

Die psychischen Fähigkeiten der Insekten

(zugleich ein Beitrag zur wissenschaftlichen Terminologie und Methodik der Tierpsychologie)

REFERAT

erstattet an der Jahresversammlung der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft in Zürich, den 9. November 1919.

Von Dr. med. R. Brun in Zürich.

oo

Während andere biologische Disziplinen, wie vergleichende Anatomie, Physiologie, Embryologie usw. schon vor mehr als hundert Jahren in streng wissenschaftlichem Geiste betrieben wurden, hat die Tierpsychologie sich erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit (eigentlich erst gegen Ende des XIX. Jahrhunderts) zum Range einer exakten biologischen Wissenschaft erhoben. Zwar fehlte es auch früher nicht an zahlreichen richtigen Beobachtungen auf diesem Gebiete, doch mangelte es an einer klaren Fragestellung, welche gestattet hätte, die beobachteten Tatsachen nach einheitlichen Gesichtspunkten kritisch zu sichten und in einwandfreier Weise zu deuten. Man sprach je nach persönlichem Belieben von Intellegenz, von Instinkt, von „psychischen Qualitäten“ usw., ohne sich indessen um eine klare Definition und gegenseitige Abgrenzung dieser heterogenen Begriffe zu bemühen. Wenn sich nun hierin in den letzten Jahrzehnten eine entschiedene Wandlung vollzogen hat, so verdanken wir diesen Fortschritt nicht so sehr den an höheren Tieren angestellten Untersuchungen, als dem sorgfältigen Studium der Lebensäußerungen niederer Lebewesen. Und zwar war es hier ganz besonders die mit exakten physiologischen Methoden durchgeführte experimentelle Analyse des Verhaltens der Insekten, die in hohem Maße klärend und befruchtend auf unsere tierpsychologischen Anschauungen und Begriffe gewirkt und die sichere Grundlage geschaffen hat, auf der die zukünftige Forschung weiterbauen kann. Ich brauche hier nur Namen

wie Forel, Wasmann, Fabre, v. Buttel-Reepen, Ferton zu nennen, um Ihnen die besonderen Verdienste in Erinnerung zu bringen, welche die Insektenbiologie am Ausbau der vergleichend-psychologischen Wissenschaft hat. Es dürfte Sie daher auch als Entomologen interessieren, einmal in gedrängter Kürze etwas über den gegenwärtigen Stand der Frage nach den psychischen Fähigkeiten der Insekten zu erfahren.

I.

Beginnen wir mit einer grundsätzlichen Fragestellung: Auf Grund welcher Kriterien (Kennzeichen) sind wir berechtigt, ein bestimmtes Verhalten beim Tier, zumal bei niederen Tieren, wie Insekten, als „psychisch“ zu bezeichnen? Diese Frage ist, wie Sie sehen, gleichbedeutend mit derjenigen nach den wissenschaftlichen Grundlagen der modernen Tierpsychologie.

Wenn wir das Treiben der Insekten aufmerksam beobachten, so sehen wir die Tierchen eine Menge von hochkomplizierten Tätigkeiten ausüben, Verrichtungen, die sich nicht selten bis zum Range eigentlicher Kunstfertigkeiten erheben, welche auf ein ganz bestimmtes Endziel gerichtet scheinen und die daher auf den naiven Naturbetrachter durchaus den Eindruck von wohlüberlegten, intelligenten Zweckhandlungen machen: Ich erinnere hier nur an den kunstvollen Wabenbau der Bienen und Wespen, an die Pilzzucht der *Atta*-Ameisen, die wunderbare Treffsicherheit, mit der gewisse Wespen (*Pompilus*, *Sphex*) ihre Opfer (Raupen, Heuschrecken, Spinnen) durch Stiche in die segmentalen Nervenknotten der Bauchganglienreihe zu lähmen verstehen u. dgl. mehr. Die Zeit liegt in der Tat nicht allzuferne hinter uns, wo selbst namhafte Naturforscher, wie Brehm¹, Büchner², Marshall³ u. a. aus ihren an sich richtigen Beobachtungen solche naiven Analogieschlüsse zogen und den Insekten, zumal den staatenbildenden (Ameisen, Bienen und Wespen) allen Ernstes eine menschenähnliche Intelligenz, hohe moralische Tugenden usw. zuschrieben, kurz, dieselben geradezu zu einer Art intelligenter Miniaturmenschen stempelten. Diese „anthropomorphistische Richtung“ der Tierpsychologie erschien umso gefährlicher, als sie dem Phantasiebedürfnis des Laien entgegenkam und da sie, wie gesagt, auch von

¹ Brehm, Illustriertes Tierleben, 1. Auflage Leipzig und Wien 1863—69, (Insekten von Taschenberg).

² Büchner, Aus dem Geistesleben der Tiere. — Berlin 1876.

³ Marshall, Leben und Treiben der Ameisen. — Zool. Vorträge 3 u. 4.

ersten Naturforschern vertreten wurde: sie hat denn auch eine zeitlang besonders in naturphilosophischen Kreisen Anklang gefunden und ist in populären Darstellungen des Insektenlebens und in der Tagespresse bis auf den heutigen Tag nicht völlig ausgestorben. In der Wissenschaft dagegen erlitt diese anthropomorphistische Pseudo-Tierpsychologie — wenigstens soweit sie das Insektenleben betraf — allsbald einen vollständigen Zusammenbruch, zu welchem die vernichtenden Kritiken von Fabre¹ und Wasmann² seinerzeit wohl das Meiste beitrugen. Noch allgemeiner aber — in weitesten wissenschaftlichen Kreisen — wurde die Reaktion gegen den Antropomorphismus, als um die Wende des Jahrhunderts Bethé³ und seine Anhänger mit ihrer „Reflextheorie“ hervortraten, welche die Insekten als bloße „Reflexmaschinen“ erklärte und diesen Geschöpfen samt den übrigen niederen Tieren, psychische Qualitäten rundweg absprach. Bekanntlich hat jedoch diese Reflextheorie bei den gründlichen Kennern des Insektenlebens ebensowenig Anklang gefunden, wie seinerzeit die Anschauungen eines Büchner, Marshall usw. und wurde, wenigstens in ihrer Anwendung auf das Leben der Ameisen und Bienen, von Forschern wie Wasmann,⁴ Forel⁵, v. Buttel-Reepen⁶ u. a. als weit über das Ziel hinauschießend vollständig widerlegt.

Ein wie kurzes Dasein dieser Lehre somit auch beschieden war, so hatte sie doch als „fruchtbarer Irrtum“ das eine Gute, daß durch den Prinzipienstreit, den sie entfachte, die Frage nach den wissenschaftlichen Grundlagen der Tierpsychologie einmal in den Vordergrund der Diskussion ge-

¹ Fabre, Souvenirs entomologiques, 2ème série, X — Paris 1879.

² Wasmann, Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen, III. Abschnitt: zur Psychologie der Ameisengesellschaften. — Münster 1891.

— Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. — Stuttgart 1899. (2. Auflage 1909).

³ Bethé A., Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? — Arch. f. d. ges. Physiologie 70, 1898.

— Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen und Bienen. Ebenda 79, 1903.

— Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. Biol. Centralblatt 22. 1902.

⁴ Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. — Stuttgart 1899 (2. Auflage 1909).

— Nervenphysiologie und Tierpsychologie. Biol. Centralbl. 21, 1899.

— Noch ein Wort zu Bethés Reflextheorie. — Ebenda 22, 1901.

⁵ Forel, Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes. F. V. — Riv. Sc. Biol. Como 1900—1901.

— Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. — München 1901 —.

— Nochmals Herr Dr. Bethé und die Insektenpsychologie. — Biol. Centralbl. 23, 1903.

⁶ v. Buttel-Reepen. Sind die Bienen Reflexmaschinen? - Leipzig 1900.

rückt wurde. Nach dem gänzlichen Zusammenbruch der anthropomorphistischen Richtung erschien die sogenannte „Analogieschlussmethode“ nicht allein in ihrer Anwendbarkeit auf die Reaktionen der niederen, sondern auch der höheren Tiere unheilbar kompromittiert; insbesondere wurde man sich endgültig darüber klar, daß bei niederen Tieren, wie Insekten, deren Organisation und physiologisches Verhalten in so hohem Maße von der unsrigen abweicht, mit den Begriffen der introspektiven Psychologie: Bewußtsein, Wille usw. offenbar gar nichts anzufangen sei. Man begann sich daher nach Kriterien umzusehen, welche gestatten würden, das Verhalten solcher Geschöpfe in objektiver Weise, d. h. unabhängig von jedem menschlichen Subjektivismus, zu analysieren und psychophysiologisch zu bewerten.

Es giebt nun in der Tat eine Kategorie von psychischen Erscheinungen, welche einer objektiven Analyse (im obigen Sinne) unbedingt zugänglich sind, und das sind die Gedächtnisphänomene, oder wie wir sie mit Semon ohne Präjudiz bezeichnen können, die Aeußerungen der Mneme: Wir sind heute — dank der Anwendung verbesserter Untersuchungsmethoden — in der Lage, wohl in allen Fällen mit einem hohen Grade von Sicherheit durch das Experiment zu entscheiden, ob eine bestimmte tierische Reaktion auf vorgängiger Erwerbung von Gedächtniseindrücken (Engrammen nach Semon) also auf Erfahrung beruht (bezw. durch Erfahrung mitbedingt wird) oder nicht. Zwei Beispiele mögen dies zeigen:

Die bei uns häufige blutrote Raubameise (*Formica sanguinea*) pflegt organisierte Raubzüge gegen die Brut einer kleineren, schwarzen *Formica*-Art (*F. fusca*) zu unternehmen, wobei sie sich einer charakteristischen Kriegstaktik bedient. Die erbeuteten *Fusca*-Puppen werden von den *Sanguinea* nicht als Fraßobjekte behandelt, sondern aufs sorgfältigste, wie die eigene Brut gepflegt und zu Hilfsameisen, sogenannten „Sklaven“ auferzogen. An sich betrachtet, könnte es sich nun bei dieser Sklaverei (Dulosis) sehr wohl um eine intelligente, durch die Erfahrung erworbene Gewohnheit handeln; es wäre z. B. denkbar, daß die jungen *Sanguinea* das Räuberhandwerk und das Zuchtverfahren von Generation zu Generation immer wieder aufs Neue von ihren älteren, erfahrenen Schwestern erlernen würden. Die Frage wurde durch ein einfaches Experiment Wasmanns¹ ein für allemal entschieden. Dieser Forscher isolierte nämlich

¹ Wasmann, Das Gesellschaftsleben der Ameisen I. — Münster 1915. (S. 202).

im Jahre 1889 eine Anzahl ganz junger, eben aus der Puppe geschlüpfter Raubameisen und bildete aus ihnen eine künstliche „Autodidakten-Kolonie.“ Als er nun diesen „Autodidakten“ später eine Anzahl *Fusca*-Puppen reichte, da zogen sie dieselben ganz ebenso wie ihre angeblich „erfahrenen“ älteren Genossinnen zu Sklaven auf, obschon sie darin keinerlei Unterricht genossen hatten und somit unmöglich eine Ahnung von der Zweckmäßigkeit ihres Tuns haben konnten. Die Sklaverei von *F. sanguinea* ist somit keine intelligente erworbene Gewohnheit, sondern eine ererbte Artreaktion, die bei allen Individuen der gleichen Species primär, d. h. gänzlich unabhängig von vorgängiger Erfahrung, als automatische Handlung, in Erscheinung tritt.

2) Nun aber das Gegenbeispiel:

Bei der Beobachtung eines solchen Sklavenraubzuges, dessen Zeuge ich eines Tages wurde, war mir aufgefallen, mit welcher Sicherheit die *Sanguinea* den mehr als 20 m weiten Weg von dem geplünderten *Fusca*-Nest nach ihrer Raubburg zurücklegten. Handelt es sich vielleicht auch hier um einen erblich angeborenen Mechanismus, etwa um einen geheimnisvollen „Nestropismus“, „Homing instinct“ oder dergleichen? Mit nichten! Denn als ich einige *Sanguinea*, die den betreffenden Feldzug nicht mitgemacht hatten, sondern die zu Hause geblieben waren, direkt von ihrem Nest wegging und in der Nähe des geplünderten *Fusca*-Nestes aussetzte, da irrten diese Individuen stundenlang ratlos im Kreise herum und zeigten sich gänzlich unfähig nach Hause zurückzufinden! Die Heimkehrfähigkeit unserer Sklavenräuber beruht somit nicht auf einem angeborenen und als solcher fix und fertig mit auf die Welt gebrachten Mechanismus, sondern ist eine individuelle Gedächtnisleistung, zu deren Zustandekommen unbedingt ein vorgängiger Erwerb individueller Erinnerungsbilder (Engrammkomplexe nach Semon)¹ von der Beschaffenheit des beim Hinweg zurückgelegten Terrains erforderlich ist. —

Das Gedächtnisexperiment oder, wie ich² es genannt habe, der „Mnemische Versuch“ führt uns somit dazu, die komplizierten Verrichtungen der Insekten in zwei prinzipiell ganz verschiedene Kategorien zu scheiden, nämlich

1. in erblich vorgebildete Artreaktionen, von Forel³ als primäre oder hereditäre Automatismen bezeichnet, und

¹ Semon R. Die Mneme. — Leipzig 1905.

² Brun R. Die Raumorientierung der Ameisen. — Jena 1914.

³ Forel A. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. A. a. O.

2. Individuell erworbene Reaktionen, — plastische Gehirntätigkeiten (oder kurz: „Plastizismen“) von Forel.

Unter einem hereditären Automatismus verstehen wir eine generelle, d. h. bei sämtlichen Individuen der gleichen Art in genau gleicher Weise sich abspielende Reaktion auf einen spezifischen Reizkomplex, eine spezifische Artreaktion, die auf einem im Nervensystem des Tieres erblich vorgebildeten Mechanismus beruht. Dem gegenüber handelt es sich beim Plastizismus um eine individuell angepasste Reaktion auf nicht spezifische Reizkomplexe, für deren zweckmäßige Beantwortung im Nervensystem des Tieres kein fertig vorgebildeter Mechanismus bereit liegt, sondern die erst im Laufe des individuellen Daseins („embiontisch“ wie Ziegler¹ sagt) auf Grund vorausgegangener und im Gedächtnis fixierter Erfahrungen erworben (bezw. „erlern“) wurde. In unsern obigen Beispielen wäre also die Sklaverei von *F. sanguinea* als hereditärer Automatismus zu bezeichnen, wogegen die Heimkehrfähigkeit, das Orientierungsvermögen, von welchem die gleichen Tierchen anlässlich ihres Sklavenraubzuges Zeugnis ablegten, zweifellos ein plastisch-psychisches Einschießel in den automatischen Ablauf jenes Mechanismus, kurz einen Plastizismus darstellt.

Die Einteilung des tierischen Verhaltens in hereditär-automatische und plastische Tätigkeiten hat sich nun nicht nur in der vergleichenden Psychologie, sondern in der Biologie überhaupt als ungemein zweckmäßig erwiesen.

Dieselbe fußt, wie wir sahen, ausschließlich auf dem Kriterium der Mneme, also auf der einzigen psychischen Funktion, welche auch beim Tiere einem objektiven Nachweis und einer streng physiologischen Analyse zugänglich ist. Nun lehrt anderseits unsere Selbstbeobachtung (Introspektion), daß dieselbe schon beim Tiere objektiv erfaßbare Funktion auch die notwendige Vorbedingung des Zustandekommens aller derjenigen höheren Gehirntätigkeiten darstellt, welche bei uns mit Bewusstsein einhergehen, die wir also als psychische im engeren Sinne zu bezeichnen pflegen: Es giebt kein Bewußtsein ohne die mitschwingende Erinnerung früheren Erlebens! M. a. W.: Die individuelle Mneme ist zugleich die „integrative Funktion des Psychischen. Es erscheint daher nicht allein gerechtfertigt, sondern im Interesse einer wirklich wissenschaftlichen Tierpsychologie nachgerade dringend geboten, die Annahme eigentlich „psychischer“ Qualitäten bei niederen Tieren fortan ausschliesslich an den

¹ Ziegler, E. H. Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. — Jena 1910.

strikten Nachweis des Individualgedächtnisses zu knüpfen und also von „psychischen“ Reaktionen nur da zu sprechen, wo wir individuell erworbene („embiontische“ Engrammekphorien¹) nachzuweisen vermögen. Denn nur auf dem Boden einer solchen, objektiv-physiologischen Definition des Psychischen, welche von der „Bewußtseinsfrage“ von vornherein abstrahiert, erscheint die Tierpsychologie ihres früher oft so problematischen Charakters endgültig enthoben und ein für allemal auf die Basis einer exakten biologischen Wissenschaft, nämlich einer experimentellen Physiologie der erworbenen Mneme gestellt².

Die obige Einteilung der tierischen Reaktionen bietet aber auch noch einen andern Vorteil; sie liefert uns nämlich die Grundlage für eine exakte biologische Definition des Instinktbegriffs: Die überwiegende Mehrzahl aller Biologen hat sich heute dahin geeinigt, unter einer „Instinkthandlung“ ausschließlich einen hereditären Automatismus zu verstehen, d. h. eine in der angebornen Organisation des Nervensystems der betreffenden Spezies vorgebildete Artreaktion, die bei Einwirkung bestimmter spezifischer Sinnesreize ohne jede vorgängige Erfahrung zur Auslösung (Ekphorie) kommt und sich im Prinzip mit der nämlichen mechanischen Gesetzmäßigkeit abwickelt, wie etwa ein komplizierter Kettenreflex im Rückenmark. Wir können diesen Sachverhalt nicht besser charakterisieren als durch den ebenso kurzen wie treffenden Ausspruch des berühmten Physiologen Ewald Hering:³ „Instinkt ist das Erbgedächtnis der Art!“

Noch eines, bevor wir diese theoretische Erörterung schließen! Es wurde soeben angedeutet, daß zwischen dem Ablaufmechanismus eines Instinktes und eines Reflexmechanismus eine gewisse unverkennbare Analogie bestehe. Diese Analogie ist denn auch den Biologen nicht entgangen und einige Forscher, wie

¹ Engramm (Semon) = Eindruck, Ekphorie = Wiederauslösung eines Gedächtniseindrucks bei Wiederkehr einer ähnlichen Erregungssituation wie diejenige, welche seinerzeit engraphisch gewirkt hatte.

² Tatsächlich, (wenn auch nicht immer theoretisch bewußt) hat sich denn auch die Tierpsychologie, soweit sie überhaupt Anspruch auf Wissenschaftlichkeit erheben konnte, längst auf den Boden dieser Definition gestellt: Die gesamte „Behavior-Psychologie“, ferner die sogenannte „Residuenlehre“ der mit tierpsychologischen Untersuchungen beschäftigten Fachpsychologen läuft (was man auch dagegen sage) im Grunde einzig und allein auf den Nachweis der Wirksamkeit individuell-mnemischer Residuen im Verhalten der Tiere hinaus. (Brün, R., Nochmals die wissenschaftlichen Grundlagen der Ameisenpsychologie — Biol. Centralbl. 38, 1918).

³ Hering, Ew. Ueber das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organischen Materie. — Sitzber. Wiener Akad. Wissensch. 1870.

Spencer, Loeb, Driesch, Lloyd Morgan u. a. haben die Instinktautomatismen geradezu als „komplizierte Reflexe“ definiert. Eine solche Identifizierung ist jedoch meines Erachtens aus verschiedenen Gründen nicht wohl zulässig: Erstens schon deshalb nicht, weil dieselbe lediglich den motorischen Ablaufmechanismus, nicht aber auch die inneren energetischen Bedingungen der beiden Automatismen berücksichtigt: Ein Reflexmechanismus ist ausschließlich von der äußern Reizsituation abhängig, d. h. er tritt zwangsmäßig in Aktion, sobald die bezüglichen spezifischen Sinnesreceptoren erregt werden. Die Auslösung (Ekphorie) eines Instinktes dagegen ist außerdem noch an bestimmte (vielfach noch gar nicht näher erforschte) innere Bedingungen gebunden, welche wahrscheinlich letzten Endes auf gewissen Veränderungen im Blutchemismus, wie sie durch die Tätigkeit der inneren Sekretion erzeugt werden, beruhen. Ein Ameisenweibchen z. B. wirft seine Flügel erst ab, nachdem es befruchtet ist; die Begattung zahlreicher Tiere, u. a. sämtlicher Insekten, ist an eine bestimmte Brunst- oder Schwärmzeit gebunden, u. s. w.

Zweitens ist meines Erachtens auch der Ablaufmechanismus von Instinkten und Reflexen nicht der nämliche: Reflex ist unmittelbare Reizbeantwortung und daher seiner Natur nach einphasig, eine bloße Teilerscheinung innerhalb eines umfassenderen Geschehens: er erlischt, sobald der auslösende spezifische Reiz erloschen ist. Demgegenüber trägt der Instinktmechanismus den Charakter eines fortlaufenden mehrphasigen Geschehens, wobei das Individuum als Ganzes, als Person, handelnd auftritt. Eine Handlung aber wird niemals durch einen einzigen Reiz in Gang erhalten, sondern entsteht erst durch koordinierte Wechselwirkung zwischen verschiedenartigen Sinnesorganen. Der Instinkt benutzt zum Zwecke seiner Realisation verschiedene, vorgebildete Reflexmechanismen, indem er sie, unter fortgesetzter Kontrolle der jeweils entstehenden Situation durch die Sinne, nach einem im Erbgedächtnis gleichsam vorgezeichneten Plane, in bestimmter Reihenfolge zu einem köheren Ganzen „integriert“, entsprechend den Lebensinteressen der betreffenden Art. Die Reflexe stellen somit lediglich das Material dar, womit der Instinkt arbeitet, sie verhalten sich zum Instinkt etwa so, wie die Bausteine zum Haus.

Soviel über die wissenschaftlichen Grundlagen der modernen Tier- und Insektenpsychologie. Ich bin mir bewußt, daß meine diesbezüglichen Ausführungen etwas breiter geworden sind, als ich ursprünglich beabsichtigt hatte; Sie werden mir aber diese

lange Einführung zu Gute halten, wenn Sie bedenken, daß es kaum eine zweite biologische Disziplin giebt, deren Fortschritt so sehr und so lange unter immer fortwuchernden Unklarheiten der Begriffe zu leiden hatte, wie die vergleichende Psychologie.

Um so ruhiger können wir nunmehr, nachdem wir uns über diese Grundbegriffe geeinigt haben, zu unserm eigentlichen Thema übergehen, nämlich zur Untersuchung der Frage, ob und welche psychischen Fähigkeiten sich bei den Insekten nachweisen lassen.

II.

Wir haben im Vorhergehenden die objektiven Kriterien kennen gelernt, wodurch psychische Akte sich von den primitiveren automatischen Nerventätigkeiten unterscheiden. Wenn wir nun diese Kriterien auf die mannigfachen Erscheinungen des Insektenlebens anwenden, so kommen wir allerdings zu dem Schlusse, daß weitaus die meisten der komplizierten Verrichtungen, die wir bei Insekten beobachten, keine nachweisbare psychische Grundlage haben, sondern daß sie im Wesentlichen reine Instinkthandlungen, also hereditäre Automatismen sind. Auch die sozialen Insekten machen im großen und ganzen hievon keine Ausnahme, denn auch der kunstvolle Wabenbau der Bienen und Wespen, der Nestbau der berühmten Weberameise (*Oecophylla*) die ihre eigenen Larven als Weberschifflein und Spinnrocken benutzt, die Pilzzucht der *Attinen*, die „Malzkornindustrie“ der Ernteameisen, die hochspezialisierte Kriegstaktik der Amazonenameisen (*Polyergus*), — kurz nahezu alle jene komplizierten Kunstfertigkeiten, die wir an den Ameisen, Bienen und Wespen so sehr bewundern, sind in Wirklichkeit nichts anderes als in fest eingeschliffenen Bahnen ablaufende hereditäre Automatismen. Wie starr diese Mechanismen zumeist im Erbgedächtnis fixiert sind, davon hat uns namentlich Fabre¹ eine lange Reihe äußerst lehrreicher Beispiele gegeben. Ich greife hier von seinen zahlreichen Beobachtungen nur eine als Paradigma heraus:

Die solitär, resp. nur in unechten Kolonien lebende Mauerbiene (*Chalicodoma*) geht nach Fabre¹ beim Bau ihrer Brutzellen in der Weise vor, daß sie abwechselnd immer ein Stück weit mauert und sodann den halbfertig gestellten Mauercylinder bis zu einer gewissen Höhe mit Honigbrei auffüllt. Ist die Zelle zu genügender Höhe gediehen, so formt sich die Mauerbiene ein rundes Mörtelstück als Deckel zurecht und fliegt, denselben

¹ A. a. O.

sorglich zwischen den Kiefern haltend, an den Rand der fertigen Zelle. Sie betastet noch ein letztes Mal prüfend mit den Fühlern das Innere derselben, wie um sich zu überzeugen, ob alles in Ordnung sei; dann dreht sie sich um, senkt den Hinterleib in die Zelle hinein und legt ein Ei in dieselbe, genau auf die Mitte des Honigbreis. Ist dies besorgt, so dreht sie sich abermals um und stülpt den Deckel auf die Zelle, den sie so dann aufs sorgfältigste glättet und an den Rändern abdichtet.

Eines Tages nun spielte Fabre der Biene einen üblen Streich: Er bohrte nämlich eine soeben zur Bedeckelung fertiggestellte Zelle am Boden vermittelt einer Nadel an, sodaß ein breites Loch entstand, durch das aller Honig auslief. Die Mauerbiene, die inzwischen auf der Suche nach einem passenden Deckel gewesen war, kehrt ahnungslos zurück, den Deckel zwischen den Kiefern. Sie fühlt — gleichsam nur so pro forma — wie gewohnt noch einmal in die Zelle hinein, bevor sie dieselbe mit ihrem Ei beschicken wird. Große Erregung! Die Biene hat augenscheinlich das Unglück entdeckt; sie prüft wieder und wieder, biegt sich nach unten und untersucht das Loch, steigt wieder an den Rand der Zelle, fühlt abermals hinein und ist augenscheinlich ganz ratlos. Dann aber scheint sie plötzlich zu einem Entschluß zu kommen. Was wird sie beginnen? Doch offenbar mit dem mitgebrachten Mörtelstück das Loch zustopfen und die entleerte Zelle wieder mit Honig füllen! Mit nichten! Sie senkt, als ob nichts geschehen wäre, ihren Hinterleib in die entleerte Zelle, legt das Ei hinein (das in die untergehaltene Hand Fabres fällt!) und krönt sodann, wie gewohnt, ihr jetzt natürlich völlig nutzlos gewordenes Werk mit dem Deckel!

So obsessionell, so zwangsmäßig also geschieht der Ablauf dieses Instinktautomatismus, daß er sich sogar bei größten Störungen wider besseres Wissen der Sinne unter allen Umständen durchzusetzen vermag! Sie sehen, von plastischer Anpassung, geschweige denn von irgend welcher, wenn auch noch so dämmerhaften Einsicht in die Zweckmäßigkeit seines instinktiven Beginnens ist bei diesem Insekt auch nicht die geringste Spur vorhanden!

Weshalb aber, werden Sie fragen — weshalb fühlt denn die Mauerbiene vor der Eiablage noch einmal prüfend in die Zelle hinein, wenn sie doch nicht im Stande ist, allfällige Uebelstände, die sie bei dieser letzten Inspektion entdeckte, zu beheben? Diese Prüfung hat lediglich den Zweck, allfällig eingeschmuggelte Kuckuckseier, von einem jener überall umherlauernden Parasiten stammend, wahrzunehmen. Hätte die Biene bei ihrer Ueberprüfung ein solches Parasitenei in der Zelle entdeckt, so hätte sie dasselbe ohne Zweifel sofort beseitigt, denn

mit einem solchen Vorkommnis hatte ihr Instinkt schon von jeher gerechnet und sich daher gegen dasselbe durch einen eigenen Mechanismus geschützt. Eine grobe materielle Beschädigung der fertigen Zelle dagegen, wie sie Fabre künstlich anbrachte, ist der Gattung *Chalicodoma* während ihres ganzen hunderttausendjährigen Erdendaseins niemals vorgekommen und wurde daher in ihrer Erbmneme nicht vorgesehen.

In so starren Formen wie im eben geschilderten Falle wickelt sich indessen das Instinktleben bei den Insekten keineswegs immer ab; vielmehr sind auch bei den Insekten die meisten Instinkte einer gewissen plastischen Anpassung oder Modification fähig, die sich allerdings oft erst nach verhältnismäßig langer Zeitdauer, nach sehr häufiger Wiederholung einer bestimmten Erfahrung und oft nur in sehr geringfügigem Grade geltend macht. Jeder Schmetterlingsjäger weiß aus eigener Erfahrung, daß ein Falter, der nicht mit dem ersten Wurf des Netzes erwischt wurde, sich von nun an sehr viel misstrauischer gegen den Verfolger benimmt, schon auf bedeutend größere Distanz die Flucht ergreift und daher nicht mehr so leicht zu fangen ist. Im allgemeinen kann als Gesetz ausgesprochen werden, daß ein Instinktautomatismus umso weniger plastisch ist, je höher spezialisiert, je fester in allen Einzelheiten seines Ablaufs erblich fixiert, je phylogenetisch älter er ist; umso plastischer dagegen, je weniger fest er in die Bahnen des Erbgedächtnisses eingeschliffen, also je phylogenetisch jünger er ist. Mit andern Worten: Die Plastizität eines Instinktautomatismus steht im umgekehrten Verhältnis zu seiner Spezialisierung und seinem phylogenetischen Alter. So sind z. B. auch bei den sozialen Insekten gerade jene hochspezifischen Instinkte, die wir an ihnen am meisten bewundern, im allgemeinen der geringsten plastischen Modifikationen fähig, während umgekehrt das plastische Anpassungsvermögen dieser Insekten sich gerade bei den unscheinbareren Aeußerungen ihres Instinktlebens am besten bewährt.

Lehrreich ist in diese Beziehung ein Vergleich zwischen den Nestbau- und Brutpflegeinstinkten der Bienen einerseits, der Ameisen andererseits. Bei den Bienen sind diese Instinkte bekanntlich in hohem Maße spezialisiert, d. h. an ganz bestimmte äußere Bedingungen, nämlich an den Bau der Waben gebunden, so sehr, daß sich im Körper dieser Insekten sogar ein besonderer, der Wachszubereitung dienender Chemismus ausgebildet hat. Die Bienen wären denn auch gänzlich außerstande, ihre Brut etwa außerhalb der eigens zu diesem Zwecke konstruierten Honigzellen aufzuziehen, indem sie dieselben beispielsweise einfach frei lagern und so von Mund zu Mund, wie die Ameisen dies tun, füttern würden. Sie vermögen auch nicht

sich selbst eine Wohnhöhlung zu graben, geschweige denn sich ein Nest aus irgend welchem fremdem Material zu bauen und in Ermangelung einer geeigneten künstlichen oder natürlichen Höhlung müsste das ganze Bienenvolk elendiglich zu Grunde gehen. Ganz anders die Ameisen: Auch hier sehen wir zwar bei den einzelnen Arten besondere Bauinstinkte ausgebildet, derart, daß so ziemlich jede einzelne Spezies ihren eigenen charakteristischen Baustyl hat, an dem der Kundige sie schon von weitem erkennt. Aber in Ermangelung der geeigneten Baumaterialien oder unter veränderten klimatischen oder sonstigen Bedingungen vermag sich die Ameise ohne weiteres den Umständen anzupassen, ja, sie ändert ihre typische Bauart nicht selten spontan, ohne besondere Nötigung, so wenn sich z. B. gerade eine besonders günstige Nistgelegenheit bietet, für deren Ausnutzung ihre art-eigene Baukunst sich nicht eignet. So traf ich beispielsweise einmal eine Kolonie der typisch-haufenbauenden *F. pratensis*, die ohne jeden Oberbau einfach unter einer Lage Dachpappe hauste. Man erlebt ferner gar nicht selten die Ueber raschung, ein Nest, das nach seiner charakteristischen Bauart die und die Art zu verraten scheint, von einer ganz andern Spezies besetzt zu finden; das Nest war tatsächlich von der ersteren Art erbaut worden, wurde dann aber von der zweiten Art erobert, bequem gefunden und daher ohne wesentliche Umänderung tale quale als Wohnung übernommen! Ein weiteres Beispiel: Forel¹ verpflanzte einmal eine Kolonie der algerischen Wüstenameise *Myrmecocystus (Cataglyphis) altisquamis* nach Zürich. Diese Ameisen legen in ihrer Heimat hübsche Sandkrater an, deren Eingänge sie weit offen zu halten pflegen. In Zürich wurde ihnen jedoch diese Sitte zum Verhängnis; sie wurden nämlich beständig von den überall umherwimmelnden kleinen *Tetramorium* belästigt, die durch die weiten Eingangstüren scharenweise ins Nest drangen. Diese unangenehme Erfahrung veranlaßte nun die Wüstenbewohner zu einer höchst zweckmäßigen Abänderung ihrer instinktiven Bauweise: Sie verkleinerten ihre Nesteingänge allmählich immer mehr und ließen schließlich nur noch eine ganz enge Oeffnung übrig, hinter welcher ständig ein „Soldat“ Wache hielt.

Ich könnte noch zahlreiche ähnliche Beispiele der Plastizität des Bauinstinktes anführen, — recht hübsche Belege dafür hat u. a. auch Santschi² beigebracht —, doch muß ich mich hier

¹ Forel, Les formicides de la province d'Oran. — Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 30, 1894.

² Santschi, Quelques observations nouvelles et remarques sur la variabilité de l'instinct de nidification chez les fourmis. — Journal f. Psychol. und Neurol. 13, 1908 (Festschrift für Forel).

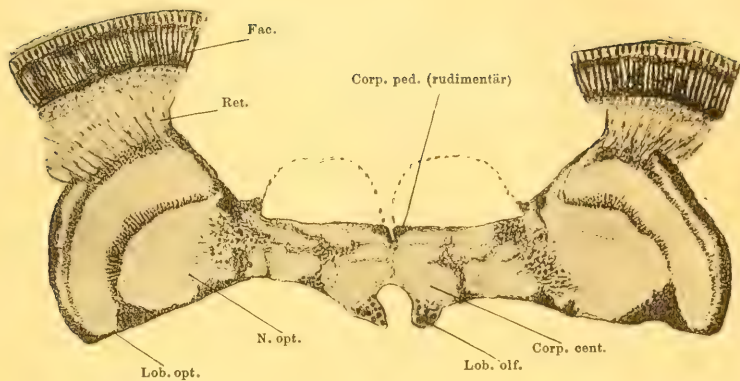


Fig. 2.

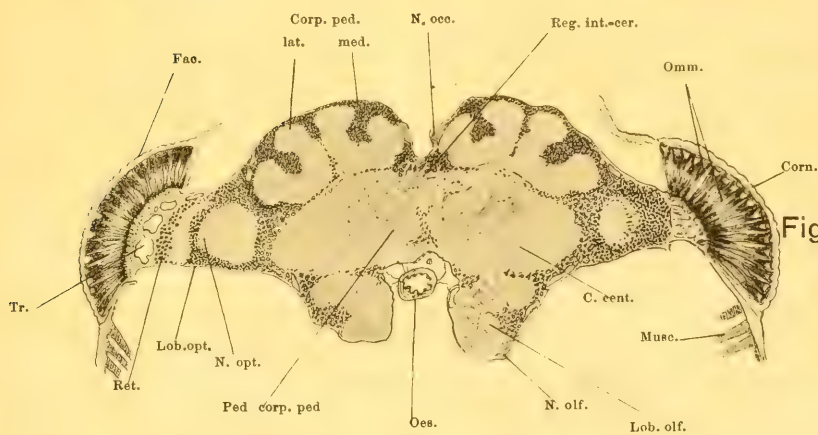


Fig. 1.

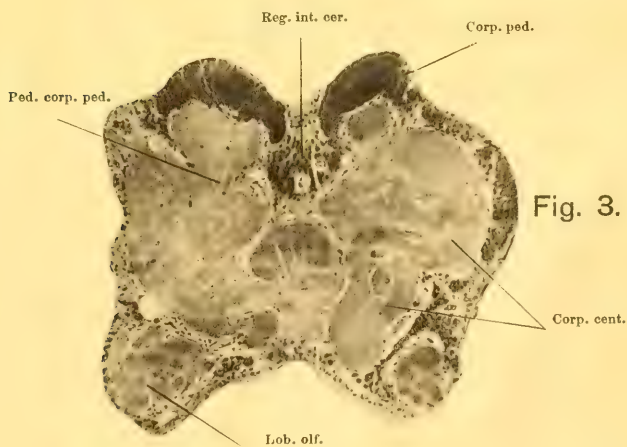


Fig. 3.

Fig. 2. Gehirn (Oberschlundganglion) der Schmeissfliege (*Calliphora vomitoria*). Die Corpora pedunculata fehlen (gestrichelte Linie) bzw. sind nur rudimentär entwickelt. — Vgr. ca. 40 \times .

Fig. 1. Gehirn (Oberschlundganglion) der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) Mächtige Ausbildung und Faltung der Corpora pedunculata Dujardini (*Corp. ped.*). — Vgr. ca. 65 \times .

Fig. 3. Gehirn (Oberschlundganglion) der grünen Laubheuschrecke (*Locusta viridissima*). — Mikrophotogramm. Corpora pedunculata ziemlich mächtig entwickelt, jedoch noch ungefaltet. — Vgr. ca. 30 \times .

mit diesen wenigen Hinweisen begnügen und bemerke nur noch, daß wir es ausschließlich dieser Eigenschaft zu verdanken haben, wenn wir die Ameisen so leicht in künstlichen Nestern verschiedener Konstruktion, sogenannten Formicarien züchten können. —

Auch der Sklavereinstinkt der Ameisen, den wir einleitend als typisches Beispiel einer komplizierten Instinkthandlung erwähnten, ist wenigstens in einer Beziehung, nämlich hinsichtlich seines Objekts, gewisser plastischer Modifikationen fähig: Sie wissen, daß unsere häufigste Sklavenhalterin, die blutrote Raubameise (*F. sanguinea*) die Puppen der kleineren schwarzen *F. fusca* (oder ihrer heller gefärbten Rasse *F. rufibarbis*) zu rauben pflegt. In Ermangelung von *fusca*-Kolonien macht sie sich indessen gelegentlich auch einmal an eine andere *Formica*-Art heran; so konnte ich einmal einen Sklavenraubzug gegen eine ziemlich starke *rufa*-Kolonie in aller Bequemlichkeit in meinem Garten beobachten.¹ Der Sklavereinstinkt von *F. sanguinea* ist somit bezüglich seines Objektes keineswegs starr fixiert.

Handelte es sich in den bisher angeführten Beispielen um plastische Anpassungserscheinungen hinsichtlich des Instinktoobjekts, so kennen wir anderseits bei den Insekten, und zwar nicht etwa nur bei den psychisch höherstehenden sozialen, auch Fälle, wo der Ablaufmechanismus des Instinktes sich in gewisser Hinsicht plastisch erweist, und zwar zunächst mit Bezug auf die Reihenfolge seiner Ablaufphasen. Bei dem oben angeführten Beispiel der Mauerbiene war, wie wir sahen, von Plastizität keine Rede: war doch dieses Insekt nicht einmal fähig, ein Loch im Boden der bis zur Bedeckelung fertig gestellten Zelle auszubessern! Da die Verfertigung des Zellenbodens einer früheren Phase des Bauinstinktes angehört, so hätte die nachträgliche Ausbesserung dieses Defektes gewissermaßen einen Anachronismus bedeutet; diesen einfachen Anachronismus zu begehen, war jedoch die Mauerbiene nicht im Stande, vielmehr war sie gezwungen, diejenigen Phasen des instinktiven Ablaufs, die gerade an der Reihe waren (Eiablage und Bedeckelung der Zelle) sogar gegen das bessere Zeugnis ihrer Sinne unter allen Umständen zu Ende zu führen! Dagegen beobachtete P. Huber einen sehr hübschen Fall eines solchen „rückläufigen Anachronismus“ bei gewissen Raupen, die mit Hülfe einer ganzen Serie sehr verwickelter Bewegungen ein sehr kompliziertes Gespinst verfertigen. Wenn Huber nun eine Raupe, die ihr Gespinst schon nahezu

¹ Brun, Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen. — Biol. Centralbl. 30, 1910.

vollendet hatte aus ihrem Cocon herausnahm und in ein eben erst angefangenes Gespinst setzte, so geriet sie keineswegs in Verlegenheit, sondern spann die noch fehlenden Teile ohne weiteres nach, indem sie die dazu notwendige Bewegungsfolge wiederholte. Umgekehrt dagegen waren Raupen, die aus ihrem erst angefangenen Gespinst in ein schon weiter vorgeschrittenes versetzt wurden, nicht im Stande, dasselbe zu vollenden, also im Ablauf ihrer Instinkthandlung einen „Anachronismus“ nach vorwärts“ zu begehen: Sie konnten somit wohl solche Bewegungsfolgen reproduzieren, die sie in ihrem individuellen Dasein bereits einmal ausgeführt hatten, nicht aber mitten aus der Reihenfolge der betreffenden sukzessiv assizierten Erbengramme heraus ein späteres Engramm ekphorieren (Semon).

Wohl aber beobachtete ich einst einen solchen „Anachronismus nach vorwärts“ bei einer jungen Königin der Roßameise (*Camponotus ligniperdus*), die im Begriffe war, eine neue Kolonie zu gründen.¹ Dieses Weibchen, das ich in einem künstlichen Torfneste hielt, hatte sich daselbst eine hübsche Brutkammer gegraben und war bereits im Besitz eines kleinen Eierpakets, das sie aufs sorgfältigste pflegte und hütete. Eines Tages gab ich ihm nun zwei *ligniperdus*-Puppen in den Brutkessel. Von diesem Augenblick an widmete sich die Königin ausschließlich der Pflege dieser beiden fremden Puppen und vernachlässigte darob ihre eigene Brut vollständig, sodaß dieselbe zu Grunde ging und verschimmelte. Wie ist diese merkwürdige „Instinkttrug“ zu erklären? Die Wahrnehmung von fertigen Puppen ihrer Spezies brachte im Gehirn der einsamen Königin offenbar den einer späteren Phase des Koloniegründungsmechanismus angehörenden Engrammkomplex der Puppenpflege zur Ekphorie, und diese spätere Phase wurde, im Gegensatz zu jenen Raupen, von der psychisch viel höher stehenden Ameise sofort begierig aufgenommen, da die Gegenwart von Puppen eine ganz bedeutende Abkürzung ihrer langen entbehrensreichen Klausur versprach! — Es ist sehr wohl möglich, daß der eigentümliche Instinkt des Puppenraubes, den wir bei den Weibchen mancher sklavenhaltenden Ameisenarten (*Formica sanguinea*, *Polyergus rufescens*, *Harpagoxenus sublaevis* u. a.) bei der Koloniegründung auftreten sehen, phylogenetisch aus einem derartigen Anachronismus, d. h. aus dem dunkeln Bestreben, das Elend der einsamen Koloniegründung abzukürzen, hervorgegangen ist. —

Noch hochwertigere plastische Anpassungserscheinungen

¹ Brun R., Weitere Beiträge zur Frage der Koloniegründung bei den Ameisen. — Biol. Zentralbl. 32, 1912.

können wir bisweilen bei Ameisen beobachten, wenn wir verschiedene sich entgegenwirkende Instinktautomatismen derselben experimentell miteinander in Widerstreit, in Kollision bringen. Das ist z. B. der Fall, wenn zwei verschiedene Ameisenarten, die sich normalerweise aufs heftigste bekämpfen, gezwungen werden, längere Zeit in engem Raume, z. B. in einem Sack oder in einem künstlichen Apparat, zusammenzuleben. Es kommt dann, sofern die betreffenden Arten systematisch nicht allzuweit auseinanderstehen oder biologisch nicht zu einseitig überspezialisiert sind, fast regelmäßig zu einer dauernden Allianz zwischen den beiden Parteien (Forel¹). Man hat diese künstlichen Allianzen früher auf rein geruchsphysiologischer Basis zu erklären versucht, indem man sich vorstellte, daß durch die Mischung der Parteien im Sacke ein neutraler „Mischgeruch“ und somit eine Aufhebung der geruchlichen Gegensätze entstehe. Diese „Mischgeruchtheorie“ hat sich indessen bei genauerer Prüfung als gänzlich unhaltbar erwiesen; es gelang mir² nämlich, mit Hilfe von sorgfältig ausgedachten Experimenten den Nachweis zu erbringen, daß ein solcher Mischgeruch in der Bündniskolonie erst etwa 10 Tage nach vollzogener Allianz entsteht und daß die Parteien sich während dieser ganzen Zeit noch sehr wohl am Geruch zu unterscheiden vermögen! Nicht die Mischung der Nestgeruchstoffe, sondern die Zwangslage ist es also offenbar, welche ursprünglich den Kampfinstinkt der Ameisen hemmte und sie veranlaßte, sich miteinander zu vertragen. Daß dem so ist, geht auch aus einer ganzen Reihe anderer Tatsachen hervor; so z. B. aus dem Umstand, daß die Allianz viel leichter erfolgt, wenn die eine oder beide Parteien zahlreiche Brut oder Königinnen bei sich haben,³ wenn die Zahl der Krieger auf beiden Seiten annähernd gleich ist usw. Ja, noch mehr: Mein Bruder Edgar⁴ beobachtete sogar zweimal den Eintritt einer spontanen Allianz zwischen zwei feindlichen *Rufa*-Staaten, die

¹ Forel, Fourmis de la Suisse. — 1874.

² Brun, Zur Psychologie der künstlichen Allianzen bei den Ameisen. — Biol. Centralbl. 32, 1912.

— Ueber die Ursachen der künstlichen Allianzen bei den Ameisen. — Journ. für Psychol. und Neurol. 20, 1913.

³ So gelang es beispielsweise Kutter, zwei feindliche *Rufa*-Kolonien dadurch zur kampfflosen Vereinigung zu bringen, daß er in der einen Kolonie vorerst die sämtlichen Königinnen der anderen Partei adoptieren ließ. Kutter, H., Zur Biologie von *Formica rufa* und *F. fusca* i. sp. — Biol. Centralbl. 33, 1913.

⁴ E. u. R. Brun, Beobachtungen im Kempthaler Ameisengebiete. — Biol. Centralbl. 33, 1913.

sich im Momente, als sie übereinander herfallen wollten, von einem gemeinsamen dritten Feinde angegriffen sahen! Es ist ferner wiederholt beobachtet worden, daß zwei Ameisen verschiedener Arten (z. B. *F. rufa* und *sanguinea*) die längere Zeit im gleichen Behälter isoliert gehalten wurden, sich schließlich miteinander befreundeten. (Forel, Fielde, Ernst). — Kurz, in allen diesen Fällen von Verbündung zwischen zwei von Natur feindlichen Ameisenarten haben wir es zweifellos mit hochwertigen plastischen Anpassungserscheinungen, nämlich mit einer Ueberwindung gewisser primitiver Instinktautomatismen (Kampfinstinkt) durch die biologisch hochwertigeren sozialen Instinkte, (Brutpflege, Königininstinkt u. a.), die infolge bestimmter neuer Erfahrungen den Sieg über die ersteren davon trugen, zu tun. —

III.

Soviel über die Plastizität der Instinkte bei den Insekten.¹ Dieselbe kommt wie gesagt, wahrscheinlich allen, auch den niederen Formen in geringerem oder größerem Maße zu. Auf primitiverer Stufe ist diese Plastizität im wesentlichen mit jenen Vorgängen identisch, die wir in der Biologie als „Instinktregulationen“ kennen. Wir stoßen nun aber auch im In-

¹ Es giebt auch eine Pseudoplastizität der Instinkte, die mit der erworbenen plastischen Modifikation des Verhaltens auf Grund der Erfahrung und des Individualgedächtnisses nicht verwechselt werden darf. Hierher gehört z. B. die scheinbar freie Wahl, welche die Weibchen gewisser Raubameisen (*F. sanguinea*) bei der Koloniegründung an den Tag legen. *F. sanguinea* kann ihre Kolonien auf nicht weniger als 5 verschiedene Weisen gründen, nämlich

- a) Durch Zweignestbildung, indem eine im Neste befruchtete Königin mit einem Teil der Arbeiter auswandert und ein Zweignest gründet.
- b) Durch Adoption in einer fremden *Sanguinea*-Kolonie.
- c) Durch Adoption in einer *Fusca*-Kolonie.
- d) Durch Puppenraub.
- e) Durch sogenannte „Rauballianz“ mit einer jungen *Fusca*-Königin.

Je nach Gunst oder Ungunst der äußeren Umstände wird bald der, bald jener dieser fünf Wege eingeschlagen. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich dabei keineswegs um ein freies Wahlvermögen, vielmehr haben wir gute Gründe anzunehmen, daß alle diese verschiedenen Varianten nach dem Gesetz der „mnemischen Alternativen oder Dichotomien“ (Semon) im Erbgedächtnis fixiert sind, (wenn auch mit sehr verschiedener Intensität). Je nach der gerade vorliegenden „äußeren energetischen Situation“ wird dann bald die eine, bald die andere dieser mnemischen Alternativen zur Ekphorie gelangen.

sektenreich da und dort (allerdings überwiegend nur bei den Hymenopteren) auf Handlungen, welche keine unmittelbare instinktive Grundlage mehr besitzen, sondern restlos auf dem erworbenen Engrammschatz des Individualgedächtnisses beruhen, und als rein plastische Intermezzi gelegentlich zwischen den automatischen Ablauf jener hereditären Automatismen eingeschoben erscheinen. Unter diesen plastischen Einschiebungen des Individualgedächtnisses sind die mnemischen Vorgänge der räumlichen Orientierung an erster Stelle zu nennen. Wir treffen dieselbe nicht etwa nur bei den sozialen Hymenopteren, sondern bei allen „nestbeständigen“ Insekten, bei denen die Heimkehrfähigkeit, das Vermögen, von ihren Ausflügen zu einem bestimmten Ausgangspunkt (dem Neste) zurückzukehren, zur notwendigen Existenzbedingung geworden ist. So schieben sich ja selbst bei unserer Mauerbiene (*Chalicodoma*), die wir eben als Paradigma des „vollkommenen Instinktautomaten“ kennen gelernt haben, zwischen den Ablauf ihrer starren Nestbaumechanismen in regelmäßigen Intervallen rein plastische Orientierungsepisoden ein, während deren das Tier ausschließlich auf Grund der erworbenen Eindrücke seines Individualgedächtnisses handelt und dabei nach Fabre eine Ortskenntnis verrät, die uns in Erstaunen setzen muß. Wir ersehen daraus die wichtige Tatsache, daß bei den Insekten selbst eine vollkommene Starrheit der Instinkte keineswegs unvereinbar mit relativ hochentwickelten psychischen Fähigkeiten ist, indem das gleiche Insekt, das uns auf einem gewissen Felde seiner Lebenstätigkeiten als vollkommener Instinkt-, ja Reflexautomat erscheint, auf einem anderen Gebiete (Raumorientierung) überraschende psychische Fähigkeiten, insonderheit hinsichtlich des sinnlichen Gedächtnisses, an den Tag legen kann.

Ueber das Orientierungsvermögen der nestbauenden Hymenopteren (Wespen, Bienen, Hummeln und Ameisen) ist im Laufe der letzten 50 Jahre eine umfangreiche Literatur entstanden. Die wesentlichsten Ergebnisse dieser Untersuchungen, die sich über ein halbes Jahrhundert erstrecken, lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen:

I. Bezüglich der fliegenden Hymenopteren: Es steht fest, daß die Bienen, Hummeln und Wespen sich noch aus einer Entfernung von 4 km mit großer Sicherheit zum Stocke zurückzufinden vermögen. (Fabre, Bethe, v. Buttel-Reepen, Young, Romanes, Marchand, Kathriner, W. Wagner, Bonnier u. a.) Diese staunenswerte Orientierungsfähigkeit beruht nicht (wie Fabre und Bethe

meinten) auf einer geheimnisvollen „unbekannten Richtungskraft“¹, sondern im wesentlichen auf einem hochentwickelten visuellen Ortsgedächtnis, d. h. die Insekten werden bei ihren Fernflügen durch bestimmte assoziierte Erinnerungen (Engramme) ihres Gesichtssinnes geleitet. In zweiter Linie scheint dabei, besonders beim Wieder-Anfliegen zum Neste, das oft mit großer Präzision erfolgt (Fabre, Bethe, Ferton², W. Wagner u. a.) auch der Muskelsinn, bzw. das kinästhetische Gedächtnis beteiligt zu sein. Die Insekten erwerben sich dieses Ortsgedächtnis sukzessive und vervollkommen dasselbe, indem sie die Umgebung ihres Nestes ganz allmählich, durch immer weiter ausgedehnte „Orientierunsflüge“ (das sogenannte „Vorspiel“ der Bienen im Frühjahr!) kennen lernen. (v. Buttel, Bates³, C. u. E. Peckham⁴). In der Tat sind junge, eben ausgeschlüppte Bienen schon aus einer Entfernung von nur 30—40 m nicht mehr im Stande, sich zum Stock zurückzufinden (v. Buttel) und beweisen auch alte, „eingeflogene“ Bienen sofort die nämliche Unfähigkeit, wenn ihr Stock über Nacht an einen entfernten fremden Ort versetzt wurde. Aus zahlreichen Beobachtungen von Forel⁵ u. a. geht ferner hervor, daß Bienen, Wespen und Hummeln sehr wohl im Stande sind, an einen bestimmten Ort, wo sie einmal etwas gefunden haben, zurück zu kehren und daß sie dabei sogar deutliches Zeitgedächtnis bekunden. So beobachtete Forel beispielsweise, wie sein Familienschwärm eine Zeit lang regelmäßig zur Frühstück- und Vesperzeit, wenn sich Confitüre darauf befand, von einer Schar Bienen besucht wurde. Anfänglich waren die Tierchen auch zur Mittagszeit erschienen, hatten aber diese Mittagsbesuche bald eingestellt, da sie nichts Süßes fanden. Daß sie nicht etwa direkt vom Geruch der Süßigkeiten aus der Ferne angezogen wurden, bewies Forel schlagend, indem er eines Tages den Vespertisch wie sonst decken ließ, ohne aber diesmal Confitüre darauf zu stellen. Die Bienen kamen aber trotzdem zur be-

¹ Darwin hatte seinerzeit zur Erklärung der Heimkehrfähigkeit der Bienen die Möglichkeit einer „magnetischen Kraft“ in Betracht gezogen und daher allen Ernstes vorgeschlagen, die Tiere durch Anbringen einer Magnethöhle am Körper zu desorientieren. Alle Versuche welche Fabre und später Bethe in diesem Sinne unternahmen, fielen jedoch (wie es nicht anders zu erwarten war) vollkommen negativ aus.

² Ferton, Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères 3ème série, Ann. Soc. Ent. France 74, 1905. — 4ème série 77, 1908.

³ Bates, The naturalist on the River Amazone. — London 1878.

⁴ Peckham, C. u. E. On the instincts and habits of the solitary wasps. — Wiskonsin 1899. (Deutsch: Berlin 1904).

⁵ Forel, Das Sinnesleben der Insekten. — München 1910.

stimmten Stunde wieder und durchsuchten aufs hartnäckigste alle Gegensände auf dem Tische!

II. Was die Fernorientierung der Ameisen betrifft, sind bei derselben in erster Linie der Kontaktgeruchssinn und der Gesichtssinn, (letzterer indessen nur bei den mit verhältnismäßig guten Augen ausgestatteten Arten), daneben aber auch der Muskelsinn und der einfache Berührungssinn beteiligt. Die meisten schlechtsehenden Arten (so unsere *Lasius*- und *Myrmica*-Arten, ferner die tropischen *Dorylinen* sind im Stande, einander auf der Geruchsspur zu folgen (Bonnet, Latreille, Lespès, Forel, Belt); dabei nehmen sie nicht nur die Spur als solche, sondern auch deren relative Richtung (vom Nest weg — zum Nest hin) wahr (Bethe), und zwar erkennen sie die Richtung an der Zu- bzw. Abnahme des Nest- bzw. Futtergeruches nach beiden Richtungen (Brun 1914).¹ Forel² machte ferner wahrscheinlich, daß die Fühler der Ameisen beim Kontakt mit den Gegenständen der Umwelt nicht nur deren Geruch, sondern zugleich auch die Form der berührten Objekte und die sonstigen taktilen Eigenschaften derselben wahrzunehmen vermögen, daß es sich da m. a. W. um einen kombinierten topochemischen Geruchssinn handelt. Es gelang mir dann in der Tat 1916³, diese Forel'sche Theorie in allen Einzelheiten zu bestätigen und insbesondere den exakten experimentellen Beweis zu erbringen, daß die Ameisen sich bei künstlicher Ausschaltung aller sonstigen Orientierungsmittel sogar ausschließlich auf Grund sukzessiv assoziierter topochemischer Engramme im Raume zu orientieren vermögen, indem sie die verschiedenartige topochemische Beschaffenheit eines Terrains, über welches sie gewandert sind, in bestimmter Reihenfolge ihrem Gedächtnis einprägen. Im weiteren zeigte ich (1914 und 1916), daß die Ameisen, wenigstens die *Formica*-Arten, auch über ein recht gutes kinästhetisches Gedächtnis verfügen, daß sie sich beispielsweise erinnern, an einer bestimmten Stelle ihres Weges nach links oder nach rechts abgebogen oder aufwärts- bzw. abwärts gestiegen zu sein.⁴ Sie unterscheiden ferner die Sinneseindrücke des linken Fühlers

¹ Brun R. Die Raumorientierung der Ameisen. — Jena 1914.

² Forel, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten, mit einem Anhang über die Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes bei jenen Tieren. 2. Aufl., München 1902.

³ Brun, Weitere Untersuchungen über die Fernorientierung der Ameisen. Biol. Centralbl. 36, 1916.

⁴ Letzteres hatte schon Gourmont behauptet, ohne indessen seine Annahme durch experimentelle Beweise zu stützen. (Gourmont, R. de, Le sens topographique chez les fourmis. — Revue des Idées 1909).

von denjenigen des rechten und sind im Stande, konstant einseitig wahrgenommene Tasteindrücke (z. B. ein an ihrer Fährte angebrachtes Papiergelande) fest mit der bezüglichen Wegrichtung zu assoziieren und sich bei künstlicher Ausschaltung aller sonstigen Orientierungsmittel ausschließlich auf Grund dieses lokalisierten Tastengramms zurechtzufinden (Brun 1914). Bei den relativ gut sehenden Arten (*Formica*) tritt an die Stelle der Geruchskomplexe als Anhaltspunkt bei der Orientierung in erster Linie ein räumlich scharf auf der Netzhaut lokalisierter Gesichtseindruck, das Bild der Sonne, oder eines andern leuchtenden entfernten Objektes, das dem einsam wandernden Insekt gleichsam als Lichtkompaß dient (Lubbock¹, Turner², Wasmann³, Viehmeyer⁴, Santschi⁵, Brun⁶). Bei der Rückkehr wird das beim Hinweg aufgenommene Lichtengramm auf die korrespondierenden bzw. reziproken Sinnesstellen des des andern Auges revertiert, was dann natürlich zur Folge hat, daß der Rückmarsch parallel zum Hinweg erfolgt, und das Tier ziemlich genau wieder zu seinem Ausgangspunkt zurückführt. Hierauf beruht der sogenannte „Parallellauf“ von Piéron oder wie Santschi ihn nannte, „das Phänomen der virtuellen Orientierung“ nach seitlichem Transport: Wird eine einzelne heimkehrende Ameise an irgend einer Stelle x abgefangen und mehrere Meter seitwärts auf einen Punkt x1 (jedoch auf gleichartiges Terrain) versetzt, so setzt sie ihre Reise meist in der nämlichen absoluten Richtung des Raumes fort, die sie zuvor inne hatte, und zwar noch ungefähr so weit, als der Distanz x—N entspricht, die sie ohne Transport noch bis zum Neste zurückzulegen gehabt hätte; dann erst bemerkt

¹ Lubbock J. (Lord Avebury). *Ants, Bees and Wasps*. — London 1881.

² Turner C. H., *The homing of ants*. — *Journ. of compr. Neurol. and Psychol.* 1907.

³ Wasmann, *Zum Orientierungsvermögen der Ameisen*. — *Allg. Zeitschr. f. Entomol.* 1901. *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*. — *Stuttgart* 1909 (2. Aufl.).

⁴ Viehmeyer H., *Beobachtungen über das Zurückfinden von Ameisen zu ihrem Nest*. — *Zeitschrift f. Entomol.* 1900.

⁵ Santschi F., *Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis*. — *Revue Suisse de Zool.* 19, 1911. *Comment s'orientent les fourmis*. — *Ebenda* 21, 1913. — *A propos de l'orientation virtuelle chez les fourmis*. — *Bull. Soc. biol. nat. Afrique du Nord* V, 1913. — *L'œil composé considéré comme organe d'orientation chez la fourmi*. — *Rev. zool. Africaine* 3, 1913.

⁶ Brun, *Die Raumorientierung d. Ameisen*. - Jena 1914. - *Das Orientierungsproblem im Allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen*. — *Biol. Centralbl.* 35, 1915. — *Le problème de l'orientation lointaine chez les fourmis et la doctrine transendentale de V. Cornetz*. — *Revue Suisse de Zool.* 24, 1916 —.

sie ihren Irrtum und beginnt in weit ausholenden excentrischen Kurven das vermisste Nest zu suchen. M. a. W.: Die Ameise verhält sich bei dem Transportexperiment genau so, als ob sie einen Kompaß hätte, an dem sie die absolute Richtung ihrer Orientierung ablesen könnte und als ob sie einen Schrittmesser (Podometer) besäße, der ihr an jedem beliebigen Orte die noch zurückzulegende Strecke anzeigen würde! Piéron¹, der Entdecker des merkwürdigen Phänomens, glaubte dasselbe anfänglich auf einen besonders fein entwickelten Muskelsinn zurückführen zu müssen, doch zog er, den schwerwiegenden Bedenken von Cornetz Rechnung tragend, in einer späteren Arbeit diese Hypothese zum größten Teile selbst zurück. Cornetz² prüfte dann das Piéronsche Phänomen in einer großen Anzahl von Versuchen nach und konnte dasselbe in allen Einzelheiten bestätigen; anstatt jedoch die wahre Natur desselben zu erkennen, glaubte er hier vor einem Rätsel zu stehen, das uns zur Annahme eines „absoluten inneren Richtungssinnes“ bei den Ameisen zwingen soll. Diese im wahren Sinne des Wortes transzendente Hypothese hielt indessen einer genaueren experimentellen Nachprüfung ebensowenig Stand wie seinerzeit die berühmte „unbekannte Kraft“, die Bethe für die Fernorientierung der Bienen in Anspruch nehmen wollte; sie wurde durch Santschi und mich durch exakte experimentelle Gegenbeispiele vollständig widerlegt, indem wir zeigten, daß das Piéronsche Phänomen, wo immer es auftritt, stets und in allen Fällen auf virtueller Lichtorientierung, also auf dem Lichtkompassinn von Santschi beruht. Besonders schön konnte ich diesen Mechanismus des Lichtkompasses mit Hülfe des von mir ausgedachten „Fixierversuches“ (1914) nachweisen, welcher darin besteht, daß man eine in Sonnenorientierung befindliche Ameise an irgend einer Stelle ihrer Reise durch Ueberstülpen einer Schachtel während einer bestimmten Zeitdauer (1, 1½, 2 Stunden usw.) gefangen setzt. Nach Freigabe wird sie sogleich den Rückmarsch antreten, doch wird jetzt ihre Rückwegrichtung von der des Hinweges um einen bestimmten

¹ Piéron, H., Du rôle du sens musculaire dans l'orientation des fourmis. Bull. Inst. gén. Psychol. 1904. — Le problème de l'orientation envisagé chez les fourmis. — Scientia 1912.

² Cornetz V., Trajets de fourmis et retours au nid. Mém. de l'Inst. gén. Psychol. 1910 — Das Problem der Rückkehr zum Nest der einzeln forschenden Ameise. — Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. 7, 1911. — Ueber den Gebrauch des Ausdrucks „tropisch“ und über den Charakter der Richtungskraft bei den Ameisen. — Arch. f. d. ges. Physiol. 147, 1912. — Observations nocturnes de trajets de fourmis. — Revue Suisse de Zool. 22, 1914. Fourmis dans l'obscurité. — Arch. de Psychol. 14, 1914.

Winkel abweichen, und zwar um genau soviele Bogengrade, als die Sonne mittlerweile am Firmament im umgekehrten Sinne gewandert ist. — Endlich konnte ich nachweisen, daß auch die Ameisen, ebenso wie die Bienen, zweifellos über ein gewisses Maß von echtem Ortsgedächtnis verfügen. Ich versetzte Ameisen direkt vom Nest weg (also ohne vorausgegangene aktuelle Hinreise!) an einen seit Wochen nicht mehr besuchten Ort (ihren ehemaligen Nistplatz). Sie orientierten sich daselbst sehr bald und wanderten auf dem kürzesten Weg nach ihrem mehr als 30 m entfernten Nest zurück. — Im ganzen verraten die Ameisen mit Rücksicht auf die Vielseitigkeit ihrer Orientierungsmittel und vor allem in der außerordentlich zweckmäßig den jeweiligen Umständen angepaßten Anwendungsweise derselben plastische Fähigkeiten, welche denjenigen der übrigen sozialen Hymenopteren kaum nachstehen, ja sie teilweise übertreffen dürften (Brun 1914).

M. H.! Wie wunderbar nun alle diese Orientierungsleistungen — zumal in Anbetracht der winzigen Kleinheit des Insektenhirns — erscheinen mögen, so darf anderseits nicht vergessen werden, daß es sich hierbei lediglich um Manifestationen eines fast automatisch arbeitenden Registrierapparates, nämlich um die Funktionen des sinnlichen Gedächtnisses und des sinnlichen Assoziationsvermögens¹ handelt. Wir kennen indessen aus dem Insektenleben auch einige wenige Tatsachen, die sich nicht mehr allein auf der Grundlage dieser einfachsten psychischen Tätigkeiten erklären lassen, sondern die, über die unmittelbare Sinneserfahrung hinaus, auch ein gewisses, wenn auch primitives Schlußvermögen zu verraten scheinen.

Ein Beispiel:

Forel² reichte Bienen, die auf einem Dahliabeete weideten, Honig auf verschieden gefärbten, ganz roh imitierten Papierblumen. Nachdem endlich einige der Bienen den Honig durch Zufall entdeckt hatten, wurde schließlich der ganze Schwarm von den natürlichen Blumen auf die Papierblumen abgelenkt, stürzte sich gierig auf sämtliche Artefakte und kehrte erst dann

¹ Das sinnliche Assoziationsvermögen ist, streng genommen, keine psychische Qualität für sich, sondern lediglich eine notwendige Begleitfunktion des Gedächtnisses: Die Engramme assoziieren sich nämlich nicht erst im Momente ihrer Wiedererinnerung (Ekphorie), wie man sich das gewöhnlich vorstellt, sondern bereits im Momente ihrer Entstehung, d. h. bei der originalen Sinneserfahrung, indem alle gleichzeitig ins Sensorium eintretenden Originalerregungen eo ipso einen simultanen Engrammkomplex, alle kontinuierlich ineinander übergehenden Erregungen dagegen einen sukzessiv assoziierten Engrammkomplex hinterlassen (Semons Gesetz der Engraphie).

² Forel, Sinnesleben der Insekten. — München 1910.

wieder zu den Dahlien zurück, nachdem das letzte Honigtröpflein aufgezehrt war. Nun ersetzte Forel zwei der Artefakte durch zwei einfache Stücke roten und weißen Papiers, die in der Form keinerlei Aehnlichkeit mit den künstlichen Blumen hatten und ohne diesmal Honig drauf zu tun. Trotzdem wurden auch diese Papierstücke sofort wieder von verschiedenen Bienen, deren Gehirne offenbar noch von der Zwangsvorstellung des Honigs erfüllt waren, angefliegen und mehrere Minuten lang aufs genaueste untersucht! Analysieren wir diesen Fall genauer: Die Bienen hatten die angenehme Erfahrung eines Honigfundes auf künstlichen Papierblumen gemacht; sie hatten also den sinnlichen Engrammkomplex oder, wie wir laienhaft sagen können, die sinnliche Assoziation „Honiggeschmack — farbige Papierblumen“ erworben. Wir hätten uns nicht darüber gewundert, wenn wir gesehen hätten, daß die Bienen fortan alle gleich oder sehr ähnlich geformten Papierattrappen auf Honig anfliegen. Nun untersuchten sie aber auch beliebig anders geformte Papierstücke, sie hatten also über ihre unmittelbare spezielle Sinneserfahrung hinaus noch etwas wie eine allgemeine Vorstellung, eine sinnliche Abstraktion „Papier“ erworben und auf Grund dieser Abstraktion einen „sinnlichen Analogieschluß“ gemacht, den wir etwa folgendermaßen formulieren können: Wenn auf Papier„blumen“ Honig gefunden wird, so kann solcher auch auf anderem Papier vorhanden sein.

Daß die Bienen (und Ameisen) tatsächlich im Stande sind, solche einfachen sinnlichen Analogieschlüsse zu ziehen, geht übrigens noch aus verschiedenen anderen Beobachtungen hervor. So sahen Forel u. a. wiederholt, wie Bienen, denen an einem bestimmten Fenster Honig gereicht worden war, fortan nicht nur dieses eine, ganz bestimmte Fenster, sondern auch andere (z. T. ganz anders gestaltete) Fenster desselben Hauses, ja sogar entfernt stehender anderer Gebäude eifrig nach Honig absuchten. Aehnliche Vorgänge weiß jeder erfahrene Myrmekologe auch aus dem Ameisenleben zu berichten.

Wir haben es somit hier mit einer psychischen Fähigkeit zu tun, die bereits deutlich über das hinauszugehen scheint, was das unmittelbare sinnliche Assoziationsvermögen zu leisten vermag. Das sinnliche Assoziations- und Erkenntnisvermögen, wie es sich zum Beispiel bei der räumlichen Orientierung der Ameisen und Bienen kund tut, liefert nach Wasmann¹ nichts weiter als eine Reihe von konkreten sinnlichen „Vorstellungen“ (Engrammen), die sich auf ganz bestimmte, individuelle

¹ Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Mit einem Ausblick auf die vergleichende Tierpsychologie. — 2. Aufl., Stuttgart 1909.

Gegenstände und ihre räumlichen und zeitlichen Beziehungen, wie sie in einem gegebenen Moment von dem Tiere erlebt und mit der Präzision eines Registrierapparates engrahiert wurden, beziehen. Diese spezifischen realen Objektvorstellungen treten bei der Wiederkehr der nämlichen oder einer sehr ähnlichen Situation wieder im Sensorium des Tieres auf und veranlassen automatisch die gleiche Reaktion. Bei dem oben analysierten sinnlichen Abstraktions- und Analogieschlußvermögen dagegen handelt es sich bereits um eine generelle Auffassung der Objekte nach allgemeinen Merkmalen, um eine — wenn auch rudimentäre — Fähigkeit, von dem seinerzeit in seinen besonderen sinnlichen Beziehungen registrierten individuellen Realobjekt abzusehen und auch bei andern, nur entfernt ähnlichen Objekten ähnliche Beziehungen zu vermuten¹. Eine eigentliche Denkfähigkeit setzt dieser Vorgang jedoch noch keineswegs voraus, vielmehr lassen sich die betreffenden Erscheinungen ganz ungezwungen durch die Gesetze der mnemischen Homophonie erklären. —

Zum Schluß möchte ich Ihre Aufmerksamkeit noch auf eine hervorstechende Eigenschaft der psychischen Prozesse bei den Insekten hinlenken, auf welche in neuerer Zeit besonders Forel hingewiesen hat. Bei allen Handlungen der Insekten nämlich, bei den instinktiven wie bei den plastischen, tritt die Tätigkeit der Aufmerksamkeit einseitig stark in den Vordergrund: Die Tiere lassen sich von einem einmal in ihrem Sensorium ekphorierten Vorstellungskomplex (wenn wir so sagen dürfen) nur schwer ablenken; ihre Aufmerksamkeit nimmt leicht obsessiven Charakter an. Es ist oft förmlich, als ob sie längere Zeit ausschließlich von einer bestimmten „Zwangsidee“ beherrscht wären, deren Verfolgung sie für alle sonstigen Sinneswahrnehmungen vorübergehend blind macht. Andererseits bilden die Insekten, wenn ihre Aufmerksamkeit einmal auf eine neue Sache gelenkt worden ist und sie dabei günstige Erfahrungen gemacht haben, mit überraschender Leichtigkeit neue Gewohnheiten, „sekundäre Automatismen“ (Forel) aus, von denen sie dann später nur sehr schwer wieder abzubringen sind, indem die betreffenden, ursprünglich plastischen Reaktionen alsbald einen ähnlich zwangsläufigen Charakter wie die Instinktshand-

¹Nach Semon ist es sehr wahrscheinlich, daß auf diesem Vorgang der „sinnlichen oder physiologischen Abstraktion“ (welche ihrerseits auf gewissen Eigentümlichkeiten der mnemischen Homophonie beruht) das gesamte Abstraktionsvermögen bis hinauf zur Bildung der abstrakten Begriffe sich aufbaut. Es gibt da alle Uebergänge vom einfachsten bis zum kompliziertesten.

lungen annehmen, d. h. zu sogenannten bedingten Reflexen (Pawlow) werden.

IV.

M. H.! Im Vorhergehenden habe ich Ihnen in allgemeinen Umrissen das wesentlichste von dem mitgeteilt, was Beobachtung und Experiment uns über das Seelenleben der Insekten gelehrt haben. Bei der Kürze der verfügbaren Zeit musste ich es mir leider (bis auf wenige Andeutungen) versagen, Sie, wie ich gerne gewollt hätte, auch en détail mit den experimentellen Methoden bekannt zu machen, welche zur Ermittlung aller dieser Tatsachen geführt haben. Ich kann Ihnen hier nur soviel davon verrateu, daß die betreffenden Versuchsanordnungen zum Teil sehr komplizierte sind, indem auf diesem schwierigen Gebiete nur die genaueste Kenntnis der normalen Biologie und namentlich der Sinnesphysiologie der Versuchstiere, mit welchen experimentiert wurde, und eine peinlich exakte Berücksichtigung aller aus diesen Daten sich ergebenden Möglichkeiten zu einwandfreien Ergebnissen führen konnte.

Es giebt nun aber auch noch einen andern gangbaren Weg, über die psychischen Fähigkeiten eines Geschöpfes einen ungefähren Aufschluß zu erhalten, und das ist die vergleichend-morphologische Methode, also das vergleichende Studium des Seelenorgans, des Gehirns. Was lehrt uns nun die vergleichende Anatomie des Insektenhirns?

Betrachten Sie mit mir diese Fig. 1 (Taf. I), welche einen Frontalschnitt durch das Gehirn, d. h. das Oberschlundganglion einer Waldameise darstellt, so werden Ihnen daran sofort vier zierlich gefaltete semmelförmige Gebilde in die Augen fallen, welche paarweise an der Dorsalseite des Gehirns aufsitzen und einen verhältnismäßig recht bedeutenden Teil des gesamten Querschnitts einnehmen. Es sind dies die sogenannten pilzhutförmigen Körper oder Corpora pedunculata von Dujardin. Dieselben präsentieren sich im Frontalabschnitt als vier tief eingebuchtete bzw. gewundene Massen grauer Substanz vom Typus des flächenförmigen oder Rindengraus, bestehend aus einer äußeren kompakten Schicht sehr dicht stehender Körnerzellen und einer inneren zellarmen Molekularschicht. Die letztere besteht im wesentlichen aus einem unentwirrbaren Filz von Fibrillendigungen und Axonen, welche teils aus den Körnerzellen der Rindenschicht stammen, teils aus allen übrigen Hirnregionen — den Riechlappen, Sehlappen usw. — herbeifließen, um sich um die Körnerzellen aufzusplittern. Von jeder Windung geht daher auch ein mächtiger Nervenstiel (Pedunculus)

in die zentrale Ganglienmasse ab, welcher teils die genannten, aus den Sinnesstätten des Gehirnes stammenden zuführenden Projektionsfasern, teils aber auch massenhalt Associations und Commissurenfasern, sowie zentrifugale Neurone enthält.

Vergleichen Sie mit diesem Bild den untenstehenden Frontalschnitt durch das Gehirn der Schmeißfliege (*Calliphora vomitoria*) (Fig. 2, Taf. I), so werden Sie bei diesen „Proleten unter den Insekten“ die eben geschilderten Gebilde vergeblich suchen; man sieht an den betreffenden Stellen nur eine ganz spärliche Ansammlung von Körnerzellen, während die ganze dorsale Partie des Vorderhirns einfach wie flach abgeschnitten erscheint. Dafür sind hier aber — entsprechend der viel besseren Ausbildung der Augen bei den Fliegen — die Sehlappen (Lobi optici) umso mächtiger entwickelt. Aehnlich verhält sich die Sache auch bei fast allen übrigen nicht sozialen Insekten, wie Lepidopteren, Hemipteren, Orthopteren usw.; bei allen diesen Insektenordnungen sind die Corpora pedunculata im Vergleich zu den Ameisen und Bienen mehr oder weniger rudimentär und stellen bestenfalls nur dorsale Höcker ohne jede Einbuchtung (Faltung) dar, wie Sie dies beispielsweise bei dem hier abgebildeten Gehirn der Heuschrecke sehen (Fig. 3, Taf. I). Aber auch bei den Ameisen sehen wir die oben geschilderte mächtige Entwicklung der pilzhutförmigen Körper nur in der Arbeiter- und (schon in geringerem Maße) in der Weibchenkaste verwirklicht, welche ja auch allein am Staatsleben teilnehmen und jene höheren plastischen Fähigkeiten verraten, die wir oben kennen lernten. Bei den stupiden Männchen dagegen sind diese Organe, wie Forel erstmalig zeigte, rudimentär oder doch stets wesentlich kleiner, als bei den Weibchen und Arbeitern

Wir sehen also, daß die Entwicklung der Corpora pedunculata in der Insektenreihe aufwärts in vollkommener Uebereinstimmung mit den psychischen Fähigkeiten steht, welche wir auf dem Wege der Beobachtung und des Experiments bei den verschiedenen Vertretern dieser Tierklasse nachweisen können: Mächtige Ausdehnung derselben bei den plastisch hochbegabten sozialen Hymenopteren, wesentlich geringere oder rudimentäre Entwicklung derselben bei den übrigen Insekten, deren Leben sich, wie z. B. bei den Fliegen, fast restlos im eng vorgeschriebenen Kreise erbter Instinkt- und Reflexautomatismen abwickelt. Mit Rücksicht auf diese Uebereinstimmung sind wir daher vollauf zu dem Schlusse berechtigt, daß die pilzhutförmigen Körper tatsächlich die morphologischen Substrate der psychoplastischen (geistigen) Fähigkeiten der Insekten sind, indem diese Organe einen phylogenetisch relativ spät auftretenden, funktionell hochwertigen zentralen Reizspeicherungs- und

Assoziationsapparat darstellen, der in jeder Hinsicht dem Großhirn der Wirbeltiere als Analogon an die Seite zu stellen ist. —

Zum Schlusse möchte ich den gegenwärtigen Stand der Forschung über die psychischen Fähigkeiten der Insekten kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1) Die wissenschaftliche Insektenpsychologie basiert, wie die moderne Tierpsychologie überhaupt, ausschließlich auf dem Kriterium der erworbenen Mneme, d. h. auf dem exakten Nachweis des Individualgedächtnisses.

2) Auf Grund dieses Kriteriums müssen wir die komplizierten Handlungen und Verrichtungen der Insekten prinzipiell in zwei ganz verschiedene Kategorien scheiden, nämlich

I. In hereditäre (erblich vorgebildete) Automatismen (Artreaktionen oder Instinkthandlungen), welche ohne jede vorgängige Erfahrung, also ohne „erlernt“ worden zu sein, bei allen Individuen der gleichen Art in der nämlichen stereotypen Weise in Erscheinung treten, — und

II. Individuelle Reaktionen oder plastische Handlungen, welche auf erworbenen Erfahrungen (Engrammen) des Individualgedächtnisses beruhen.

3) Das Leben der Insekten wickelt sich zum größten Teil in den fest eingeschliffenen Bahnen des Erbgedächtnisses ab: Weitauß die meisten der komplizierten Verrichtungen, die wir bei den Insekten bewundern, stellen somit keine psychischen Akte im obigen Sinne, sondern reine Instinkthandlungen dar.

4) Indessen sind wohl die meisten Instinkte der Insekten einer gewissen, wenn auch oft nur sehr geringen plastischen Anpassung bzw. Modifikation fähig, — auf Grund von Erfahrungen, welche während des individuellen Daseins erworben wurden: Wir beobachten solche Anpassungen sowohl hinsichtlich des Instinktobjekts als auch hinsichtlich des Ablaufmechanismus der Instinkte (vor- und rückläufige Anachronismen, Instinktregulationen usw.) Bei den psychisch höher begabten sozialen Insekten kommen auch hochwertigere plastische Instinktanpassungen zur Beobachtung, namentlich dann, wenn wir verschiedene an und für sich in Widerstreit stehende Instinktautomatismen experimentell mit einander in Kollision bringen (künstliche und spontane Allianzen bei Ameisen).

5) Bei manchen Insekten, namentlich bei den psychisch relativ hochbegabten Hymenopteren, stoßen wir bisweilen auch auf Handlungen, welche keine unmittelbare instinktive Grundlage mehr besitzen, sondern die restlos auf dem erworbenen Engrammschatz des Individualgedächtnisses aufgebaut

und als rein plastische Intermezzi zwischen den automatischen Ablauf jener hereditären Mechanismen eingeschoben erscheinen. In erster Linie ist in dieser Beziehung das Orientierungsvermögen, die Heimkehrfähigkeit der nestbeständigen, zumal der sozialen Insekten zu erwähnen, welches hinsichtlich des darin zu Tage tretenden sinnlichen Assoziations- und Gedächtnisvermögens eine bewundernswerte Leistung des kleinen Insektenhirnes darstellt.

6) Bei den höchsten sozialen Hymenopteren lassen sich indessen bisweilen auch psychische Erscheinungen feststellen, welche über diese rein sinnliche Assoziations- und Gedächtnistätigkeit hinaus zu reichen und von einem gewissen sinnlichen Abstraktions- und Analogieschlußvermögen zu zeugen scheinen.

7) Wir können somit, wenigstens bei den höheren Insektenformen, zweifellos die folgenden psychischen Erscheinungen feststellen: Mehr oder weniger weitgehende plastische Anpassungsfähigkeit der Instinkte, ein verhältnismäßig hochentwickeltes sinnliches Gedächtnis¹, welches in besonders schöner Weise bei den staunenswerten Orientierungsleistungen der kleinen Tierchen zu Tage tritt, ferner ein gewisses sinnliches Assoziations- und sogar Abstraktions- und Schlußvermögen. Die psychischen Fähigkeiten der Insekten sind somit im Prinzip durchaus die nämlichen wie diejenigen der Wirbeltiere, nur mit dem quantitativen Unterschiede, daß bei ihnen die Erbmechanismen des Instinktes für gewöhnlich bei weitem überwiegen und die plastischen Tätigkeiten mehr als kürzere Intermezzi zwischen den automatischen Ablauf jener Erbmechanismen eingeschoben erscheinen. Die Annahme irgendwelcher „unbekannter“ oder gar jenseits der Grenzen unseres Naturerkennens liegender (transzendentaler) Kräfte (Bethe, Fabre, Cornetz) ist zur Erklärung der psychischen Aeußerungen des Insektenlebens ebenso entbehrlich wie der naive Anthropomorphismus eines Büchner, Marshall usw. vielmehr kommen wir auch hier durchweg mit den in der Biologie bereits bekannten Sinnesenergien und psychischen Qualitäten aus.

8) Diese auf experimentellem Wege gewonnenen Ergebnisse über das psychische Leben der Insekten decken sich aufs voll-

¹ Ueber den neuesten Versuch des Frankfurter Psychologen Hans Henning, den Insekten (insonderheit den Ameisen), in Wiederanlehnung an Bethe die Mneme abzuerkennen, darf die Wissenschaft ruhig zur Tagesordnung übergehen. Die Henningschen Argumente und Versuche sind in der Tat von so naiver Oberflächlichkeit und zeugen von einem derart krassen Mangel an Sach- und Literaturkenntnis, daß der Forscher, der sich seit Jahrzehnten auf dem schwierigen Gebiete der Insektenpsychologie betätigt hat, dieselben nur als „Versuche mit untauglichen Mitteln“ bewerten kann.

kommenste mit den Ergebnissen der vergleichenden Gehirnmorphologie dieser Tiere, indem die Entwicklung der Corpora pedunculata in der Insektenreihe aufwärts in vollkommener Uebereinstimmung mit den geistigen Fähigkeiten steht, welche wir bei den verschiedenen Vertretern dieser Tierklasse nachweisen können: Mächtige Ausdehnung derselben bei den plasmisch hochbegabten sozialen Hymenopteren, wesentlich geringere oder rudimentäre Entwicklung bei den übrigen Insekten, deren Leben sich fast restlos in den engbegrenzten Bahnen erbter Instinkt- und Reflexautomatismen abwickelt.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Entomologia Zürich und Umgebung](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [5](#)

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

Artikel/Article: [Die psychischen Fähigkeiten der Insekten 293-321](#)