

sich zu gut charakterisierten Arten entwickeln. Das setzt eine gleichsinnige Variationstendenz voraus, welche sich über viele Generationen erstreckt. Damit sind wir an dem Punkt angelangt, wo die moderne Erblichkeits- und Variationsforschung für die Kritik der Selektionstheorie ihre große Bedeutung gewonnen haben. Die Vertreter derselben sind im allgemeinen durch ihre Untersuchungen dahin geführt worden, die Selektionstheorie abzulehnen. Mir will es verfrüht erscheinen, jetzt schon, wo wir erst am Anfang einer neuen Forschungsrichtung stehen, ein abschließendes Urteil abzugeben. Wie sehr Vorsicht geboten ist, hat uns der Entwicklungsgang der Mutationstheorie gelehrt, in deren Verlauf der Begriff der Mutation doch eine erhebliche Modifikation erfahren hat. Immerhin scheint mir durch die neuen Methoden der Untersuchung ein Weg geschaffen zu sein, auf dem man über die artumbildende Bedeutung des Kampfes ums Dasein sicherere Unterlagen gewinnen kann, während ich mir von theoretischen Erörterungen keine Förderung erwarte.

Die moderne Ameisenpsychologie — ein anthropomorphistischer Irrtum?

Erwiderung auf H. Henning's Ausführungen über die Geruchsreaktionen der Ameisen in seiner Monographie „Der Geruch“, Leipzig 1916.

Von Dr. med. Rud. Brun, Zürich.

Die Lehre von den psychischen Fähigkeiten der Insekten, besonders der sozialen Hymenopteren (Ameisen, Bienen, Wespen) hat bekanntlich eine Reihe von Schwankungen durchgemacht, die sich vom naivsten Anthropomorphismus bis zum gänzlichen Nihilismus, d. h. bis zur Abläugnung aller „psychischen Qualitäten“ bewegten. Die erstgenannte Betrachtungsweise ist von den Vertretern der wissenschaftlichen Insektenkunde wohl niemals ernst genommen worden und dürfte daher nur bei Laien Anklang gefunden haben. Eher schon hatte die ernste Forschung sich mit dem zweiten Extrem zu befassen, da diese Richtung seinerzeit von namhaften Physiologen mit allem Scheine wissenschaftlicher Gründlichkeit vertreten wurde, — am konsequentesten wohl von Albrecht Bethe, der in seiner bekannten Arbeit einfach alle, auch die verwickeltesten Erscheinungen des Ameisen- und Bienenlebens rundweg als Äußerungen blinder Reflextätigkeit erklärte. Da die Bethe'schen Schlussfolgerungen sich teilweise auf recht hübsche und originelle Versuche stützten, vermochten sie die öffentliche Meinung in foro biologico wohl anfänglich zu blenden oder doch zu verblüffen; — allein nachdem dann die Argumente Bethe's von gründlichen Kennern der

Ameisen und Bienen unter die kritische Lupe genommen und der Reihe nach als grobe, auf ganz ungenügender Kenntnis der Biologie dieser Tiere sowie der Literatur beruhende Irrtümer widerlegt worden waren, da verlor auch die „Reflextheorie“ sehr bald wieder jenen Nimbus der Wissenschaftlichkeit, der ihr eine Zeitlang angehaftet hatte und geriet allmählich in Vergessenheit.

Seit jenem denkwürdigen Streit (der ja zum Teil auch in diesem Zentralblatte ausgefochten wurde) hat namentlich die Ameisenpsychologie bedeutende Fortschritte gemacht und ist nach mehrfachen Richtungen erfolgreich ausgebaut worden: Indem mit dem Auftauchen zahlreicher neuer, vor 10 Jahren noch kaum geahnter Probleme sich auch die experimentelle Technik zusehends verfeinerte, ist es gelungen, die Struktur der Ameisenpsyche mehr und mehr in ihrer ganzen relativen Kompliziertheit zu erfassen und zu einer planmäßigen Analyse derselben fortzuschreiten. So ist dieser Zweig der experimentellen Biologie heute zu einer eigentlichen Spezialwissenschaft emporgewachsen, deren Beherrschung nicht nur die Vertiefung in eine umfangreiche Literatur, sondern vor allem auch eine gründliche Vertrautheit mit den verwickelten Lebensgewohnheiten dieser Insekten aus langjähriger eigener Erfahrung zur Voraussetzung hat.

Man hätte daher denken sollen, daß ein Versuch, zu den Anschauungen Bethe's zurückzukehren, auf diesem Gebiete kaum je wieder unternommen würde. Dennoch ist dieser Versuch kürzlich gemacht worden, und zwar blieb es diesmal einem Psychologen, nämlich dem Frankfurter Privatdozenten Dr. Hans Henning vorbehalten, auf dem Ödlande Bethe'scher Reflexphysiologie nach neuen Lorbeeren zu grasen: In einer umfangreichen Monographie über den Geruch¹⁾ behandelt nämlich Herr Henning auf ungefähr 40 Druckseiten anhangsweise auch die Geruchsreaktionen und die psychische „Reaktionsstruktur“ der Ameisen und kommt dabei auf Grund einiger eigener (übrigens größtenteils nicht neuer) Versuche bezüglich der psychischen Fähigkeiten dieser Insekten zu ganz ähnlich negativen Ergebnissen, wie sie seinerzeit Bethe formuliert hatte: Seine Beobachtungen hätten ihn zu der Ansicht gedrängt, „daß die Reaktionen der Ameisen in der Literatur nicht zutreffend geschildert würden“. Ein Mitteilungsvermögen der Ameisen existiere nicht. Die räumliche Orientierung dieser Tiere beruhe, wie ihr gegenseitiges Erkennen, im wesentlichen auf einer positiven Reaktion auf Ameisensäure; beide Vorgänge seien „peripherer“, nicht zentraler Natur. Überhaupt sei die Ameise völlig einseitig

1) Henning, Hans, Der Geruch. — Leipzig (J. A. Barth) 1916. Anhang 1: Künstliche Geruchsfährte und Reaktionsstruktur der Ameise (S. 455—496). — Henning, H., Künstliche Geruchsspuren bei Ameisen. — Naturw. Wochenschr. 15, Nr. 52, S. 744, 1916.

an ganz bestimmte „Bereichsbedingungen“ angepaßt und gänzlich unfähig, auf neuartige, innerhalb dieses ihres physiologischen Bereiches nicht vorgesehene Situationen mit einer zweckmäßig abgeänderten Reaktion zu antworten, m. a. W. also: aus Erfahrung zu lernen. Sie „erlebe“ ferner weder Empfindungen noch Wahrnehmungen und besitze somit auch kein Assoziationsvermögen und kein Gedächtnis („Ich konnte die Mneme beim Tiere nicht vorfinden“ [!]); — ja, sogar die angeblichen „sozialen Instinkte“ der Ameisen seien bei näherem Zusehen weiter nichts als unmittelbare „periphere“ Reizbeantwortungen!

Das sind, kurz zusammengefaßt, Henning's Ansichten über das psychische Leben der Ameisen, — wie man sieht, im wesentlichen eine ziemlich unveränderte Neuauflage der Bethe'schen Reflextheorie. In einer Beziehung aber läßt Herr Henning selbst seinen Vorläufer Bethe weit hinter sich, nämlich in der Art und Weise, wie er seine Gegner zu behandeln beliebt und wie er sich über die gesicherten Ergebnisse hundertjähriger Forschungsarbeit hinwegsetzt: So, wenn er beispielsweise Forscher wie Forel (und die Anhänger der Semon'schen Mnemelehre überhaupt) kurzweg als „naive Anthropomorphisten“ hinstellt oder gar die exakten Experimente dieser Autoren einfach als „unsaubere Arbeit“ verdächtigt, während er selbst sowohl bei seinen Versuchsanordnungen als in seinen Urteilen durchweg eine Kritiklosigkeit an den Tag legt, die um so erstaunlicher ist, als er im übrigen mit dem ganzen Rüstzeug scheinbarer Sachkenntnis zu Werke geht und z. B. die betreffende Literatur in zahlreichen Fußnoten ziemlich vollständig anführt. Dieser letztere Umstand ist es auch vor allem, der mich veranlaßte, den Ausführungen Henning's an dieser Stelle entgegenzutreten (denn in sachlicher Hinsicht würde sich eine Entgegnung wohl kaum lohnen): Mußte ich mir doch sagen, daß seine Arbeit eben wegen ihrer äußerlichen Wissenschaftlichkeit in Kreisen myrmekologischer Laien, zumal von den Fachkollegen des Autors, möglicherweise doch ernst genommen werden und so zu einer neuen Verwirrung der Geister führen könnte. Natürlich kann es nicht meine Aufgabe sein, die zahllosen Fehlschlüsse und Irrtümer Henning's hier im einzelnen zu widerlegen, — denn dazu müßte ich ein Kompendium der Ameisenpsychologie schreiben —; vielmehr dürfte es für den gegenwärtigen Zweck genügen, die wesentlichsten Gedankengänge des Verfassers einer kurzen Kritik zu unterziehen und seine Arbeitsmethoden an einigen typischen Beispielen zu erläutern.

I.

Beginnen wir mit dem Orientierungsproblem, dem auch Herr Henning in seiner Arbeit am meisten Aufmerksamkeit ge-

schenkt hat. Wie seinerzeit Bethe, so begeht aber auch er den großen Fehler, daß er von vornherein nur die geruchliche Seite dieses Problems ins Auge faßt und die übrigen Komponenten der Fernorientierung der Ameisen außer acht läßt: Er erwähnt zwar allerdings in seiner Einleitung u. a. auch ganz beiläufig die Lichtversuche von Forel, Lubbock, Wasmann, Santschi, Brun, doch hält er es im folgenden nicht mehr für nötig, sich mit den durch die Entdeckungen dieser Autoren eröffneten neuen Fragestellungen irgendwie auseinanderzusetzen und schließt seinen einleitenden „kritischen Überblick“ mit der Behauptung, „daß optische Faktoren der Ameise zwar unter Umständen in Kleinigkeiten weiterhelfen, daß aber eine durchgehende optische Erklärung sowohl die Fährte als den Kern der Orientierung unbesprochen lasse.“ Nun dürfte es aber Herrn Henning bekannt sein, daß gerade die von ihm genannten Forscher von jeher für die komplexe Natur des Orientierungsvorganges bei den Ameisen eingetreten sind; es ist somit auch eine Ungereimtheit, von einem „Kern der Orientierung“ zu sprechen und der Vorwurf Henning's, ein „durchgehendes Erklärungsprinzip“ für diesen Vorgang in Anspruch genommen zu haben, kann also nur auf ihn selbst zurückfallen.

Wie einseitig Henning — trotz wiederholter Versicherung des Gegenteils — nur die Geruchskomponente der Raumorientierung der Ameisen berücksichtigt, geht ferner aus seinen Bemerkungen zum Bonnet'schen Spurunterbrechungsversuch hervor. Es war ihm nicht entgangen, daß dieser Versuch gerade bei der Art, mit welcher er experimentierte, nämlich bei *Formica rufa*, meist gänzlich versagt. Allein diese Tatsache macht ihm weiter kein Kopferbrechen, denn, so sagt er sich, die Waldameise verbreite einen so intensiven Ameisensäuregeruch, daß dieser durch bloßes Abwischen des Bodens nicht völlig ausgetilgt werden könne: „Auf diesem Irrtum aufbauend wurde die Raumorientierung der Ameise immer mehr ihrem Gesichtssinn zur Last gelegt.“ — Herr Henning scheint somit anzunehmen, daß die Lehre von der optischen Orientierung der Ameisen auf das Versagen des Bonnet'schen Versuches bei *F. rufa* gegründet sei. Er vergißt also (für den Augenblick wenigstens) nicht allein jene unmittelbar nachher von ihm selbst erwähnten Lichtversuche, sondern er vergißt vor allem auch jene große Reihe positiver Tatsachen, durch welche einwandfrei bewiesen wird, daß zahlreiche Arten in vielen Fällen überhaupt nicht auf Geruchsspuren gehen, wie das namentlich für die sogenannten Einzelreisen zutrifft, deren Gesetze in neuerer Zeit bekanntlich von Cornetz eingehend studiert worden sind. Daß Herr Henning diese hochwichtige Tatsache, durch deren Entdeckung das Orientierungsproblem bei den Ameisen auf eine ganz neue Basis gestellt wurde, in seiner Arbeit über-

haupt mit keinem Worte erwähnt, zeigt deutlich, wie wenig tief er in die hier vorliegenden Schwierigkeiten eingedrungen ist.

Nicht viel besser steht es mit seiner Kritik des Richtungsproblems auf Geruchsspuren: Die Art, wie der Verfasser hier beispielsweise mit meinen Experimenten umspringt, beweist zum mindesten, daß er dieselben zum größten Teil mißverstanden hat, denn von meinen sechs Hauptergebnissen zitiert er nicht weniger als vier falsch, um sodann mit überlegener Gebärde diesen angeblichen „Tatsachen“ seine „Erklärung“ in Klammern beizufügen! Es würde zu weit führen, wenn ich versuchen wollte, die hierdurch natürlich bewirkte hoffnungslose Verwirrung im einzelnen klar zu stellen; da aber dieser Teil der Henning'schen Ausführungen für seine ganze Arbeitsweise sehr bezeichnend ist, so möchte ich mir erlauben, hier wenigstens auf einen Hauptpunkt ganz kurz einzugehen: Ich soll nämlich unter anderem gefunden haben, daß larventragende Ameisen sich um Vertauschungen von Teilstücken der Fährte nicht kümmern. In Wirklichkeit sage ich aber an der von Henning angeführten Stelle²⁾ (Alinea 1) etwas ganz anderes, nämlich, daß meine Ameisen auf der sogenannten „Larvenspur“ (d. h. auf einer Fährte, über welche längere Zeit Brut getragen wurde) Drehungen und Vertauschungen von Teilabschnitten der Fährte nicht mehr wahrzunehmen vermögen, daß also, m. a. W., das Bethe'sche Spurdrehungsphänomen auf solchen Brutfährten, im Gegensatz zur „Futterfährte“, vollständig negativ ist. Und zwar für alle Ameisen, ganz gleichgültig, ob sie zufällig leer gehen oder eine Larve tragen! Diese Entdeckung bildete aber den Ausgangspunkt nicht allein meiner ganzen Analyse des Bethe'schen Phänomens, sondern im weiteren auch meiner experimentellen Prüfung der Forel'schen Theorie, deren Ergebnisse ich 1916 in diesem Zentralblatte veröffentlicht habe. Wenn nun Herr Henning schon dieses Grundergebnis meiner Studien mißverstanden hat, so mag man hieraus ermessen, wie es erst mit seinem Verständnis der übrigen, ungleich schwierigeren Probleme der Geruchsorientierung bestellt sein mag. Ich gebe zu, daß meine Ausführungen nicht immer leicht zu lesen sind; — das liegt aber nicht an mir, sondern an der Kompliziertheit der tatsächlichen Verhältnisse, welche eine gründliche Vertiefung in den Gegenstand erfordern. Da aber Herr Henning, wie wir noch sehen werden, von der vorgefaßten Meinung einer einfachen Reaktionsstruktur der Ameise ausging, so mochte er freilich wenig Bedürfnis empfinden, sich zuvor erst einmal mit den hier vorliegenden verwickelten Fragestellungen vertraut zu machen. So ist es auch nicht ver-

2) Die Raumorientierung der Ameisen. — Jena 1914. (S. 101.)

wunderlich, wenn er meinen Versuchsarrordnungen völlig verständnislos gegenübersteht und dieselben kurzweg als ein „Herumkünsteln an der Larvenspur“ bezeichnet.

Noch schlechter kommt bei Henning die Forel'sche Theorie des topochemischen Geruchssinnes weg; — sie wird, wie die sonstigen Ansichten dieses Autors über das psychische Leben der sozialen Hymenopteren, einfach mit dem Schlagworte „naiver Anthropomorphismus“ abgetan: Da nämlich seiner Ansicht nach zentrale assoziative Vorgänge bei Insekten überhaupt nicht vorkommen, eine topochemische Formdifferenzierung im Sinne Forel's aber ein solcher zentraler Akt sei, so könne auch etwas dergleichen bei den Ameisen nicht existieren. Von der mächtigen Entwicklung einer vierfach gewundenen Assoziationsrinde (in Gestalt der Dujardin'schen Corpora pedunculata) im Gehirn dieser Insekten scheint Herr Henning somit nichts zu wissen; — dafür glaubt er, Forel, den großen Hirnforscher und Psychiater über den Unterschied zwischen zentralen und „peripheren“ Vorgängen belehren zu müssen! Allein er geht noch weiter: Er leugnet sogar den peripheren Vorgang: Eine ständige Kontaktnehmung der Tiere mit der nächsten Umgebung habe er nicht beobachten können! Sehr begreiflich!, denn seine Beobachtungen beziehen sich ja ausschließlich auf *Formica rufa* (und ihre Rasse *pratensis*), welche bekanntermaßen hinsichtlich ihrer räumlichen Orientierung vorwiegend Gesichtstiere sind und als solche, wie Forel zuerst zeigte, sogar die größte Mühe haben, ihre Straße ausschließlich mit Hilfe der Antennen zu verfolgen. Es war daher auch eine recht unglückliche Idee Henning's, gerade diese Art zu Versuchen über Geruchsorientierung zu wählen; — hätte er beispielsweise mit *Lasius fuliginosus* experimentiert, so wäre er wohl zu wesentlich anderen Ergebnissen gelangt. So aber sind natürlich seine Einwände gegen den topochemischen Geruchssinn von vornherein gegenstandslos. Daß übrigens Herr Henning in diesem Zusammenhang auf die Ergebnisse meiner letzten Arbeit (dieses Zentralblatt 1916) mit keinem Worte eingeht, ist um so auffallender, als er diese nämliche Arbeit an anderer Stelle in einer Fußnote ausdrücklich zitiert. In derselben habe ich nämlich die Forel'sche Lehre mit Hilfe einer neuen physiologisch exakten Versuchsarrordnung peinlich genau nachgeprüft und in allen Einzelheiten bestätigt.

Doch sehen wir uns nun die Henning'schen Experimente an. Dieselben bestanden im wesentlichen darin, daß er durch Aufpinseln wässriger Ameisensäure- oder Formaldehydlösungen an Baumstämmen „künstliche Geruchsfährten“ zu erzeugen suchte. Er ließ beispielsweise an dem Baume, an welchem die Ameisen auf- und abstiegen, einen Formaldehydstrich von der Heerstraße schräg nach oben abzweigen. Die Folge war, daß in der Tat regelmäßig eine große Zahl

der leer von unten aufsteigenden Tiere auf diese „künstliche Fährte“ abgelenkt wurden, ja, sie stürzten sich sogar mit einer gewissen Gier auf den noch feuchten Strich und begingen denselben eifrig bis zu seinem blinden Ende, worauf sie, nachdem sie eine Zeitlang vergeblich nach einer Fortsetzung gesucht hatten, wieder umkehrten. Ließ Henning aber den Strich schräg von oben nach unten abzweigen, so wurde er (bezeichnenderweise!) nur von leergehenden Ameisen begangen, während Individuen, die von oben mit Beute beladen kamen, an der Gabelungsstelle regelmäßig zurückfuhrten oder sich sogar wie vor Schreck fallen ließen.

Und nun zieht Henning folgenden Schluß: Wenn die Ameisen sich durch Striche aus künstlicher Ameisensäure oder Derivaten derselben in so grober Weise täuschen lassen, daß sie dieselben gleich ihren natürlichen Heerstraßen begehen, so ist anzunehmen, daß auch die natürliche Ameisen Spur aus weiter nichts als Ameisensäure besteht. Die Orientierung der Ameise beruht also im wesentlichen auf einer positiven Geruchsreaktion auf Ameisensäure und erklärt sich somit sehr einfach als ein rein „peripherer“ (sollte wohl heißen: reflektorischer!) Vorgang, ohne Inanspruchnahme irgendwelcher assoziativ-mnemischer Fähigkeiten. Da Henning ferner in anderen Versuchen gefunden hatte, daß (bei *F. rufa*) zur Bildung einer natürlichen Fährte auf Papier der Übergang von durchschnittlich 66 Ameisen notwendig ist, während eine feine menschliche Nase schon nach 10–12 Überquerungen deutlich Ameisensäure riechen soll, so schließt er weiter, daß die Ameise für ihr eigenes, spurbildendes Sekretionsprodukt sogar eine höhere Reizschwelle als der Mensch besitze!; — eine scheinbar paradoxe Einrichtung, die aber biologisch deshalb notwendig sei, damit nicht jeder zufällige Irrweg einzelner Individuen zu einer zwecklos begangenen Heerstraße werde.

Man wird zugeben müssen, daß die Geruchsorientierung der Ameisen schwerlich auf eine noch einfachere Formel gebracht werden könnte; — die Frage ist nur, ob die Deutung, die Henning seinen Beobachtungen gibt, einer strengeren Kritik standzuhalten vermag. Meines Erachtens geht aber aus denselben doch wirklich nur so viel hervor, daß Ameisensäure (und deren Derivate) auf *F. rufa* eine gewisse Anziehungskraft ausübt, nicht aber, daß die Ameisen die Henning'schen Formaldehydstriche für natürliche Fährten hielten. Gegen eine solche Deutung spricht ja allein schon der von Herrn Henning selbst hervorgehobene Umstand, daß beladene Individuen die angebliche „künstliche Fährte“ niemals begehen wollten, sondern im Gegenteil vor derselben erschrocken zurückwichen; — sie merkten also doch wohl einen sehr deutlichen Unterschied! Da nun beladene Ameisen im freien Gebrauch ihrer Antennen stark behindert sind und daher

auf feinere Geruchsunterschiede eher schwächer reagieren als leergehende Tiere, so folgt hieraus a fortiori, daß die letzteren das fragliche Unterscheidungsvermögen in noch viel höherem Grade besitzen mußten; — wenn diese also den Henning'schen Formaldehydstrich trotzdem begingen, so konnte das unmöglich daran liegen, daß sie denselben für eine natürliche Spur hielten. Daß der Geruch der Ameisensäure auf Ameisen eine anziehende, unter Umständen sogar rauschartig erregende und insbesondere den Kampfinstinkt anfachende Wirkung ausübt, ist eine jedem Ameisenforscher längst bekannte Tatsache: Man braucht nur, um sich hiervon zu überzeugen, in der Nähe einer Ameisenstraße einige Tiere mit einem Stein zu zerquetschen, so wird man sehen, wie sofort zahlreiche Genossen von allen Seiten mit erhobenen Antennen witternd nach der Unglücksstätte herbeieilen.

Andererseits ist es richtig, daß viele Ameisen ihre Spur aktiv mit Hilfe eines dem After (oder genauer gesagt: der Kloakenspalte) entstammenden Sekretes markieren (Santschi) und Henning glaubt dies auch für *F. rufa* bestätigen zu können. Ob aber dieses Sekret gerade aus Ameisensäure besteht, ist eine andere Frage; nach Santschi würde es sich eher um ein Produkt der Analdrüsen handeln. Aber selbst wenn dem so wäre, d. h. wenn wirklich das solide „Grundgerüst“ der Ameisenspur durch Ameisensäure gebildet würde, so steht andererseits doch nicht minder fest, daß die Ameisen auf ihren Fährten neben diesem Grundgerüst noch eine ganze Reihe anderer Geruchswahrnehmungen machen: So sind sie z. B. (auf Futterfährten) zweifellos instande, die beiden Richtungen der Spur (nach welcher Seite es zum Nest, nach welcher es zum Futter geht) unmittelbar durch den Geruchssinn zu unterscheiden²⁾, — eine Tatsache, die mit der von Henning behaupteten Homogenität der Ameisenspur in direktem Widerspruch steht. Übrigens scheint ja Herr Henning selbst diese Tatsache, sowie meine Deutung derselben, anläßlich der Besprechung meiner Experimente ohne weiteres zuzugeben; — um so unverständlicher ist es mir aber, wie er wenige Seiten später dieses nämliche Faktum mit folgenden Worten wieder in Abrede stellen kann: „Demnach muß ich es als hinfällig bezeichnen, daß die Ameise ihre Spur der Richtung nach (etwa positiv oder negativ polarisiert, oder nach zu- resp. abnehmendem Nest- und Futtergeruch unterschieden) kennt.“ Um aber die Verwirrung voll zu machen, hebt er diese Aussage gleich im nächsten Satze durch die folgende Einschränkung wieder auf: „Wird die Mit-

3) Bekanntlich ist mir 1914 der Nachweis gelungen, daß dieses sogenannte Bethe'sche Phänomen (das Stutzen der Ameisen vor einem um 180° gedrehten Teilstück der Spur) nur auf Honigfährten positiv ist und auf einem quantitativen Intensitätsgefälle des Honig- bzw. Nestgeruches auf der Fährte beruht.

wirkung visueller Faktoren ausgeschaltet, so vermag die Ameise nur auf solchen Fährten Fehlgänge zu vermeiden, deren Geruchskonzentration vom Neste nach außen kontinuierlich abnimmt.“ — Welcher dieser beiden Sätze soll nun eigentlich gelten? Aber wahrscheinlich hat sich Herr Henning hier nur unklar ausgedrückt: Er wollte vermutlich nur so viel sagen, daß die von ihm untersuchte Art (*F. rufa*) nach Ausschaltung allfälliger visueller Richtungszeichen nicht imstande sei, auf ihren Heerstraßen die relativen Richtungen zu unterscheiden.

Nach Henning ist es nämlich ein leichtes, die visuelle Orientierung sogar unter natürlichen Verhältnissen im Freien ohne äußere Eingriffe auszuschließen: Man brauche zu diesem Zwecke nur ein Nest zu wählen, das, wie so häufig, an einem Waldrande gelegen ist und nach links und rechts je eine Heerstraße in entgegengesetzter Richtung entsendet. Denn unter solchen Bedingungen, meint er, seien die Gesichtsbilder, die die wandernde Ameise auf jeder dieser Straßen von den dahinter stehenden Bäumen gewinnen müsse, jederseits ganz ähnliche, so daß die Tiere zur Bestimmung der Richtung ausschließlich auf den Geruchssinn angewiesen seien. Und nun macht Herr Henning — offenbar ohne eine Ahnung von seinem Plagiat zu haben! — zum Beweise jener angeblichen Unfähigkeit ganz einfach das — Piéron'sche Transportexperiment, d. h. er versetzt Ameisen, die auf der Straße a nestwärts wandern, rasch auf die Straße b. Was geschieht? Die Tiere laufen natürlich alle — in virtueller Lichtorientierung weiter und beweisen eben durch diese Reaktion, daß ihre optische Orientierung durch die naive Versuchsanordnung Henning's nicht im geringsten „ausgeschaltet“ war! Wie Herr Henning trotz seiner scheinbar so ausgebreiteten Literaturkenntnis diesen hochwichtigen Orientierungsfaktor übersehen konnte, ist mir schlechterdings ein Rätsel, — die Tatsache, daß er es tat, ist aber wieder ein Beispiel für die Urteilslosigkeit, mit welcher der Autor an die Diskussion der verwickelten Probleme der Ameisenpsychologie herantrat. — Daß Herr Henning übrigens auch darin im Irrtum ist, wenn er sich einbildet, durch seine Versuchsanordnung wenigstens die differenzierte visuelle Orientierung seiner Ameisen (nach den Gesichtsbildern der nebenstehenden Bäume) ausgeschaltet zu haben, sei hier nur nebenbei erwähnt; denn es bedarf doch keines besonderen Scharfsinns, um einzusehen, daß diese Sinneseindrücke gerade infolge ihrer gleichartigen Beschaffenheit und sinnlichen Lokalisation die Ameisen auf der Straße b in ganz ähnlicher Weise wie der „Lichtkompaß“ täuschen und somit ebenfalls im Sinne einer Beibehaltung der früheren Reiserichtung, unter Vernachlässigung allfälliger olfaktorischer Richtungszeichen, wirken müssen. M. a. W.: Anstatt die optische Orientierung ausgeschaltet

zu haben, hat Herr Henning dieselbe durch seine Versuchsanordnung (Schaffung gleichsinniger Gesichtseindrücke für beide Straßen) im Gegenteil noch verstärkt!

Es gibt indessen in der Tat ein Mittel, um die visuelle Orientierung (auch den Lichtkompaß) ohne äußeren Eingriff mit absoluter Zuverlässigkeit auszuschalten und dieses Mittel besteht in der Schaffung eines optischen Orientierungsdilemmas, wie ich es in meiner Versuchsanordnung der bipolaren Beleuchtung in der Dunkelkammer verwirklicht habe. Allerdings — so einfach wie Herr Henning will, ist die Sache nicht zu bewerkstelligen und ohne die von ihm so geringschätzig behandelten „Zimmerversuche“ wird es dabei kaum abgehen. Das Prinzip besteht nämlich darin, daß man durch Anbringung zweier Lichtquellen zu beiden Seiten der Straße spiegelbildlich symmetrische Lichteindrücke erzeugt: Dann ist die Orientierung jeder vom Zentrum dieses Systems abgehenden Ameise hinsichtlich dieser Lichteindrücke offenbar zweideutig determiniert, m. a. W., die Tierchen werden jetzt — aber erst jetzt — zur Bestimmung der relativen Richtungen ihrer Fährte in der Tat ausschließlich nur noch auf den Geruchssinn angewiesen sein. — Alle diese Dinge habe ich in meinen von Herrn Henning zitierten Arbeiten eingehend erörtert.

II.

Noch viel schwächer als seine Experimente zum Orientierungsproblem sind die Ausführungen des Verfassers über das gegenseitige Erkennen der Ameisen; — sie laufen im wesentlichen auf eine Wiederholung der alten Betheschen Badeexperimente hinaus, nur mit dem Unterschiede, daß Henning seine Ameisen nicht im Blute zerquetschter fremder Ameisen badete, sondern daß er sie mit stark duftenden chemischen Substanzen (ätherischen Ölen u. dgl.) einpinselte. Der Erfolg ist aber natürlich ein ganz ähnlicher: Die Tiere, deren Eigengeruch durch die fremde Essenz mehr oder minder maskiert wird, werden von ihren früheren Koloniegenossen entweder gemieden oder feindlich angegriffen, während zwei mit dem gleichen Riechstoff behandelte Ameisen verschiedener Kolonien sich (zunächst wenigstens!) nichts tun, sich also ähnlich verhalten, wie Individuen, die der Antennen beraubt wurden. Und nun ist Herrn Henning alles klar: Er hat entdeckt, daß die Staatenbildung der Ameisen „eine Angelegenheit der Antenne“ sei, — denn: „Durch Amputation der Antennen, durch Über-tönen des Ameisensäuregeruches mit anderen Gerüchen, durch künstliche Beeinflussung mittels anderer Aromatika läßt sich der angebliche ‚soziale Instinkt‘ und die ‚Staatenbildung‘ aber auch sofort und unweigerlich lahmlegen.“ Die Staatenbildung der Ameisen beruhe

somit auf einer positiven Reaktion auf Ameisensäure, einer Reaktion, die wie die übrigen Massenreaktionen dieser Tiere, rein „peripherischen Ursprungs“ sei. Die Annahme komplizierter Instinkte zur Erklärung aller dieser Vorgänge sei daher ebenso entbehrlich wie die Zurückführung derselben auf mnemische Prozesse!

Was soll man nun zu dergleichen sagen? Es ist mir unbegreiflich, wie heute, beinahe 20 Jahre nach Bethe, ein Psychologe aus den Bethe'schen Badeexperimenten wieder Kapital gegen die psychische Natur des gegenseitigen Erkennens der Ameisen schlagen kann!*) Es soll in diesem fürchterlichen Kriege vorgekommen sein, daß feindliche Abteilungen, entgegen den Bestimmungen der Haager Konvention, sich in Uniformen der andern Partei hüllten und so von dieser anfänglich für Freunde gehalten wurden: Nach Henning würde also z. B. die Erkennung der eigenen Partei auf einer „positiven (natürlich peripherischen!) Reaktion auf Feldgrau“ beruhen! Noch viel naiver ist es aber, sich zum Beweis der peripheren Natur des Erkennungsprozesses auf die Tatsache zu berufen, daß derselbe nach Entfernung der betreffenden Sinnesorgane, in unserem Falle also der Antennen, unterbleibt: Ein Blinder sieht nichts mehr, folglich ist das Sehen ein „peripherischer“ Vorgang! Daß natürlich auch die Instinkte zu ihrer Auslösung der adäquaten Sinnesreize bedürfen, ist eine Selbstverständlichkeit, die kaum noch ausdrücklich erwähnt zu werden brauchte. Doch es ließe die Geduld des Lesers mißbrauchen, wollte ich auch nur eine Minute länger bei solchen Gemeinplätzen verweilen!

Auf einen Widerspruch muß ich aber hier noch ganz kurz eingehen, da derselbe die völlige Unhaltbarkeit der Henning'schen Ansicht, das soziale Gefüge des Ameisenstaates beruhe auf einer positiven Geruchsreaktion auf Ameisensäure, mit einem Schlage dartut: Wenn dies nämlich richtig wäre, und wenn andererseits die Henning'sche Behauptung zutreffen würde, daß die Ameisen für diesen Riechstoff sogar eine höhere Reizschwelle als der Mensch besitzen, so daß sie sich sogar durch künstliche chemische Derivate desselben in grober Weise täuschen lassen; — wie kommt es dann, daß diese selben Ameisen wieder so feine Nüancen dieses Geruchstoffes wahrzunehmen vermögen, daß sie auf Grund derselben Freund und Feind unterscheiden und mit Wut nicht nur über art- oder rassenfremde Individuen, sondern sogar über koloniefremde Ameisen der gleichen Art und Rasse herfallen? M. a. W.: Wir sehen, daß

4) Es sollte doch wirklich nachgerade kein Wort mehr darüber zu verlieren sein, daß durch die Methode der künstlichen Sinnestäuschung lediglich nachgewiesen werden kann, ob der betreffende Sinn bei einer bestimmten Reaktion mit im Spiele ist oder nicht, daß dagegen die Methode über die eigentliche Natur dieser Reaktion natürlich gar keinen Aufschluß gibt!

die Henning'sche Theorie, weit entfernt, das Phänomen des gegenseitigen Erkennens der Ameisen zu „erklären“, im Gegenteil geradezu auf eine Leugnung der Grundlagen der Staatenbildung dieser Insekten hinausläuft.

Nun hat aber Henning diese letzte Konsequenz seiner Theorie tatsächlich gezogen, denn auf S. 478 seines Buches lesen wir zu unserem Erstaunen, daß Individuen der gleichen zoologischen Art sich niemals töten! „Wenn in der Literatur immer wieder das Gegenteil behauptet wird, . . . so wurde vermutlich nicht sauber gearbeitet [!] (was überhaupt ein Hauptfehler der Zimmer- und Gartenversuche ist), indem Individuen von außen einen menschlichen oder anderen Geruch annahmen.“ — Herr Henning wirft also mit dieser Behauptung die übereinstimmenden Ergebnisse hundertjähriger Ameisenforschung einfach über den Haufen! — Doch wir können uns trösten: Wenn Henning in seinen 247 Versuchen, wobei er Angehörige fremder Kolonien zusammenbrachte, angeblich niemals einen „Totbiß“ beobachtet hat, so ist dabei dreierlei zu beachten: Erstens und vor allem wieder, daß auch diese Beobachtungen des Autors sich ausschließlich auf *F. rufa* beziehen, also auf eine Art, die bekanntlich überhaupt leicht zu Allianzen mit ihresgleichen neigt. Zweitens spricht Herr Henning dabei immer nur vom Nichttotbeißen, ohne sich im mindesten um das genauere Verhalten der Tiere zu kümmern. Bekanntlich wenden aber diese Ameisen bei Konflikten unter sich meist eine ganz andere, weniger dramatische Kampfweise an, als bei Kämpfen mit fremden Arten, nämlich die sogenannte „Exécution à froid“ (Forel), indem sie sich gegenseitig an den Kiefern fassen und herumziehen oder indem sie jeden Feind zu mehreren an den Fühlern und Füßen festhalten und ihn dann langsam, im Laufe von Stunden, allmählich verstümmeln. Sehr häufig enden aber bei *Rufa* auch diese gemäßigten Feindseligkeiten früher oder später mit einer friedlichen Allianz. Andere Arten dagegen, z. B. *Polyergus*, bekämpfen sich bei zufälligen Zusammenstößen unter allen Umständen bis zur Vernichtung der schwächeren Partei. — Drittens endlich hat Herr Henning vollkommen übersehen, daß auch bei *F. rufa* nicht so selten spontane Schlachten zwischen verschiedenen Kolonien, in freier Natur, vorkommen, wobei sich also die Tiere unter Umständen bekämpfen, unter welchen der Einwand, sie könnten zufällig einen fremden Geruch angenommen haben, von vornherein hinfällig ist. —

III.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen zu den allgemeinen Ansichten Henning's über die „psychische Reaktionsstruktur“

der Ameise. Wir können uns dabei um so kürzer fassen, als die Antwort auf die hier noch zu erörternden Fragen eigentlich größtenteils schon in den vorstehenden kritischen Erwägungen enthalten ist.

Henning leugnet die Mneme der Ameise; die Tiere sollen nach ihm lediglich generelle Reaktionen an den Tag legen, wobei sie an von vornherein festgelegte biologische Bereichsbedingungen „ganz einseitig angepaßt“ seien; „die Reproduktion von individuellen Erinnerungen (oder analoge Ekphorie von Engrammen) liegt ihrem gesamten Verhalten nicht zugrunde“.

Es ist mir natürlich nicht möglich, die unzähligen in der Literatur niedergelegten Beispiele für das Vorhandensein eines Individualgedächtnisses bei den Ameisen hier aufzuführen, dieselben finden sich auf jeder Seite der zahlreichen Arbeiten aller der Autoren, die auf diesem Gebiete gearbeitet haben. Nur auf einen Widerspruch möchte ich Herrn Henning an dieser Stelle aufmerksam machen: Wenn er selbst im Laufe seiner Ausführungen wiederholt betont, daß die Ameise „unter abnormen Umständen“ (d. h. besonders bei künstlicher oder natürlicher Ausschaltung der Geruchsfährte) neben dem Geruchssinn auch optische Zeichen zu ihrer räumlichen Orientierung benutze, wie stellt er sich dann dieses Nebeneinander geruchlicher und optischer Wegzeichen eigentlich vor? Wenn auch die Verfolgung der Geruchspur zur Not noch auf einen peripheren „Osmotropismus“ zurückgeführt werden könnte, so versagt diese Erklärungsweise bei der optischen Orientierung von vornherein, denn hierbei richtet sich ja die Ameise nach ganz bestimmten (also nicht generellen!), in jedem Einzelfalle und für jedes Individuum je nach Umständen verschiedenen Gesichtseindrücken. Und zwar gilt dies nicht etwa nur für die Orientierung nach neben der Straße befindlichen visuellen Einzelkomplexen, wie Bäumen u. dgl., sondern offenbar ebenso auch für die allgemeine Lichtorientierung vermittelt des sogenannten Lichtkompaßsinnes, indem doch auch hier von der jeweiligen Lage der Lichtquelle in jedem Einzelfalle ein individuell verschieden lokalisiertes Lichtengramm aufgenommen werden muß! Daß dieser Vorgang statthat, ist durch Santschi's und meine Versuche über jeden Zweifel erwiesen. Sobald aber die Fähigkeit der Ameisen, individuelle (d. h. nicht erblich vorgebildete) Engramme zu fixieren, auch nur in einem einzigen Falle nachgewiesen ist, so muß die Existenz der Mneme bei diesen Insekten unbedingt und ohne jeden Vorbehalt bejaht werden. Daß das Verhalten der Tiere „für gewöhnlich“ und „unter normalen Umständen“ vorwiegend durch erbliche Artreaktionen auf ein für allemal festgelegte „Bereichsbedingungen“ geregelt wird, tut dabei gar nichts zur Sache. Die „Komplexstruktur“ der

Ameisenseele ist an sich schon ein Beweis für die Mneme der Tiere, denn eine simultane oder gar sukzessive Assoziation verschiedenartiger Sinneseindrücke zu einem Gesamtkomplex ist ohne zentrale Gedächtnistätigkeit schlechterdings nicht denkbar. Allerdings behauptet Herr Henning, daß die Ameisen auf diese Komplexe lediglich als „Gesamtsituationen“ reagieren und bezeichnet die begriffliche Zerlegung derselben als „veraltete Psychologie“; er vergißt aber dabei, daß diese Zerlegung keineswegs nur eine begrifflich theoretische ist, sondern durch exakte experimentelle Methoden über jeden Zweifel sichergestellt wurde. Wenn er ferner sagt, dass die Ameise unfähig sei, auf zwei gleichzeitig vorliegende komplexe Reizungen mit einer kombinierten Reaktion zu antworten, so spricht er damit nur ein jedem Nervenphysiologen bekanntes Gesetz aus, das eine ganz allgemeine Gültigkeit bis zum Menschen und bis zu den höchsten psychischen Leistungen hinauf besitzt: Das Gesetz der „reziproken Hemmung“ (Sherrington), nach welchem Reize, welche gleichzeitig zwei antagonistisch arbeitende Neuronkomplexe treffen, stets nur den einen derselben in Erregungszustand versetzen, in dem andern dagegen eine Hemmung, einen refraktären Zustand erzeugen. Jedes andere Verhalten würde das Märchen von dem Esel zur Wahrheit machen, der, in gleichem Maße hungrig und durstig, zwischen einem mit Wasser und einem mit Heu gefüllten Trog elendiglich verhungern und verdursten muß. — Ebenso unhaltbar ist Henning's Behauptung, daß Ameisen sich niemals an „feindliche Gerüche“ gewöhnen, d. h. also nicht durch Erfahrung zu lernen vermögen. Ich brauche, um ihn hierin zu widerlegen, nur an die von ihm selbst zugegebene Tatsache der Erzeugung von Allianzen zwischen verschiedenen Arten, sowie an die schönen Beobachtungen Wasmann's zu erinnern, der bei Ameisen nicht allein eine Gewöhnung an fremde, bei der betreffenden Art normalerweise nicht vorkommende Ameisengäste erzielte, sondern sogar einzelne Individuen dazu brachte, daß sie ihm den auf der Fingerspitze dargereichten Honig ganz manierlich gleichsam „aus der Hand fraßen“, während die gleichen Individuen früher bei jeder Annäherung des Fingers wütend in denselben hineingebissen hatten. Daß Herr Henning seine Ameisen nicht an die von ihm verwendeten gänzlich unphysiologischen künstlichen Riechstoffe zu gewöhnen vermochte, die für die Tiere niemals das geringste biologische Interesse haben konnten, ändert an der Tatsache der Gewöhnbarkeit der Ameisen an fremde Gerüche natürlich gar nichts.

Was endlich die allgemeinen Bemerkungen Henning's über die Mneme und seine Ausfälle gegen die Anhänger Semon's betrifft, so beweisen dieselben nur, daß der Verfasser die hervorragende Bedeutung dieser Lehre als Arbeitshypothese für die vergleichend-psychologische Wissenschaft in bedauerlicher

Weise verkennt. Indem nämlich die Mnemetheorie auf Grund des überzeugenden Nachweises durchgehender Gesetzmäßigkeiten des Reaktionsablaufes eine innere Wesensverwandtschaft aller biologischen „Reproduktionsphänomene“ postuliert und diesen Gedankengang zugleich mit Hilfe einer einheitlichen und neutralen Terminologie konsequent durchführt, gibt sie uns eigentlich zum ersten Male die so notwendigen festen Kriterien an die Hand, um uns in der verwirrenden und bisher vielfach so vieldeutigen Fülle psychischer Reaktionen zuverlässig zurechtzufinden. Einer der entscheidendsten Fortschritte in dieser Richtung ist meines Erachtens die endgültige Ersetzung der veralteten Instinktdefinitionen durch den klaren und eindeutigen Begriff der hereditär-mnemischen Komplexekphorie, eine Definition, durch welche die früher oft so willkürliche Annahme psychischer Manifestationen ausschließlich an den bestimmten Nachweis eines Individualgedächtnisses geknüpft wird. Auf dem Boden dieser Definition dürfte übrigens selbst mit Herrn Henning eine Einigung bezüglich der Instinktfrage zu erzielen sein, denn seine „einseitigen Anpassungen der Ameisen an ganz bestimmte Bereichsbedingungen“ und seine „generellen Reaktionen“ der Tiere auf solche Bereichsbedingungen sind doch eben nichts anderes als die von ihm geleugneten Instinkte, ebenso, wie seine „Bekanntheitsqualität“ der hereditär-mnemischen Homophonie entsprechen dürfte.

Da nun dank den Semon'schen Kriterien der Nachweis, ob bei einer bestimmten Komplexreaktion nur erbliche oder auch, bzw. vorwiegend, erworbene Engrammekphorien beteiligt sind, heute mit einem hohen Grad von Sicherheit auf analytischem Wege erbracht werden kann, so erscheint damit die vergleichende Psychologie ihres früheren problematischen Charakters enthoben und auf die objektive Basis einer vergleichenden Physiologie der individuellen Mneme gestellt. Nichts ist dabei weniger berechtigt als der Vorwurf Henning's, „daß vornehmlich die Anhänger der Semon'schen Mnemelehre einem Anthropomorphismus verfallen“; — das gerade Gegenteil trifft vielmehr zu. Ich wenigstens kann das Urteil darüber ruhig dem Leser überlassen, wer von uns anthropomorphistischer denkt: Ob Herr Henning, der trotz seines Negativismus unbedenklich die Ausdrücke der introspektiven Schulpsychologie auf niedere Organismen wie Ameisen anwendet und beispielsweise von Reaktionen auf „bekannte oder unbekannt gefühlsbetonte Komplexe“ spricht⁵⁾, oder ich, der ich mich dar-

5) Was ihn allerdings nicht hindert, drei Seiten weiter unten wieder zu behaupten: „Auf keinen Fall erlebt die *Formica rufa* Empfindungen mit Gefühlstönen oder Wahrnehmungen, sondern sie reagiert auf die Bekanntheit und Unbekanntheit von psychischen Komplexen oder Gesamtsituationen.“ . . . u. s. w.

auf beschränke, die Komplexreaktionen der Tiere physiologisch zu analysieren und mit Hilfe der nichts präjudizierenden Simon'schen Terminologie begrifflich klar zur Darstellung zu bringen. Daß bei solcher Analyse die peripheren Reize zu kurz kommen, ist eine ebenso unrichtige Behauptung Henning's, wie seine wiederholt mit so großem Nachdrucke vorgebrachte Entdeckung des „peripheren Ursprungs der Massenreaktionen der Ameisen“ — eine selbstverständliche Binsenwahrheit ist. Wie sehr die moderne Ameisenpsychologie auf der Sinnesphysiologie fußt, beweisen ja gerade Lehren wie die Forel'sche Theorie des topochemischen Geruchssinnes und Santschi's Lichtkompaßtheorie, welche beide ihre Hauptargumente aus dem Bau und den daraus abzuleitenden Funktionen der betreffenden Sinnesorgane schöpfen. —

Fassen wir alles Gesagte zusammen, so muß unser Schlußurteil dahin lauten, daß die Henning'schen Angriffe gegen die moderne Ameisenpsychologie und seine Anschauungen über die psychische Reaktionsstruktur dieser Insekten in allen Teilen unbegründet sind und teils auf falschen Verallgemeinerungen und falschen Deutungen an sich richtiger Tatsachen, zum größeren Teile aber, ähnlich wie seinerzeit bei Bethe, auf mangelhafter Kenntnis der Biologie der Ameisen, sowie auf ganz ungenügendem Eindringen des Autors in die in der neueren Literatur zur Diskussion gelangten Probleme und Fragestellungen zurückzuführen sind. Die moderne Ameisenforschung darf daher über diesen neuen Versuch einer Rückkehr zu den Anschauungen der Reflextheorie ruhig zur Tagesordnung schreiten, überzeugt, mit ihrer gegenwärtig allgemein anerkannten Grundthese auf dem richtigen Wege zu sein: Daß die komplizierten biologischen Reaktionen der Ameisen zwar in der Hauptsache auf erblichen Engrammekphorien beruhen, daß aber bei der Realisation dieser hereditär-mnemischen Komplexe, bei der Erreichung der durch sie vorgezeichneten biologischen Ziele (und ganz besonders bei der räumlichen Orientierung), auch individuell erworbene Engramme (Gedächtnis und Erfahrung) in bescheidenem Maße mitwirken.

Zürich, im Mai 1917.

— Wie man nach Leugnung von Empfindung und Wahrnehmung noch von „psychischen“ Reaktionen sprechen kann, ist mir allerdings ein Rätsel! Aber solche Widersprüche finden sich bei Henning fast auf jeder Seite.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [37](#)

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

Artikel/Article: [Die moderne Ameisenpsychologie - ein anthropomorphistischer Irrtum? 357-372](#)