem Randstein noch ungefähr 2 m, um sodann die Straße in schräger Richtung zu überqueren. Cornetz fing nun eine Anzahl Ameisen beim Nesteingang ab und setzte sie links vom Nest auf die Chaussée. Die Tiere liefen zunächst in virtueller Orientierung (d. h. parallel zu ihrer weiter rechts hinziehenden Fährte) zum Randstein zurück und dann sofort diesem entlang nach links (genau so, als ob sie sich auf ihrer Fährte befinden würden), obschon sie ja in diesem Falle geradewegs von ihrem Neste wegliefen. Sie hatten also eine virtuelle topographische Orientierung nach dem Randstein ausgeführt.

Ähnliches beobachtete Santschi³⁹⁾ bei Individuen von *Aphaenogaster splendida*, deren Nest am Fuß einer Mauer etabliert war; er überzeugte sich dabei durch Fegen des Bodens noch besonders

38) Cornetz, V., Trajets de fourmis et retours aux nid. — Mém. Inst. gén. Psychol. 1910, p. 36 ff.

39) Santschi, F., Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. — Revue Suisse de Zoologie 1911, p. 317 ff.

davon, dass die Ameisen beim Wandern neben der Mauer nicht etwa einer Geruchsspur folgten. Auch virtuelle Lichtorientierung konnte nicht vorliegen, denn sobald Santschi die Ameisen einige Meter von der Mauer entfernte, so zeigten sie sich vollständig desorientiert. An sich ist dieser Erfolg gar nicht selbstverständlich, denn man sollte eigentlich annehmen, dass die Ameisen, während sie der geraden Mauer entlang wandern, zugleich auch ein Engramm von der Lokalisation der Lichtquelle im Fasettenauge aufnehmen, welches später ihre Reiserichtung mitbestimmen würde.

Einen interessanten Fall von topographischer Orientierung beobachtete ich anlässlich meiner experimentellen Analyse der Geruchsorientierung bei *Lasius fuliginosus*⁴⁰⁾. Man erinnert sich aus den vorhergehenden Kapiteln, dass auf der homogenen „Larvenfährte“, unter bipolarer Beleuchtung, beim „Versuch des Larvenabholens aus der Mitte“ ungefähr gleichviele Ameisen falsch wie richtig gingen und dass die falsch abgegangenen Individuen unter diesen Umständen ihre irrtümliche Richtung bis zum falschen Ende der Fährte unentwegt beibehielten. Als ich aber die linke Seite meiner Papierbrücke mit einer 5 mm hohen Brüstung aus steifem Papier versehen hatte und nun, 3 Tage später, den Versuch des Larvenabholens aus der Mitte wiederholte, da kehrten von den falsch gegangenen Ameisen gut drei Viertel augenblicklich um, sobald sie zufällig mit dem linken Fühler an dieses Geländer stießen! Jetzt drehte ich das geländertragende Mittelstück der Brücke um 180°, so dass sich das Geländer, vom Nest aus gesehen, nun rechts befand. Die Folge war eine virtuelle topographische Orientierung, indem jetzt umgekehrt drei Viertel der nestwärts, also richtig abgegangenen Ameisen wieder umkehrten, wenn sie zufällig das Geländer mit dem Fühler berührten. Sie hatten somit den Eindruck des beim Heimweg ständig rechts wahrgenommenen Geländers in der Tat assoziativ mit der Heimkehrrichtung verknüpft.

Einen weiteren hübschen Fall von topographischer Orientierung hat Chr. Ernst⁴¹⁾ beobachtet. Er ließ *Lasius niger* (in einer Forel'schen Gipsarena) einem Walle kleiner Steinchen entlang vom Nest zum Honig wandern. Nach einiger Zeit schob er diesen Steinchenwall in toto einige Zentimeter parallel zur Seite. Der Erfolg war der, dass die Ameisen von der Bruchstelle an nicht mehr der nunmehr freiliegenden Geruchsfährte folgten, sondern „den gewohnten räumlichen Wegmarken“⁴²⁾.

40) Brun, 1914, S. 92ff.

41) Ernst, Chr., Kritische Untersuchungen über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. — Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 31, 1914, S. 64.

42) Ein ganz ähnliches Experiment wurde schon von Lubbock (Ants, Bees and Wasps, 17th Ed. 1906, p. 259) ausgeführt, jedoch mit negativem Erfolg.

Im folgenden möchte ich nun kurz über ein ähnliches Experiment berichten, das ich im Juni 1914 bei *Myrmica laevinodis* ausführte.

Ich hatte eine Kolonie dieser psychoplastisch schwach begabten Art in einem Lubbocknest auf meinem großen Experimentiertisch in meinem Zimmer (Fig. 9, *N*). Die Tiere, denen ich freie Bewegung auf dem Tische ließ, waren gewöhnt, ihr Futter (Honig) auf einem rechteckigen Papierblatt (*P*) aufzusuchen, welches schräg nach links vom Nest in der Richtung des (in der Zeichnung durch ein Kreuz markierten) Fensters lag; doch besuchten sie diese Nahrungsquelle

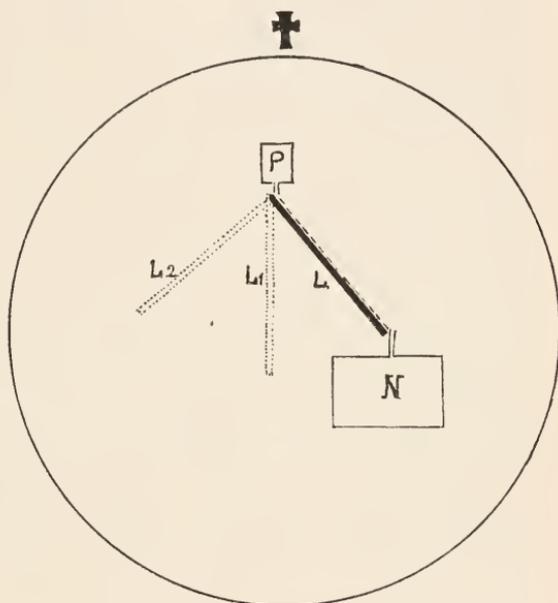
jeweilen nur einzeln, so dass sich keine eigentliche Geruchsfährte ausbildete. Es bestand somit von *N* nach *P* eine sogen. „Durchgangsstrecke“ und zwar wurde die Richtung von den Ameisen vermittelt des Lichtkompassinnes eingehalten, — eine Tatsache, die ich mit Hilfe des

Drehungsexperiments leicht nachweisen konnte. Drehte ich nämlich den Experimentiertisch, während gerade eine Ameise unterwegs war, so antwortete das Tier sofort mit einer entsprechenden Gegendrehung im umgekehrten Sinne; und wenn

ich nun den Tisch, sagen wir um 90° nach links, gedreht ließ, so verschob sich die Orientierungsachse sämtlicher zum Honig wandernden oder vom Honig heimkehrenden Ameisen um den gleichen Winkel nach rechts, — auch solcher Ameisen, die während der Drehung beim Honig stillgesessen hatten: Dieselben brachen dann in virtueller Lichtorientierung auf und gelangten an einen ganz falschen Punkt des Tisches.

Am 1. Juni verband ich den Ausgang der Neströhre mit dem korridorartigen Ausgang des Honigpapiers durch ein 30 cm langes schwarzes Lineal, das ich links neben die Durchgangsstrecke legte. Die Durchgangsstrecke ist somit jetzt linksseitig kanalisiert. In der Tat schienen sich die Ameisen rasch daran zu gewöhnen, das Lineal als Richtungslinie zu benutzen, denn man sah sie nun

Fig. 9.



demselben meist dicht entlang gehen, wobei sie viel rascher und sicherer vorwärts kamen als früher auf der freiliegenden Durchgangsstrecke.

Nach diesen Vorbereitungen machte ich am 5. Juni den folgenden Versuch: Während gerade 5 Ameisen beim Honig saßen, drehte ich das Lineal um 45° nach links (Fig. 9, *L 1*) und wälzte es zugleich um 180° um seine Längsachse, so dass eine allfällig an seiner Seite haftende Geruchsspur von der Durchgangsstrecke ab- und nach links oben gedreht wurde. Um während der Dauer des Versuches den Austritt neuer Ameisen zu verhindern, verstopfte ich den Nesteingang mit Watte.

Mittlerweile hat die erste Ameise den Honig verlassen und den Heimweg angetreten. Am Lineal angekommen, folgt sie demselben etwa 10 cm, stutzt dann lang und kehrt wieder zum Honig um. Nach einigen Minuten zweiter Heimkehrversuch; diesmal folgt sie dem Lineal bis zu drei Viertel seiner Länge, wird dann plötzlich unsicher und kehrt abermals um. Während sie von neuem beim Honig sitzt, drehe ich das Lineal weiter, bis 90° von seiner ursprünglichen Richtung ab (Fig. 9, *L 2*). Die erste Ameise macht einen dritten Versuch heimzukehren: Sie folgt dem Lineal bis zum freien Ende, sucht dort lange nach dem verschwundenen Nesteingang und kehrt dann hinter dem Lineal nochmals zum Honig zurück. Der vierte Heimkehrversuch gelingt endlich, indem sie diesmal dem Lineal nur 10 cm weit folgt und dann, dasselbe endgültig verlassend, in sehr mangelhafter Lichtorientierung (durch den Drehversuch festgestellt) mit einem ziemlich starken Richtungsfehler gegen *N* traversiert. Lange Suche nach dem Nesteingang.

Die zweite und dritte Ameise verlassen das (um 90° abgedrehte) Lineal schon nach wenigen Zentimetern und folgen sodann der Lichtindikation, allerdings sehr zögernd, unsicher und mit merklicher Tendenz nach rechts, als ob sie durch das Lineal gleichsam magnetisch angezogen würden. Dagegen folgen die vierte und fünfte Ameise dem Lineal wiederum bis zum Ende, wobei sie allerdings wiederholt nach links abbiegen, doch immer wieder zu der topischen Führungslinie zurückkehren.

Ich drehe das Lineal wieder in seine frühere Lage zurück. Am 10. Juni wiederhole ich sodann den gleichen Versuch, das Lineal um 90° nach links gedreht. Es befinden sich 4 Ameisen beim Honig. Alle 4 folgen beim Heimweg dem Lineal ohne Zögern bis zum Ende, woselbst die erste Ameise in exzentrischer Kurve das Nest zu suchen beginnt; — die andern 3 können sich anscheinend nicht entschließen, die Führung zu verlassen, sondern wandern beständig längs derselben hin und her bzw. steigen ratlos auf dem Lineal herum. Zuletzt verfallen sie in ein planloses Herumirren (immerhin mit deutlicher Tendenz vom Licht weg-

zukommen) und gelangen so erst nach langer Zeit rein zufällig zum Neste zurück.

Bei der Erläuterung dieser einfachen Versuche können wir uns kurz fassen:

Wir hatten auf unserm Experimentiertisch eine Durchgangsstrecke $N-P$, die von den Ameisen (*Myrmica*) ursprünglich allein mit Hilfe des Lichtkompassinnes verfolgt wurde. Zu diesem globalen optischen Engrammkomplex gesellte sich dann später noch ein zweiter, topographischer und diese beiden simultanen Orientierungskomplexe wirkten mit Bezug auf die durch sie bestimmte Richtungsachse (den „Vektor“) völlig gleichsinnig: oder, wie ich diesen Tatbestand früher bezeichnet habe: Sie befanden sich in „homologer Deckung“⁴²⁾. Indem wir nun das Lineal um einen bestimmten Winkel aus seiner ursprünglichen Richtung abdrehen, haben wir die Vektoren der beiden Orientierungskomplexe künstlich divergent gemacht, die homologe Deckung aufgehoben. Das Resultat musste, falls beide Komplexe mit annähernd gleicher Deutlichkeit engraphiert worden wären, notwendigerweise ein Dilemma sein, aus welchem weiterhin eine Orientierung in der Resultante der beiden divergenten Richtungskräfte hätte erfolgen sollen, wie ich das in einem früheren ähnlichen Fall gesehen habe. Statt dessen folgten die meisten Ameisen, zunächst wenigstens, ohne weiteres der topographischen Wegleitung; ein Beweis, dass dieser Engrammkomplex den optischen schon nach 5 Tagen an Vividität weit übertraf. Dass aber trotzdem auch das optische Richtungsengramm noch in den Ameisen weiterlebte, zeigte sich alsbald, nachdem der topographische Komplex versagt hatte, indem jetzt plötzlich die Tendenz nach links sich wieder manifestierte.

Demgegenüber zeigt der zweite Versuch aufs schönste, wie die Gewohnheit der Ameisen, sich nach dem einfachen topographischen Merkmal zu orientieren, sich mit der Zeit derart befestigte, dass die Licht- und vollends die Geruchsindikation des Weges schließlich vollständig vernachlässigt wurden.

IV.

Komplizierte polygonale Einzelwanderungen.

Zum Schlusse möchte ich noch die Kurven zweier spontaner Einzelreisen vorführen, die ich im Sommer 1915 bei *Formica rufa* und *sanguinea*, also bei psychisch verhältnismäßig hochbegabten Ameisen, zu beobachten Gelegenheit hatte. Eine ausführliche Analyse dieser hochkomplizierten Kurven würde uns an dieser Stelle zu weit führen; ich beschränke mich daher auf einige prinzipielle Er-

42) Brun, 1914, S. 129 f.

läuterungen zu denselben und verweise bezüglich der Einzelheiten auf die den Figuren beigegebenen Buchstabenerklärungen.

In allgemeiner Hinsicht ist zunächst hervorzuheben, dass beide Reisen von auffallend großen Individuen⁴³⁾ und in sehr bedächtigem Tempo, mit häufigen längeren Aufenthalten sowie kleinen seitlichen Abschweifungen (die der Einfachheit wegen nicht gezeichnet sind) ausgeführt wurden. Es handelt sich also wahrscheinlich um sogen. „Forschungsreisen“ (Cornetz), deren Zweck im ersten Falle wohl die Auffindung einer ergiebigen Nahrungsquelle oder eines neuen Nistplatzes, im zweiten Falle vielleicht auch die Entdeckung

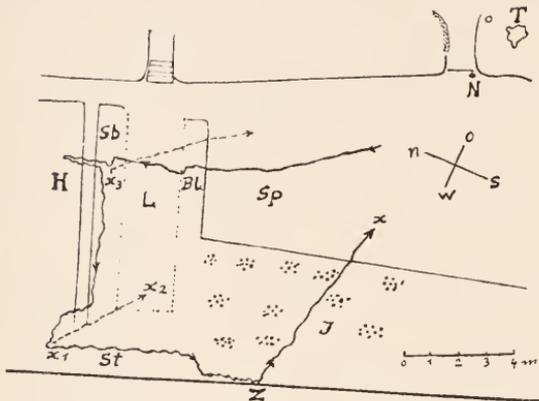


Fig. 10.

Formica rufa L. 9. V. 15
2—3^h p. m. *N* = Nest, *Sp* =
Sandplatz, *Bl* = Blumenbeet,
L = Gartenlaube (z. Zt. nicht
begrünt!), *Sb* = Salatbeet,
H = Himbeerpflanzung, *St*
= Einfassteine, *Z* = Garten-
zaun. *J* = Johannisbeerpflan-
zung, *T* = Tanne. — Das
Terrain beim Gartenzaun liegt
ungefähr 1 m unter dem Niveau
des Sandplatzes.

eines Sklavennestes war. Beide Reisen dauerten ungewöhnlich lange, die der *Rufa* ungefähr 1 Stunde, die der *Sanguinea* sogar über 1 $\frac{1}{2}$ Stunden. Schon dieser Umstand lässt vermuten, dass hier der Lichtkompassinn von Santschi für die genauere Richtungsbestimmung jedenfalls nur von untergeordneter Bedeutung sein konnte, denn bei so langer Zeitdauer hätte der genannte Mechanismus, in Anbetracht der relativen Ortsveränderung der Sonne und der bedeutenden Entfernung des Endpunktes der Reise, doch wohl zu sehr erheblichen Richtungsfehlern führen müssen. Zu alledem kommt noch die ungewöhnlich unregelmäßige Form der beiden Kurven, mit ihrem wiederholten Richtungswechsel u. s. w. Von dem größten Interesse ist in dieser letzteren Hinsicht namentlich die erste Reise (Fig. 10), in deren Verlauf ein ausgedehntes Polygon beschrieben und auf dem kürzesten Wege direkt geschlossen wurde, — also entgegen der Cornetz'schen Regel, laut welcher die Ameisen nach einer in mehreren sukzessiven Hauptrichtungen erfolgten „Hinreise“ diese Richtungen bei der Rückreise stets in der umgekehrten Reihenfolge nacheinander revertieren

43) Die Angabe von Cornetz, dass die großen Individuen einer Kolonie im allgemeinen mehr Initiative und plastische Begabung als die kleinen Exemplare verraten, kann ich auf Grund zahlreicher eigener Beobachtungen bestätigen.

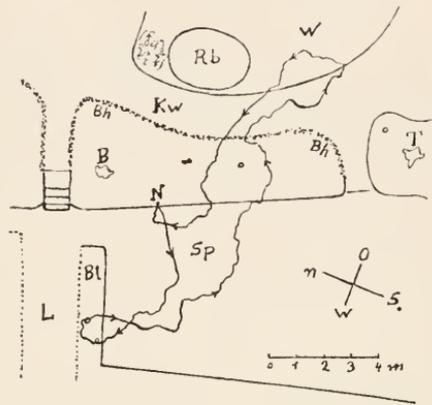
sollen⁴⁴⁾. Ich habe an der unbedingten Gültigkeit dieses Gesetzes (welches nichts anderes als eine Spezialanwendung des bekannten „loi du contre-pied“ von Reynaud ist) zu zweifeln begonnen, nachdem ich gesehen hatte, dass psychisch höherstehende Arten, wie *Formica*, nach künstlichem zweiachsigem „Zwangslauf“ selbst aus großen Entfernungen ausnahmslos in der Diagonale zurückkehren und ich sprach auf Grund dieser Erfahrung damals die Vermutung aus, dass solche polygonale Fernreisen bei den genannten Arten gelegentlich auch wohl spontan vorkommen dürften⁴⁵⁾. Diese Vermutung hat sich nun, wie man sieht, bestätigt.

Fig. 11.

Formica sanguinea Latr. VII. 15,
abends 5 $\frac{1}{2}$ —7 h.

N = Nest, *Sp* = Sandplatz, *Bt* =
Blumenbeet, *L* = Gartenlaube, *Bh* =
Buchshecke, *Kw* = Kiesweg, *W* =
Wiese, *Rb* = Rosenbeet, *B* = Birn-
baum, *T* = Tanne.

Die Wiese liegt ungefähr 70 cm höher
als der Sandplatz.



Beim Zwangslaufexperiment habe ich mir die direkte diagonale Heimkehr seinerzeit so erklärt, dass sich die Ameisen auf Grund visueller Fernwahrnehmungen orientieren, nämlich nach den verschwommen wahrgenommenen Gesichtsbildern bestimmter großer Gegenstände (Bäume, Häuser u. s. w.) neben oder hinter dem Nest, deren relative Stellung im Raume mit der Lage des Nestes assoziiert wird. Im vorliegenden Fall scheint aber diese Erklärung aus dem Grunde kaum anwendbar, weil das Johannisbeerfeld bzw. der Gartenzaun, von dessen Fuß aus die *Rufa* ihre so genau nach *N* gerichtete Heimkehr begann, um mehr als 1 m tiefer liegt als das Niveau des großen Sandplatzes, an dessen Ostrand das Nest gelegen ist. Sehr merkwürdig ist aber in diesem Zusammenhang, dass die *Rufa*, bevor sie ihren Weg durch die erwähnte Johannisbeerpflanzung aufwärts nach *N* nahm, wiederholt meterhoch an verschiedenen Latten jenes Gartenzauns emporgeklettert war, — ein Benehmen, das mir unwillkürlich den Ver-

44) Cornetz' kategorische Verneinung des Vorkommens polygonaler Fernreisen bei Ameisen ist um so sonderbarer, als Cornetz selbst mehrere solche Reisen beschrieben hat (Album faisant suite aux trajets de Fourmis, avec texte explicatif. — Inst. Gén. Psychol. Mém. 1910, Fig. 30, 36, 39^{ter}).

45) Brun, 1914, S. 187 ff., 195.

gleich mit einem Menschen aufdrängte, der, nachdem er sich verirrt hat, eine freiliegende Höhe zu gewinnen trachtet, um dort Umschau übers Land zu halten. So anthropomorphistisch eine solche Deutung auf den ersten Blick erscheinen mag, so ist sie meines Erachtens doch nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, denn ich habe gerade bei *Formica*, die sich in einer Wiese oder in dichtem Gestrüpp verirrt hatten, schon wiederholt ähnliches beobachtet. Es scheint mir auch durchaus im Bereich der Möglichkeit zu liegen, dass bei diesen relativ weitsichtigen Arten, deren Orientierung eine vorwiegend visuelle ist, eine solche Gewohnheit, im Verirrungsfalle hochgelegene Punkte mit freier „Aussicht“ aufzusuchen, im Laufe der Stammesentwicklung instinktiv zur Ausbildung gekommen wäre, — etwa in ähnlicher Weise, wie das bekannte „Vorspiel“, der Orientierungsflug der Bienen. Ich bemerke ferner, dass im vorliegenden Falle wenige Meter hinter dem Neste eine mächtige Tanne stand, deren Wipfel von der Höhe jenes Gartenzaunes aus — die Richtigkeit der visuellen Theorie vorausgesetzt — den Augen der Ameise sehr wohl sichtbar war und ihr also möglicherweise als Richtpunkt gedient hatte. Man darf ferner nicht vergessen, dass die betreffende Ameise möglicherweise schon früher ein- oder mehrmals in dieser Gegend war, so dass sie sehr wohl auch näher gelegene, intermediäre visuelle Anhaltspunkte für die Richtung nach *N* besessen haben konnte, — also einen Engrammschatz, wie er im Prinzip dem visuellen Ortsgedächtnis der höheren Tiere entsprechen würde. Für diese letztere Möglichkeit wäre etwa der Umstand anzuführen, dass an dem gleichen Tag, an dem ich jene merkwürdige Reise beobachtete, noch zahlreiche andere Ameisen von *N* aus Exkursionen in das bewusste Johannisbeerfeld unternommen hatten.

Ich habe nun auch versucht, der Frage dieses rätselhaften Polygonschlusses durch das Experiment beizukommen, indem ich meine *Rufa*, nachdem sie den großen Sandplatz glücklich wieder erreicht hatte, bei *x* abfing und nacheinander auf verschiedene Punkte (*x 1* und *x 3*) der soeben von ihr zurückgelegten Reisekurve zurückversetzte. Sie lief von beiden Orten aus ohne weiteres in der ungefähren Richtung nach *N* (punktierte Kurven). Also keine „virtuelle“ Orientierung (etwa Richtung α —*N* entsprechend), sondern jedesmal eine ganz andere absolute Richtung des Raumes, die ungefähr der Visierlinie auf jene riesige Tanne (bezw. auf jene Baumgruppe) entsprach, welche hinter dem Neste stand. Es ist zuzugeben, dass diese Ergebnisse wiederum sehr zugunsten unserer ersten Annahme sprechen, dass der direkte Polygonschluss im vorliegenden Falle (wie wahrscheinlich immer in ähnlichen Fällen) auf assoziierten visuellen Fernwahrnehmungen beruhte. — Es wird künftigen Forschungen

vorbehalten sein, die hier nur kurz angedeutete Theorie der visuellen Fernorientierung bei den Ameisen⁴⁶⁾ auf eine festere experimentelle Basis zu stellen und dieselbe näher zu begründen; — an dieser Stelle müssen wir uns vorläufig damit genügen lassen, auf diese Möglichkeiten aufs neue hingewiesen und dieselben an Hand der vorgeführten interessanten Kurven zu größerer Wahrscheinlichkeit als bisher erhoben zu haben.

Vergleichende Untersuchungen über den Frühjahrszug der Vögel.

(Elsafs-Lothringen und das schweizerische Mittelland.)

Von Dr. K. Bretscher (Zürich).

In meiner Arbeit: „Der Vogelzug im schweizerischen Mittelland in seinem Zusammenhang mit den Witterungsverhältnissen“ (Neue Denkschriften der Schweiz. Naturf. Ges. Bd. 51, Abh. 2, 1915) kam ich bezüglich des Einflusses der Lage der barometrischen Depressionen und des Luftdruckes zu anderen Ergebnissen als die ungarischen Ornithologen. Auch im übrigen, so hinsichtlich der Wärmeansprüche der Zugvögel zur Zeit ihrer regelmäßigen Wanderungen im Frühling und Herbst zeigten sich einige bemerkenswerte Resultate, die hier nicht anzuführen sind, da die vorliegende Arbeit Gelegenheit genug gibt, sie zu erwähnen. Wie ich erst nach dem Erscheinen meiner Arbeit feststellen konnte, stehen allerdings meine Schlüsse aus dem Beobachtungsmaterial der Schweiz in sehr guter Übereinstimmung mit dem, was die amerikanischen Ornithologen in ihrem Gebiete gefunden haben (Cooke, Bird migration. Bull. 26. S. Depart. of Agric. Nr. 185, 17. 4. 15).

Nun ist das Material aus der Schweiz für Untersuchungen solcher Art, wie ich sie durchführte, nicht besonders einwandfrei. Da die Vornahme der Zugsbeobachtungen durchaus Sache der Freiwilligkeit und des persönlichen Interesses sind, irgendwelche staatliche Organisation hierfür nicht besteht, so spielt dabei offenbar der Zufall eine große Rolle. Weil zum mindesten viele dieser Freunde der Vogelwelt durch ihren Beruf an das Haus gebunden sind, ist ihnen die freie tägliche Beobachtung unmöglich. Hierfür stehen ihnen hauptsächlich die Sonn- und Festtage zur Verfügung. Ich war daher einigermaßen überrascht, in einer Zusammenstellung der Zugsbeobachtungen vorgängig der eigentlichen Untersuchungen diesen Einfluss nicht erkennen zu können. Trotzdem ist es gewiss nur richtig, wenn ich in meiner Arbeit öfters auf den provisorischen Charakter der nach der statistischen Methode gezeitigten Ermittlungen hinwies und auf die Verarbeitung eines späteren, umfassenderen Ma-

46) Als Urheber dieser Theorie ist Santschi zu bezeichnen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [36](#)

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

Artikel/Article: [Weitere Untersuchungen über die Fernorientierung der Ameisen. 261-303](#)