

Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen.

Mit einem Ausblick auf die vergleichende Tierpsychologie.

Von

E. Wasmann S. J.

(Zugleich 164. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Zweite, bedeutend vermehrte Auflage.

Mit 5 Tafeln.



STUTT GART.

E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele).

1909.

—: Alle Rechte vorbehalten. :—

Vorwort zur zweiten Auflage.

Die erste 1899 erschienene Auflage dieser Schrift ist vergriffen, und der Verleger wünschte von mir eine neue Ausgabe derselben. Nur mit Zögern kam ich, zumal bei meinem angegriffenen Gesundheitszustande, diesem Wunsche nach. Es ist in mancher Beziehung leichter, ein neues Buch zu schreiben, als ein Buch, das vor neun Jahren vielleicht ein aktuelles Interesse besaß, neu herauszugeben. Fast könnte es scheinen, als habe die Kritik der Bethe'schen Reflextheorie des Ameisenlebens nur noch ein historisches Interesse. Alle hervorragenden Kenner des Ameisenlebens, auch jene, deren theoretische Ansichten über Tierpsychologie von den meinigen abweichen, haben sich mit mir für die psychischen Fähigkeiten der Ameisen erklärt, wie ich in der Einleitung dieser Schrift kurz zeigen werde; ebenso verhält es sich auch mit den psychischen Fähigkeiten der Bienen. Wenn ich mich trotzdem entschloß, diese Schrift von 1899 neu herauszugeben, so liegt der Hauptgrund darin, daß sie schon in ihrer ersten Auflage keine sogenannte „Streitschrift“ war, sondern zur allgemeineren Orientierung über die Grundzüge der Ameisenpsychologie dienen und zugleich auch Streiflichter auf die gesamte vergleichende Psychologie werfen sollte. Diesem Zweck dürfte wohl auch die neue Auflage der Schrift entsprechen, zumal sie durch manche neue Beobachtungen erweitert ist und auch manchen neuen Ausblick auf allgemeinere Fragen bietet. Ich betone also ausdrücklich, daß diese Schrift keine Kampfschrift gegen B e t h e ist, dessen Arbeiten auf dem Gebiete der Nervenphysiologie und der mikroskopischen Anatomie des Nervensystems ich hochschätze, wenngleich ich mit seinen Anschauungen über die Beziehungen der Tierpsychologie zur Nervenphysiologie nicht einverstanden sein kann. Ich kann es nur bedauern, daß B e t h e in seiner Abhandlung „Nochmals über die psychischen Qualitäten der Ameisen“ (Bonn 1900), welche sich gegen die erste Auflage der vorliegenden Schrift richtete, nicht bloß die Objektivität meiner Kritik, sondern auch diejenige meiner ganzen naturwissenschaftlichen Denkweise in Zweifel zu ziehen versuchte. Auf diese Seite der Polemik brauche ich in der neuen Auflage meiner Schrift gar nicht weiter zurückzukommen, zumal ich bereits anderswo ¹⁾ darauf kurz geantwortet habe.

Den Zusammenhang der Bethe'schen Reflextheorie mit der Tropismentheorie V e r w o r n s sowie mit der „mechanischen Instinkttheorie“ von J. L o e b, und die schwerwiegenden Konsequenzen, die sich aus der durch v. U e x k ü l l vorgeschlagenen Ersetzung der Tierpsychologie durch bloße Nervenphysiologie ergeben, werden in einem eigenen Schlußkapitel (XII.) beleuchtet werden. Das Vorgehen zur S t r a s s e n s (1907) wird uns zeigen, wie dieser neueste Pfad der Tierpsychologie in dem Ruin aller P s y c h o l o g i e e n d e t.

Viele neue Beobachtungen und Versuche aus dem Ameisenleben sind dieser neuen Auflage eingefügt worden; fast alle Kapitel sind infolgedessen erweitert worden. Um die Übersicht des Inhaltes zu erleichtern, wurden die Kapitel numeriert und mit Unterabteilungen versehen.

¹⁾ Noch ein Wort zu Bethe's Reflextheorie (Biolog. Centralbl. 1902, No. 18.)

— VI —

Völlig neubearbeitet ist der Abschnitt über die *Mimicry* bei *Dorylinengästen* (im VI. Kap.). Die allzu leichte Weise, in welcher manche neuere Gegner der *Mimicrytheorie* (z. B. Piepers und R. Francé) jegliche „echte *Mimicry*“ für abgetan erachten, ließ es angezeigt erscheinen, gerade bei den Ameisengästen diese Erscheinungen sorgfältig zu prüfen. Auch die Frage nach dem *Gehörsvermögen* der Ameisen ist in dieser Auflage in einem eigenen (VII.) Kapitel eingehender behandelt. In dem Abschnitt über die verschiedenen Formen des Lernens (X. Kap.) wurden die Resultate bei den höheren Tieren umfangreicher berücksichtigt als früher. Auch eine Übersicht über die „*Instinktregulationen*“ bei den Ameisen wurde (im XI. Kap.) beigefügt. Der neue Anhang II und die neuen Tafeln (IV u. V) beziehen sich auf das VI. Kapitel. Das ausführliche Inhaltsverzeichnis ermöglicht es, auch die wichtigsten Detailbeobachtungen, die in dem Buche enthalten sind, aufzufinden. Von Beifügung eines Sachregisters wurde deshalb abgesehen.

Meinem Kollegen K. Frank S. J. spreche ich für seine Mithilfe bei Durchsicht der Korrekturbogen besonderen Dank aus. Der Verlagshandlung gebührt meine Anerkennung für die schöne Ausstattung der Tafeln und für den billigen Preis des Buches, der trotz der doppelten Vermehrung des Inhalts auf die Hälfte des Preises der ersten Auflage herabgesetzt wurde.

Möge diese neue Auflage ebenso gute Aufnahme finden in den Kreisen meiner zoologischen Fachkollegen wie die erste; möge sie zugleich auch beitragen zur Klärung unserer Anschauungen über die vergleichende Psychologie. Alle persönliche Polemik gegen irgend einen Vertreter abweichender Anschauungen lag mir dabei völlig fern.

Luxemburg, 31. Juli 1908.

E. W.

Inhaltsübersicht.

Vorwort zur zweiten Auflage	V
---------------------------------------	---

I. Einleitung.

Verschiedene Ansichten über das psychische Leben der Ameisen.	
1. Die Ameisenpsychologie bis 1898	1—4
2. Die Ameisenpsychologie seit 1898	4—5

II. Die Grundlagen der Reflextheorie Bethe's 5—12

Nur dort dürfen psychische Qualitäten angenommen werden, wo die Tatsachen es erfordern und so weit als die Tatsachen es erfordern (S. 6). Das Modifikationsvermögen setzt bereits die einfachen psychischen Qualitäten als Vorstufe voraus; es kann somit nicht das einzige Kriterium für die Existenz psychischer Qualitäten sein (S. 7). Andere Kriterien zur Unterscheidung von Instinktätigkeit und bloßer Reflexätigkeit (S. 9). Erläuterung durch einige Beispiele (S. 10).

III. Wie erkennen die Ameisen sich untereinander? 12—21

Bisherige Ansichten über diese Frage (S. 12). Bethe's Versuche, Ameisen durch ein Bad aus „Freunden“ in „Feinde“ oder umgekehrt zu verwandeln. Meine Versuche hierüber (S. 13). Das gegenseitige Erkennen der Ameisen beruht nicht auf einem bloßen „Chemoreflex“, wie Bethe glaubte (S. 16). Beweise hiefür aus den gemischten Kolonien und aus den internationalen Beziehungen der Ameisengäste (S. 17). Die Bedeutung des Geruchs der Speicheldrüsensekrete für das Erkennen von Freund und Feind (S. 18). Die Reaktion auf den Geruchsstoff von Ameisen der eigenen Kolonie oder fremder Kolonien ist den Ameisen nicht angeboren, sondern wird von ihnen individuell erworben (S. 19). Die internationalen Beziehungen der Ameisengäste beweisen, daß die Ameisen durch Sinneserfahrung zu lernen vermögen, in neuer Weise auf den Geruchsstoff fremder Tiere zu reagieren (S. 21).

IV. Wie finden die Ameisen ihren Weg? 22—37

Verschiedenes Verhalten verschiedener Ameisengattungen beim Verfolgen ihres Weges (S. 22).

1. Das Wegfinden durch eine Geruchsspur (<i>Lasius</i> etc.)	23—33
-------------------------------------------------------------------------	-------

Bethe's Versuche mit *Lasius* und *Myrmica* (S. 23). Seine „Polarisationshypothese“: Prüfung derselben an Bethe's Drehexperimenten (S. 24). Unvereinbarkeit dieser Hypothese mit zahlreichen Beobachtungstatsachen (S. 26). Überflüssigkeit einer „Polarisation“ der Fährte, da die „Geruchsform“ der Spur die Tatsachen viel einfacher erklärt (S. 28). Vergleich zwischen *Lasius* und anderen Ameisengattungen (S. 29). Das Finden des Weges beruht bei den Ameisen nicht auf einem bloßen Reflexmechanismus (S. 30). Die psychischen Faktoren des sinnlichen Empfindungs- und Strebevermögens sind dabei wesentlich beteiligt (S. 31).

— VIII —

2. Das Wegfinden durch ein „instinktives Richtungsbild“ (*Formica sanguinea* etc.) 33—37

Beobachtungen über das Orientierungsvermögen von *F. sanguinea* (S. 33). Beteiligung des Gesichtssinnes und des Gedächtnisses an demselben (S. 34). Beobachtungen an *F. rufibarbis* (S. 35). Versuche über den „Richtungssinn“ verschiedener *Formica*-Arten (S. 36). Inwieweit läßt sich die Frage: wie finden die Ameisen ihren Weg? allgemein beantworten (S. 37).

V. Können die Ameisen sehen? 37—44

Die Reaktionen der *Formica*-Arten auf Gesichtseindrücke beruhen nicht auf bloßen Photoreflexen. Versuche an *F. sanguinea*, *rufa* und *pratensis* (S. 38). Die Ameisen vermögen durch Erfahrung ihr ursprüngliches Verhalten gegenüber den Gegenständen ihrer Gesichtswahrnehmung zu modifizieren und deshalb zu „lernen“ (S. 39). Beobachtungen über das Sehvermögen der *Formica*-Arten bei der Verfolgung von *Dinarda* (S. 41). Verschiedene Stufen des Sehvermögens bei verschiedenen Ameisengattungen (S. 43).

VI. Die Mimicry bei Ameisengästen als Kriterium für die Sinnesfähigkeiten der Ameisen 44—71

Verschiedene Formen der Mimicry bei Ameisengästen (S. 44).

1. Die Mimicry bei einheimischen Ameisengästen 45—52

Bei Gästen von Ameisen mit gutentwickelten Netzaugen ist die Mimicry auf Täuschung des Gesichtssinnes der Wirte berechnet; sie beginnt mit Ähnlichkeit der Färbung zwischen Gast und Wirt und schreitet fort zu einer Ähnlichkeit der Gestalt beider, die jedoch nicht auf Formenähnlichkeit, sondern auf täuschenden Lichtreflexen beruht. Die Mimicry bei *Dinarda* und *Chitosa* (S. 45), bei *Atemeles* und *Lomechusa* (S. 46), bei *Myrmedonia* und *Homoeusa* (S. 47). Vergleich zwischen den myrmekophilen und termitophilen Myrmedonien. Verschiedener Zweck der Mimicry bei den verschiedenen biologischen Klassen der Ameisengäste (S. 49). Vergleichende Untersuchungen über die Netzaugen verschiedener Ameisenarten und Gattungen. Der bilderzeugende Apparat als Kriterium für die Gesichtswahrnehmung der Tiere (S. 51).

2. Die Mimicry bei Dorylinengästen 52—66

Inwiefern ist von „Täuschung“ durch Mimicry die Rede? (S. 52). Die Mimicry bei Gästen von Wanderameisen (Dorylinen), welche statt der Netzaugen nur einfache Augen haben oder ganz blind sind, ist wesentlich verschieden von der Mimicry bei Gästen von Ameisen, welche facettenreiche Netzaugen haben. Übersicht über die verschiedenen morphologisch-biologischen Typen der Dorylinengäste (S. 53).

Der Mimicrytypus der Dorylinengäste. Allgemeiner Charakter desselben: Formenähnlichkeit zwischen Gast und Wirt (S. 55). Die höchste Stufe des Mimicrytypus bei *Mimeciton* (S. 55). Die Mimicry von *Ecitophya*, *Ecitomorpha* und *Ecitochara* (S. 56); von *Ecitonidia*; von *Dorylomimus* (S. 57); von *Dorylogaster* (S. 58) und *Dorylostethus* (S. 59). Zusammenfassung der Ergebnisse (S. 59): Bei jenen Dorylinen, welche nur rudimentäre Ocellen haben oder ganz blind sind, ist die Mimicry ausschließlich auf Täuschung des Tastsinnes der Wirte gerichtet; bei jenen Dorylinen dagegen, welche gut entwickelte Ocellen besitzen, ist die Mimicry überdies sekundär auch auf Täuschung des Gesichtssinnes der Wirte gerichtet.

Weitere Bestätigung des letzteren Satzes. Vergleich der Färbungsverhältnisse der Gäste von *Eciton Burchelli*, *quadriglume*, *legionis*, *Schmitti* etc. mit denjenigen der Gäste von *Eciton praedator* und *coecum* (S. 60). Die Färbung der *Xenocephalus*-Arten (S. 62). Die Färbungsverhältnisse der Gäste von unterirdisch lebenden *Dorylus* und von oberirdisch jagenden *Anomma* (S. 63); die Färbung der „Nestgäste“ von *Anomma* verglichen mit jenen der „Jagdgäste“ (S. 64).

Folgerungen bezüglich der Sinnesfähigkeiten der Dorylinen: Ihr Hauptsinn ist der Fühlertastsinn. Aber bei den mit gut entwickelten Ocellen ausgestatteten *Eciton* ist auch der Gesichtssinn für ihren Verkehr mit den Gästen von Bedeutung, indem sie die Färbung derselben zu unterscheiden vermögen.

3. Die Mimicry bei Proctotrypiden 66—71

Solenopsia imitatrix, ein Beispiel der auf Täuschung des Fühlertastsinnes blinder Wirte berechneten Mimicry (S. 66). *Ecitopria crassicornis* (S. 68). Die Bedeutung des goldgelben Haartomentes von *Tetramopria* (S. 69).

— IX —

VII. Besitzen die Ameisen Gehörsvermögen? 71—76

Beobachtungen und Versuche über die Reaktion von *Formica*-Arten auf künstlich erzeugte hohe Schrillaute (S. 71). Natürliche Zirplaute und Klopfplaute bei Ameisen. Bedeutung derselben als Kommunikationsmittel (S. 74). Beruht die Wahrnehmung dieser Laute auf einem Gehörsvermögen oder bloß auf einem Tastvermögen der Ameisen? Wahrscheinlichkeit der ersteren Ansicht. Die mutmaßlichen Gehörorgane der Ameisen. Zusammenfassung (S. 75).

VIII. Besitzen die Ameisen Mitteilungsvermögen? 76—90

Verschiedene Bedeutung des Wortes „Mitteilungsvermögen“. Bisheriger Stand der Frage (S. 76). Bethe's Zweifel an dem Mitteilungsvermögen der Ameisen sind unbegründet (S. 78). Beobachtungen und Versuche über das Mitteilungsvermögen von *Formica rufa* beim Transport von *Lomechusa* (S. 80); von *F. sanguinea* beim Abholen von Kokons (S. 83); von *F. fusca* (S. 86). Übersicht über die verschiedenen Äußerungen des Mitteilungsvermögens bei den Ameisen (S. 86). Dieselben sind mit einer Reflextheorie des Ameisenlebens unvereinbar. Die Nachahmung des Fühlerverkehrs der Ameisen durch gewisse echte Gäste (S. 88). Verhalten von *Formica sanguinea* gegenüber der aktiven Mimicry von *Atemeles* (S. 89).

IX. Welche Beweise lassen sich gegen die Annahme psychischer Qualitäten bei den Ameisen erbringen? 90—98

Bethe's Versuch über die Intelligenz der Ameisen (S. 90). Schlußfolgerungen aus demselben. Prüfung der von B. gegen die Annahme eines sinnlichen Erkenntnisvermögens der Ameisen vorgebrachten Beweise (S. 91). Irrtümliche Begriffsbestimmungen von Intelligenz und Instinkt (S. 92). B.'s Berufung auf die „Weltanschauung“ (S. 94). H. E. Ziegler's und Emery's Einwände (S. 95). Die Frage über die psychischen Fähigkeiten der Tiere ist von jeder Weltanschauung an sich unabhängig (S. 97).

X. Die verschiedenen Formen des Lernens 98—138

Bethe's Parallele zwischen der Zahmbarkeit eines Hundes und einer Ameise (S. 98). Es ist unrichtig, daß die Ameisen durch individuelle Erfahrung nichts zu lernen vermögen (S. 100). Es ist unrichtig, daß die höheren Säugetiere alles erst lernen müssen wie der Mensch (S. 101).

Auf Grund der biologischen Tatsachen müssen wir folgende sechs Formen des Lernens unterscheiden:

1. Erste Form des Lernens 103—104

Selbständiges Lernen durch instinktive Einübung von Reflexbewegungen (S. 103).

2. Zweite Form des Lernens 104—108

Selbständiges Lernen durch Sinneserfahrung vermittelt der hierbei unmittelbar gebildeten Vorstellungsverbindungen (Assoziationen). Beispiele hierfür bei den Ameisen (S. 104). Sie haben assoziatives Gedächtnis (S. 105). Auch bei den höheren Wirbeltieren beruht diese Form des Lernens nicht auf Intelligenz. Thorndike's „Lernen durch Zufall“. Lloyd Morgans „method of trial and error“ (S. 107).

3. Dritte Form des Lernens 108—113

Selbständiges Lernen durch intelligentes Schließen von früheren Erfahrungen auf neue Verhältnisse (S. 108). Bei den Ameisen fehlt diese Form des Lernens (S. 109). Ebenso auch bei den höheren Wirbeltieren (S. 111). Thorndike's Versuche. Versuche von Kinnaman, Hobhouse u. s. w. Lloyd Morgans Urteil über das „Denkvermögen“ der Tiere (S. 112).

4. Vierte Form des Lernens 113—122

Das Lernen durch instinktive Nachahmung; unterste Stufe des „Lernens durch fremden Einfluß“ (S. 113). Beispiele hierfür bei den Ameisen: *Dinarda*-Verfolgung; Blattlausbesuch (S. 114); Aufnahme fremder Ameisengäste, besonders von *Lomechusa* und *Atemeles* (S. 116). Das Lernen durch Nachahmung bei höheren Wirbeltieren (S. 120). Die „aktive Mimicry“ bei Ameisengästen (S. 121).

5. Fünfte Form des Lernens 122—127

Das Lernen durch Abrichtung (Dressur); zweite Form des Lernens durch fremden Einfluß. Wesentliche Elemente dieser Form des Lernens; beabsichtigte und unbeabsichtigte Dressur. Beispiele

— X —

bei Ameisen (S. 123). Vergleich zwischen der Dressur von Ameisen und von höheren Wirbeltieren (S. 125). Die Dressierbarkeit der Tiere bildet keinen Beweis für ihre Intelligenz (S. 127).

6. Sechste Form des Lernens 127—134

Das Lernen durch intelligente Belehrung; dritte Form des Lernens durch fremden Einfluß (S. 127). Ohne eigenes Denkvermögen des Lernenden ist diese Form des Lernens unmöglich. Daher fehlt sie bei den Tieren. Prüfung einiger Beispiele. Das „Lesenlernen“ des Pudels Van (S. 128). Das „Sprechenlernen“ der Papageien (S. 129).

Verschiedenheit des „psychischen Mechanismus“ des Lernprozesses bei der Abrichtung und beim Unterricht; die Absicht des Lehrers ist hierfür nicht maßgebend (S. 130). Das Wunderpferd des Herrn v. Osten, der „kluge Hans“. Experimentelle Analyse seiner psychischen Leistungen durch Stumpf und Pfungst (S. 131). Sie haben sich nicht als Wirkungen eines begrifflichen Denkvermögens, sondern bloß als Wirkungen einer assoziativen Sinneserfahrung herausgestellt (S. 133). Daher gehört dieser Lernprozeß zur fünften, nicht zur sechsten Form des Lernens, zur „Abrichtung“, nicht zum „Unterricht“. Die Bedeutung des „klugen Hans“ für die vergleichende Psychologie (S. 134).

7. Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Kapitels und Schlußfolgerungen 134—138

Die Bedeutung des Analogieschlusses (S. 136). Anwendung der Reflextheorie Bethe's auf die höheren Tiere. Der richtige Mittelweg der Tierpsychologie liegt zwischen der Vermenschlichung des Tierlebens und der Maschinenerklärung desselben (S. 137).

XI. Gibt es noch andere Beweise für die psychischen Fähigkeiten der Ameisen? 138—152

Überblick über die biologisch-psychologischen Erscheinungen des Ameisenlebens (S. 138). Vergleich zwischen unscheinbaren psychischen Tätigkeiten der Ameisen und ihren intelligenzähnlichsten Instinkthandlungen (S. 140).

1. Das Abholen von Zucker durch *Formica* 140—141

Unvereinbarkeit dieser Tatsachen mit einer bloßen Reflextheorie (S. 141).

2. Die Anlage neuer Pilzgärten bei *Atta* 141—144

Die Pilzzucht der *Attini* ist nicht auf verstandesmäßige Überlegung zurückzuführen (v. Ihering), sondern auf ererbte Instinkte (S. 144).

3. Die „Spinnrädchen“ der Weberameisen 144—147

Psychologische Bewertung dieses merkwürdigen Instinktes. Schwierigkeiten der Erklärung seiner Stammesgeschichte (S. 146).

4. Die Instinktregulationen bei den Ameisen 147—152

Psychisches Modifikationsvermögen und Regulationsvermögen. Übersicht über die Instinktregulationen der Ameisen: a) Im Nestbau (S. 147); b) in der Brutpflege (S. 147); c) im Verhalten gegenüber ihren Gästen (S. 148).

Richtiger Mittelweg in der psychologischen Beurteilung der Lebenserscheinungen sowohl bei den Ameisen als bei den höheren Tieren (S. 149). Verhältnis der erwähnten Tatsachen zur Deszendenztheorie (S. 150).

XII. Die Pfade der neueren Tierpsychologie 152—167

1. Die wahre vergleichende Psychologie auf experimenteller und kritisch analytischer Basis. Dieser Pfad führt aufwärts zu weiteren Fortschritten der Tierpsychologie 152

2. Die kritiklose Vermenschlichung des Tierlebens durch die „Vulgärpsychologie“. Dieser Pfad führt abwärts zu einer durchaus unwissenschaftlichen Auffassung des Tierlebens 153

3. Die mechanistische Tierpsychologie, welche alle psychischen Faktoren aus dem Verhalten des Tieres ausschalten und durch physikochemische Faktoren ersetzen will. Dieser Pfad endet in der Leugnung des „Psychischen“, im Ruin aller „Psychologie“ 153

Zur geschichtlichen Entwicklung der mechanistischen Tierpsychologie 154—157

Die Tropismentheorie. Die mechanische Instinkttheorie Loeb's. Bethes Reflextheorie des Ameisenlebens (S. 154). v. Uexküll leugnet die Möglichkeit einer vergleichenden Psychologie (S. 155). H. E. Ziegler's Definitionen von Instinkt und Verstand. Die „Seelenlehre ohne Seele“ (S. 156).

— XI —

Die „neueste Tierpsychologie“ nach zur Straßen 157—167

Programm derselben: Elimination des psychischen Faktors aus dem Weltbilde. Beweisverfahren: Physikochemische Erklärung der Reizbewegungen bei Protozoen (S. 157); der Instinktätigkeiten bei Metazoen (S. 158); des Lernens durch Erfahrung; der Begriffsbildung und Abstraktion (S. 159); der Intelligenzhandlungen bei Tieren. Zusammenfassung (S. 160).

Anwendung auf das menschliche Geistesleben (S. 161). L'homme machine. Berufung auf den psychophysischen Parallelismus gegenüber der Tatsache des menschlichen Bewußtseins. Das Bewußtsein in der Tierreihe (S. 162).

Endresultat der „neuesten Tierpsychologie“: Drei unlösbare Widersprüche (S. 163). Schlußfolgerungen hieraus für die Tierpsychologie und für die Psychologie überhaupt (S. 166).

Nachtrag

1. Zum Gesichtssinne von *Formica rufibarbis* 168
2. Zum Orientierungs- und Mitteilungsvermögen von *Polyergus*. Eine typische Sklavenjagd der Amazonen-ameise 169—170

Anhang I. (1899.)

Beschreibungen neuer myrmekophiler Proctotrypiden 171—174

Anhang II. (1908.)

Beschreibungen neuer myrmekophiler Staphyliniden 175—182

Literaturverzeichnis 183—188

Tafelerklärung 189—190



I. Einleitung.

1. Die Ameisenpsychologie bis 1898.

Seitdem P e t e r H u b e r am Anfang des 19. Jahrhunderts durch seine vortrefflichen und in mancher Beziehung heute noch unübertroffenen Beobachtungen über das Ameisenleben die Aufmerksamkeit auf dieses höchst interessante Forschungsgebiet hingelenkt hatte, begann man auch für die Ameisenpsychologie sich immer mehr zu interessieren.

Es dürfte von Interesse sein, vorerst über die verschiedenen Ansichten, die über das Seelenleben der Ameisen in letzter Zeit geäußert worden sind, einen vergleichenden Überblick zu geben. Auf der einen äußersten Seite stehen jene, die wie L. B ü c h n e r, G. J. R o m a n e s, Th. E i m e r, W. M a r s h a l l usw. den Ameisen einen hohen Grad von menschenähnlicher individueller Intelligenz und von selbstbewußter Aufopferung für das Wohl ihrer Kolonie zuschreiben. Das andere entgegengesetzte Extrem bildet die neuerdings von A. B e t h e vertretene Ansicht, daß die Ameisen, Bienen und überhaupt alle Wirbellosen bloße „Reflexmaschinen“ seien ohne jede nachweisbare Spur von „psychischen Qualitäten“. In der Mitte zwischen diesen beiden Extremen stehen die Ansichten von L u b b o e c k, F o r e l, E m e r y und anderen Ameisenforschern. Lubbock hatte in der Einleitung zu seinen interessanten „Beobachtungen über Ameisen, Bienen und Wespen“ (1883), die Meinung ausgesprochen, die Ameisen ständen auf der psychischen Stufenleiter dem Menschen zunächst und seien in dieser Beziehung selbst über die anthropoiden Affen zu stellen. Andererseits hat jedoch Lubbock in demselben Buche die Ansicht, daß die Ameisen einen hohen Grad von Intelligenz besitzen, durch kritisch sorgfältige Versuche widerlegt. August Forel hat in seinem an vortrefflichen Beobachtungen so reichen Buche „Les fourmis de la Suisse“ (1874)¹⁾ eine Menge von tatsächlichen Beweisen für das psychische Leben der Ameisen erbracht; er schreibt ihnen außer den sozialen Instinkten,

¹⁾ Auch die „Études myrmécologiques“ von 1875—1886 desselben Verfassers enthalten viel neues biologisches Material, ebenso wie auch viele seiner späteren Publikationen. Manche derselben werden im Folgenden noch zitiert werden. — Die „Fourmis d. l. Suisse“ möchte ich jedem, der sich mit Ameisenbiologie zu beschäftigen anfängt, zum Studium besonders empfehlen. Ich kann aus eigener Erfahrung versichern, daß dieselben einem noch ungeübten Beobachter des Ameisenlebens die besten Winke geben, nicht bloß für das Beobachtungsmaterial, sondern auch für die richtige psychologische Erklärung desselben. Als ich im Jahre 1884 meine Beobachtungen über Ameisengäste begann, leistete mir das Studium jenes Buches vortreffliche Dienste. Obwohl Forel selber keine eingehenderen Beobachtungen über die Wechselbeziehungen zwischen den Ameisen und ihren Gästen angestellt hatte, so bot doch seine Schilderung der Freundschafts- und Feindschaftsbeziehungen der Ameisen zugleich auch den Schlüssel für das rasche und sichere Verständnis der zwischen den Ameisen und den myrmekophilen Coleopteren sich ereignenden Vorgänge. — Forel's „Expériences et Remarques critiques sur les sensations des Insectes“ (Recueil Zoologique Suisse 1886—1888, T. IV, Nr. 1—4 und Como 1900—1901 (5 Teile)) enthalten auch bezüglich der Ameisen eine Reihe von vortrefflichen Untersuchungen; seinen Schluß „les insectes raisonnent“ halte ich durch dieselben allerdings nicht für bewiesen. Obwohl ich ferner in manchen Einzelheiten der psychologischen Erklärung des Ameisenlebens nicht mit Forel einverstanden bin und namentlich die theoretischen Ansichten, welche derselbe Verfasser in seinen späteren Schriften „Gehirn und Seele“

die auf sinnlichen Trieben, sinnlichem Wahrnehmungs- und Mitteilungsvermögen beruhen, auch einen gewissen Grad von individueller Intelligenz zu, bemerkt jedoch, daß die sozialen Instinkte bei weitem das Übergewicht über die individuelle Intelligenz besäßen, während bei den höheren Wirbeltieren das Umgekehrte der Fall sei. Emery¹⁾ stimmt mit Forel darin überein, daß das psychische Leben der Tiere Instinkt und Intelligenz umfasse, und daß die höheren Tiere einen bedeutend höheren Grad von Intelligenz besitzen als die Ameisen.

Meine Ansicht (21, 24, 46, 58, 59)²⁾ deckte sich mit derjenigen Forel's und Emery's insoweit, als auch ich den Tieren außer den erblichen Instinkten die Fähigkeit zuerkannte, auf Grund von Sinneswahrnehmungen neue Vorstellungsverbindungen zu bilden und dadurch die Ausübung der angeborenen Instinkte in geringerem oder höherem Maße zu modifizieren. Letzteres Vermögen bezeichnete ich jedoch nicht als Intelligenz, da Intelligenz in dem hergebrachten Sinne des Wortes ein formelles Zweckbewußtsein (Einsicht in die Beziehung von Ursache und Wirkung, von Mittel und Zweck) einschließt, welches bei Tieren nach meiner Ansicht nicht existiert, da auch die sogenannten intelligenten Handlungen höherer Tiere durch einfachere Assoziationsvorgänge (Wundt) sich erklären lassen. Wegen des innigen Zusammenhanges, der die Modifizierung eines angeborenen Instinktes durch die individuelle Sinneserfahrung mit jenem Instinkte selber verbindet, bezeichnete ich sie als „instinktiv im weiteren Sinne“ im Gegensatz zu „Instinkt im engeren Sinne“. Was speziell die Ameisen anlangt, hatte ich die Vermenschlichung des psychischen Lebens derselben eingehend zurückgewiesen und gezeigt, daß deren vorgebliche Intelligenz auf Instinkt teils im engeren, teils im weiteren Sinne zurückzuführen sei. Andererseits hatte ich jedoch auch verlangt, daß man das Seelenleben der höheren Tiere nicht a priori mit einem anderen Maßstabe messe als dasjenige der Ameisen; ich hatte auch nachgewiesen, daß dasjenige, was man bei den höheren Tieren als Intelligenz deutete, ebenfalls aus deren sinnlichem Erkenntnis- und Strebevermögen befriedigend erklärlich sei. Daß die Tätigkeiten der Ameisen in weiterem Umfange von angeborenen Instinkten (Instinkt im engeren Sinne) geleitet werden als jene der höheren Wirbeltiere, hatte ich ausdrücklich hervorgehoben (z. B. 59 S. 119, 2. Aufl. S. 137). Von der anderen Seite machte ich jedoch darauf aufmerksam, daß auch bei den Ameisen von einem starren „erblichen Automatismus“ des psychischen Lebens keine Rede sein könne, indem auch bei ihnen mannigfaltige Beispiele von Modifizierung der angeborenen Instinkte unter dem Einfluß der individuellen Sinneswahrnehmung sich finden; ich betonte ferner, daß diese psychischen Äußerungen in manchen Fällen selbst hinter den sogenannten intelligenten Tätigkeiten der höheren Wirbeltiere nicht zurückstehen.

Was somit meine Ansicht von derjenigen Forel's und Emery's scheidet, liegt hauptsächlich in der verschiedenen Definition des Begriffs „Intelligenz“ und in der Anwendung dieses Begriffes insbesondere auf die höheren Tiere. Aber daß es möglich sein sollte, den Ameisen überhaupt jedes psychische Leben abzuspreehen, daran haben weder Forel noch Emery noch ich jemals gedacht.

Der schwedische Ameisenforscher G. A d l e r z, dem wir besonders wertvolle Beobachtungen über die Lebensweise von *Formicoxenus nitidulus* und *Tomognathus sublaevis* verdanken, und der die früher unbe-

(Bonn 1894), und „Un aperçu de Psychologie comparée“ (l'Année Psychologique, Paris 1896) ausgesprochen, nur zum Teile akzeptieren kann, so darf mich diese Differenz doch nicht hindern, Forel's Verdienste auf dem Gebiete der Biologie und Psychologie der Ameisen rückhaltlos anzuerkennen.

Es sei hier auch nochmals aufmerksam gemacht auf das erste klassische Werk über Ameisenbiologie, auf Peter Hubers „Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes“ (1810, Nouv. édition 1861), das oben schon erwähnt wurde. Eine kritische psychologische Erörterung lag nicht in der Absicht des Verfassers, obwohl seine Darstellung reich an interessanten Vergleichspunkten ist.

¹⁾ Intelligenz und Instinkt der Tiere (Biol. Zentralbl. XIII. 1893 Nr. 4 u. 5. S. 151—155); Instinkt, Intelligenz und Sprache (Biol. Zentralbl. XVIII. 1898. Nr. 1. S. 17—21).

²⁾ Siehe das Literaturverzeichnis am Schlusse vorliegender Arbeit.

kannten Männchen dieser Ameisenarten entdeckt hat, äußerte sich in seinen Ameisenstudien¹⁾, soweit meine unvollkommene Kenntnis der schwedischen Sprache reicht, nirgendwo ex professo über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Daß er sie jedoch nicht für bloße Reflexmaschinen hält, geht aus seinen Schilderungen ihrer Biologie klar hervor.

Ch. Janet, der in den letzten Jahren nicht wenige interessante Mitteilungen über die Ameisen veröffentlichte²⁾, hat sich über die psychischen Fähigkeiten derselben ebenfalls nicht eigens ausgesprochen; aber aus seinen Arbeiten geht hervor, daß er an dem sinnlichen Wahrnehmungsvermögen der Ameisen nicht im geringsten zweifelt. Ein anderer französischer Ameisenkenner, Ernest André, hat in seinem Buche „Les fourmis“ (Paris 1885) sich zwar einerseits wiederholt, und mit vollem Recht, gegen die kritiklose Vermenschlichung des Ameisenlebens (durch Büchner etc.) geäußert; aber an den psychischen Fähigkeiten der Ameisen überhaupt zu zweifeln, lag ihm so ferne, daß er ihnen sogar „Intelligenz“ zuerkennen zu müssen glaubt und sagt, es könne keinem genauen Beobachter des Ameisenlebens einfallen, dieselbe zu leugnen (p. 86). Da er die „intelligence“ dem „instinct aveugle“ gegenüberstellt, wollte er mit jenem Worte wohl nur das sinnliche Assoziationsvermögen bezeichnen. Sachlich scheint daher auch Ernest André dieselbe Ansicht über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen zu vertreten wie ich. Ja auch Herr H. E. Ziegler, der von der psychischen Begabung der Ameisen keine hohe Meinung hat³⁾, ist doch weit davon entfernt, die Existenz der sinnlichen Wahrnehmung bei denselben zu leugnen und sie für empfindungslose Reflexmaschinen zu erklären.

Dieser letztere Versuch ist nun endlich auch gemacht worden von Herrn Albrecht Bethe. Derselbe erörtert in einer 1898 erschienenen, interessanten Schrift⁴⁾ die Frage „Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben?“ und er glaubte diese Frage mit „nein“ beantworten zu müssen.

Da ich bereits in mehreren meiner früheren Schriften (21, 58, 59) die Vermenschlichung des Ameisenlebens von Seiten der sogenannten „modernen Tierpsychologie“, welche den instinktiven Tätigkeiten der Tiere intelligente Absichten unterseht, als unhaltbar nachgewiesen habe, werde ich in vorliegender Studie das entgegengesetzte Extrem, nämlich die mechanische Reflextheorie Bethe's, einer sorgfältigen Prüfung unterziehen. Ich werde die Grundlagen und die Schlußfolgerungen Bethe's und seine über die Ameisen

1) Myrmecologiska Studier I. Formicoxenus nitidulus. (Öfv. Ak. Förh. Stockholm 1884 Nr. 8); Myrmecologiska Studier II. Svenska myror och deras lefnadsförhållanden. (Bih. Svenska Ak. Stockholm 1886. Bd. 11 No. 18); Om digestionsekretionen jemte nagra dermed sammanhängande fenomen hos Insekter och Myriopoder (Bih. Svenska Ak. Stockholm 1890, Bd. 16. Afd. IV. No. 2); Stridulationsorgan och ljudförmimmelser hos myror (Öfv. Ak. Förh. Stockholm 1895 No. 10); Myrmecologiska Studier III. Tomognathus sublaevis (Bih. Svenska Ak. Bd. 21. Afd. IV. No. 4; Stockholm 1896; Myrmecologiska Notiser (Entom. Tidskr. 17. II. 2. 1896).

2) „Etudes sur les fourmis, les guêpes et les abeilles.“ Von 1893 bis 98 sind 15 „Notes“ über diesen Gegenstand erschienen, von denen Note 9, 10, 11 sich mit *Vespa*-Arten befassen, während Note 2, 3 und 15 hauptsächlich Beobachtungsapparate behandeln; No. 5, 6, 7, 8, 12 sind anatomischen Inhalts. Eine Reihe von Mitteilungen über Ameisen von demselben Verfasser finden sich überdies in dem Compt. Rend. Ac. Sci. Paris seit 1893. Von besonderem biologischen Interesse sind seine Beobachtungen über die in den Speicheldrüsen von *F. rufa* und *Lasius flavus* entdeckten parasitischen Nematoden, sowie über die Beziehungen der myrmekophilen Lepismiden zu den Ameisen und über die Lebensweise von *Antennophorus Uhlmanni* und *Discopoma comata* in den Ameisennestern.

3) Über den Begriff des Instinktes (Verh. deutsch. Zool. Ges. 1892, S. 122—136). Vergl. auch dessen Referat im Zool. Zentralbl. IV. 1897 No. 26 über No. 58 und 59 meiner Schriften, sowie sein Referat im Zool. Zentralbl. V. 1898 Nr. 8. über Bethe's Ameisenstudie. In letzterer hat Herr Ziegler übersehen, daß B. den Ameisen nicht bloß das Vermögen zu lernen, sondern auch alle einfachen psychischen Qualitäten der Empfindung, Sinneswahrnehmung usw. nicht zuerkennen will. Ich mußte hierauf aufmerksam machen, da Ziegler daselbst glaubte, zwischen ihm und B. bestände eine bloße Differenz in der Ausdrucksweise, und er könne letzterem „sachlich ganz zustimmen.“ (Vgl. auch Biol. Zentralblatt XVIII. 1898, No. 15. S. 580. Anm. 1).

4) „Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben?“ (Arch. f. d. ges. Physiol. 70. Bd. S. 15—100, mit 2 Taf., Sep. Bonn 1898).

angestellten Experimente vorzugsweise berücksichtigen¹⁾. Diese Kritik bietet jedoch bloß die nächste äußere Veranlassung zu vorliegender Arbeit. Dieselbe verfolgt den Zweck, ein möglichst unbefangenes und kritisch zuverlässiges, zugleich aber auch ein allseitiges Bild von den psychischen Fähigkeiten der Ameisen zu geben. Ich werde daher nicht bloß Altes wieder in Erinnerung bringen, sondern auch aus den seit 25 Jahren über meine Beobachtungen geführten Tagebuchnotizen vieles Neue beifügen. Von Vollständigkeit wird auch dieses Bild allerdings noch weit entfernt sein; dazu wäre ein Werk von ganz anderem Umfange nötig. Allein schon für die Beziehungen der Ameisen zu ihren Gästen, welche in das psychische Leben dieser Tiere einen vortrefflichen Einblick gewähren, müßte ich, falls meine diesbezüglichen Beobachtungen und Versuche sämtlich verwertet werden sollten, einen Band von 600—800 Seiten schreiben. Dazu hoffe ich später einmal zu kommen, nachdem alle Vorarbeiten abgeschlossen sind. Hier soll bloß eine zuverlässige Orientierung über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen geboten werden, welche mir angesichts der obengenannten Extreme gerade jetzt sehr nützlich zu sein scheint.

2. Die Ameisenpsychologie seit 1898.

Verfolgen wir hier noch kurz die weitere Entwicklung der Ameisenpsychologie seit dem Erscheinen der Bethe'schen Studie von 1898.

Die Kritik, welche in der ersten Auflage der vorliegenden Schrift an der Reflextheorie des Ameisenlebens geübt wurde, hat so vielfache und allseitige Zustimmung gefunden, daß Bethe selbst diesen Umstand hervorheben zu müssen glaubte.²⁾ Insbesondere die Kenner des Ameisenlebens — ebenso auch jene des Bienenlebens — sprachen sich entschieden dafür aus, daß diese Tiere das Vermögen besitzen, sinnliche Erfahrungen zu machen und zu verwerten. Aug. Förel's Standpunkt in dieser Frage ist bekannt. Er hat ihn namentlich in einem auf dem 5. internationalen Zoologenkongreß zu Berlin gehaltenen Vortrage³⁾ ausgesprochen, in welchem er den Ameisen und Bienen auch „instinktive Analogieschlüsse“ zuschreibt. Sachlich meinte er damit dasselbe, was ich als „Lernen durch Sinnes-Erfahrung“ bezeichnet hatte; seine Betonung des monistischen Standpunktes ist das einzige, was unsere Auffassungen bezüglich der Ameisenpsychologie eigentlich unterscheidet. Bezüglich der Bienen sei noch besonders auf v. Buttel-Reepen⁴⁾ und Kathariner⁵⁾ verwiesen, welche das Mitteilungsvermögen der Biene, ihr Gedächtnis und ihre Orientierung mittelst des Gesichtssinnes (nicht durch eine „unbekannte Kraft“ Bethe's) näher erörterten. Über die Orientierung der Ameisen durch den Gesichtssinn veröffentlichten Viehmayr⁶⁾ und ich⁷⁾ neue Beobachtungen. Der vortreffliche nordamerikanische Ameisenforscher W. M. Wheeler sprach sich ebenfalls wiederholt⁸⁾ für die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und gegen Bethe's Reflextheorie

¹⁾ Die Versuche Bethe's über die Bienen überlasse ich genaueren Kennern des Bienenlebens zur Beurteilung. Die logische Grundlage seiner Beweisführung, durch welche er auch bei den Bienen zur Leugnung aller psychischen Qualitäten gelangt, ist dieselbe wie bei den Ameisen: sie lautet „nicht erlernt, also reflex.“ Indem ich diesen Satz als einen Fehlschluß im Folgenden nachweise, wird selbstverständlich auch Bethe's Beweisführung bezüglich der Bienen auf ihren wahren Wert zurückgeführt.

²⁾ Nochmals über die psychischen Qualitäten der Ameisen, 1900, S. 39.

³⁾ Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten, 1901. Siehe auch dessen *Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes*, 4m. Pie., 1901, p. 20 ff.

⁴⁾ Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene, 1900.

⁵⁾ Versuche über die Art der Orientierung bei der Honigbiene (Biol. Zentralbl. 1903, No. 19, S. 646—660).

⁶⁾ Beobachtungen über das Zurückfinden von Ameisen zu ihrem Neste (Illustr. Zeitschr. f. Entomol. 1900, S. 311—313).

⁷⁾ Zum Orientierungsvermögen der Ameisen (Allgem. Zeitschr. f. Entomol. 1901, S. 19 ff., 31 ff.).

⁸⁾ The compound and mixed nests of American Ants (American Naturalist XXXV., 1901) p. 812; The Polymorphism of Ants, with an account of some singular abnormalities due to Parasitism (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXIII, 1907), p. 84.

aus; desgleichen Miss A. Fielde¹⁾. Der russische Ameisenforscher W. Karawaiew äußerte sich in der 1906 herausgegebenen russischen Übersetzung meiner Schriften: „Instinkt und Intelligenz im Tierreich“ (58, 3. Aufl.) und „Vergleichende Studien“ (59, 2. Aufl.) zustimmend zu meinen Ansichten über die Ameisenpsychologie und über die Tierpsychologie überhaupt. K. Escherich bestätigte in seinem empfehlenswerten Buche „Die Ameise, Schilderung ihrer Lebensweise“ (1906) meine Kritik der Bethe'schen Reflextheorie sowie der Ameisenintelligenz und faßte die Ansichten der Ameisenforscher und seine eigene über die psychische Begabung dieser Tiere fast mit den nämlichen Worten zusammen, wie ich es in der ersten Auflage der vorliegenden Schrift 1899 (S. 121) getan hatte: Die Ameisen sind weder intelligente Miniaturmenschen noch bloße Reflexmaschinen, sondern sie sind mit mannigfachen psychischen Fähigkeiten der Empfindung, der Wahrnehmung und des Gedächtnisses und eines plastischen Modifikationsvermögens ausgestattet. Nicht in bezug auf die Bewertung des Seelenlebens der Ameisen, sondern nur desjenigen der höheren Wirbeltiere weichen meine Anschauungen von denjenigen Forels und Escherichs ab. Ich werde hierauf in einem späteren Kapitel dieser neuen Auflage noch zurückkommen.

Die großen Fortschritte, welche die Ameisenbiologie seit 1899 gemacht, indem sie eine Fülle neuer interessanten Tatsachen über die Pilzzucht der Ameisen, über die Verfertigung von Gespinnstnestern mittelst der Larven, über die Koloniegründung bei parasitischen und sklavenhaltenden Arten usw. enthüllte, hat also das in der ersten Auflage dieser Schrift 1899 entworfene Bild von den psychischen Fähigkeiten der Ameisen nur bestätigt und vervollständigt, nicht verändert. Bethe's Reflextheorie des Ameisenlebens ist von den Ameisenforschern nicht angenommen worden.

Schon 1899 hat übrigens Bethe selbst seinen früheren Standpunkt von 1898 aufgegeben. Mit v. Uexküll und Beer sprach er sich jetzt gegen die Verwendung des Analogieschlusses in der Tierpsychologie überhaupt aus; die vergleichende Nervenphysiologie sollte als wissenschaftlich einzig berechtigte Form der ehemaligen Tierpsychologie gelten; dadurch war selbstverständlich auch bei den Ameisen die Frage nach „psychischen Qualitäten“ gegenstandslos geworden. Auf die Kritik dieser Anschauungen und ihrer unvermeidlichen Konsequenzen soll im Schlußkapitel dieser neuen Auflage etwas näher eingegangen werden, wie bereits im Vorworte erwähnt wurde.

II. Kapitel.

Die Grundlagen der Reflextheorie Bethe's.

Unter „psychischen Qualitäten“ versteht Bethe in seiner Schrift von 1898 nicht etwa bloß die sogenannte Intelligenz der Tiere, d. h. das Vermögen, mittelst der Sinneserfahrung des Einzelwesens die angeborenen Instinkte zu vervollkommen (zu „lernen“), sondern ausdrücklich auch jegliche Sinnesempfindung, Sinneswahrnehmung, sinnliche Vorstellung, jegliche Betätigung des sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögens, die Lust und Unlustgefühle und sämtliche durch dieselben angeregten Triebe und somit alles, was man bisher als Instinkt im engeren Sinne bezeichnete (S. 19 u. 24). Wie er trotzdem dazu kommt, den Ameisen alle psychischen Qualitäten abzusprechen, wird aus den Prämissen seiner Beweisführung verständlich.

¹⁾ Z. B.: Further study of an ant (Proc. Ac. Nat. Sc. Philad., 1901) p. 521. Supplementary notes on an ant (Proc. Ac. Nat. Sc. Philad., 1903), p. 493; The communal life of ants (Natural Study Review I. No. 6, 1905), p. 250.

Bezüglich der Unhaltbarkeit des Panpsychismus von Haeckel u. A., welcher sämtlichen Atomen der Materie Empfindung und Strebevermögen zuschreibt, bin ich mit Herrn Bethe vollkommen einverstanden, da eine kritische Naturphilosophie verlangt, daß man nur dort psychische Qualitäten annehme, wo solche sich nachweisbar äußern. Ebenso stimme ich mit ihm in dem zweiten Grundprinzip völlig überein, daß wir den Tieren keine höheren psychischen Fähigkeiten zuschreiben dürfen, als zur Erklärung der Tatsachen erforderlich sind. Es ist dies derselbe Grundsatz, den Wundt¹⁾ und ich gegenüber der populären Tierpsychologie nachdrücklich betont hatten, um deren willkürliche Vermenschlichung des Tierlebens zurückzuweisen. Hieran fügt Bethe jedoch bereits einen anderen Satz, den man nicht so schlechthin unterschreiben kann; er lautet: nur dort dürfen wir psychische Qualitäten annehmen, wo dieselben nachweisbar dazu dienen, die Handlungsweise des Tieres zu modifizieren; überall dort aber, wo eine solche Modifikation nicht nachweisbar ist, müssen wir bloße Reflextätigkeit²⁾ voraussetzen. Prüfen wir diesen Satz etwas näher.

Unter „Modifizierungsvermögen“ versteht Bethe das Vermögen, auf Grund sinnlicher Erfahrungen neue Assoziationen zu bilden und zu „lernen“. Es ist somit dasselbe Assoziationsvermögen, welches man früher als sinnliches Gedächtnis (*memoria sensitiva*) bezeichnete, und welches die moderne Tierpsychologie irrtümlich „Intelligenz der Tiere“ nannte.³⁾ Es fragt sich nun, ob die von B. aufgestellte logische Alternative: entweder Modifizierungsvermögen oder bloße Reflextätigkeit eine vollständige sei. Mit anderen Worten: gibt es nicht noch ein Drittes, das zwischen beiden liegt?

In der Tat liegt zwischen dem Vermögen, zusammengestellte Sinnesvorstellungen zu bilden und der bloßen Reflextätigkeit noch ein ungeheuer weites Gebiet in der Mitte: das ganze Gebiet der einfachen Instinkte, das Vermögen der Tiere, auf bestimmte Empfindungen und Sinneswahrnehmungen unmittelbar in zweckmäßiger Weise zu reagieren, infolge der Lust- oder Unlustgefühle, welche durch die betreffenden Objekte in ihnen erregt werden. Dieses ganze Gebiet der einfachen Instinkte hat Bethe aus der Psychologie gestrichen und für bloße Reflextätigkeit erklärt.

¹⁾ Bethe meint (S. 16), Wundt messe mit einem „vielleicht zu strengen Maße die psychischen Qualitäten der höheren Säuger.“ Ich glaube dagegen, daß Wundt seinen psychologischen Prinzipien auch gegenüber den höheren Tieren völlig konsequent bleibt, was bei Herrn Bethe nicht der Fall ist, indem er dieselben Erscheinungen bei den Ameisen und bei den höheren Tieren mit einem ganz verschiedenen psychologischen Maßstabe mißt. Hätte er jene „volle Skepsis“, die er den Ameisen entgegenbringt, auch den Hunden und Affen entgegengebracht, so würde er wohl nicht behauptet haben, letztere müßten „Alles erst lernen wie der Mensch, selbst das Gehen und Fressen“ (S. 69).

²⁾ Als Reflextätigkeiten bezeichnet man bekanntlich jene motorischen Reaktionen, welche durch den Reiz eines sensorischen Nerven durch Vermittlung eines untergeordneten Reflexzentrums ohne Beteiligung des nervösen Zentralorgans (Gehirns) bewirkt werden. Die Empfindung verhält sich bei den Reflextätigkeiten höchstens begleitend, nicht verursachend für die Reaktion. Man kann demnach die Reflextätigkeit auch kurz definieren als „eine durch sensorischen Reiz ohne Beteiligung eines Bewußtseinsvorganges ausgelöste motorische Reaktion.“ Über die Einteilung der Reflexe siehe z. B. L. Landis, *Physiologie des Menschen*, 10. Aufl. 1900. S. 826 ff. Angeboren ist auch bei den Reflexen eigentlich nur die durch die Reflexbogen gegebene Reaktionsmöglichkeit, nicht aber die Reflexbewegung selbst. Immerhin nennt man gewöhnlich die Reflexe „angeboren“, weil ihre Ausübung nicht erworben oder erlernt wird. Von diesen angeborenen Reflexen sind die durch Übung automatisch gewordenen Tätigkeiten zu unterscheiden: die Reaktionsähnlichkeit dieser automatischen Bewegungen mit den echten Reflexbewegungen beruht auf der Ausschaltung der ehemaligen psychischen Zwischenglieder aus dem Reaktionsvorgang. Über die verschiedenen Arten der Reflexerscheinungen siehe auch E. d. Hitzig, *Welt und Gehirn*, 1905. S. 28 ff. (Daß der Verf. die Reflexvorgänge S. 28 Reflexionsvorgänge nennt, beruht wohl nur auf einem Druckfehler, da Reflexion und Reflex extreme Gegensätze sind.)

³⁾ Den eingehenden Beweis für die Irrtümlichkeit dieses Intelligenzbegriffes habe ich meiner Schrift „Instinkt und Intelligenz im Tierreich“ (58 Kap. 2 und 3) erbracht.

Der Grund, den er für dieses völlig neue Verfahren angibt, ist nicht stichhaltig. B. meint, ohne ein Modifizierungsvermögen, durch welches das Tier infolge früherer Sinneswahrnehmungen zu lernen imstande sei, hätten die einfachen psychischen Qualitäten der Empfindung und Sinneswahrnehmung „keinen Zweck“. Das ist jedoch unrichtig. Die sinnliche Empfindung und Wahrnehmung hat an erster Stelle den Zweck, das Tier für die augenblicklichen Bedürfnisse zweckmäßig zu leiten, indem die sinnliche Wahrnehmung der Nahrung seinen Appetit, die sinnliche Wahrnehmung des Feindes seine Furcht anregt, usw. Dazu genügt aber die einfache sinnliche Wahrnehmung in Verbindung mit den entsprechenden instinktiven Trieben vollständig. Das Vermögen, für die Zukunft Erfahrungen zu sammeln und infolge der früheren Wahrnehmungen ihre Handlungsweise zu modifizieren, ist selbst für die höheren Säugetiere nur ein sekundäres Bedürfnis im Vergleich zu jenem primären. Es ist also unhaltbar, zu behaupten, die einfachen psychischen Qualitäten hätten „keinen Zweck“ ohne Verbindung mit einem „Modifizierungsvermögen“.

Aus diesen Erwägungen ergibt sich von selbst, was von der Schlußfolgerung, zu halten ist, welche in Bethe's Schrift fortwährend wiederkehrt: „Diese oder diese Tätigkeit der Ameisen, resp. der Bienen ist nicht erlernt: also beruht sie auf bloßer Reflex-tätigkeit.“ Diese Folgerung ist ein offener Fehlschluß, weil es noch ein Drittes gibt, das zwischen diesen beiden Möglichkeiten liegt: den erblichen Instinkt mit den einfachen psychischen Qualitäten der Empfindung und Sinneswahrnehmung, die notwendig zu ihm gehören. Daher ist das ganze Verfahren, durch welches B. den Ameisen und Bienen alle psychischen Qualitäten abspricht, ohne jede Beweiskraft.¹⁾

Da Bethe in seiner Ameisenstudie überdies auf eine frühere Arbeit verweist, in welcher er seine neue Reflextheorie näher begründet habe, muß ich auch auf diese Begründung hier zurückkommen. In einer Studie über „das Nervensystem von *Carcinus maenas*,²⁾ der man wegen ihrer schönen anatomischen und physiologischen Untersuchungen volle Anerkennung zollen muß, hat B. in einem eigenen Abschnitte (S. 486—493) die psychologischen Grundlagen seiner Erklärung der tierischen Lebenstätigkeiten entwickelt. Auch hier bin ich in vielen Punkten mit seinen Ausführungen ganz einverstanden. Er führt zur Widerlegung des Haeckel'schen Panpsychismus die treffenden Worte Du Bois-Reymonds³⁾ an: „Er sündigt wider eine der ersten Regeln des Philosophierens: „*Entia non sunt creanda sine necessitate*“; denn wozu Bewußtsein, wo Mechanik reicht? Und wenn Atome empfinden, wozu noch Sinnesorgane?“ Ebenso stimme ich Herrn Bethe darin bei, daß es in das Gebiet der Mythologie gehöre, den Pflanzen Empfindung und Bewußtsein zuzuschreiben, weil eben die betreffenden Erscheinungen sich einfacher erklären lassen. Ferner wendet er sich mit Recht gegen den Standpunkt jener, welche die tierpsychologischen *Facta* deshalb nicht als Gegenstand der „exakten Forschung“ anerkennen wollen, weil wir nur unser eigenes Geistesleben aus Erfahrung kennen und daher über die psychischen Vorgänge in anderen Wesen keine unmittelbare Kenntnis haben. B. verteidigt diesem Extreme gegenüber die Berechtigung des Analogieschlusses (S. 489) auf dem Gebiete der vergleichenden Psychologie und stellt, wie auch bereits andere es früher getan, den richtigen Grundsatz auf, man müsse die Erscheinungen des psychischen Lebens der Tiere mit den entsprechenden Erscheinungen beim Menschen vergleichen und dann die einfachsten jener Ursachen, welche wir durch die eigene psychische Erfahrung kennen, auch zur Erklärung der betreffenden tierischen Tätigkeiten heranziehen.⁴⁾ So weit wären wir völlig einverstanden in unseren psychologischen Grundsätzen. Aber es scheint mir, daß Herr Bethe jene Prinzipien nicht folgerichtig angewandt habe. Schon am Beginne seiner dies-

¹⁾ Ähnlich bemerkt auch Eschereich (Die Ameise, 1906, S. 196): „Bethe legt auf das Angeborensein einen großen Wert, indem er diese Eigenschaft geradezu als das Hauptcharakteristikum des Reflexes ansieht. Dies ist aber ein Irrtum; wohl sind alle Reflexe angeboren, andererseits aber ist nicht alles was angeboren ist, Reflex.“

²⁾ Archiv f. Mikroskop. Anat. 50. Bd. 1897, S. 460—546; 589—639.

³⁾ Die sieben Welträtsel. Reden v. E. Du Bois-Reymond, Erste Folge, Leipzig 1886, S. 388.

⁴⁾ Leider hat Bethe diesen richtigen Standpunkt 1899 wieder verlassen. Siehe oben S. 5.

bezüglichen Ausführungen (S. 486) sagt er: „Ob nun ein äußerer Reiz, der einem Wesen appliziert wird, zum Bewußtsein gelangt ist, können wir nicht konstatieren; das, was wir sehen können, ist nur eine eventuelle Reaktion, die das Wesen auf den Reiz ausübt.“ Falls man die Berechtigung und die Unentbehrlichkeit des Analogieschlusses auf dem Gebiete der vergleichenden Psychologie zugibt, wird man nicht umhin können, denselben auch hier anzuwenden, um mittelst desselben zu konstatieren, ob die betreffende Reaktion des Versuchstiers auf einfachen physiologischen Reflexen oder auf psychologischen Faktoren beruhe.¹⁾ Welches Kriterium sollen wir also für die Annahme der einfachsten psychischen Qualitäten aufstellen? Bethe glaubt, man dürfe nur dann die psychische Qualität der Empfindung einem Tiere zuschreiben, wenn dasselbe durch seine sinnliche Erfahrung zu lernen imstande sei. Dieses Kriterium halte ich jedoch für viel zu hoch. Folgendes Beispiel, welches B. selber anführt (S. 490), dürfte zum Belege dienen. „Wenn ich z. B. einen Hund mit einer Zange kneife und er quiekt und davonläuft, so würde ich nicht genötigt sein, das als Zeichen von stattgehabter Empfindung aufzufassen. Wenn er aber das nächstemal, wo ich wieder dieselbe Zange zur Hand nehme, schon vorher davonläuft, so scheint mir das ein genügender Beweis zu sein, daß er den Kniff gefühlt hat.“ Mir scheint dagegen jener „genügende Beweis“ bereits dadurch erbracht zu sein, daß der Hund schon beim erstenmal, als er gekniffen wurde, quiekte und davonlief; denn wir müssen nach der Analogie mit den menschlichen Erfahrungen bei ähnlichen Gelegenheiten annehmen, daß auch der Hund den Kniff schmerzlich gefühlt hat, und daß diese Schmerzempfindung die psychische Ursache war, die ihn zum Quieken und Fortlaufen bewog. Daraus, daß manche Reaktionen, welche bei normalen Tieren durch wirkliche Empfindung ausgelöst werden, auch noch an enthirnten Tieren durch den Reiz bestimmter untergeordneter Nervenzentren sich ebenfalls noch hervorrufen lassen, darf man keineswegs schließen, daß der betreffende Vorgang auch bei dem normalen Tiere ein rein reflektorischer sei. Auch an einer menschlichen Leiche lassen sich bekanntlich Bewegungen der Extremitäten durch künstliche Reize gewisser Nervenzentren hervorrufen, obwohl der normale lebendige Mensch jene Extremitäten „willkürlich“ d. h. infolge psychischer Empfindung und Wahrnehmung zu bewegen pflegt.

Ich bin daher zwar mit Herrn Bethe völlig einverstanden in dem Grundsätze, den er (S. 490) ausgesprochen hat: „So lange sich ein Weg zeigt, die Lebenserscheinungen eines Tieres ohne Zuhilfenahme von psychischen Eigenschaften rein reflektorisch zu erklären, soll man nach meiner Meinung auch davon absehen, ihnen diese Eigenschaften zuzuschreiben.“ Aber in der Anwendung, die er von diesem Grundsätze macht, um seine Reflextheorie zu begründen, kann ich ihm, wie aus obigem Beispiele erhellt, unmöglich beipflichten. Wenn B. fernerhin (S. 491) den Satz aufstellt: „Einen Wert kann die Empfindung nur dann für ein Wesen haben, wenn auch Erinnerung, Kombinationsvermögen und die Fähigkeit, nach dem Resultat dieser Kombination zu handeln, zugleich vorhanden sind“ — so kann ich ihm hierin ebenfalls nicht beistimmen. Für den gekniffenen Hund hat die Schmerzempfindung auch dann, wenn er sie später völlig vergessen haben sollte, doch einen keineswegs zu unterschätzenden Zweck gehabt, nämlich den, daß er augenblicklich davonlief. Dasselbe gilt überhaupt für die einfachen psychischen Qualitäten der Empfindung und Sinneswahrnehmung bei höheren und bei niederen Tieren: sie haben den primären Zweck, das Tier für die augenblicklichen Bedürfnisse zweckmäßig zu leiten; sekundär kann dann noch der andere Zweck hinzutreten, daß das Tier durch frühere Empfindungen und Wahrnehmung mittelst des sinnlichen Gedächtnisses lerne, seine ursprüngliche Handlungsweise zu modifizieren. Daher scheint mir das Beweisverfahren Bethe's, welches lautet, „nicht erlernt, also bloß reflex“, ein durchaus verfehltes zu sein.

Bethe bemerkt zwar ausdrücklich (S. 492), er wolle damit, daß er mittelst jenes Beweisverfahrens keine psychischen Qualitäten bei den Arthropoden zu entdecken imstande sei, noch nicht einfachhin behaupten, daß solche gar nicht vorhanden seien; aber in der praktischen Anwendung seiner Beweismethode in der Schrift über die Ameisen und Bienen ist er meist weit darüber hinausgegangen, so daß jeder Leser den Eindruck erhält, daß die betreffenden tierischen Tätigkeiten, auf welche er das fatale Prinzip „nicht

¹⁾ Siehe hierüber auch Franz Lukas, Psychologie der niedersten Tiere, 1905, S. 4.

erlernt, also reflex“ anzuwenden versucht, nach Bethe's Überzeugung bloße Reflextätigkeiten, und ihre Träger „bloße Reflexmaschinen“ seien. Letzteren Ausdruck hat er ferner selbst an mehreren Stellen ausdrücklich gebraucht.

Falls es wirklich kein anderes Kriterium für den Besitz psychischer Qualitäten bei einem Tiere gäbe, als das Vermögen zu lernen, so wäre damit für jene Tiere, die nicht zu lernen vermögen, noch kein hinreichender Beweis erbracht, daß sie bloße Reflexmaschinen seien, wenn nicht andererseits auch nachgewiesen würde, daß bloße Reflextätigkeiten genügen, um die betreffenden biologischen Tatsachen zu erklären. Als ich in meinen beiden tierpsychologischen Schriften (58 u. 59) die Annahme einer Tierintelligenz widerlegte, hatte ich nicht darauf beschränkt, bloß negativ zu zeigen, daß wir keine sicheren Beweise für die Tierintelligenz besitzen, sondern auch nachgewiesen, daß die sogenannten intelligenten Tätigkeiten der Tiere aus ihrem sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögen befriedigend erklärlich seien und zudem mit der Annahme einer Intelligenz des Tieres größtenteils in unlösbarem Widerspruche stehen. Wir werden daher in vorliegender Studie auch zu untersuchen haben, inwiefern es Bethe gelungen ist, die sogenannten psychischen Tätigkeiten der Ameisen positiv durch bloße Reflexe zu erklären, und ob er Tatsachen beizubringen in der Lage war, welche überdies die Annahme eines sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögens der Ameisen ausschließen.

Hier noch einige weitere Bemerkungen über das Kriterium von Instinktätigkeit und bloßer Reflextätigkeit. Ein sehr wahrscheinliches Kriterium dafür, daß das betreffende Tier nicht eine bloße Reflexmaschine sei, sondern wenigstens bei seinen höheren Lebenstätigkeiten durch sinnliche Empfindung und Wahrnehmung auf Grund angeborener Instinkte geleitet werde, scheint mir folgendes zu sein: der Besitz bestimmter Sinnesorgane in Verbindung mit einem nervösen Zentralorgan¹⁾, sowie der zweckmäßige und mannigfaltige Gebrauch, durch welchen das Tier die äußeren Eindrücke für seine Lebensbedürfnisse verwertet. Reflextätigkeit ist ihrem Wesen nach bloß von untergeordneten Ganglien abhängig; sie beruht auch in jenen Fällen, wo sie von Bewußtsein begleitet ist, auf der durch ein Ganglion vermittelten Verbindung bestimmter Nervenreize mit bestimmten motorischen Reaktionen. Letztere brauchen dabei ebenso wenig zum Bewußtsein zu kommen wie der Reiz, welcher sie auslöst. Wir erfahren dies z. B. an den reflektorischen Bewegungen des Herzmuskels, welche ein normaler Mensch im normalen Zustande gar nicht empfindet. Reflextätigkeit ist daher ihrem Wesen nach einfach in gleichförmig und mechanisch schablonenmäßig. Man vergleiche nun einmal das Benehmen einer enthirnten Taube oder eines geköpften Frosches oder einer geköpften Ameise mit dem Benehmen der normalen Individuen. Bei ersteren erfolgt auf jeden bestimmten äußeren Reiz eine ganz bestimmte Reaktion, und dieselbe wiederholt sich mit konstanter Regelmäßigkeit in derselben Weise, so oft als der Reiz wiederholt wird, bis die physiologische Leistungsfähigkeit der betreffenden Leitungsbahn erschöpft ist; in dem Gebrauche, den die normalen Tiere von ihren Sinnes- und Bewegungsorganen machen, ist eine derartige Schablone nicht vorhanden, weder bei den Wirbeltieren noch bei den Ameisen. Die zweckmäßig geordnete Ausübung sämtlicher Lebenstätigkeiten unter Einwirkung der äußeren Sinneseindrücke ist bei den Ameisen wie bei den höheren Tieren abhängig von einem nervösen Zentralorgan, nicht bloß von den untergeordneten Nervenzentren, die auch nach

¹⁾ Bethe (Noch einmal über die psychischen Qualitäten, 1900, S. 44) will nicht zugeben, daß die vergleichende Anatomie des Nervensystems eine „Erkenntnisquelle für die Tierpsychologie“ sein könne. Ich verweise dagegen auf L. E d i n g e r, der in seinen Werken wiederholt die Bedeutung der vergleichenden Hirnanatomie für die vergleichende Psychologie der Wirbeltiere hervorgehoben hat, besonders in seiner Abhandlung „Prinzipielles zur Tierseelenkunde“ (Umschau 1908, No. 24, S. 461 ff.). Auch E d. H i t z i g, Welt und Gehirn, 1905, S. 28 ff. verwendet dieselbe Beweismethode. Daß auch bei den Insekten die vergleichende Anatomie ihres nervösen Zentralapparates von Wichtigkeit ist für die Beurteilung ihrer psychischen Begabung, wurde von mir (58, 3. Aufl., 7. Kap.) näher ausgeführt, ist aber auch von F o r e l bezüglich der Struktur des Ameisengehirns wiederholt betont worden (z. B. in seiner Schrift „Die psychischen Fähigkeiten d. Ameisen“, 1901, S. 56).

Entfernung oder Verletzung des ersteren noch Reflexbewegungen veranlassen können. Es ist bekannt, daß gerade bei den Ameisen, Bienen und den Arbeiterinnen anderer geselliger Hymenopteren das Gehirn und insbesondere die Corpora pedunculata desselben eine relativ enorme Entwicklung zeigen.

Falls man nicht mit der Loeb'schen Segmentaltheorie,¹⁾ welche bei den deutschen Physiologen wenig Anklang gefunden hat²⁾, das Tier, sei es nun ein Insekt oder ein Vertebrat, in ein bloßes Aggregat von „einfachen Reflextieren“ auflösen will, wird man der Existenz eines nervösen Zentralorgans auch für die psychische Einheit der Betätigung des Tieres eine höhere Bedeutung beimessen müssen als jene eines bloßen Hemmungsorganes für Reflexe. Ich bin daher auch heute noch der Ansicht, daß uns die Zentralisation des Nervensystems und der Besitz eines nervösen Zentralorgans auch ein Kriterium dafür zu bieten vermag, daß das betreffende Tier keine bloße Reflexmaschine ist.³⁾

Ferner muß man vom psychologischen Standpunkt aus berücksichtigen, daß das „Modifikationsvermögen“, welches nach Bethe und Loeb das einzige Kriterium psychischer Qualitäten bilden sollte, bereits e i n f a c h e r e psychische Elemente notwendig v o r a u s s e t z t, nämlich die Sinnesempfindungen, speziell aber die Lust- und Unlustgefühle als subjektive Betonung derselben und die aus denselben entspringenden Bewegungsantriebe. Ohne Voraussetzung dieser einfacheren Elemente ist ein Modifikationsvermögen, eine Änderung der früheren Handlungsweise auf Grund der sinnlichen Erfahrung (des assoziativen Gedächtnisses) überhaupt undenkbar. Vom entwicklungstheoretischen Standpunkte aus müssen wir annehmen, daß diese einfacheren Elemente sich v o r dem Modifikationsvermögen entwickelt haben. Dann müssen wir aber auch Kriterien annehmen für das Vorhandensein von einfacheren psychischen Faktoren, und die Erkennbarkeit eines psychischen Lebens nicht erst beim Modifikationsvermögen beginnen lassen.⁴⁾ Wir werden im VI. Kapitel (am Schluß des ersten Abschnittes) beim bilderzeugenden Apparat der Augen und im X. Kapitel bei den verschiedenen Formen des Lernens (Zusammenfassung am Schluß) einige dieser Kriterien kennen lernen.

Folgendes Beispiel dürfte ferner vielleicht geeignet sein, den Unterschied von Instinkt und Reflexfähigkeit zu erläutern. Wenn die Bienenlaus *Braula coeca*, wie Perez beobachtet hat, auf die Oberlippe der Honigbiene kriecht und sie dort so lange kitzelt, bis die Biene einen Futtersafttropfen heraufwürgt, so kann man wohl sagen, die Biene füttere den Parasiten r e i n r e f l e k t o r i s c h, da sie ihn überhaupt gar nicht zu bemerken scheint, und der andauernde Kitzel eine adaequate Ursache für einen Würgreflex darstellen kann. Auch die myrmekophilen Milben der Gattung *Antennophorus*, welche Ch. Janet, ich und Karawajew näher beobachtet haben⁵⁾, werden von ihren Wirten gleichsam reflektorisch gefüttert. Die Ameise macht oft verzweifelnde Anstrengungen, sich des Parasiten zu entledigen, den sie auf der Unterseite des Kopfes trägt; derselbe schlägt mit seinen vorgestreckten und ausgebreiteten Vorderfüßen die Kopf-

¹⁾ J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und die vergleichende Psychologie, 1899.

²⁾ Vgl. W. Nagel in seinem Referat über Loeb's Buch im Zoolog. Zentralbl. VI. 1899. No. 18—19.

³⁾ Siehe hierüber auch 58, 3. Aufl. (1905), Kap. 7 und 8.

⁴⁾ Max Ettlinger in seiner Studie „Untersuchungen über die Bedeutung der Deszendenztheorie für die Psychologie“ (1903) bemerkt (S. 69) mit Recht gegen Loeb, der nur insoweit Empfindungen annehmen will, als assoziatives Gedächtnis vorhanden ist: „Loeb vergißt dabei ganz, daß das Dasein von Empfindungen die notwendige Voraussetzung für die Betätigung des assoziativen Gedächtnisses ist.“ Dennoch meint Ettlinger mit Bethe und Loeb, daß wir kein Kriterium für die ersteren haben außer in letzterem; darin kann ich ihm nicht beistimmen. Dagegen ist Fr. Lucas, (Die Psychologie der niedersten Tiere, 1905, S. 5 ff.) der Ansicht, daß wir auch bei den niederen Tieren bereits für die einfachen psychischen Qualitäten wahrscheinliche Kriterien aufstellen können.

⁵⁾ Vgl. Ch. Janet, Sur le *Lasius mixtus*, l'*Antennophorus Uhlmanni* etc. Limoges 1897; E. Wasmann, Zur Kenntnis des myrmekophilen *Antennophorus* (Zool. Anz. XXV No. 661, 1902, S. 66—76); W. Karawajew, *Antennophorus Uhlmanni* Hall. und seine biologischen Beziehungen zu *Lasius fuliginosus* und andern Ameisen (Kiew 1904, Sep. aus: Mém. Soc. Natur. Kiew XIX, 1905; es handelt sich um *A. grandis* Berl.); Versuche über die internationalen Beziehungen der *Antennophorus*-Arten (Zeitschr. wissenschaft. Insektenbiol. 1905, Heft 12, S. 485—493); Weitere Beobachtungen über Arten der Gattung *Antennophorus* (Mém. Soc. Natur. Kiew XX. 1906, S. 209—230).

seiten der Ameise mit rasch wiederholten Schlägen in bestimmten Zeitintervallen; ist nun das Kröpfchen der Ameise voll, so wird durch diesen Kitzel der Würgreflex ausgelöst, ein Futtersafttropfen tritt auf die Unterlippe, den der Parasit dann aufleckt. Auch hier wird man mit Recht sagen dürfen, die Ameise füttere den *Antennophorus* „bloß reflektorisch“. Wenn jedoch eine Ameise, die sich draußen bei den Blattläusen oder im Fütterungsapparat eines Beobachtungsnestes den Kropf mit Honig gefüllt hat, in das Nest zurückkehrt, zu den Larven geht und eine nach der anderen füttert,¹⁾ oder den übrigen Ameisen und den nach Ameisenart sich benehmenden Käfern der Gattung *Atemeles* und *Lomechusa* von ihrem Vorrat mitteilt (vgl. Taf. IV, Fig. 1), so geschieht diese Futterausteilung nach meiner Ansicht instinktiv, weil sie hier offenbar unter der Leitung des sinnlichen Wahrnehmungs- und Strebevermögens des Tieres erfolgt. Die leisen und oft nur momentanen Fühlerschläge allein, womit eine Ameise oder ein *Atemeles* oder eine *Lomechusa* die fütternde Ameise zur Mitteilung des Futtersaftes „auffordern“, sind an sich betrachtet, noch kein adaequater physiologischer Grund für die Auslösung eines Würgreflexes. Eine Ameise mit gefülltem Kröpfchen kann auch tatsächlich diese Aufforderung unbeachtet lassen und weitergehen. Selbst wenn die „bettelnde“ Ameise oder der „bettelnde“ *Atemeles* die Vorderfüße erhebt und vor oder während der Fütterung die Kopfseiten der fütternden Ameise streichelt, so ist dieser Reiz gleichsam nur eine sekundäre Unterstützung der durch die Fühlerschläge erfolgten instinktiven Aufforderung zur Fütterung; und diese Unterstützung fällt nicht selten aus oder sie bleibt manchmal auch ebenso erfolglos wie die Fühlerschläge. *Lomechusa strumosa* wird von *Formica sanguinea* sogar regelmäßig gefüttert, ohne daß der Käfer jemals die Kopfseiten der Ameisen mit den Vorderfüßen streichelt.

Falls man diese Tatsachen vorurteilsfrei betrachtet, wird man sagen müssen: wenn eine Ameise ihre Larven oder ihre Gefährtinnen oder ihre echten Gäste füttert, so erfolgt diese Fütterung nicht mit der unmittelbaren Notwendigkeit einer reflektorischen Reaktion wie die Fütterung einer *Braula* oder eines *Antennophorus*, sondern sie ist von dem sinnlichen Wahrnehmungs- und Strebevermögen des Tieres geleitet und in ihrer Ausführung bestimmt. Man mag derartige Unterschiede in der Erklärung der Beobachtungstatsachen vielleicht „fein“ nennen; aber ohne Berücksichtigung derselben wird man den Tatsachen des Ameisenlebens, wie sie nun einmal vorliegen, nie und nimmer gerecht werden; man wird sie einseitig vergewaltigen, nicht befriedigend erklären.

Ich komme nun zu Herrn Bethé's Experimenten über Ameisen und zu den Schlußfolgerungen, die er aus denselben im einzelnen gezogen. Die Experimente B's. sind zwar größtenteils

¹⁾ Die Fütterung der Ameisenlarven und die entsprechende Fütterung der Larven von *Atemeles* und *Lomechusa*, sowie die Fütterung von *Lomechusa strumosa* (Imago) durch die *Formica*-Arten erfolgt nach meinen zahlreichen diesbezüglichen Beobachtungen, die oft mit der Lupe angestellt wurden, in folgender Weise: Die fütternde Ameise nimmt mit nur halbgeöffneten Kiefern den Mund der Larve (bezw. der *Lomechusa*) in ihren Mund und pumpt dann, während sie dabei manchmal den Kopf leise hin- und herbewegt, den Futtersaft aus ihrem Munde in denjenigen des zu fütternden Wesens. Letzteres verhält sich dabei so passiv, daß man während einer oft eine Minute lang dauernden Fütterung kaum eine leise Bewegung seiner Unterlippe mit der Lupe wahrnehmen kann. Wenn dagegen eine *Formica* oder *Myrmica* eine andere Ameise oder einen *Atemeles* füttert (vgl. Taf. IV, Fig. 1), so öffnet sie weit die Oberkiefer und läßt einen Safttropfen auf die Unterlippe treten, der dann von dem anderen Tiere *active* mit deutlich sichtbaren Bewegungen der Unterlippe aufgeleckt wird. Nur *F. sanguinea* füttert auch die *Atemeles* nach Larvenart, nicht nach Ameisenart. — Ich füge diese Bemerkungen deshalb hier bei, weil sich in dem Referate, welches Ch. Janet (Études s. l. fourmis, l. guêpes et les abeilles, Note 14, Rapports des animaux myrmécophiles avec les fourmis, 1897 p. 71) hierüber gibt, folgende Stelle findet: „Wasmann a remarqué que la nourriture liquide est déposée devant la bouche des *Lomechusa* plutôt à la façon dont les fourmis la déposent devant la bouche de leurs propres larves qu'à la façon, dont elles opèrent pour le dégorgeement à une de leurs compagnes ou à un *Atemeles*.“ — Dieses Mißverständnis scheint dadurch veranlaßt worden zu sein, daß Janet die Fütterungsweise der Larven bei den Wespen und Hornissen, die er so vortrefflich beobachtet hat, bei jener Bemerkung im Auge hatte. Bei den Ameisen, wenigstens bei den *Formica*-Arten, bei denen ich die betreffenden Vorgänge genau verfolgen konnte, erfolgt die Fütterung der Larven jedoch nicht in dieser Weise, sondern in der oben von mir beschriebenen. Vgl. hiezu auch 5. S. 47, 65, 75 (Sep.); 11. S. 95; 75, besonders S. 467 ff.

Wiederholungen früherer Versuche Lubbock's und anderer, wurden aber in recht sinnreicher Weise angestellt und haben zur Lösung der einschlägigen Probleme, namentlich darüber, wie die *Lasius*-Arten ihren Weg finden, einen wichtigen neuen Beitrag geliefert. Leider wurden auch hier von ihm in mehreren Punkten einseitige und nicht hinreichend begründete Schlußfolgerungen gezogen, denen ich auf Grund meiner Beobachtungen nicht beistimmen kann, auch abgesehen von dem stets wiederkehrenden *πρωτων ψευδους*, welches lautet: „nicht erlernt — also bloß reflex.“

Bethe's Versuche beziehen sich auf die Fragen: Kennen die Ameisen einer Kolonie sich „persönlich?“ Wie finden die Ameisen ihren Weg? Besitzen die Ameisen Mitteilungsvermögen? Weisen andere Vorrichtungen der Ameisen auf den Besitz psychischer Qualitäten hin?

III. Kapitel.

Wie erkennen die Ameisen sich untereinander?

Unter den Sinnen der Ameisen stehen — darin stimmen alle Myrmekologen überein — der T a s t- und der G e r u c h s s i n n an vornehmster Stelle. Als Organe des ersteren dienen die Tastborsten, die am ganzen Körper verteilt, aber an den Fühlern am zahlreichsten sind. Als Organe des letzteren sind die Geruchszapfen (coni olfactorii) und andere Sinneshaare anzusprechen,¹⁾ die bei den Ameisen hauptsächlich an der Fühlergeißel lokalisiert sind. Durch das tatsächliche Zusammentreffen der Tast- und Geruchsorgane an den Fühlern und durch die Beweglichkeit der Fühler werden diese zu „t a s t e n d e n N a s e n“ und stellen ohne Zweifel die biologisch wichtigsten Sinneswerkzeuge der Ameisen dar. Die Qualität des Geruchssinns der Ameisenfühler ist insofern eine eigenartige, von unserem Geruchssinn verschiedene, als sie auch eine Formwahrnehmung des riechenden Objektes ermöglicht; diese Eigentümlichkeit hat F o r e l zutreffend als „t o p o c h e m i s c h e n G e r u c h s s i n n“ der Ameisenfühler bezeichnet. Bei unserer Beurteilung der psychischen Fähigkeiten der Ameisen handelt es sich darum, ob der Gebrauch, den die Ameisen von ihrem Geruchssinn machen, ein r e i n r e f l e k t o r i s c h e r ist oder nicht. Prüfen wir dies zuerst an dem sogenannten „Wiedererkennen der Ameisen.“

Nach F o r e l geschieht das gegenseitige „Erkennen“ der zu einer Kolonie gehörigen Ameisen durch die ebenerwähnte eigentümliche Verbindung von Geruchs- und Tastwahrnehmung, die er mit dem sehr geeigneten Worte „o d e u r a u c o n t a c t“ („B e r ü h r u n g s g e r u c h“) bezeichnete. Als Werkzeug dieser Sinneswahrnehmung dienen die Fühler, insbesondere die Fühlerspitzen²⁾. Ich konnte mich auf Grund

¹⁾ Vgl. Lubbock, On the senses, instincts and intelligence of animals, New Ed. London 1899. p. 50 ff.

²⁾ Zur Bestätigung dieser Ansicht dienen auch meine Versuche über die Bedeutung der Fühler bei *Myrmedonia* (Vgl. 19). Letztere Versuche beweisen überdies, daß bei m a n c h e n Geruchswahrnehmungen, z. B. den auf die Nahrung bezüglichen, neben den Fühlern auch die an ihrer Spitze mit einem Papillenkranze versehene *Taster* beteiligt sind; die fühlerebenen *Myrmedonien* konnten noch ihre Nahrung wittern, aber nicht mehr ihre Feinde meiden. Über die biologische Bedeutung der Palpen bei den Insekten vgl. auch Biol. Zentralbl. IX. 1889. No. 10. S. 303—308. — Auch die interessanten Versuche, welche Miß A d e l e F i e l d e seit 1901 über die Funktion der Ameisenfühler als Geruchsorgane usw. veröffentlicht hat, bestätigen die hohe Bedeutung dieser Organe für das „Wiedererkennen der Ameisen“ und andere Bedürfnisse ihres sozialen Lebens. Die L o k a l i s a t i o n bestimmter Klassen von Geruchswahrnehmungen auf bestimmte Fühlerglieder —, z. B. die Wahrnehmung des Nestgeruchs durch das 12. Glied, des Individual- und Koloniegeruchs durch das 11. Glied, des Pfadgeruchs durch das 10. Glied, des Brutgeruchs durch das 8. und 9. Glied —, welche Fie l d e bei *Stenamma fulvum* annehmen möchte, scheint mir dagegen sehr fraglich. Vgl. A. F i e l d e, Further study of an ant (Proc. Ac. Nat. Sc. Philad. 1901, p. 521 ff.): A cause of feud between ants of the same species living in different communities (Biolog. Bulletin. V, No. 6, 1903, p. 326 ff.): Power of recognition among ants (Biolog. Bulletin. VII, No. 5, 1904, p. 227 ff.): The progressive odor of ants (Biolog. Bulletin. X, No. 4, 1905, p. 1 ff.).

meiner Beobachtungen und Versuche dieser Auffassung Forels' völlig anschließen. Daß die Ameisen sich nicht in dem Sinne „persönlich kennen“, als ob sie sich u n a b h ä n g i g von der durch die Fühlerspitzen vermittelten Sinneswahrnehmung, etwa durch eine willkürlich gewählte intelligente „Parole“, z. B. durch eine bestimmte Form der Fühlerschläge, womit sie sich gegenseitig berühren, als Gefährtinnen zu erkennen vermöchten, das ist schon lange bekannt. Bereits 1891 (21. S. 211) schrieb ich hierüber: „Der Umstand, daß ihrer Fühler beraubte Ameisen von den Gefährtinnen noch e r k a n n t w e r d e n durch Berührung mit den Fühlern, obwohl sie selbst diese Unterscheidungsfähigkeit eingebüßt haben, zeigt, daß es sich um eine Geruchswahrnehmung handelt, nicht um eine Parole, die in einer bestimmten Fühlerbewegung von beiden Seiten bestehen müßte.“ Ferner haben Forel und ich bereits wiederholt darauf hingewiesen, daß eine vereinzelt, von feindlicher Ameisensäure bespritzte Ameise von ihren eigenen Nestgenossen wenigstens anfangs nicht erkannt, sondern feindlich angegriffen, manchmal sogar getötet wird; auch hieraus schlossen wir, daß die gegenseitige Erkennung der Ameisen einer Kolonie durch einen bestimmten, ihnen anhaftenden Geruchsstoff vermittelt werde. Ein interessantes Beispiel dieser Art sei hier näher angeführt. Am 11. Februar 1886 hatte ich eine *sanguinea* in ein Beobachtungsnest von *Polyergus rufescens* (mit *F. fusca* als Hilfsameisen) gesetzt. Eine *fusca*, welche ihr begegnete, griff sie an, und die *sanguinea* bespritzte die *fusca* mit ihrem Gifte. Als die *fusca* hierauf den Feind losgelassen hatte und zu den Ihrigen zurückgekehrt war, wurde sie von mehreren *fusca*, ihren eigenen Gefährtinnen, angegriffen, eine halbe Stunde lang feindlich umhergezerrt und sogar mit Gift bespritzt; denn sie roch nach der *sanguinea* und wurde daher von den Ihrigen nicht mehr erkannt; sie wurde wie eine *sanguinea* behandelt, trotzdem ihre sonstige Erscheinung (Gestalt und Färbung) dieselbe geblieben war.

B e t h e hat nun durch seine Versuche bestätigt, daß bei dem gegenseitigen „Erkennen“ der Ameisen wirklich ein „G e r u c h s s t o f f“ im Spiele sei. Er badete Ameisen in einem Alkohol-Wasserbad, ließ sie trocken werden und badete sie dann in der aus zerquetschten Ameisen fremder Arten bereiteten Brühe; dann wurden sie teils zu den eigenen Kolonien, teils zu jenen der betreffenden fremden Arten gesetzt; bei ersteren wurden sie infolge jenes Bades feindlich angegriffen, bei letzteren dagegen geduldet; wie lange, das sagt Herr Bethe leider nicht. Gerade das wäre sehr interessant gewesen, zu erfahren; denn bei der Frage, wie die Ameisen ihre Gefährtinnen von Fremden u n t e r s c h e i d e n, genügt es nicht, bloß den ersten indifferenten Eindruck zu berichten, den z. B. ein mit *Tetramorium*-Brühe gebadeter *Camponotus herculeaneus* auf die betreffenden *Tetramorium* macht, wenn man ihnen die fremde Ameise auf die Nestoberfläche setzt. Es handelt sich vielmehr darum, ob die *Tetramorium* nicht durch Untersuchung des Fremden mittelst ihrer Fühlerspitzen in kurzer Zeit die Täuschung bemerken, indem sie den Eigengeruch des *Camponotus* von dem ihm anhaftenden *Tetramorium*-Geruche allmählich unterscheiden.¹⁾ Darüber berichtet Bethe nichts. Seine Angabe, man könne durch jenes Badeexperiment bewirken, „einen Feind so zu verwandeln, daß er wie ein Nestgenosse a u f g e n o m m e n wird“ (S. 36), ist daher durch seine Versuche nicht bewiesen worden.

Da es *Tetramorium caespitum* war, von welchem B. die Behauptung aufgestellt, daß man eine *Myrmica* oder einen *Camponotus* durch Baden in *Tetramorium*-Brühe so zu verwandeln vermöge, machte ich einige diesbezügliche Versuche mit einem Beobachtungsneste von *Tetramorium*, in welchem die Behandlung der „verwandelten Feinde“ sich leicht näher feststellen ließ.

Am 15. April 1898 setzte ich in ein am Tage vorher eingerichtetes volkreiches *Tetramorium*-Nest zuerst 1 *Myrmica scabrinodis* ♀ und 1 *Formica rufa* ♀ ohne Bad. Die *Myrmica* (M₁) wird wenig angegriffen,

¹⁾ In seiner Antwort (Nochmals über die psych. Qual. 1900 S. 46) bleibt Bethe dabei, es komme n u r auf die erste Reaktion an. Dies ist offenbar nicht richtig; denn die erste Reaktion beweist bloß daß die Geruchsstoffe als Mittel zur Wiedererkennung dienen, nicht aber daß die Wiedererkennung r e i n r e f l e k t o r i s c h erfolge, ohne ein Unterscheidungsvermögen von Seite der Ameisen.

da sie sich gleich anfangs in dem fremden Neste instinktiv „totstellt.“¹⁾ Viele *Tetramorium* laufen an ihr vorüber, berühren sie flüchtig mit den Fühlern und laufen weiter, ohne sie anzugreifen. Innerhalb 5 Minuten wird sie jedoch nach und nach von 5 *Tetramorium* angegriffen und mit dem Stachel bearbeitet. Die *rufa* (r_1) wurde s o f o r t mit großer Heftigkeit angegriffen von einer größeren Anzahl *Tetramorium* und ist von ihnen fast bedeckt; sie krümmt sich ein, wehrt sich heftig durch Beißen und spritzt Gift.

Nun nahm ich in Zwischenräumen von je 5 Minuten aus demselben *Myrmica*-Neste zwei *M. scabrinodis* ♀ (M_2 und M_3), und aus demselben *rufa*-Neste zwei *rufa* ♀ (r_2 und r_3), behandelte sie sorgfältig mit dem Bethe'schen Doppelbade und ließ sie auf Filtrierpapier trocken werden.²⁾ Zu dem zweiten Bade benützte ich, da *Tetramorium* sehr klein ist, eine aus einer Menge Ameisen des *Tetramorium*-Nestes bereitete Brühe, um den Erfolg zu sichern. Dann wurden die Gebadeten nacheinander in das *Tetramorium*-Nest gesetzt.

M_2 wurde bei der ersten Begegnung mit den *Tetramorium* ebenso behandelt wie die ungebadete M_1 . Da sie sich sofort totstellte, wurde sie nicht heftig angegriffen; manche *Tetramorium* berührten sie mit den Fühlern und gingen gleichgültig an ihr vorüber, während andere sie mit geöffneten Kiefern anfuhrten. Nach einigen Minuten hatte sich auch an M_2 ein halbes Dutzend *Tetramorium* festgebissen und zerrten und stachen sie. Also sie war d o c h erkannt worden wie M_1 . Ich dachte, die Dauer des Bades in der *Tetramorium*-Brühe sei vielleicht zu kurz gewesen und ließ daher M_3 eine ganze Minute im Bade. Sie wurde dann von den *Tetramorien* einige Sekunden länger ignoriert; aber schon nach 10 Sekunden waren zwei Feinde an ihr festgebissen und zerrten sie. Also auch M_3 war rasch erkannt worden trotz des Bades.

Nach 10 Minuten: M_1 ist von mehreren Feinden umgeben, die sich an ihr festgebissen haben; sie stellt sich tot. M_2 stellt sich tot; nur ein Feind ist an ihr festgebissen; soeben wird sie von einem zweiten Feinde angegriffen und an einem Beine gezerrt. M_3 stellt sich ebenfalls tot, wird von vielen Ameisen ignoriert, von anderen jedoch mit den Fühlern untersucht und gebissen; ein Feind beißt sich jetzt an einem Bein von M_3 fest und zerrt sie umher. Also: die Heftigkeit des ohnehin (auf M_1) schwachen Angriffes ist durch das Badeverfahren noch etwas abgeschwächt, aber die Fremden wurden trotzdem rasch „erkannt.“

Nun kommen die beiden unterdessen gebadeten *rufa*, abermals in Zwischenräumen von 5 Minuten. r_2 wird fast unmittelbar nach ihrer Ankunft von einer Anzahl Feinden angegriffen; einige der Angreifer gehen weiter, während andere sich wütend an ihr festbeißen. Ebenso r_3 , die noch länger im zweiten (*Tetramorium*-)Bade gewesen war. Von einem „Nichterkennen“ der Fremden ist keine Rede, obwohl die Zahl der Angreifer nicht so groß ist und der Angriff nicht so plötzlich und heftig erfolgt wie auf die ungebadete r_1 . Hierzu trug nämlich auch der Umstand bei, daß die durch das vorhergegangene Doppelbad entmutigten *rufa* sich weniger heftig wehrten als die ungebadete r_1 . Aber auch r_2 und r_3 waren nach wenigen Minuten von einer größeren Anzahl *Tetramorien* bedeckt, die an ihnen sich festgebissen hatten oder an ihnen zerrten; als sie sich regungslos verhielten, ließen die meisten Feinde von ihnen ab, während einige festgebissen blieben. Die vorübergehenden *Tetramorien* ignorierten meist die regungslos daliegenden r_2 und r_3 ebenso wie die nun gleichfalls regungslose ungebadete r_1 .

Ich nahm nun aus demselben *Myrmica-scabrinodis*-Neste einen echten Gast, *Atemeles emarginatus*, der nach meinen früheren Versuchen bei *Tetramorium* niemals aufgenommen wird, und badete ihn sorgfältig in dem Doppelbade, ließ ihn trocken werden und setzte ihn in das *Tetramorium*-Nest. Obwohl der Käfer nicht durch erregtes Umherlaufen die Ameisen reizte und keine Geruchssalven gegen die ersten Angreifer abgab, wurde er konstant feindlich behandelt, wenn auch nicht mit derselben Heftigkeit wie sonst. Viele der an ihm vorübergehenden Ameisen berührten ihn mit den Fühlern und gingen ohne Angriff weiter, die meisten aber fuhrten nach jener Untersuchung mit geöffneten Kiefern auf ihn los und zerrten ihn an den Fühlern oder den Beinen oder den Hinterleibsseiten. Sobald der Käfer anfang umherzulaufen, wurden

1) Weßhalb ich nicht sage „in einen Starrkrampfflex verfällt“, wird weiter unten klar werden.

2) Benetzte Ameisen werden bekanntlich, auch wenn die Flüssigkeit nur Wasser ist, so lange sie naß sind, von ihren Gefährtinnen nicht leicht erkannt.

(wie gewöhnlich) die Angriffe sofort heftiger. Zwei Tetramorien bissen sich nun konstant an ihm fest und bearbeiteten das betreffende Bein, das sie gepackt hatten, mit ihrem Stachel.

Am nächsten Morgen lagen die drei *rufa*, die zwei gebadeten wie die eine ungebadete, tot im Neste. Der *Atemeles* war bereits mit eingezogenen Hinterleibsringen dem Tode nahe; er war durch die erhaltenen Stiche gelähmt und zuckte nur noch mit den Tarsen. Von den drei *Myrmica* fand ich anfangs nur zwei, eine Stunde später auch die vorher von Erde bedeckte dritte. Sie schienen tot zu sein; ich nahm sie heraus; keine Ameise war an ihnen festgebissen. Als ich die *Myrmica* auf das Papier neben dem Beobachtungsneste niedergesetzt, liefen sie gleich davon; sie hatten sich vorher bloß „totgestellt“ und gaben ihre regungslose Stellung s o f o r t auf, als sie sich außerhalb des feindlichen Nestes fühlten. Ihr dicker Chitinpanzer hatte sie völlig unversehrt erhalten. Ich setzte sie hierauf in das *Tetramorium*-Nest zurück; sogleich nahmen sie ihre instinktive regungslose Haltung wieder an. Die meisten *Tetramorium*, die an ihnen vorüberkamen, ignorierten sie; nach einigen Minuten waren jedoch alle drei von einzelnen Tetramorien umgeben, die an ihnen zerrten, bissen und stachen. Also auch hier keine Spur von einer „Aufnahme der in Freunde verwandelten Feinde!“

Ich machte noch eine Reihe von Versuchen, um durch das hübsch ausgedachte Badeexperiment Bethé's die Aufnahme von *Atemeles emarginatus* bei solchen *Formica*-Arten zu bewirken, welche diesen Gast sonst nicht aufzunehmen pflegen. Das Resultat war auch hier ein entschieden n e g a t i v e s. Der erste Angriff auf den fremden Ankömmling wurde zwar in einigen Fällen gemildert; aber er wurde trotzdem als Fremdling erkannt und getötet. Näheres über diese Versuche später bei den „i n t e r n a t i o n a l e n B e z i e h u n g e n v o n *Atemeles*“.

Da *Formica sanguinea* unter gewissen Umständen selbst mit e r w a c h s e n e n Ameisen fremder *Formica*-Arten sich relativ leicht zu einer „Allianzkolonie“ verbindet, konnte man hoffen, durch die Bademethode Bethé's hier bessere Ergebnisse zu erzielen.

Am 10. April 1898 badete ich nacheinander vier *rufa* ♀, die aus einer selbständigen *rufa*-Kolonie (nicht aus meinem auf Taf. I abgebildeten Beobachtungsneste der gemischten Kolonie *sanguinea*—*rufa*—*pratensis*) genommen worden, genau nach dem Recepte Bethes zuerst in einem Alkohol-Wasserbade, ließ sie trocknen, badete sie dann in der aus zerquetschten *sanguinea* ♀ (von Kolonie 86 II.) bereiteten Brühe, ließ sie wieder auf Filtrierpapier rasch trocknen und setzte sie nacheinander (in Zwischenräumen von ca. 5 Minuten) zu denselben *sanguinea* (Kol. 86 II.) in ein Lubbock'sches Glasnest. Die erste *rufa* (r_1) wurde sofort von einer *fusca* ♀ der gemischten Kolonie angegriffen, umhergezerrt und mit Gift bespritzt; die *fusca* blieb an einem ihrer Beine eine halbe Stunde festgeklammert. Die zweite *rufa* (r_2), die ich nun nach dem Bade hineinsetzte, begegnete zufällig zuerst jener von *fusca* angegriffenen *rufa* (r_1) und biss sich sofort in dieselbe mit Wut fest; sie hatte ihre eigene, nach *sanguinea* riechende Gefährtin nicht erkannt, sondern als Feindin behandelt. Nun kommt eine *sanguinea*, fährt sofort mit geöffneten Kiefern auf die letzte der beiden *rufa* (r_2) los, zerrt sie umher und bespritzt sie sogar mit Gift; sie hatte also die *rufa* trotz des in dem eigenen „*sanguinea*-Geruchsstoffe“ vorgenommenen Bades sofort als Fremde erkannt. Nun setze ich die dritte gebadete *rufa* (r_3) hinein; sie begegnet zufällig während einigen Minuten keiner Ameise des Nestes; aber bereits die erste *sanguinea*, welche auf sie zukommt, weicht ihr mit drohend geöffneten Kiefern aus wie einer Fremden; eine zweite, die gleich darauf ihr begegnet, greift sie bereits feindlich an, aber nicht so heftig wie sonst gewöhnlich. Also war auch diese *rufa* von den *sanguinea* als Fremde sogleich erkannt worden, t r o t z des Bades in der betreffenden *sanguinea*-Brühe. Die vierte gebadete *rufa* (r_4) wird bereits von der ersten *sanguinea*, die ihr begegnet, mit geöffneten Kiefern angefahren, also als Fremde erkannt; die *sanguinea* ging dann wieder zurück; mehrere andere *sanguinea*, die hierauf der r_4 begegnen, laufen teils an ihr gleichgültig vorüber, teils weichen sie mit drohend geöffneten Kiefern ihr aus. Da diese *sanguinea*-Kolonie 86 II. sehr schwach war und kaum 100 ♀ zählte, war ihre Angriffslust ohnehin nicht sehr groß. Unterdessen hatte die *rufa* r_3 , die sich trotz ihres mit dem *sanguinea*-Geruche der Kolonie 86 II. übereinstimmenden Badegeruches hier völlig fremd fühlte, in ein leeres Anhangsglas des Nestes sich geflüchtet. Ich nahm sie heraus und

setzte sie, ohne daß sie spritzte, mit der Pinzette wieder in das Nest von 86 II. Sie wird von einer ihr sogleich begegnenden *fusca* mit geöffneten Kiefern angefahren und am Beine gezerzt, also wiederum als Feindin erkannt. Ebenso wird sie von einer ihr hierauf begegnenden *sanguinea* mit geöffneten Kiefern angefahren. Die beiden *rufa* r_1 und r_2 , die sich ineinander verbissen hatten, werden immer noch von einer *sanguinea*, die ein Bein des Paares ergriffen hat, umhergezerzt.

Zum Vergleiche setzte ich nun eine ungebädete *rufa* ♀ (aus derselben *rufa*-Kolonie wie die gebädeten) mit der Pinzette leise in das Nest von 86 II, ebenfalls ohne daß sie Gift spritzte.¹⁾ Das Benehmen dieser *rufa* unterschied sich nun von jenem der vier gebädeten nur dadurch, daß sie selber die erste ihr begegnende *sanguinea* sogleich als „Feindin“ erkannte und zum Angriff aktiv überging, was die übrigen vier gegenüber den *sanguinea* und *fusca* nicht getan hatten, obwohl eine jener vier (r_2) eine ihrer eigenen Gefährtinnen (r_1) feindlich angegriffen hatte. Am nächsten Morgen lagen vier von den fünf *rufa* als Leichen beisammen in dem *sanguinea*-Neste; die fünfte saß mit nur vier Beinen und 11 $\frac{1}{2}$ Fühlern unbeweglich in einer Ecke; auch sie war von den *sanguinea* nicht aufgenommen, sondern verstümmelt worden und starb am nächsten Tage, während die übrigen noch schneller getötet worden waren.

Ich halte es daher für sehr unwahrscheinlich, daß eine vereinzelt, erwachsene *rufa* ♀ in einer *sanguinea*-Kolonie aufgenommen werde infolge eines in der Brühe der betreffenden *sanguinea* erhaltenen Bades. — Ameisen wie *F. sanguinea* und *fusca*, die in einer gemischten Kolonie mit einer selbstredend verschieden riechenden anderen *Formica*-Art zusammenleben, lassen sich, obwohl auch sie einander am Geruche erkennen, trotzdem nicht durch den *sanguinea*-Badegeruch einer *rufa* so leicht täuschen; sie haben ein zu feines sinnliches Unterscheidungsvermögen für jene verschiedenen Gerüche.

Bethe's Versuche, ein wenig weiter ausgedehnt, führen somit zu Folgerungen, die von jenen Bethe's ganz verschieden sind. Daß es gelingt, eine Ameise, welche man in der Brühe fremder Ameisenarten badet, hiedurch wenigstens vorübergehend für ihre eigenen Gefährtinnen unkenntlich zu machen, ist richtig, zumal auch aus anderen, früher mitgeteilten Beobachtungen hervorgeht, daß bereits das Bespritzen einer Ameise mit fremder Ameisensäure diese Wirkung haben kann. Aber daß es gelinge, eine fremde Ameisenart durch das Bad in einer *Tetramorium*-Brühe, *sanguinea*-Brühe etc. in eine Ameise der letzteren Arten künstlich so zu verwandeln, daß sie von den fremden Arten in deren Kolonie als Gefährtin aufgenommen wird, das hat Bethe nicht bewiesen. Meine diesbezüglichen Versuche beweisen sogar das Gegenteil.²⁾ Zwischen anfänglicher Ignorierung einer fremden Ameise und zwischen wirklicher Aufnahme derselben, wozu auch die gegenseitige Beleckung und Fütterung der Ameisen gehört, ist noch ein großer Unterschied.

Es ist daher völlig verfehlt, daß Bethe auf seine Badeexperimente die folgende Behauptung gründet:

Das gegenseitige Erkennen der Ameisen ist ein bloßer Chemoreflex, ohne Spur von sinnlicher Empfindung und Wahrnehmung.

Was er wirklich bewiesen, oder richtiger bestätigt hat, ist bloß, daß ein bestimmter Geruchsstoff als hauptsächlichstes Erkennungsmittel diene, aber keineswegs, daß die Erkennung selber ein „einfacher Chemoreflex“ sei. Selbst gesetzt den Fall, daß die freundliche oder feindliche Reaktion auf den Geruchsstoff der eigenen oder einer fremden Art den Ameisen wirklich angeboren wäre³⁾, wie Bethe behauptet, würde daraus noch nicht folgen, daß jene Reaktion eine bloße Reflextätigkeit sei;

¹⁾ Ich bemerke ausdrücklich, daß auch die vier gebädeten *rufa* beim Hineinsetzen in das Nest 86 II, nicht gespritzt hatten.

²⁾ Allerdings kann die Anwendung der Bademethode dazu dienen, um die Aufnahme einer fremden Königin oder eines fremden Gastes, die sonst schwieriger und langsamer erfolgt wäre, zu erleichtern bzw. zu beschleunigen. Die künstliche Mitteilung des Kolonieruches kann somit, wie ich wiederholt erprobte, wohl zur Unterstützung der übrigen Aufnahmefaktoren dienen, aber sie genügt allein nicht, und noch viel weniger wirkt sie „rein reflektorisch“. (Zusatz zur neuen Aufl.).

³⁾ Dies ist tatsächlich unrichtig, wie ich am Schlusse dieses Abschnittes zeigen werde.

denn sein Argument „nicht erlernt, also reflex“ ist ohne Beweiskraft. Die Beobachtungstatsachen sprechen dafür, daß eine sinnliche Wahrnehmung (Geruchswahrnehmung) stattfindet, auf welche eine instinktive Reaktion erfolgt. Durch seine ganze Reflextheorie vermag Bethe nicht einmal zu erklären, weshalb eine Ameise ihre Gefährtin mit den Fühlern untersucht, wenn dieselbe einen außergewöhnlichen Geruch an sich hat. Die psychische Basis, ohne welche jene „Chemoreflexe“ gegenstandslos sind, ist von ihm völlig übersehen worden.

Bethe will den bestimmten Geruch, an welchem die Mitglieder einer Ameisenkolonie sich „erkennen“, nicht als „Nestgeruch“ bezeichnen, wie ich es vorgeschlagen, sondern als „Familiengeruch“, und zwar, weil „es nicht nachgewiesen ist, daß die Ameisen die psychische Qualität des Riechens besitzen.“ Dann darf man allerdings von Familiengeruch ebensowenig reden wie von Nestgeruch, sondern bloß von „Familienchemoreflexstoff“ oder von „Nestchemoreflexstoff“. Durch „Nestgeruch“ sollte ausgedrückt werden, daß der betreffende Geruchsstoff nicht bloß den durch Abstammung verwandten Familienmitgliedern einer Kolonie zukomme, sondern auch fremden Ameisen, die in demselben Neste als aufgenommene Mitglieder der Kolonie leben. B. hat die aus den Beobachtungen von Huber, Forel und mir über die gemischten Kolonien der Ameisen längst bekannten Tatsachen nur ganz oberflächlich gestreift. Dieselben bieten unüberwindliche Schwierigkeiten für seine Chemoreflextheorie. Wenn man, wie ich in den letzten 20 Jahren häufig getan, den *sanguinea* eines Beobachtungsnestes Puppen von ♂, ♀ und ♀ einer anderen *Formica*-Art giebt, so werden namentlich dann, wenn die *sanguinea* selber Mangel an Arbeiterinnen haben, die fremden *Formica*-♀ großenteils aufgezogen, dagegen die ♂ und ♀ entweder schon als Puppen gefressen oder doch (mit äußerst seltenen Ausnahmen; vergl. 21. S. 164) wenigstens gleich nachdem sie als entwickelte Ameisen aus dem Kokon gezogen sind, getötet. Durch bloße „Chemoreflexe“ kann ich mir die Tatsache nicht erklären, da der Riechstoff der *sanguinea*-Familie auch den in deren Neste erzogenen ♂ und ♀ der fremden Arten anhaften muß.

Zur Lösung der Frage, wie die Ameisen ihre Nestgenossen erkennen, sind ferner namentlich die Versuche über die „internationalen Beziehungen der Ameisengäste“ von Wichtigkeit. Bereits 1892 wurden in den „internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa*“ (24) Versuche mitgeteilt, aus denen hervorgeht, daß es mit dem „Familiengeruch“ nicht eine so einfache Sache ist. Ich ließ *Lomechusa strumosa* von der Ameisensäure mehrerer feindlichen Ameisenarten bespritzen und rieb sie sogar mit dem Saft von zerquetschten *Lasius fuliginosus* ein, deren Riechstoff ein wahrer Greuel für *F. sanguinea* ist — und doch wurde sie von ihren ehemaligen Wirten sofort wiedererkannt und nicht feindlich behandelt! (24. S. 599, 644, 651, 663). Die Ameisen gerieten zwar beim letzteren Experimente im ersten Augenblick in Aufregung über den sonderbaren Geruch der *Lomechusa* und sprangen wild umher, wie sie es zu tun pflegen, wenn sie *Lasius fuliginosus* riechen; sobald sie aber bemerkten, daß der Geruch von der *Lomechusa* ausging, waren sie sofort beruhigt. Die noch eben zum feindlichen Angriff geöffneten Kiefer schlossen sich, nachdem die *Lomechusa* mit den Fühlerspitzen untersucht worden war. Die Ameisen hatten also den *Lomechusa*-Geruch von dem fremden Ameisengeruche unterschieden. Wahrscheinlich trug auch die Tastwahrnehmung und vielleicht auch die bei *F. sanguinea* gut entwickelte Gesichtswahrnehmung zu der so auffallend raschen Wiedererkennung des Gastes bei. Es dürfte klar sein, daß wir hier mit bloßen „Chemoreflexen“ nicht auskommen, sondern ein sinnliches Erkenntnisvermögen den Ameisen zuschreiben müssen. Jede einzelne *sanguinea* mußte erst durch Untersuchung des Käfers mittelst der Fühlerspitzen die sinnliche Erfahrung machen, daß der üble Geruch von einer *Lomechusa* ausgehe; nachdem diese Assoziation einmal gebildet war, wurde die *Lomechusa* trotz des ihr immer noch anhaftenden *fuliginosus*-Geruches bei Begegnung mit den Ameisen nicht mehr mißtrauisch „angefahren“, sondern ganz wie früher behandelt.

Eine neuere Beobachtung (vom 13. März 1898) zeigt ebenfalls, daß man das sinnliche Unterscheidungsvermögen von *Formica sanguinea* nicht zu gering anschlagen darf. Ich nahm eine der *pratensis*-Arbeiterinnen, die mit *rufa* als Hilfsameisen in meinem großen *sanguinea*-Beobachtungsneste (Tafel I.) sich befanden, aus dem

Neste heraus, reizte sie zur Gegenwehr, nahm sie leise zwischen die Fingerspitzen, woselbst sie eine Giftsalve abgab, und setzte sie sodann in das Obernest des Beobachtungsnestes zurück, wo gerade etwa 20 *sanguinea* und 10 *rufa* und *pratensis* (zusammen 10) sich befanden. Die *rufa* und *pratensis* vermochten nun die von meinen Fingern berührte und von ihrer eigenen Ameisensäure bespritzte Gefährtin nicht wiederzuerkennen, wohl aber die *sanguinea*! Letztere sprangen zwar anfangs auch mit geöffneten Kiefern auf das *pratensis*-Individuum zu, griffen es aber, nachdem sie es mit den Fühlern berührt hatten, nicht feindlich an, sondern liefen ruhig weiter. Die *rufa* und *pratensis* dagegen griffen es heftig an, zerrten es umher und bissen es mit eingekrümmtem Hinterleib. Drei bis vier dieser Ameisen hielten sodann die *pratensis*-Arbeiterin fest und zogen an ihr langsam nach entgegengesetzten Richtungen wie bei einer der von Forel so schön beschriebenen exécutions à froid. Anderthalb Stunden lang wurde die Ameise auf diese Weise von den *rufa* und *pratensis* mißhandelt, und zwar nicht bloß von den sie festhaltenden, sondern auch von den neu hinzukommenden; eine *rufa* suchte ihr sogar das Hinterleibsstielehen durchzubeißen. Während dieser ganzen Zeit kamen auch viele *sanguinea* herbei, berührten die festgehaltene Ameise sorgfältig mit den Fühlern und b e l e c k t e n sie dann, statt sie feindlich anzugreifen; nur eine kleine *sanguinea* sah ich vorübergehend an einem Beine der *pratensis* zerren. Eine *sanguinea* machte den Versuch, die *pratensis*, nachdem sie dieselbe beleckt hatte, fortzutragen, was ihr aber wegen der festhaltenden *rufa* und *pratensis* nicht gelang. Schließlich wurde die mißhandelte Ameise auch von letzteren wieder losgelassen und nicht mehr feindlich behandelt.

Als Kontrollversuch setzte ich einige Tage später zwei *pratensis*-Arbeiterinnen aus einer fremden Kolonie in das Obernest, und zwar eine nach der anderen an zwei verschiedenen Tagen. Auch diese *pratensis* ließ ich vorher zwischen meinen Fingerspitzen eine Giftsalve abgeben und setzte sie genau unter denselben Umständen in das Obernest. Diese *pratensis* wurden jedoch von den *sanguinea* sofort mit derselben Heftigkeit angegriffen wie von den *rufa* und *pratensis*. Hieraus muß man schließen, daß bei obigem Versuche die *sanguinea* mittelst ihrer Fühler den Kolonieggeruch der aus ihrer eigenen gemischten Kolonie genommenen *pratensis* von dem ihr anhaftenden fremdartigen Geruche zu unterscheiden vermochten, während die *rufa* und *pratensis* kein so feines Unterscheidungsvermögen besaßen. Mit bloßen „Chemoreflexen“ kommen wir bei *F. sanguinea* noch viel weniger aus als bei anderen Ameisen.

Auf ein von Herrn B. übersehenes Moment möchte ich hier nochmals aufmerksam machen, auf die Bedeutung des Geruches der Speicheldrüsensekrete der Ameisen für die sogenannte Wiedererkennung der Nestgenossen ¹⁾. Schon 1892 hatte ich die Beobachtung mitgeteilt, daß die Aufnahme von *Atemeles emarginatus* in den gemischten Kolonien von *sanguinea-fusca* wiederholt dadurch vermittelt ward, daß die *fusca* den Gast zuerst beleckten, worauf er auch von den *sanguinea* nicht mehr feindlich angegriffen wurde (24, S. 596; vgl. auch *ibid.* S. 595 und 645; ferner 59, S. 10, 2. Aufl. S. 12), während unter denselben Verhältnissen die *Atemeles* ohne jene Dazwischenkunft der *fusca* von den *sanguinea* zerrissen worden wären. Diese Beobachtungen dürften wenigstens einiges Licht darüber verbreiten, wie es möglich ist, daß in den gemischten Ameisenkolonien Angehörige ganz verschiedener Spezies denselben Nestgeruch (oder Familiengeruch) annehmen: es geschieht dies vorzugsweise ²⁾ durch die gegenseitige Beleckung und Fütterung. Auf diese Weise begreift es sich auch leichter, wie in den aus erwachsenen Ameisen verschiedener Arten

¹⁾ Vgl. auch N. Ludwig, Futtersaft oder tierische Veranlagung als der Beherrscher und Ordner geheimnisvoller Vorgänge im Bienenvolk. Verlag der Leipziger Bienenzeitung 1896. Ludwig betont auch für die Bienen die hohe biologische Bedeutung des Geruches der Speicheldrüsensekrete. Bette kann sich für seine Reflextheorie nicht auf Ludwig, den er zitiert, berufen, da letzterer gerade die rein reflektorische Erklärung des Bienenlebens durch „Futtersaftspannung“ in jener Schrift eingehend widerlegt.

²⁾ Ich sage bloß „vorzugsweise“ und füge bei „unter normalen Verhältnissen“; denn die von Forel (F. d. I. Suisse p. 239 ff. und 278 ff.) und mir (21, S. 154 ff.) angestellten Schüttelexperimente zeigen, daß bei Kolonien derselben oder sehr nahe verwandter Arten auch durch bloßes Durcheinanderschütteln der Ameisen und ihres Nestmaterials schon ein neuer gemeinschaftlicher Nestgeruch entstehen kann. Hier zeigt sich auch, daß der Ausdruck „Nestgeruch“ manchmal passender ist als „Familiengeruch“.

gebildeten „Bundeskolonien“ ein neuer Kolonieruch sich ausbilden kann, der gewissermaßen eine Mischung des ursprünglichen Familiengeruches beider Komponenten darstellt. Man vergleiche hiezu die Beobachtungen von Forel (Fourmis d. l. Suisse, besonders p. 278) und mir (21, S. 83 und 146—156). Alles erklärt auch dieses Moment nicht, z. B. weshalb *Formica sanguinea* die Arbeiterpuppen fremder *Formica*-Arten aufzieht, diejenigen der ♂ und ♀ dagegen frißt oder sie als junge Ameisen tötet. Alle diese Individuen wurden doch teils als Puppen, teils als junge Ameisen, nachdem sie aus den Kokons gezogen worden waren, von den Arbeiterinnen der betreffenden Kolonie längere Zeit *b e l e e k t*; trotzdem ist ihr endliches Schicksal ein ganz verschiedenes. Daß der Geruchsstoff der männlichen und weiblichen Puppen die Freßlust der Ameisen stärker reize, bietet auch keine adaequate Erklärung; denn sonst müßten die *sanguinea* ja auch ihre eigenen männlichen und weiblichen Puppen regelmäßig fressen. Nach B. kann übrigens von Freßlust bei Ameisen keine Rede sein, sondern nur von einem Freßreflex, der völlig frei ist von der „psychischen Qualität“ des Hungergefühls und dessen Befriedigung. In dieser Erklärung löst ein Geruchsreflex je nach Bedürfnis des Erklärers einen Freßreflex oder einen Leckreflex oder einen Fütterungsreflex oder irgend einen anderen Reflex ganz rein mechanisch aus. Ich kann mich einer derartigen Erklärung mit dem besten Willen nicht anschließen.

Prüfen wir nochmals sorgfältig den von Bethe dafür vorgebrachten „Beweis“, daß das gegenseitige „Erkennen“ der Ameisen nicht auf sinnlicher Wahrnehmung, sondern auf einem bloßen „Chemoreflex“ beruhe. Sein Beweis lautete: Die Reaktion auf den betreffenden Geruchsstoff, der von den Mitgliedern der eigenen Familie ausgeht, wird von den Ameisen *n i e h t e r l e r n t*; also beruht sie auf einem *b l o ß e n R e f l e x*. Nehmen wir einstweilen an, der Vordersatz sei richtig; dann fehlt trotzdem dem Schlußsatze noch jegliche Beweiskraft, weil noch ein *D r i t t e s* zwischen diesen beiden Möglichkeiten liegt: der erbliche Instinkt mit den entsprechenden Vermögen der sinnlichen Empfindung und sinnlichen Wahrnehmung. Also hat Bethe mit jenem Schlusse gar nichts bewiesen gegen die Existenz psychischer Qualitäten bei den Ameisen.

Jetzt kommt aber erst noch die Prüfung des Vordersatzes, welcher lautete: die Reaktion der Ameisen gegen den Geruchsstoff der eigenen Koloniegenossen ist *n i e h t e r l e r n t*. Ist dieser Satz überhaupt richtig?

Wenn jene Reaktion nicht *e r l e r n t*, d. h. durch sinnliche Erfahrung *e r w o r b e n* ist, so muß sie den Ameisen *a n g e b o r e n* sein; ein Drittes gibt es nicht. Wir haben also zu prüfen, ob den Ameisen einer und derselben Kolonie die friedliche Reaktion gegenüber dem Geruchsstoff ihrer Koloniegenossen *a n g e b o r e n* ist oder nicht.

Angeboren kann den Ameisen nur die friedliche Reaktion gegen den bestimmten Geruchsstoff jener Ameisen sein, mit denen sie durch *A b s t a m m u n g* von gemeinsamen Eltern verbunden sind. Niemanden wird es einfallen, zu behaupten, die friedliche Reaktion gegen jeden beliebigen Geruchsstoff einer fremden Kolonie oder fremden Art sei ihnen angeboren; denn das wäre ja in offenbarem Widerspruche mit den Beobachtungstatsachen. Also: *a n g e b o r e n* kann einer Ameise nur die friedliche Reaktion gegen den Familiengeruchsstoff ihrer *e i g e n e n* Art und ihrer *e i g e n e n* Kolonie sein, von welcher sie abstammt, nicht aber eine friedliche Reaktion gegen den Geruchsstoff fremder Ameisenkolonien und fremder Ameisenarten, welche ja gerade an ihrem verschiedenen Geruchsstoffe als „Feinde“ erkannt werden. Nun reagieren aber die in den Kolonien der Raubameisen aufgezogenen Hilfsameisen *f r i e d l i c h* auf den Geruchsstoff der *f r e m d e n* Art (der sogenannten Herren in ihrer Kolonie), *f e i n d l i c h* dagegen auf den Geruchsstoff der *e i g e n e n* Schwestern, aus deren Kolonie sie als Puppen geraubt wurden. Also ist den Ameisen die friedliche Reaktion auf den Geruchsstoff ihrer eigenen Koloniegenossen *n i e h t a n g e b o r e n*, sondern sie ist von den einzelnen Ameisen *i n d i v i d u e l l e r w o r b e n*.¹⁾ Diese indivi-

¹⁾ Diese Beweisführung der ersten Auflage ist durch die seither entdeckten interessanten Tatsachen über die *K o l o n i e g r ü n d u n g* bei den sklavenhaltenden und parasitischen Ameisen (Wheeler, Wasmann, Santschi, Viehmeier) keineswegs entkräftet worden (siehe 146 und 162). Die Königinnen der sklavenhaltenden Ameisen gründen ihre neuen Kolonien mit Hilfe von (erwachsenen oder jungen) Arbeiterinnen einer Hilfsameisenart. Dadurch wird der „Familiengeruch“ der gemischten Kolonie von anfang an *e i n g e m i s c h t e r*, der sich aus zwei spezifisch verschiedenen Komponenten zusammensetzt. Hierauf hat auch Eschrich (Die Ameise, 1906, S. 197) aufmerksam gemacht.

duelle Erwerbung erfolgt während der Periode, wo die junge frisch entwickelte Arbeiterin beginnt, sich zu erhärten und auszufärben. In dieser Periode entwickelt sich erst ihr eigener bestimmter individueller Geruchsstoff, und in dieser Periode entwickelt sich auch das Geruchsvermögen ihrer Fühler, durch welches sie den Geruchsstoff ihrer Koloniegenossen von dem Geruchsstoffe anderer Ameisen unterscheidet. Dies ist eine durch zahlreiche Versuche von Forel, mir und anderen Forschern sicher feststehende Beobachtungstatsache! Also beruht das Unterscheidungsvermögen der Ameise für „Freund“ und „Feind“ nicht auf erblichen Reflexen, sondern auf der sinnlichen Wahrnehmung jener Geruchseindrücke, welche sie während der ersten Tage ihres Imagolebens als Arbeiterin empfängt. Von einer Ausbildung neuer Reflexe kann in jenen paar Tagen nicht die Rede sein.

Zur Illustrierung der Tatsache, wann und wie die erste Ausbildung des Koloniegeruches der Ameisen sowie des Unterscheidungsvermögens dieses Geruches von den Gerüchen fremder Kolonien und Arten erfolgt, erinnere ich hier noch an das hübsche Experiment Forels (Fourmis d. l. Suisse p. 261), welcher aus frisch entwickelten, aus verschiedenen Kolonien genommenen Arbeiterinnen von *F. exsecta*, *sanguinea* und *rufibarbis*, denen er Kokons von *F. pratensis*, *exsecta*, *fusca*, *rufibarbis* und *sanguinea* gegeben, eine aus fünf *Formica*-Arten bestehende gemischte Kolonie bildete. Überhaupt beruht die Möglichkeit der Existenz gemischter Ameisenkolonien, sowohl der natürlichen als der künstlich erzielten, eben darauf, daß die Reaktion gegen einen bestimmten Koloniegeruch den Ameisen nicht angeboren ist, sondern erst im Beginne ihres individuellen Imagolebens erworben wird. Die Fälle künstlich gemischter „Bundeskolonien“, die aus völlig erwachsenen Arbeiterinnen verschiedener Ameisenkolonien von Forel und mir (21. S. 146 f.) gebildet wurden, beweisen überdies, daß selbst Ameisen, deren Koloniegeruch bereits vollkommen ausgebildet ist, noch lernen können, auf einen fremden Koloniegeruch freundschaftlich zu reagieren. Ich nehme hievon jene Fälle aus, wo die fremden Ameisen vorher durcheinandergeschüttelt wurden und beziehe mich nur auf jene, bezüglich ihrer psychischen Deutung unzweifelhaften Fälle, wo die verschiedenen Kolonien ohne jenes Manöver einander nahe gebracht worden sind. Die gegenseitige Annäherung geschieht hier anfangs nur mit

und er glaubt, mein obiger Einwand gegen Bethes's Behauptung werde dadurch „entschieden etwas gemildert.“ Dies dürfte jedoch nur scheinbar der Fall sein. Wenn den Ameisen die Reaktion auf einen bestimmten Spezies- und Familien-Geruchsstoff angeboren wäre, so wäre erstens schon die Gründung gemischter Kolonien unmöglich. Die *truncicola*-Königin würde von den *fusca*-Arbeiterinnen nicht adoptiert, sondern getötet oder vertrieben werden. Ebenso wenig könnte es einer *sanguinea*-Königin gelingen, aus den *fusca*-Puppen Hilfsameisen zu erziehen, wenn bei letzteren die feindliche Reaktion gegen den *sanguinea*-Geruch ein angeborener Reflex wäre. Zweitens könnten in einer *sanguinea*-Kolonie die neuen normalen Hilfsameisen, welche später durch Puppenraub in die gemischte Kolonie gelangen, nicht friedlich auf den fremden Geruchsstoff der letzteren reagieren, der aus zwei verschiedenen Artgerüchen sich zusammensetzt und zudem ein ganz verschiedener Koloniegeruch ist, während sie feindlich reagieren auf den Geruchsstoff ihrer eigenen ehemaligen Mutterkolonie. Noch viel weniger könnte dies bei den anormalen Hilfsameisenarten der Fall sein, die man einer *sanguinea*-Kolonie als Puppen gibt; und doch reagieren auch sie friedlich auf den ihnen gänzlich fremden Geruchsstoff der gemischten Kolonie, dagegen feindlich auf den Geruchsstoff ihrer eigenen Kolonie! Diese Tatsachen stehen in unlösbarem Widerspruche mit der Behauptung Bethes, daß die Reaktion der Ameisen auf einen bestimmten Familiengeruchsstoff ein „angeborener Reflex“ sei.

Ich habe ferner experimentell festgestellt (146 und 162), daß *Formica truncicola* und *exsecta*, welche in freier Natur keine sklavenhaltenden Ameisen sind, sondern nur in temporär gemischten Kolonien mit *F. fusca* leben, die Neigung zur Erziehung von Arbeiterpuppen ihrer Hilfsameisenart auch noch beibehalten, nachdem die Kolonie durch Aussterben der primären Hilfsameisen eine einfache *truncicola*- oder *exsecta*-Kolonie geworden ist. In den 4—6jährigen Kolonien läßt sich diese Neigung noch auf das Geruchsgedächtnis der Ameisen zurückführen, da in denselben noch ♂♂ der Herrenart vorhanden sind, die durch *fusca* erzogen wurden. Aber bei *truncicola* besteht dieselbe Neigung zur *fusca*-Zucht auch noch in alten, mehr als 8 jährigen Kolonien (162, 3. Kapitel, Biolog. Zentralbl. 1908, No. 10 S. 326). Hier müssen wir annehmen, daß die Neigung zur Erziehung von *fusca*-Puppen infolge der Gründungsweise der *truncicola*-Kolonien zu einem erblichen Element in der Keimesanlage von *truncicola* geworden ist oder zu werden im Begriffe steht. Es scheint somit ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften vorzuliegen, der vielleicht auch für die Phylogenie des Sklavereinstinktes nicht ohne Bedeutung ist, obwohl die Entwicklung der Sklaverei einen vom temporären sozialen Parasitismus nach anderer Richtung divergierenden Zweig darstellt.

sichtlichem Widerstreben und mit häufigen Zeichen des Mißtrauens, bis die Ameisen, weil der Geselligkeitstrieb ihre Abneigung überwiegt, schließlich sich daran gewöhnen,¹⁾ auch die noch etwas verschieden riechenden neuen Gefährtinnen zu belecken und zu füttern. Durch letzteren Prozeß wird, wie ich oben bereits angeführt, die Bildung des neuen gemeinschaftlichen Kolonieruches weiter vervollkommenet und vollendet.

Noch zahlreichere Beispiele dafür, daß die Ameisen zu l e r n e n vermögen, infolge sinnlicher Erfahrung, namentlich infolge angenehmer Geschmackswahrnehmungen, auf bestimmte Geruchsstoffe in ganz anderer Weise zu reagieren, als sie es vor jener Erfahrung getan, bieten die internationalen Beziehungen der echten Ameisengäste. Ein Fall, wo *F. sanguinea* lernte, auf den einer *Lomechusa* anhaftenden *fuliginosus*-Geruchsstoff nicht mehr feindlich zu reagieren, wurde bereits oben (S. 17) erwähnt. Es ist ferner eine unbestreitbare Tatsache, die ich durch eine Fülle von Beobachtungen belegen kann, daß die Ameisen imstande sind, durch sinnliche Erfahrung ganz neue Gäste kennen zu l e r n e n, auf deren Geruchsstoff sie bei der ersten Begegnung in entschieden feindlicher Weise reagierten. Die internationalen Beziehungen von *Lomechusa* (24) enthielten bereits mehrere hieher gehörige Experimente; ich verweise insbesondere auf die Aufnahme von *Lomechusa* bei *F. fusca*, *Polyergus-fusca* und *F. rufibarbis*. Diese Tatsachen sind B. völlig unbekannt geblieben. Noch mehr einschlägiges Material bieten die internationalen Beziehungen der Gattungen *Atemeles* und *Claviger*, für welche bereits ein viele Hunderte von Beobachtungen und Versuchen umfassendes Material in meinen Notizbüchern vorliegt.²⁾ Es ist dieses Vermögen der Ameisen, durch sinnliche Erfahrung die Annehmlichkeit ganz neuer echter Gäste kennen zu lernen, nicht bloß bei *Formica*-Arten (insbesondere *F. sanguinea*) vorhanden, sondern selbst bei *Lasius*-Arten, die doch viel automatischer sich benehmen als jene. Daß es dabei nicht etwa um „Ausbildung neuer Reflexe“, sondern um wirkliche sinnliche Erfahrung sich handelt, geht aus der kurzen Zeit hervor — manchmal nur wenige Minuten — in welcher die Veränderung des Benehmens der Ameisen gegenüber dem neuen Ankömmling erfolgt. So wurde z. B. *Atemeles pratensisoides*, ein echter Gast von *Formica pratensis*, bei *Lasius fuliginosus* sehr rasch aufgenommen, eifrig beleckt und schließlich sogar gefüttert, obwohl diese Ameisen bei der ersten Begegnung feindlich auf den Geruch jener Käfer reagierten (149, S. 40 bis 41). Ähnlich verhielt sich *Lasius fuliginosus* auch bei den Versuchen mit *Atemeles emarginatus* und *paradoxus*, obwohl diese Ameise in freier Natur keine einzige *Atemeles*-Art beherbergt.

Mit Recht zieht auch Escherich (Die Ameise, S. 196) aus diesen Tatsachen über die internationalen Beziehungen der Ameisengäste den Schluß, daß die Reaktionen der Ameisen gegenüber den Geruchsstoffen der echten Gäste keinen bloßen Reflexmechanismus darstellen; denn „Reflexe sind starr und können (wenigstens qualitativ) nicht verändert werden.“ Nun zeigt sich aber in jenen Erscheinungen eine qualitative Änderung der ursprünglichen Geruchsreaktionen infolge von Geschmacksempfindungen. Derselbe Gast, dessen Geruch die Ameise bei der ersten Begegnung zum feindlichen Angriff reizte, wird oft fortan geduldet und sogar gepflegt, sobald die Ameise durch zufällige Berührung ihres Mundes mit den Exsudatrichomen des Gastes erfahren hat, daß dieselben ein aromatisches Exsudat absondern³⁾. Dadurch bildet sich im Ameisengehirn eine neue und zwar dauernde Assoziation zwischen dem Eigengeruch des Gastes und den angenehmen Erfahrungen, die sich an die Beleckung desselben knüpften. — Allseitigere Beobachtungen und Versuche führen demnach auf diesem Gebiete zu Schlußfolgerungen, die mit einer Reflextheorie des Ameisenlebens unvereinbar sind.

¹⁾ Bethe glaubt (S. 44) diesen Vorgang rein reflektorisch auffassen zu können „wie die Gewöhnung des Körpers an ein Gift.“ Dieser Vergleich beweist jedoch bloß die schwierige Position, in welcher seine neue Reflextheorie gegenüber den Tatsachen sich befindet. Sollte er wirklich beweiskräftig sein, so mußte überdies gezeigt werden, daß das tertium comparationis zutrefte, d. h. daß der Prozeß, durch den die Ameisen auf den Familiengeruchsstoff der Fremden freundlich zu reagieren lernen, in der Tat ein rein reflektorischer sei wie die Gewöhnung des Körpers an ein Gift. Da dies nicht gezeigt wurde, enthält jener Vergleich im Grunde nur eine *petitio principii*.

²⁾ Siehe auch H. Schmitz, *Claviger Longicornis* Müll., sein Verhältnis zu *Lasius umbratus* und seine internationalen Beziehungen zu anderen Ameisenarten (Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. 1908, Heft 3—5).

³⁾ Über die den äußeren Exsudatorganen der Symphilen zugrunde liegenden Exsudatgewebe siehe 134.

IV. Kapitel.

Wie finden die Ameisen ihren Weg?

Daß es hauptsächlich der Geruchssinn ist, durch den die Ameisen ihren Weg finden, ist schon längst bekannt und namentlich durch Forel's Versuche in seinen „Expériences et Remarques critiques“ näher festgestellt worden. Ich sage „hauptsächlich“, weil diese Erklärung in ausschließlicher Form zunächst nur für jene Ameisenarten gilt, welche wie die *Lasius* auf ihren Ausgängen stets auf einer ganz bestimmten, durch eine Geruchsfährte gekennzeichneten Straße zu gehen pflegen. Unter den *Formica*-Arten sind *F. rufa* und *pratensis* jene, die sich auf ihren Exkursionen ebenfalls in auf bestimmten Straßen gehenden Kolonnen bewegen. Aber schon hier zeigt ein ganz alltägliches Experiment, welches ich oft gemacht habe, daß ihre Abhängigkeit von der Geruchsfährte eine weit geringere ist, als bei den *Lasius*. Wird bei letzteren die Fährte dadurch unterbrochen, daß man mit einem Holzstück oder einem anderen geruchlosen (d. h. für die Ameisen indifferent riechenden) Gegenstand quer über ihren Weg streicht, so erfolgt plötzlich eine Stauung der Ameisen an der Strichstelle; mit prüfenden Fühlerschlägen den Boden untersuchend und auch aufeinander zuspringend und lebhaft die Antennen kreuzend eilen sie längere Zeit hin und her, bis schließlich eine es wagt, den Rubicon zu überschreiten, worauf die andern ihr folgen und die Kolonne sich wieder herstellt. Bei den Straßen von *F. rufa* hat ein Durchkreuzen derselben mittelst eines breiten Striches, der mit einem für die Ameisen indifferent riechenden Gegenstand ¹⁾ gemacht wird, meist nur eine sehr schwache oder gar keine Störung des Verkehrs zur Folge. Trotzdem die auf dem Sande früher haftenden Geruchsstoffe der alten Fährte mit der obersten Sandschicht entfernt sein müssen, setzen die Ameisen ihren Marsch ruhig fort. Hieraus ergibt sich, daß man schon bei *F. rufa* und *pratensis* nicht mit derselben Bestimmtheit wie bei den *Lasius* behaupten darf, daß sie ihren Weg bloß durch eine dem Boden anhaftende Geruchsfährte finden. Forel glaubt durch Versuche mit *F. pratensis* mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit bewiesen zu haben, daß auch der Gesichtssinn zur Orientierung dieser Ameisen mitwirke, und ich glaube ihm auch auf Grund meiner Beobachtungen hierin beistimmen zu müssen.

Ferner weiß jeder Beobachter des Ameisenlebens, daß andere *Formica*-Arten, insbesondere *F. sanguinea*, *rufibarbis* und *fusca* bei ihren gewöhnlichen Ausgängen nicht an eine bestimmte Straße sich halten, sondern in jeder beliebigen Richtung von ihrem Neste fort und wieder zu demselben hinlaufen. Ein auf einer bestimmten Straße wandernder Ameisenzug wird von *F. sanguinea* eigentlich nur bei zwei Gelegenheiten gebildet: bei der Rückkehr von einem erfolgreichen Raubzug und bei einer Auswanderung (Nestwechsel), also nur sehr selten im Vergleich zu den gewöhnlichen Ausgängen. Aber auch in diesen seltenen Fällen, wo die *sanguinea* eine bestimmte Straße einhalten, unterscheiden sich die *sanguinea*-Straßen in auffallender Weise von den *Lasius*-Straßen dadurch, daß sie nicht schmal und scharf bestimmt sind wie diese, sondern eine unbestimmte Breite von einem oder meist mehreren Dezimetern haben; ferner namentlich dadurch, daß die hinter einander kommenden Ameisen nur dieselbe Richtung verfolgen, ohne daß die hinteren die Spur der vorderen einhalten. Ich habe Raubzüge von *F. sanguinea* beobachtet, bei denen die Länge des das Räubernest mit dem geplünderten Sklavennest verbindenden Ameisenzuges 100 m betrug (Kol. 35 meiner statistischen Karte der *sanguinea*-Kolonien bei Exaten), und Auswanderungen, bei denen die Länge des Zuges 62 m betrug (Kol. 280). Insbesondere bei ersteren Gelegenheiten (den Raubzügen) habe ich mich durch genaue Beobachtung von den obenerwähnten wichtigen Unterschieden der *sanguinea*-Züge von den *Lasius*-Zügen oftmals überzeugt. Hindernisse, auf die Fährte der vorausgegangenen *sanguinea* gelegt, wurden von den nachfolgenden ohne Zögern überstiegen oder umgangen, ohne daß die Ameisen in ihrer

¹⁾ Der Geruch des menschlichen Fingers erregt leicht die Kampflust der Ameisen und lenkt dadurch ihre Aufmerksamkeit ab, was bei jenem Experiment vermieden werden muß.

Zugrichtung sich stören ließen. Aus diesen Beobachtungen geht zur Genüge hervor, daß man bei der Lösung der Frage „wie finden die Ameisen ihren Weg“ den Grundsatz „ex uno disce omnes“ nicht ohne weiteres anwenden darf.

1. Das Wegfinden durch eine Geruchsspur (*Lasius* etc.).

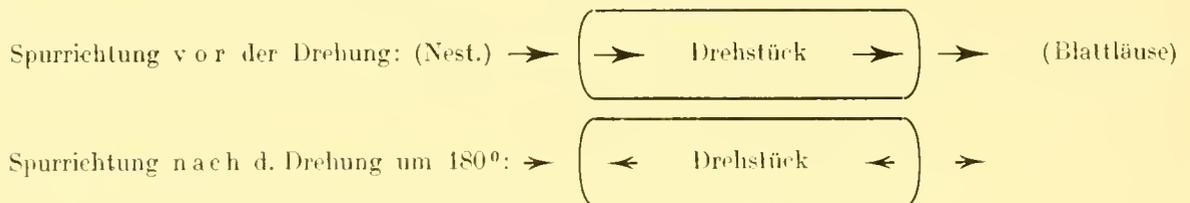
Ich komme nun zu Bethé's Experimenten. Er ließ *Lasius emarginatus*, *L. niger* und *Myrmica scabrinodis* auf berußtem Glanzpapier ein Stückchen Zucker oder Fleisch besuchen, und die von ihnen gemachten Wege selbst aufzeichnen. Dabei kommt er zu dem Schlusse (S. 47): Die Ameise nimmt bei der Rückkehr denselben Weg, den sie gekommen ist, nur mit dem Unterschiede, daß vorher gemachte Schleifen meist beim Rückweg abgeschnitten werden. Das allmähliche Abschneiden der Schleifen sucht er daraus zu erklären, daß die Ameise in der einmal genommenen geraden Richtung „voranstürzt“. Betrachtet man jedoch die von ihm beigegebene Tafel I, auf der die betreffenden Ameisenwege verzeichnet sind, so muß man sogar bei den *Lasius* sich darüber verwundern, wie es ihnen gelang, in kurzer Zeit einen ganz geraden Weg vom Neste zum Zucker und zum Fleisch zu finden; ohne dabei der Spur ihrer Vorgänger in sklavischer Weise zu folgen, nahmen die später kommenden Ameisen einen immer direkteren Weg. Zumal da die *Lasius* und *Myrmica* langsam zu gehen pflegen (im Vergleich zu den *Formica*), scheint mir die Erklärung dieser Erscheinung durch das bloße mechanische Voranstürzen zum mindesten sehr zweifelhaft zu sein, sogar für die *Lasius*. Betrachtet man aber erst den Weg der *Myrmica* vom Neste zum Fleisch und zurück (auf Bethé's Tafel I), so sieht man, daß die Ameise bereits auf ihrer ersten Rückkehr zum Neste die ganze ungeheuerliche Schleife, die sie auf dem ersten Hinwege gemacht, sofort abgeschnitten hat und fast geradlinig zum Neste zurückgegangen ist. Die von B. oben aufgestellte allgemeine Schlußfolgerung steht somit nur in einem äußerst gezwungenen Einklang mit seinen eigenen Experimenten. Er hätte wenigstens die *Myrmica* nicht ohne weiteres den *Lasius* gleichstellen dürfen. Tatsächlich pflegen sich die *Myrmica* auf ihren Ausgängen nicht so auf einer Geruchsfährte zu folgen, die in einer bestimmten Straße sich kundgibt wie bei den *Lasius*, sondern sie gehen oft auch einzeln in beliebigen Richtungen vom Neste aus und zurück. Herrn B. war dies vielleicht unbekannt; sonst würde er wohl sich mit der allzu einfachen Erklärung des Schleifenabschneidens durch das „reflektorische Voranstürzen“ kaum zufrieden gegeben haben, um so mehr, da gerade *Myrmica scabrinodis* mit der allergemütlichsten Langsamkeit zu marschieren pflegt.

Um Wiederholungen zu vermeiden, werde ich den Schluß, den B. gelegentlich dieser Versuche gegen das Mitteilungsvermögen der Ameisen gezogen (S. 47), erst bei Behandlung der letzteren Frage untersuchen.

Von besonderem Interesse sind Bethé's sinnreich angestellte Experimente über die Polarisation der Geruchsfährte von *Lasius niger*. Sie sind wohl das Beste, was seine diesbezügliche Arbeit über die Ameisen enthält. Schon die unmittelbare Beobachtung lehrt, daß eine Arbeiterin von *Lasius*, wenn sie von ihrer Geruchsfährte abgerrt ist und auf dieselbe durch Suchen zurückgelangt, die Richtung der Fährte zum Neste hin von der entgegengesetzten, vom Neste fortführenden, unterscheidet; war sie vor der Abirring auf dem Heimweg, so schlägt sie auch jetzt den Heimweg ein. Es fragt sich also, wie ist die Erscheinung zu erklären, daß eine Ameise nicht bloß die Geruchsfährte, sondern auch deren Richtung rasch zu erkennen vermag?

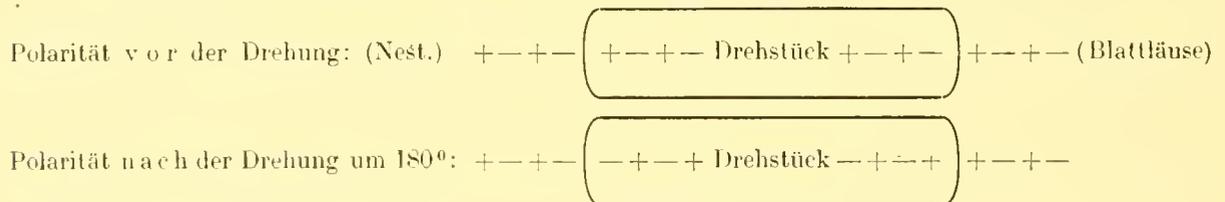
Bethé stellte zur Beantwortung dieser Frage eine Reihe von Drehungsversuchen an, aus denen ich folgenden (S. 55) als den wichtigsten und beweiskräftigsten besonders hervorhebe. Ein um den Mittelpunkt seiner Längsaxe bewegliches Drehstück, über welches eine Ameisenstraße von einem Neste des *Lasius niger* zu den Blattläusen führte, wurde in verschiedene Stellungen gebracht. Eine Drehung des Stückes um 360° bewirkte keine Störung des Verkehrs an der Grenze, wo die Ameisenstraße auf das Drehstück hinüberführte, wohl aber eine Drehung desselben um 180°, da hiedurch, wie B. glaubt, die entgegengesetzten Zugrichtungen an den beiden Grenzen aufeinanderstießen: die vom Neste kommenden Ameisen gelangten jetzt an jene Stelle des Drehstückes, wo ihr Weg sie früher vom Neste zurückgeführt hatte, und andererseits

gelangten jetzt die von den Blattläusen kommenden Ameisen an jene Stelle des Drehstücks, wo ihr Weg früher zu den Blattläusen hingeführt hatte. Dadurch wurde eine allgemeine Stauung des Verkehrs an den beiden Grenzen des Drehstückes verursacht; die Ameisen liefen unruhig hin und her, wagten aber nicht, das Drehstück zu beschreiten. Sobald jedoch das Drehstück um 180° weiter gedreht wurde, so daß jetzt die ursprüngliche Spurrichtung an beiden Enden wieder hergestellt war, stürzten die Ameisen sofort auf das Drehstück und setzten ihren Weg in gewohnter Weise fort. Folgendes Schema wird das Experiment veranschaulichen; ich bezeichne die Spurrichtung der Ameisen durch Pfeile.



Bethe¹⁾ ist nun auf den genialen Gedanken gekommen, eine Polarisation der Spur anzunehmen, welche von den Ameisen hinterlassen wird, um dadurch die objektive Verschiedenheit der Geruchsfährte des vom Neste fort und des zum Neste hin führenden Weges zu erklären. Wie die Ameisen diese Polarität subjektiv wahrnehmen sollen, sagt er nicht; doch sehen wir davon jetzt noch ab.

Wir erhalten bei Annahme einer Polarisation der Spur folgendes Schema für das obige Experiment:

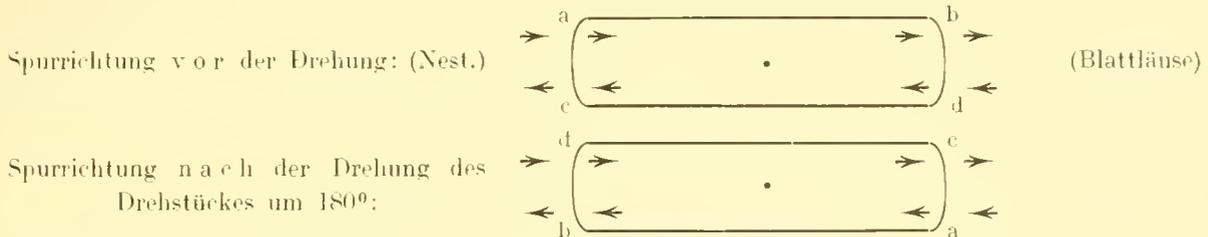


Die frühere Anordnung der Zeichen ist also an den Grenzen des Drehstückes jetzt in die entgegengesetzte verwandelt. Ich war über die Einfachheit dieser von Herrn B. gefundenen Erklärung anfangs wirklich sehr angenehm überrascht. Als ich jedoch über die Tatsache, zu deren Erklärung die Polarisationshypothese aufgestellt war, tiefer nachdachte, wurde diese Illusion leider zerstört. Man beachte Folgendes.

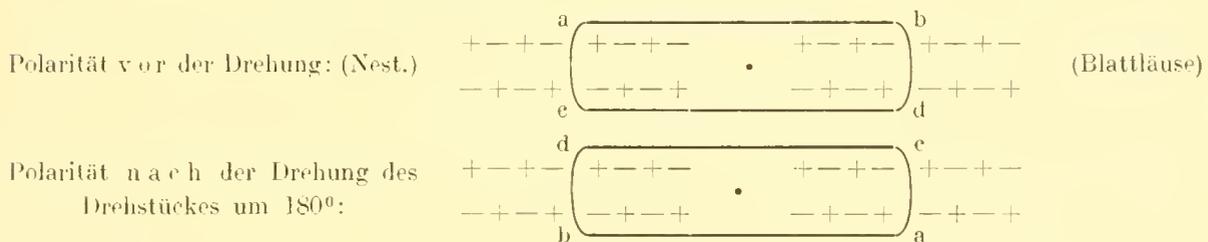
Die oben gegebene Erklärung und das beigefügte Schema basiert auf der Annahme, daß auf dem Drehstücke nur eine Ameisenstraße sich befand, deren Spur nur in einer einzigen Richtung führte. Diese Annahme ist jedoch falsch. Der Weg vom Neste zu den Blattläusen hin und von den Blattläusen zurück wurde in beiden Richtungen von einer durchschnittlich gleichen Anzahl Ameisen

¹⁾ (Zusatz zur neuen Aufl.). Später (Nochmals die psych. Qual. 1900, S. 46) erklärte B e t h e, er habe sich bei dem Worte „Polarisation“ gar nichts Bestimmtes gedacht. „Die Tatsachen lassen hier vorläufig gar keine Schlüsse zu (?), und wenn es nach meinen Worten scheint, als habe ich mich für eine polare Anordnung der kleinsten chemischen Teile entschieden, so beruht das auf einer Unklarheit des Ausdrucks, die ich selbst mit Überraschung wahrnahm, als ich nach der Lektüre des Wasmannschen Werkes die Stellen wieder las.“ (Die Sperrung im Zitate rührt von mir her). Hiemit hat Bethe die von ihm 1898 aufgestellte Polarisationshypothese selbst zurückgezogen. Trotzdem dürfte ihre Prüfung auch in dieser neuen Auflage noch von Interesse sein, zumal es nicht ausgeschlossen ist, daß man später einmal zu ihr zurückzukehren versucht. Bei O. zur Strassen 1907 (siehe unten das XII. Kap.) finden wir noch manche Anklänge an dieselbe. — Jedenfalls hat Bethe mit seiner Polarisationshypothese beweisen wollen, daß die betreffenden Ameisen beim Finden ihres Weges rein reflektorisch durch bloße „Chemoreflexe“ bestimmt werden: diese Erklärung ist durch obige Ausführungen widerlegt worden, und das ist die Hauptsache.

begangen. Also bestanden tatsächlich zwei voneinander unabhängige Ameisenstraßen nebeneinander, deren eine hin, die andere zurückführte. Nur bei dieser Annahme begreift es sich, daß die Ameisen an der Spur sofort auch die Richtung derselben wahrnehmen können. Die Polarisationshypothese fordert sogar eine scharfe Trennung beider Straßen, da sonst, wie Bethe selber bemerkt, die von den hinlaufenden Ameisen $+$ — gerichtete Spur von den zurückkehrenden sofort wieder in $-$ $+$ verwandelt würde, wodurch die ganze Polarisation aufgehoben würde. Nehmen wir nach dieser Korrektur der Voraussetzung nochmals dieselbe Drehung des Drehstückes um 180° vor wie oben. Wir erhalten:



Oder, wenn wir für die Pfeile die Polarisationszeichen einsetzen:



Was sagt dieses Schema jetzt? Die Drehung des Drehstückes um 180° ändert weder die Zugrichtung der Fährte noch die Polarität der Spur. Die beiden Fährten auf dem Drehstücke werden einfach vertauscht, die frühere obere wird nun zur unteren und umgekehrt, aber an ihrer Richtung und an ihrer Polarisation wird nichts geändert. Ich schließe daraus: wenn die von beiden Seiten zum Drehstücke hinkommenden Ameisen nach der Drehung desselben um 180° sich an beiden Grenzen stauen und den alten Weg nicht wiederfinden, so kann weder die Zugrichtung noch die Polarisation der Fährte die Ursache dieser Erscheinung sein. Also wird durch dieses Experiment gar nichts bewiesen für eine Polarisation der von den Ameisen hinterlassenen Fährte.

Daß die Ameisen die Richtung der Spur von oder zum Neste erkennen können, ist eine von obigem Experimente völlig unabhängige Beobachtungstatsache. Aber ich kann nicht annehmen, daß diese Tatsache durch eine Polarisation der Fährte zu erklären sei, wofür unten noch weitere Gründe folgen werden.

In dem obigen Experimente müssen die Ameisen Bethe's also etwas anderes wahrgenommen haben, was sie in Verwirrung brachte und an der Fortsetzung ihres Weges hinderte. Die beiden Fährten a b und c d, welche sie früher auf dem Drehstücke benutzt hatten, waren durch Drehung desselben vertauscht worden; die Ameisen, die vom Neste herkamen, stießen jetzt auf jene Fährte, welche ihnen und ihren Gefährtinnen früher als Rückweg von den Blattläusen her gedient hatte, aber jetzt in derselben Richtung führte wie die alte, die sie verloren hatten und vergeblich suchten. Sie müssen also noch etwas anderes wahrgenommen haben als die bloße Richtung der Fährte. Was dieses andere war, ist natürlich schwer zu sagen, und ich möchte daher keine bestimmten Behauptungen aufstellen, sondern bloß einige

Andeutungen geben. Die Richtung der Spuren war auf beiden Fährten nach der Drehung des Drehstückes um 180° wahrscheinlich nicht mehr in Übereinstimmung mit dem *a n d e r w e i t i g e n* Geruche derselben: denn das Fährtestück *c d* hatte vor der Drehung den von den Blattläusen kommenden Ameisen als Weg gedient, und daher besaß es wahrscheinlich einen besonderen „Blattlausgeruch“, während die Fährte *b a*, die früher den unmittelbar vom Neste kommenden Ameisen als Weg gedient hatte, wahrscheinlich einen besonderen „Nestgeruch“ an sich hatte. Es fand also jetzt an den beiden Enden des Drehstückes ein *p l ö t z l i c h e r* Geruchswechsel der Fährten statt, der vorher nicht bestanden hatte. Außer diesem Geruchswechsel muß man allerdings *a u c h* noch die Richtung der Fährten in Betracht ziehen, um das Resultat jenes Experimentes zu erklären; denn sonst hätten die Ameisen nach der Drehung des Drehstückes bloß die beiden Fährten *d e* und *a b* kreuzweise zu wechseln brauchen: sie hätten einfach auf *b̄ a* hin und auf *c d* zurückgehen können. Aber auch dieses Element, die Wahrnehmung der Spurrichtung durch die Ameisen, glaube ich auf andere Weise besser erklären zu können, als durch die Annahme einer Polarisation der von den Ameisen hinterlassenen chemischen Spur.

Bethe hat selber die kritische Frage nicht übersehen, die sich aus seiner Polarisationshypothese ergab und welche lautet: wie kann eine Ameise, die zum erstenmal einen Weg geht, *d i e s e l b e* Spur für den Rückweg benutzen, ohne dadurch die Polarisation ihrer eigenen Fährte wieder aufzuheben? Wie ist es denn möglich, daß sie selber oder eine andere ihrer Gefährtinnen später denselben Weg wiederfindet und als *H i n w e g* benutzt, obwohl die betreffende Polarisation durch den Rückweg der ersten Ameise aufgehoben sein mußte? Er beantwortet diese Frage durch folgende neue These (S. 61): „Die zum Nest *h i n f ü h r e n d e* Spur kann den vom Nest kommenden Tieren nicht als *W e g w e i s e r* dienen, und die vom Nest fortführende Spur ist nicht im Stande, Ameisen zum Neste *h i n z u l e i t e n*.“ Diese neue allgemeine Behauptung gründet B. auf ein einziges Experiment, welches er mit *Lasius emarginatus* gemacht hatte. Er sah, wie zu einem Neste von *Lasius emarginatus* gerade eine Anzahl ♀ zurückkehrten, während zufällig gerade keine in entgegengesetzter Richtung vom Neste herkamen. Er hob nun schnell mit einem Messer einen kleinen Sandhaufen fort, über den die alte Ameisenstraße geführt hatte. Die zum Neste hingehenden Ameisen stauten sich an der Unterbrechungsstelle der alten Fährte und suchten schließlich einen neuen Weg, welcher um die abgestochene Stelle herumführte und dort wieder in den alten Weg einbog. So bildete sich für die heimkehrenden Ameisen ein neuer Geruchspfad. Unterdessen kamen andere Ameisen aus demselben Neste heraus und gelangten auf dem alten Wege bis an die Unterbrechungsstelle desselben, wo sie hin und her liefen und die Fährte suchten. Aber sie schlugen nicht den Weg ein, welchen die zurückkehrenden Ameisen bereits begingen, sondern wählten einen neuen, etwas kürzeren Weg unterhalb desselben. Er fragt sich nun: ist die von B. gezogene Schlußfolgerung berechtigt: die zum Neste *h i n f ü h r e n d e* Spur kann *a b s o l u t* nicht als *W e g w e i s e r* dienen für die vom Neste fortgehenden Ameisen?

Ich glaube das keineswegs. Ich will ganz von der Frage absehen, wo die neue Rückkehrspur in die alte Spur einmündete. War die Mündungsstelle auch nur etwas unterhalb der Unterbrechungsstelle des alten Weges, so ist es sehr leicht begreiflich, daß die vom Neste *h e r k o m m e n d e n* Ameisen, an der Unterbrechungsstelle angelangt, einen eigenen Weg sich suchten; denn die alte Fährte war bedeutend stärker als die neue Rückspur, und die Ameisen, welche auf der alten Fährte vom Neste herkamen, hätten umkehren müssen, um sie zu suchen, was die *Lasius* bei derartigen Unterbrechungen ihrer Fährte gewöhnlich nicht tun. Aber selbst für den Fall, daß die neue Rückspur genau an der Unterbrechungsstelle der alten Fährte einmündete, ist der von B. gezogene allgemeine Schluß noch unberechtigt. Meines Erachtens bietet seine Beobachtung nur eine neue interessante Bestätigung für die auch *a u d e r w e i t i g* wahrscheinliche Annahme, daß auf einer alten (vielbegangenen) *Lasius*-Straße zwei von einander *u n a b h ä n g i g e* Geruchsfährten verlaufen, von denen die eine hin, die andere zurückführt, beide in ungefähr gleicher Stärke ausgeprägt, und beide werden von den Ameisen mittelst ihrer Antennen

sofort unterschieden. Daher ist es leicht begreiflich, daß die vom Neste kommenden Ameisen nicht ohne weiteres eine neue und zwar viel schwächere Rückfährte als Hinfährte benutzten, sondern nach der alten, viel stärkeren Hinfährte suchten, und daß sie, da sie dieselbe nicht fanden, einen neuen Hinweg neben der neuen Rückfährte einschlugen. Auf die Stelle, wo der neue Hinweg zu liegen kam, lege ich kein besonderes Gewicht; denn dem ersten *Lasius*, welcher an irgend einem Punkte der Unterbrechungsstelle seiner alten Fährte den Übergang wagt, pflegen die übrigen wie die Schafe einer Herde zu folgen. Wäre die erste der hinübergehenden zufällig etwas weiter nach links gegangen, so würde die neue Hinfährte vielleicht mit der neuen Rückfährte sehr nahe zusammengefallen sein. Es war deshalb ganz verfehlt, aus einer derartigen Beobachtung den allgemeinen Schluß zu ziehen: also kann die Fährte der zum Neste zurückgehenden Ameisen nie und nimmer den vom Neste fortgehenden Ameisen als Wegweiser dienen. Diese Folgerung ist in der betreffenden Beobachtung nicht begründet, da letztere auch auf anderem Wege sich erklären läßt. Sie führt zudem zu Konsequenzen, die durchaus unhaltbar sind.¹⁾

Die erste dieser Konsequenzen wäre, daß eine Ameise, die zum erstenmal einen neuen Weg gegangen ist, ihre eigene Fährte nicht als Wegweiser für den Rückweg benutzen könnte. Das ist aber offenbar falsch und wird auch durch Bethe's eigene Versuche mit den auf dem berußten Glanzpapier gehenden *Lasius* widerlegt; er konstatierte ja selber, daß die Ameisen stets den Hinweg auch als Rückweg benutzten und nur die Schleifen desselben allmählich abschnitten. Ich möchte ferner die Verlegenheit sehen, in welche eine Amazonenarmee (*Polyergus*) geriete, wenn sie ihre erste Expedition (die erste Expedition des betreffenden Jahres) gegen ein weit entferntes Sklavennest unternommen hat; es wäre ihr durch Herrn Bethe absolut unmöglich gemacht, wieder auf demselben Wege nach Hause zu gelangen; aber sie geht nach Forel's und meinen Beobachtungen trotzdem auf demselben Wege heim, den sie gekommen ist. Auf eine These, die zu derartigen Schlußfolgerungen führt, braucht man wohl nicht weiter einzugehen. Man kann daher auch die Polarisationshypothese, zu deren Stütze sie aufgestellt wurde, nicht als einen gelungenen Erklärungsversuch anerkennen, trotz des bestechenden Scheins der Wissenschaftlichkeit und Originalität, den sie bei oberflächlicher Betrachtung besitzt.

Daß die Ameisen mittelst ihrer Antennen den Weg zum Neste hin von der entgegengesetzten Richtung unterscheiden können, ist eine Tatsache, welche durch unmittelbare Beobachtung längst bekannt ist und durch Bethe's hübsche Experimente neu bestätigt wurde. Aber daß dieses Orientierungsvermögen der Ameisen auf einer Polarisation der von ihnen hinterlassenen Geruchspur beruhe, muß ich entschieden bestreiten, und zwar aus folgenden Gründen.

Erstens. Eine Ameise könnte dann den eigenen Hinweg, den sie zum erstenmal gemacht, nicht als Rückweg benutzen, weil die Polarisation, welche sie auf der Geruchsfährte hinterlassen, sie nur vom Neste fort, aber nicht zum Neste hin leiten könnte. Dies gilt a fortiori gegen Bethe's Reflextheorie, nach welcher die Ameise gar kein sinnliches Wahrnehmungsvermögen besitzt, sondern rein mechanisch auf eine bestimmte „Chemorezeption“ stets in derselben unabänderlichen Weise reagieren muß. Zweitens. Wenn sie trotzdem denselben Weg als Rückweg benutzt — was sie auch fast immer tut, obwohl sie es nach Bethe's Theorie nicht kann — so könnte weder sie noch irgend eine andere Ameise dieselbe Spur zum zweitenmal als Hinweg benutzen, weil die betreffende Hinweg-Polarisation von der zurückkehrenden Ameise wieder aufgehoben worden ist; auch diese Folgerung steht im Widerspruch mit den Tatsachen. Drittens. Es müßte auf den sehr schmalen und engbegrenzten Straßen von *Lasius niger* und verwandten Arten eine heillose Verwirrung entstehen, wenn eine Polarisation der Geruchsteilchen die Ursache der verschiedenen Leitungsrichtung der beiden Spuren wäre; denn die Hinspur liegt hier nicht bloß äußerst nahe der Rückspur.

¹⁾ B. bemerkt (1900 S. 47), er habe dieselben Einwendungen gegen seine eigene Hypothese schon 1898 (bes. S. 61) gemacht, aber sie daselbst mit seiner Theorie in Einklang gebracht. Daß B. jene Schwierigkeiten zum Teil angedeutet, ist wohl richtig; davon jedoch, daß er sie gelöst habe, kann ich mich um so weniger überzeugen, da B. seine damalige Polarisationshypothese selbst aufgegeben hat (1900 S. 46).

sondern berührt sich mit derselben vielfach oder führt sogar über dieselbe hin. Wir haben auf den *Lasius*-Straßen zwei qualitativ verschiedene Fährten vor uns, deren Verschiedenheit nicht auf Polarisation beruhen kann, da sonst die Leitungsrichtungen beider Spuren sich zum großen Teile gegenseitig aufheben müßten; denn eine scharfe räumliche Trennung beider Spuren ist meist tatsächlich nicht vorhanden. Viertens. Bei der eingehenden Erörterung eines der von Bethe vorgenommenen Drehungsversuche habe ich oben gezeigt, daß selbst bei der Annahme zweier nebeneinander verlaufender, räumlich scharf getrennter Spuren die tatsächliche Stauung der Ameisen nach einer Umdrehung des Drehstückes um 180° durch Polarisation der Spuren nicht erklärt werden kann; denn die Polarität blieb nach jener Drehung völlig dieselbe wie vorher, während die beiden Fährten selber vertauscht worden waren. Ich schloß daraus, daß es etwas anderes sein müsse, woran die Ameisen die Verschiedenheit der beiden Fährten mittelst ihrer Antennen wahrnehmen. Fünftens. Es ist völlig unbegreiflich, wie die Fühler der Ameisen die Polarität der Fährte wahrnehmen — oder, um mit Bethe zu reden, chemorezipieren — sollten; dies gilt a fortiori bei der von Bethe gemachten Annahme, daß die Ameisen bloße Reflexautomaten ohne jede Spur von Wahrnehmung und Empfindung sind.

Ziehen wir hier eine Parallele zwischen den Ameisen und denjenigen höheren Tieren, die ähnlich wie die Ameisen beim Finden des Weges hauptsächlich ihres Geruchssinnes sich bedienen. Bethe weist mit Recht darauf hin (S. 52), daß nicht bloß die Ameisen, sondern auch die Hunde mittelst ihres Geruchssinnes die Richtung zu unterscheiden vermögen, in welcher eine Fährte führt. Ein guter Jagdhund verfolgt die Spur eines Hasen sofort in der Richtung, in welcher der Hase sich entfernt hat, nicht in jener, in welcher der Hase hergekommen ist. Bethe schließt hieraus auf eine Polarisation der Geruchsfährte des Hasen. Ich halte jedoch diese Annahme auch hier für unbegründet, so bestechend sie im ersten Augenblick erscheint. Denn die von den Füßen des Wildes hinterlassene Spur hat eine ganz bestimmte Form, welche von der Form und Stellung des Einzelfußes, sowie von der Stellung der Füße zu einander bedingt ist (z. B. Kaninchenspur!) Aus der Form der Fährte ergibt sich aber von selbst ihre Richtung, und zwar nicht bloß für den Gesichtssinn, was bei den Hunden wenig oder gar nicht in Betracht kommen wird, sondern auch für den Geruchssinn, weil der Form der Fährte auch eine ganz bestimmt geformte Geruchsfläche bezw. Gruppe von Geruchsflächen entspricht. Diese Anordnung der Geruchsteilchen, die einer Fährte anhaften und die ich der Kürze halber als „Geruchsform“ derselben bezeichnen will, ist eine ganz verschiedene für eine von mir fort und für eine zu mir hinführende Fährte, weil eben die Form der Fährte selber in beiden Richtungen eine verschiedene ist. Diese Erklärung scheint mir viel einfacher und natürlicher zu sein, um begreiflich zu machen, wie ein guter Jagdhund beim Beschnüffeln der Fährte sofort auch deren Richtung wahrnimmt. Die Annahme einer Polarisation der chemischen Spur ist daher überflüssig; sie muß als nicht hinreichend begründet fortfallen, da sie dem Geruchssinn des Hundes ein ganz rätselhaftes Vermögen für Unterscheidung von chemischen Polaritäten zuschreibt, dessen wir zur Erklärung der betreffenden Tatsachen gar nicht bedürfen.

Ich komme nun zu den Ameisen, und zwar durch einen sehr naheliegenden Analogieschluß. Auch die von den Ameisen hinterlassene Fährte hat eine bestimmte Form, welche für eine hinführende und für eine rückführende Fährte eine verschiedene ist, weil die Stellung der Füße in beiden Fällen eine entgegengesetzte ist. Ferner sind die Ameisen, und zwar vorzugsweise die *Lasius*-Arten, Geruchstiere, deren äußerst feiner Geruchssinn noch dadurch unterstützt wird, daß sie mit den Fühlerspitzen die Geruchsfährte betasten. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die Ameisen auch die Geruchsform der Fährte mittelst ihrer Fühler wahrnehmen können. Diese Erklärung scheint mir auch hier viel natürlicher und naheliegender zu sein, als die Annahme einer rätselhaften Polarisation der die Fährte bildenden Geruchstoffteilchen, und als die Annahme eines noch rätselhafteren Vermögens, diese Polarisation mittelst der Fühler zu „chemorezipieren“. Dann brauchen wir aber gar keine „Polarisation“, um zu erklären, wie die Ameisen die Richtung einer Fährte wahrnehmen; denn die Richtung der Fährte bestimmt die

Geruchsform derselben, und diese Geruchsform kann Gegenstand ihrer Geruchswahrnehmung werden und ihnen dadurch die betreffende Richtung anzeigen.

Wie die Ameisen die Richtung der Fährte zum Neste hin oder vom Neste fort unterscheiden können, wird allerdings auch durch diese Annahme nicht vollständig erklärt. Eine *Lasius*-Arbeiterin, welche zufällig den Weg verloren hat und nun auf eine alte Ameisenstraße¹⁾ zurückkommt, stößt dort nach unserer Annahme auf die zwei verschiedenen „Geruchsformen“ der Doppelfährte, die den beiden entgegengesetzten Richtungen entsprechen, in denen die Ameisen gingen. Aber welcher der beiden Wege zum Neste führt, ist damit noch nicht eo ipso angezeigt; dafür müssen wir noch andere Momente zu Hilfe nehmen, und zwar solche, die ebenfalls dem Geruchssinn der Ameisenfühler zugänglich sind. Gerade für die viel und eng begangenen *Lasius*-Straßen lassen sich in der Tat solche Momente wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit angeben, wie bereits oben, bei der Kritik des Bethe'schen Drehungsexperimentes, bemerkt wurde. Wir brauchen nur anzunehmen, daß die Füße der vom Neste herkommenden Ameisen einen weit stärkeren Nestgeruch hinterlassen, als diejenigen der vom Blattlausbesuch nach Hause zurückkehrenden, welche wahrscheinlich eine nach Blattlaushonig riechende Fährte hinterlassen. Nehmen wir außer der Geruchsform der Spuren, welche deren Richtung anzeigt, noch diesen Spezialgeruch der Fährten hinzu, so dürfte vielleicht eine einigermaßen befriedigende Lösung der Frage gegeben sein: wie finden die *Lasius* ihren Weg?

Ich stimme also mit Bethe darin überein, daß die *Lasius* auf ihrem Wege eine Geruchsspur hinterlassen, welche verschieden für den Hinweg und für den Rückweg ist. Aber ich nehme dafür keine Polarisation der chemischen Stoffteilchen an, welche diese Spur bilden, da diese Annahme zu mehrfachen Widersprüchen mit den Beobachtungstatsachen führt und zudem durch eine andere, viel natürlichere, ersetzt werden kann.

Eine Ausdehnung der für die *Lasius* gewonnenen Ergebnisse auf alle Ameisen schlechthin, wie Bethe sie in seinen Schlußfolgerungen (S. 62) vornimmt, ist nicht berechtigt, wenigstens nicht ohne wichtige Einschränkungen. *Formica sanguinea* und mehrere andere *Formica*-Arten erweisen sich durch tatsächliche Beobachtung (vgl. oben S. 22) auf ihren Ausgängen viel weniger abhängig von der Verfolgung einer bestimmten, von ihren Gefährtinnen hinterlassenen Geruchsfährte als die *Lasius*, und auch bei jenen Gelegenheiten, wo *F. sanguinea* eigentliche Züge bildet, verfolgt sie mehr die Richtung der Fährte als diese selber. Die Geruchswahrnehmung der letzteren scheint ihr bloß den Weg anzugeben, den sie weiter zu verfolgen hat, und auf den sie auf Umwegen wieder einbiegt, wenn man ihr Hindernisse in den Weg legt. Um sich auf längeren Wegen rasch zurechtzufinden, bedarf auch sie einer ihr bereits von früher her bekannten Fährte, deren Wahrnehmung hauptsächlich durch den Geruchssinn der Fühler vermittelt wird. Aber es dürften außerdem noch andere Momente in Betracht kommen, die noch nicht erforscht sind. Ähnliches gilt auch für die Amazonenameise (*Polyergus rufescens*). Forel (F. d. l. Suisse p. 293 ff.) ist durch seine ausgezeichneten, eingehenden Beobachtungen über die Expeditionen dieser Ameise zur Überzeugung gekommen, daß die Frage, wie die *Polyergus* sich orientieren, eine sehr schwierige und verwickelte ist; ich muß ihm darin infolge meiner Beobachtungen über *Polyergus* in Holland, Österreich und Luxemburg²⁾ völlig beistimmen. Ich halte es nicht für möglich, das Orientierungsvermögen der *Lasius*, *Formica* und *Polyergus* schlechthin unter eine einzige „théorie arrondie“ zu bringen, am allerwenigsten aber unter die mechanische Chemoreflextheorie Bethe's.

Auf eine große Schwierigkeit muß hier noch aufmerksam gemacht werden, nämlich auf die „Flüchtigkeit“ der angenommenen „chemischen Spur“, welche die Ameisen auf ihrem Wege hinterlassen. Zwischen den verschiedenen Expeditionen, welche ein und dieselbe *Polyergus*-Kolonie gegen ein und dasselbe Sklavens-

¹⁾ Ich nehme an, daß die betreffende Stelle der Ameisenstraße gerade leer ist; sonst wird die verirrte *Lasius* auf die ihr begegnenden Gefährtinnen zuspringen und sich durch Fühlerschläge orientieren.

²⁾ Im Sommer 1892 habe ich in Mainz bei Wien eine Reihe von *Polyergus*-Expeditionen beobachtet, die in meinen „Zusammengesetzten Nestern und gemischten Kolonien“ (1891) noch nicht erwähnt sind; ferner 1904 und 1905 mehrere *Polyergus*-Expeditionen bei Luxemburg-Stadt.

nest unternimmt, vergehen oft mehrere Tage oder sogar Wochen. Wie soll es den Ameisen möglich sein, den Weg wiederzufinden, nachdem unterdessen Regengüsse und Winde die „flüchtige chemische Spur“ verwischt haben? Was ist es ferner, das die Ameisen bestimmt, denselben Weg, den sie bereits vor mehreren Tagen zu einer erfolgreichen Expedition benutzt hatten, wiederum einzuschlagen? Warum suchen sie die Spur wieder, die sie damals zu jenem bestimmten Sklavenneste führte? Ohne die Annahme eines sinnlichen Gedächtnisses,¹⁾ durch welches eine feste, wenigstens für mehrere Tage oder Wochen dauernde Assoziation zwischen verschiedenen, bei dem früheren Beutezug gemachten sinnlichen Wahrnehmungen sich zu bilden vermag, bleibt diese Handlungsweise der Raubameisen völlig unbegreiflich.

Dies führt mich auf die letzte und hauptsächlichste Schlußfolgerung, welche Bethe aus seinen Versuchen über *Lasius* gezogen, und welche lautet: „Kurz: Das Finden des Weges beruht bei den Ameisen nicht auf einem psychischen Prozeß. Es ist vielmehr ein komplizierter, aber analysierbarer Reflexmechanismus“ (S. 63).

Wie hat Bethe diese kühne Schlußfolgerung bewiesen? Auf folgende Weise. Dadurch, daß die Ameisen mittelst ihrer Antennen die Geruchspur des Weges „rezipieren“, „ist das Finden des Weges auf einen einfachen physiologischen Reiz zurückgeführt. Da nun eine Ameise, die ganz jung aus dem Stock entfernt und bis zur Erhärtung isoliert gehalten wird, auf einen Weg ihres Mutternestes gesetzt, diesem folgt, so muß dieser physiologische Reiz von Geburt an adaequat sein, die Reaktion auf denselben wird also nicht erlernt, sie ist ein Reflex.“

Daß eine junge *Lasius* ♀ auf den Geruch ihres Mutternestes durch eine angeborene Assoziation, die man früher einen erblichen Instinkt nannte, reagiert, ist auch meine Ansicht. Aber daß diese Reaktion auf einem bloßen Reflexe beruhe, hat Bethe nicht im entferntesten bewiesen. Seine stets wiederholte Schlußfolgerung: „was nicht erlernt ist, ist bloße Reflexitätigkeit“, kann keinen Anspruch auf Beweiskraft erheben, wie bereits oben gezeigt wurde. Daß man auf Grund eines solchen Schlusses den Ameisen jede Spur von sinnlicher Wahrnehmung und Empfindung absprechen will, dürfte fast ebenso verfehlt sein wie die kritiklose Vermenschlichung des Ameisenlebens durch die moderne Tierpsychologie.

Bethe hat es zwar versucht, durch ein Beispiel seine Reflextheorie zu erhärten; aber gerade dieses Beispiel beweist die Unhaltbarkeit derselben. Er stellt in Sperrdruck den Satz auf (S. 63): „Das, was die Tiere (die Ameisen) unter gewöhnlichen Verhältnissen veranlaßt, der einen oder der anderen Spur zu folgen, ist offenbar die Belastung und der Mangel der Belastung. Belastung löst reflektorisch Gang zum Nest hin, Mangel an Belastung Gang vom Nest fort aus.“

Entweder wollte B. durch diesen Satz sagen, Belastung bzw. Mangel an Belastung sei der adaequate physiologische Auslösungsgrund für den Gang zum Neste hin bzw. vom Neste fort, und dann ist dieser Satz offenbar falsch, weil im Widerspruche mit unzähligen Tatsachen; oder er wollte bloß sagen, Belastung bzw. Nichtbelastung sei in vielen Fällen die nächste äußere Veranlassung für den Weg zum Neste hin bzw. vom Neste fort, und dann ist der Satz richtig, beweist aber gar nichts für eine Reflextheorie.

Wäre die Belastung oder Nichtbelastung der adaequate physiologische Grund für die Auslösung eines „Heimkehrreflexes“ oder „Fortgehreflexes“, so wäre es für eine belastete Ameise physiologisch unmöglich, das Nest zu verlassen, und für eine unbelastete Ameise wäre es physiologisch unmöglich, nach Hause zu gehen. Es wäre demnach für eine Ameise, die auf einer Nahrungssuche nichts gefunden, physiologisch unmöglich, wieder in ihr Nest zu gelangen; sie müßte denn auf den reflektorischen Einfall kommen, ein Steinchen oder einen anderen Ballast ins Maul zu nehmen, um umkehren zu können! Es wäre

¹⁾ Dieses Gedächtnis ist bei den Ameisen wie bei den Hunden hauptsächlich als „Geruchsgedächtnis“ aufzufassen, nicht als „Erinnerungsbilder“ im menschlichen Sinne. B. scheint nur letztere Form des Gedächtnisses zu meinen.

für die Ameisen physiologisch unmöglich, die Leichen oder andere Nestabfälle aus dem Neste zu tragen, in einiger Entfernung vom Eingang niederzulegen und unbelastet wieder heimzugehen. Es wäre für die *Formica*-Arten, die beim Nestwechsel ihre Gefährtinnen im Maule zu tragen pflegen, physiologisch unmöglich, ihr altes Nest zu verlassen und ein neues zu gründen usw. Wie oft habe ich ferner gesehen, daß einzelne *Formica sanguinea* meines Beobachtungsnestes (Taf. I.), wenn ich ihnen in einen mit dem Neste durch eine Glasröhre von mehreren dem Länge verbundenen Glaszylinder Kokons von Sklavenarten gegeben hatte, zwei- oder dreimal auf dem Wege ins Nest wieder mit dem Kokon im Maule umkehrten, belastet zurückgingen, dann wieder vorangingen, als ob sie die damals leider noch unentdeckte reflektorische Heimkehrhypothese widerlegen wollten!

Von einem notwendigen, unmittelbaren physiologischen Zusammenhange zwischen Belastung und Heimgehen, und Nichtbelastung und Fortgehen kann somit offenbar keine Rede sein. Aber einen solchen wollte wohl auch Herr Bethe kaum behaupten; das deutet die Klausel an, die er beifügt: „unter gewöhnlichen Verhältnissen“. Was sind denn das für „gewöhnliche Verhältnisse?“ Wenn zwischen einem Ameiseneste und einem anderen Punkte, wo es etwas für die Ameisen Angenehmes zu holen gibt, ein Zug von Ameisen sich gebildet hat, dann gehen „gewöhnlich“ die heimkehrenden Ameisen belastet zurück, während die unbelasteten hingehen. Das ist der tatsächliche Sinn jener Klausel „unter gewöhnlichen Verhältnissen“. Was folgt aber daraus für eine mechanische Reflextheorie? Gar nichts anderes als ihre offenbare Unzulänglichkeit. Dieselbe tatsächliche Erscheinung sehen wir ja auch, wenn zwischen zwei bestimmten Punkten, von deren einem es nach dem anderen hin etwas abzuholen gibt, ein Zug von menschlichen Packträgern sich gebildet hat. Auch hier ist die Belastung bzw. Nichtbelastung die nächste äußere Veranlassung, weshalb die belasteten Packträger zurück- und die unbelasteten hingehen. Wer würde aber daraus zu schließen wagen, daß die Belastung oder Nichtbelastung rein mechanisch einen Reflex des Hingehens oder des Zurückgehens auslöse? Das Argument des Herrn Bethe beweist somit gar nichts für seine Reflextheorie. Würde es sich im vorliegenden Falle um höhere Tiere handeln, etwa um einen Fuchs, der von seinem Baue aus auf Beute geht und dann mit einem Huhn belastet nach Hause zurückkehrt, so würde man schwerlich wagen, zu behaupten, die Nichtbelastung sei der adaequate physiologische Grund, der den Fuchs rein reflektorisch zwingt, seinen Bau zu verlassen und ein Huhn zu holen; die Belastung mit dem Huhn sei der adaequate physiologische Grund, der den Fuchs rein reflektorisch zwingt, wiederum nach Hause zu gehen etc. Für die höheren Tiere erkennt man die offenbare Unzulässigkeit einer solchen Erklärung unbedenklich an; für die Ameisen aber sollte dieselbe Erklärung „wissenschaftlich befriedigend“ sein? Ich halte es für eine Inkonsequenz, ganz ähnliche Erscheinungen bei den Ameisen und bei den höheren Tieren mit einem so verschiedenen Maße zu messen.

Daß beim „Gehen“ der Ameisen Reflexe mit im Spiele sind und zwar in bedeutendem Umfange, stelle ich nicht in Abrede. Aber ähnliches ist auch bei den Gehbewegungen der höheren Tiere sowie des Menschen der Fall, ohne daß man deshalb berechtigt wäre, auch dasjenige, was sie zu diesem oder jenem Gange psychisch bewegt, als bloße Reflextätigkeit zu erklären. Wenn man den Ameisen nicht ein sinnliches Wahrnehmungs- und Strebevermögen, das Vermögen der Empfindung und der willkürlichen Bewegung zuerkennt, wird man nie und nimmer zu einer befriedigenden Erklärung ihrer Lebenstätigkeiten gelangen. Eine „Tierintelligenz“ brauchen wir zur Erklärung der Handlungsweise der Tiere keineswegs, weder bei den Ameisen noch bei den höheren Tieren. Aber die Tiere zu bloßen Reflexmaschinen ohne Empfindung zu machen, ist ebenso unhaltbar. Die Wahrheit liegt in der Mitte.

Es ist nur schwer begreiflich, wie Bethe die psychische Basis der betreffenden Erscheinungen des Ameisenlebens so vollständig übersehen konnte. Wenn eine Ameise Nahrung sucht außerhalb des Nestes, so muß dieser „Suchreflex“ (!) doch wenigstens seinen Grund haben in dem Gefühle des Nahrungs-

bedürfnisses. Und wenn sie ein Zuckerkrümchen findet, das diesem Bedürfnisse entspricht, so muß die sinnliche Wahrnehmung desselben, die Untersuchung mit den Fühlerspitzen und die Beleckung desselben einen angenehmen Eindruck auf sie machen; sonst würde sie es liegen lassen und sich nicht mehr darum kümmern als um irgend ein Sandkorn auf dem Wege. Nicht die Belastung ist es, was sie eigentlich zur Heimkehr mit dem Zuckerkrümchen veranlaßt, sondern die sinnliche Wahrnehmung eines Gegenstandes, der ihrem Nahrungsbedürfnisse entspricht und in ihr deshalb den instinktiven Trieb erregt, das Ding zu belecken und dann mitzunehmen. Der Unterschied zwischen Instinkt und bloßer mechanischer Reflex-tätigkeit dürfte hier doch für einen aufmerksamen Beobachter klar genug vorliegen.

Warum „sucht“ eine Ameise die von ihr verlorene Spur, auf welcher sie vorher ging? Der Verlust der Spur hat nach Bethe einen „Unruhereflex“ in ihr ausgelöst. Wenn dieser „Unruhereflex“ nicht mit einem Unlustgefühl auf Seite der Ameise verbunden ist, dann ist er ein leeres Wort, das gar nicht erklärt, weshalb die Ameise in Unruhe gerät. Der „Unruhereflex“ soll sodann einen „Suchreflex“ rein mechanisch auslösen. Aber was ist dieser „Suchreflex“ anderes, als ein verblümter Ausdruck für das Streben der Ameise, die gewohnten sinnlichen Eindrücke, deren Mangel sie in Unruhe versetzt, wieder zu gewinnen? Ohne die Voraussetzung eines sinnlichen Empfindungs- und Strebevermögens werden alle diese so schön und wissenschaftlich klingenden „Reflexe“ nichts als leere Worte sein und bleiben, die zu keiner befriedigenden Erklärung auch nur der allgewöhnlichsten Erscheinungen des Ameisenlebens genügen.¹⁾ Man könnte zu einem derartigen Erklärungsversuch mit Recht sagen: wo die Begriffe fehlen, da stellt ein Wort zur rechten Zeit sich ein.

Wenn eine bestimmte, der Nahrungssuche dienende Fährte von *Lasius* von einer Ameise mit Erfolg begangen ist, so bildet sich, wie auch Bethe selbst beobachtet hat, nach und nach eine Ameisenstraße, die in immer geraderer Richtung zu jenem Punkte hinführt und ihn mit dem Neste verbindet. Es fragt sich nun, weshalb gehen die Ameisen mit besonderer Vorliebe gerade diesen Weg? Wäre es bloß der Geruch der Fährte, der sie „rein reflektorisch“ zum Vorangehen zwingt, dann müßten sie, wenn man die Geruchsfährte unterbricht, entweder wie Stöcke stehen bleiben oder rein reflektorisch in der alten Richtung voran-stürzen oder umkehren. Sie tun aber meist nichts von alledem, sondern sie suchen die verlorene Fährte, indem sie hin- und herlaufen; nachdem eine an irgend einer Stelle den Übergang in der alten Richtung gewagt hat, folgen ihr die übrigen, und gehen auf der wiedergefundenen Fährte weiter. Die „Chemorezeption“ der Geruchsfährte ist also bloß der Wegweiser für das sinnliche Wahrnehmungs- und Strebevermögen der Tiere; der eigentliche Grund, weshalb sie vorangehen, ist, weil sie etwas suchen, was auf sie eine angenehme Anziehungskraft ausübt. Diese Anziehungskraft ist keine rein chemische, da die Geruchsfährte ja unterbrochen ist, sondern eine instinktive. Die betreffende Geruchswahrnehmung der Fährte hat in ihnen den Trieb angeregt, den so riechenden Gegenstand zu suchen. Und wenn sie ihn gefunden haben und durch die Beleckung desselben die Erfahrung gemacht haben, daß er angenehm schmeckt, so wird diese sinnliche Erfahrung ihren Instinkt unterstützen, so daß sie zum zweitenmal denselben Weg um so eifriger begehen. Zu diesem Ergebnisse gelangen wir durch eine vorurteilsfreie philosophische Analyse der betreffenden Tatsachen. Bei höheren Tieren würde es auch schwerlich jemand einfallen, die Richtigkeit dieser Erklärung zu bezweifeln. Wenn ein Raubtier, das irgendwo eine Beute erlegt hat, später zu derselben Stelle zurückkehrt, wird es nicht bloß durch den Geruch der Fährte, den es zurückgelassen, hiezu bestimmt werden, sondern auch durch die angenehme Erfahrung, die es an der betreffenden Stelle gemacht hat. Es ist nicht einzusehen, weshalb man für die Nahrungssuche der Ameisen eine andere Erklärung suchen sollte als eben diese.

Escherich (Die Ameise 1906, S. 201) sagt bezüglich des „Wegfindens“ bei *Lasius*: „Vergleichen wir die Bethe'sche Erklärung mit der Wasmann'schen, so sehen wir die beiden im Grunde doch überein-

¹⁾ Dies gilt auch gegenüber der von zur Strassen 1907 versuchten mechanistischen Deutung der Instinktätigkeit der Ameisen. Siehe unten im XII. Kapitel.

stimmen: denn beide nehmen an, daß die Spuren in der einen Richtung anders beschaffen sein müssen als in der anderen; B e t h e nennt diese Eigentümlichkeit „Polarität“, W a s m a n n „verschiedene Geruchsform“. Und beide nehmen an, daß zu dieser Eigenschaft noch Verschiedenheit des Geruches hinzukommen muß. Der Unterschied der Auffassung der beiden bezüglich des Richtungsproblems liegt auf einem andren Gebiete, nämlich darin, daß nach B e t h e gemäß der Reflextheorie die verschiedenen Spuren lediglich als adaequater physiologischer Reiz für die Auslösung des Hin- und Herlaufreflexes dienen, und also die Ameisen maschinenmäßig zwingen, nur diese oder jene Richtung zu laufen, während nach W a s m a n n die Ameisen die verschiedenen Geruchsformen und Qualitäten wirklich wahrnehmen, und es in der Hand haben, je nach den Umständen von dieser Wahrnehmung Gebrauch zu machen oder nicht, also die gemachten Wahrnehmungen zu neuen Assoziationen zu verarbeiten, dieselben im Gedächtnis zu behalten usw. Jeder, der das Ameisenleben etwas kennt und über die Tatsachen nachdenkt, wird die Wasmann'sche Anschauung hierüber ohne weiteres unterschreiben.“

2. Das Wegfinden durch ein instinktives Richtungsbild (*Formica sanguinea* usw.).

Aus meinen Beobachtungen an *Formica sanguinea*, welche ich gelegentlich der statistischen Aufnahme der *sanguinea*-Kolonien bei Exaten gemacht, sei hier die folgende angeführt, die von besonderem Interesse ist für die Frage, wie die Ameisen ihren Weg finden.¹⁾

Kolonie 305 meiner Karte ist eine jener *sanguinea*-Kolonien, welche gleichzeitig oder abwechselnd zwei weit voneinander entfernte Nester bewohnt. Das alte Nest (305), zugleich Winternest, befindet sich auf der Südseite eines mit Buchen bewachsenen, flachen Hügels. 18 m (60') davon entfernt nach N.W.N. liegt das andere Nest, welches wiederum aus mehreren, am Fuße einiger alten Eichenstrünke befindlichen Nestern sich zusammensetzt, von denen vorzugsweise eines (305 a) bewohnt wird. Zwischen diesem auf dem nördlichen Abhang des niedrigen Hügels gelegenen Neste und dem Neste 305 war im Jahre 1897 der Boden mit Haidekraut, Gras und Moos dicht bewachsen. Am 26. Juni 1897 hatte ich glücklicherweise gerade die Auswanderung von 305 nach 305 a beobachtet, wodurch die Feststellung der Zusammengehörigkeit derselben sicher war. Sonst fand ich später stets nur die beiden Nester teils gleichzeitig, teils abwechselnd bewohnt, ohne daß Ameisen zwischen ihnen hin- und herliefen. Der nur selten, in Zwischenräumen von mehreren Wochen, stattfindende Nestwechsel wurde teils durch die Witterungsverhältnisse, teils auch durch die Besuche veranlaßt, die ich den Nestern abstattete, und bei denen ich die auf das Nest gelegten Haidekrautschollen aufhob, um den Stand der Kolonie zu beobachten.

Am 24. Juli 1897 kam ich wieder einmal zu Nest 305 a und fand dasselbe beim Abheben der Scholle stark besetzt; auch eine Menge Arbeiterkokons war da. Zu meiner großen Überraschung nahmen sofort einige der *sanguinea* Arbeiterkokons ins Maul und flüchteten mit denselben in der geraden, unmittelbaren Richtung nach 305! Ich beobachtete diese Ameisen genau und sah, daß keine die Fährte der vorauslaufenden verfolgte, sondern unabhängig von dem Wege, den die andere genommen, dieselbe Richtung nach 305 genau einhielt. Hindernisse, wie Grasbüschel, Erdlöcher usw. wurden von den Ameisen in ganz verschiedener Weise umgangen, ohne daß eine derselben die Richtung verloren hätte, deren Einhaltung durch den dicht bewachsenen Weg und durch die Belastung der Ameisen²⁾ erschwert werden mußte. Ohne auch nur einen Augenblick auf dem Wege zu zögern, fanden diese *sanguinea* sofort den Weg nach 305, und zwar ohne vorher mit ihren Fühlern erst nach der Fährte zu suchen. Unabhängig von einer sklavisch verfolgten Geruchsfährte (*Lasius*) legten sie alle in raschem Laufe in wenigen Minuten in ganz gerader Richtung den 18 m langen Weg zum alten Neste zurück und verbargen dort die Kokons. In einer so auffallenden Weise war mir das

¹⁾ Vgl. hierüber auch „Zum Orientierungsvermögen der Ameisen“ (Allg. Zeitschr. f. Entomol. 1901 No. 2 u. 3).

²⁾ Daß mit Kokons belastete Ameisen den Weg schwerer finden als unbelastete, ist durch Forels Beobachtungen längst bekannt, und ich fand es oft bestätigt.

Orientierungsvermögen der Ameisen nur selten begegnet. Die eigentliche Ursache, weshalb diese *sanguinea* sofort zum alten Neste flohen, kann ich nur in einem besonders lebhaften Gedächtniseindrucke finden, den sie von demselben sowie von dem Wege dahin behalten hatten. Sonst wäre gar kein Grund vorhanden gewesen, weshalb sie zum alten Neste schnurstracks zurückliefen, während die meisten andern ihre Kokons bei der Erhellung des Nestes 305 a in der Nähe des letzteren versteckten. Mit einer bloßen Reflextheorie kann man derartige Erscheinungen unmöglich erklären; wenn die Ameisen keiner sinnlichen Wahrnehmung fähig sind und nicht überdies einen gewissen Grad von Assoziationsvermögen besitzen, durch welches sie früher gemachte individuelle Erfahrungen mit den gegenwärtigen Wahrnehmungen zu verbinden vermögen, kommen wir einfach nicht aus. Ich halte daher nicht bloß bei den höheren Tieren sondern auch bei den Ameisen die Annahme psychischer Qualitäten, und zwar nicht bloß einfacher psychischer Qualitäten der Empfindung und Sinneswahrnehmung, sondern auch überdies eines sinnlichen Gedächtnisses, für eine notwendige Forderung einer denkenden Naturerklärung, die für jede Wirkung eine hinreichende Ursache verlangt.

Von welcher Beschaffenheit die Sinneswahrnehmungen waren, die den nach Nest 305 zurücklaufenden *sanguinea* als nächste Wegweiser dienten, ist eine andere Frage, ganz unabhängig von der Frage, ob wir ohne Sinneswahrnehmung und ohne sinnliches Assoziationsvermögen jene Erscheinung zu erklären vermögen oder nicht. Daß den Ameisen der Weg durch ein für sie leicht wahrnehmbares Kennzeichen bekannt war, ist offenbar, ebenso wie der Umstand, daß ihnen die Existenz und die Lage des Nestes bekannt war, zu dem sie zurückkehrten. Daß ihnen jedoch eine „flüchtige chemische Spur“ als Wegweiser diente, kann ich nicht annehmen. Denn erstens wurde jener Weg zwischen beiden Nestern nur selten und in Zwischenräumen von mehreren Tagen oder Wochen begangen; wie konnte eine flüchtige chemische Spur sich da halten? Zweitens folgten sich die den Weg zurücklegenden Ameisen nicht auf einer bestimmten Geruchsfährte, eine hinter der anderen, sondern hielten unabhängig von dem genauen Wege, den die vorauslaufenden eingeschlagen hatten, bloß die Richtung zum Neste 305 ein.

Wenn aber die Erklärung mittelst des Geruchssinnes — wenigstens mittelst dieses Sinnes allein — hier völlig versagt, so müssen wir unter den uns bekannten Sinnen wohl zunächst den Gesichtssinn herbeiziehen, der nach Forel's Versuchen auch an dem Orientierungsvermögen von *Formica pratensis* beteiligt ist. Das Sehvermögen von *sanguinea* ist aber, wie in einem späteren Abschnitte gezeigt werden wird, sehr gut entwickelt. Allerdings können wir uns nur schwer vorstellen, wie es jenen *sanguinea* auf einem von Bäumen beschatteten und mit Haidekraut, Grasbüscheln usw. dicht bewachsenen Terrain möglich war, sich durch bekannte Gesichtseindrücke auf einem so langen, 18 m messenden Wege über die genaue Richtung zum Neste 305 zu orientieren. Man könnte deshalb geneigt sein, zu einem uns unbekanntem „Richtungssinn“ Zuflucht zu nehmen, wie ihn H. Fabre für das Orientierungsvermögen der Amazonenameisen (*Polyergus rufescens*) annahm. Diese Annahme wäre immerhin verschieden von der „unbekannten Kraft“, durch welche Bethe die Bienen den Weg zu ihrem Stock zurückfinden läßt, und welche von Buttler-Reepen, Forel und Kathariner zurückgewiesen worden ist, weil der Gesichtssinn zur Orientierung der Honigbiene genügt. Ich glaube aber, daß wir auch bei den Ameisen das so rätselhaft erscheinende Orientierungsvermögen auf bekannte, nicht auf unbekannte Faktoren zurückführen müssen und können.

Folgende Erklärung dürfte vielleicht für das obige Wegfinden von *F. sanguinea* die wahrscheinlichste sein. Ursprünglich wurde die Fährte vom Nest 305 zu 305 a von den Ameisen mittelst des Geruchssinnes (odeur au contact Forel's) verfolgt. Nachdem einzelne Arbeiterinnen die neue Neststelle zufällig gefunden und ausgekundschaftet hatten, kehrten sie zum alten Neste zurück und veranlaßten die erste Auswanderung eines Teiles der Kolonie, indem sie ihre Gefährtinnen zum neuen Neste trugen und andere ihrer Geruchsspur folgten. Da aber beide Nester mehrere Wochen lang bald gleichzeitig, bald abwechselnd bewohnt wurden, vollzog sich eine wiederholte Hin- und Rückwanderung zwischen beiden Nestern. Zu den ursprünglichen Geruchseindrücken des Weges gesellten sich dadurch nach und nach immer zahl-

reichere Gesichtseindrücke, welche auf die den Weg beschattenden Bäume und Sträucher, auf die größeren Haidekrautbüschel am Wege usw. sich bezogen. Indem nun jene Gesichtseindrücke sich regelmäßig in derselben Reihe folgten, bildete sich allmählich im Gedächtnis der Ameise ein in seinen Einzelheiten zwar undeutliches, in seiner Gesamtheit aber bestimmtes Richtungsbild jenes Weges, welches die Grundlage eines instinktiven Richtungsgefühles wurde, durch das die Ameisen auch beim raschen Laufen von einem Neste zum andern sicher geleitet werden konnten. Aber dieses „Richtungsgefühl“ kann nicht als unmittelbare Wirkung des aus den Geruchs- und Gesichtseindrücken resultierenden Gedächtnisbildes aufgefaßt werden, sondern es wurde zum Richtungsgefühl erst durch die Muskelgefühle der Ameisen. Aus diesen dem Tastsinn beigeordneten Empfindungen, welche die Körperbewegungen der Ameisen beim Zurücklegen des betreffenden Weges regelmäßig begleiteten, dürfte wohl das Zustandekommen eines Richtungsgedächtnisses erst vollständig begreiflich werden. Dieses Richtungsgedächtnis kann auch als „instinktives Richtungsgefühl“ insofern bezeichnet werden, als es ohne bewußtes Wiedererkennen der Einzelheiten des früher zurückgelegten Weges dennoch sicher leitet.

Ein solches instinktives Richtungsgefühl ist um so weniger etwas „Mystisches“, da wir auch beim Menschen, und zwar nicht bloß bei Wilden, manche auffallende Beispiele desselben haben. Wenn ich einmal in einem bisher von mir noch nicht besuchten dichten Gebüsch zufällig ein neues interessantes Ameisennest gefunden hatte, so konnte ich oft schon beim zweiten Besuche desselben jenem instinktiven Richtungsgefühl mich anvertrauen, welches auf den latenten Gesichtseindrücken und Bewegungserinnerungen des ersten Besuches beruhte und mich mitten durch das Buschwerk in gerader Richtung zu dem gesuchten Neste führte. Da es sich hierbei bloß um eine Assoziation von Sinneswahrnehmungen und Gefühlen zu einem Gedächtnisbilde handelt, das bei der Ameise aus mannigfachen Elementen des Geruchs-, Tast- und Gesichtssinnes und des Muskelgefühls zusammengesetzt ist, so liegt ein derartiges Orientierungsvermögen wohl nicht jenseits des Bereichs der psychischen Fähigkeiten der Ameisen.

Daß es der Geruchssinn der Fühler ist, durch welchen *F. sanguinea* einen ganz neuen, ihr noch unbekanntem Weg z. B. zu einem Sklavenneste findet, welches sie aufspürt, scheint mir sicher zu sein auf Grund vieler Beobachtungen; ebenso, daß sie sich in diesem Falle auf dem Rückwege zur Orientierung der Geruchsspur bedienen muß, welche sie selber auf dem Hinwege zurückgelassen hat. Aber auf einem bestimmten Umkreis in der nächsten Umgebung ihres Nestes wird sie allmählich von der Verfolgung einer bestimmten Geruchsfährte völlig unabhängig; sie läuft geraden Weges auf das Nest zu, wenn man auch durch eine Schaufel die oberste Sandschicht auf eine beträchtliche Wegstrecke fortnimmt und dadurch alle dem Boden anhaftenden Geruchsspuren fortschafft. Hieraus muß man schließen, daß diese Ameisen durch die oftmaligen, in der Nähe ihres Nestes gemachten Erfahrungen die zu ihrem Neste führende Richtung infolge einer Art sinnlichen Gedächtnisses kennen. Das bloße „reflektorische Voranstürzen“ erklärt diese Erscheinung nicht; denn wenn die Ameise durch in ihrem Weg liegende Hindernisse von der geraden Richtung auf das Nest abzuweichen genötigt wird, umgeht sie dieselben einfach und schlägt die alte Richtung wieder ein.

Wie sicher und festgewurzelt dieses Orientierungsvermögen bei *F. sanguinea* sein kann, beobachtete ich am 22. August 1906 bei Lippspringe (Westfalen). Auf einem 2 m breiten Parkwege (Kieswege), der durch Buschwerk führte, liefen zwei *sanguinea*, 3 m voneinander entfernt, quer über den Weg. Ich nahm die eine derselben auf, um mich zu überzeugen, ob es *sanguinea* sei. Die Ameise biß in meinen Finger und bespritzte ihn mit Gift, war also in großer Aufregung; dann setzte ich sie wieder auf den Boden. Sie lief sofort in der früheren Richtung weiter. Ich zog nun die Verlängerungslinien der Richtungen, in denen die beiden Ameisen über den Weg liefen; genau an ihrem Schnittpunkt, 4 m weit im Gebüsch, fand sich das betreffende Nest von *sanguinea* (mit *fusca* als Sklaven).

Ähnliche Wahrnehmungen über das Orientierungsvermögen habe ich auch wiederholt an *F. rufibarbis* gemacht; eine derselben sei hier erwähnt. Am 10. Mai 1907 waren bei warmem Sonnenschein die *rufibarbis*

einer starken Kolonie in unserem Garten zu Luxemburg eifrig auf der Insektenjagd in der Umgebung ihres Nestes, bis auf eine Entfernung von 12 m; sie liefen einzeln in allen möglichen Richtungen vom Neste fort und von allen Seiten zu demselben zurück, ohne irgend einen bestimmten „Pfad“ einzuhalten. Da das Nest an einer Ecke zwischen zwei breiten, vielbegangenen Gartenwegen lag, mußten die meisten der heimkehrenden Ameisen diese Wege kreuzen, auf denen man ihre Richtung bequem beobachten konnte. Zwei Ameisen kehrten gerade mit *Beutebeladen* von verschiedenen Seiten her zum Neste zurück; die eine war noch 7 m, die andere 6,5 m von Neste entfernt. Die erstere hatte eine Fliegenlarve im Munde und lief, ohne mit den Fühlern den Boden zu berühren, geradlinig auf das Nest zu. Die letztere dagegen schleppte *rückwärts* einen toten Käfer (*Peltis atrata*), der viel schwerer als sie selbst war, zum Neste hin. Hierbei mußte sie wiederholt kleine Steine und andere Hindernisse umgehen; sie kehrte sich dabei niemals um, sondern behielt, während ihr Kopf vom Neste abgewandt blieb, die genaue Richtung auf dasselbe bei. Auch hier scheint es zweifellos zu sein, daß nur ein auf dem *Gedächtnis* der Ameise beruhendes *Richtungsgefühl* ihr den Weg weisen konnte. Unter den Elementen jenes Gedächtnisbildes dürften wohl die *habituellen Gesichtseindrücke* bedeutend über die Geruchseindrücke überwiegen, ähnlich wie dies in den obigen Beispielen bei *F. sanguinea* der Fall war.

Ich habe ferner in meinen Beobachtungsnestern von *F. sanguinea*, mit andern *Formica*-Arten (*fusca*, *rufibarbis*, *rufa*, *pratensis*) als Hilfsameisen, die Beobachtung gemacht, daß man Glasröhren, welche die von einander entfernten Teile eines solchen Nestes mit einander verbinden, fortnehmen und durch neue ersetzen kann, ohne daß die Ameisen von dieser Änderung auch nur die geringste Notiz nehmen. Obwohl die alte „Geruchsfährte“ durch diesen Wechsel der Röhren völlig unterbrochen war, zeigten die Ameisen keine Spur von Verlegenheit beim Betreten der neuen Röhre, ja sie untersuchten dieselbe meist gar nicht einmal mit ihren Fühlern, sondern setzten ihren Weg fort wie früher. Auch hieraus muß man schließen, daß die *Formica*-Arten *nicht* durch bloße „Chemoreflexe“ ihren Weg finden. Wenn ich dagegen bei einem derartigen Beobachtungsneste die *frühere Richtung* des Weges änderte, indem ich z. B. den einen Nestteil um 90° drehte, so sah ich, daß die Ameisen beim Betreten der alten, ihnen längst bekannten Verbindungsröhre zögerten, stehen blieben, wieder zurückgingen, nochmals voran und wieder zurückgingen und den neuen Weg untersuchten, als ob er ihnen unbekannt sei. Namentlich an dem großen, auf Taf. I abgebildeten Beobachtungsneste habe ich derartige Versuche wiederholt vorgenommen, indem ich entweder die das „Abfallnest“ mit dem Vorneste verbindende Glasröhre durch eine neue, völlig geruchlose ersetzte, welche dieselbe Richtung hatte wie die alte, oder aber, indem ich die alte Verbindungsröhre samt dem Abfallneste um 90°—270° drehte.¹⁾ Im ersteren Falle trat keine Störung des Verkehrs ein, im letzteren dagegen erfolgte fast immer eine vorübergehende Verkehrsstörung. Ich bemerke dabei ausdrücklich, daß diese Drehung des Weges *auch dann* von den Ameisen wahrgenommen wurde, wenn in dem Abfallneste und in der Verbindungsröhre desselben gerade keine Ameise sich befunden hatte während der Drehung²⁾; denn die an

¹⁾ Eine Drehung um 360° hatte dagegen keine Wirkung, was ich hier nur der Vollständigkeit halber beifüge.

²⁾ Einen Fall dieser Art will ich hier näher berichten. Nach einer (am 9. April 1898) vorgenommenen Drehung des Abfallnestes (vgl. die Abbildung auf Taf. I) um 90° liefen die ersten Ameisen, 2 *rufa* und 3 *sanguinea*, welche in Zwischenräumen von einigen Minuten nacheinander aus dem Vorneste in das Abfallnest wollten, in gewohnter Weise rasch voran, so lange sie noch in dem senkrecht stehenden (also in seiner Richtung unveränderten) Teile der Verbindungsröhre waren. An der Biegungsstelle des Glasrohres, wo die Richtungsänderung begann, machten sie plötzlich Halt, zögerten und kehrten um, als ob sie den Weg verfehlt hätten. Erst 5 Minuten später kommt wiederum eine *sanguinea*, läuft bis zur Biegungsstelle des Glasrohres, macht einige Sekunden halt, prüft die Umgebung mit den Fühlern und kehrt um. Eine Minute später kommt eine andere, kleinere *sanguinea*, zögert abermals an der Biegungsstelle, geht aber dann langsam, mit vorgestreckten, oft die Glaswand berührenden Fühlern voran und legt so den ganzen Weg bis in das Abfallnest zurück. Bald darauf kommt eine *rufa*, macht es ebenso, gelangt in das Abfallnest und kehrt dann aus demselben nach einigen Minuten zurück. Auf dem Rückwege stützt sie an beiden Biegungsstellen des Rohres, geht in dem oberen Teile der Röhre nochmals hin und zurück, untersucht mit ihren Fühlern namentlich die letzte Biegungsstelle und kehrt dann langsam und vorsichtig in das Obernest zurück.

der Drehung aktuell teilnehmenden Ameisen bemerkten dieselbe meist sofort, hielten auf ihrem Wege inne oder kehrten um. Letztere Erscheinung erklärt sich, wie ich glaube, bereits aus dem während der Drehung stattfindenden Beleuchtungswechsel, indem die Stellung der Ameisen zu der Lichtquelle (Fenster) sich veränderte. Auch in jenen Fällen, wo die Ameisen die Drehung nicht mitgemacht hatten, ist es am wahrscheinlichsten, daß sie ebenfalls infolge einer *Gesichtswahrnehmung* die stattgehabte Richtungsänderung bemerkten. Während sie früher beispielsweise auf ihrem Wege durch die Röhre stets zum Lichte hingelaufen waren, führte jetzt ihr Weg vom Lichte ab oder parallel zur Lichtquelle; was die Ameisen stutzig machte, scheint also die *Änderung der bekannten Wegrichtung zur Lichtquelle* gewesen zu sein; jedenfalls möchte ich diese Erklärung der Annahme einer unbekannteren „Richtungskraft“ vorziehen.

Von einer *allgemeinen Lösung* der Frage „wie finden die Ameisen ihren Weg?“ kann somit nur insofern die Rede sein, als sie nicht durch *bloße Reflexe*, sondern durch *Sinneswahrnehmungen* und durch die *Kombination von Sinneseindrücken* mittelst des *Gedächtnisses* geleitet werden. Im einzelnen aber herrscht beträchtliche *Verschiedenheit* je nach den Gattungen und Arten der Ameisen. Die *Lasius* werden fast ausschließlich durch den *Geruchstastsinn* der Fühler (Forel's topochemischen Geruchssinn) geleitet, und ebenso oder vielleicht in noch höherem Grade gilt dies für die blinden oder nur mit einfachen Ozellen ausgestatteten Dorylinen (Wanderameisen).¹⁾ Bei den *Formica* dagegen überwiegen vielfach die Elemente des *Gesichtssinnes* bedeutend über jene des Geruchssinnes für die Ausbildung ihres „instinktiven Richtungsgefühles.“

V. Kapitel.

Können die Ameisen sehen?

Die Gründe, welche *Bethe* dafür angeführt, daß wir den Ameisen keinen *Geruchssinn* zuschreiben dürfen, sondern *bloße Chemoreflexe*, haben sich bei Erörterung der Frage, wie die *Lasius* ihren Weg finden, als *hinfällig* erwiesen. Die Frage, ob die Ameisen *sehen* können, hat er nicht behandelt, sondern nur im Vorübergehen von möglichen „*Photoreflexen*“ derselben gesprochen. Um auch nach dieser Seite hin ein der Wirklichkeit entsprechendes Bild von den psychischen Fähigkeiten der Ameisen zu bieten, will ich hier die Gründe zusammenstellen und durch neue Beobachtungen stützen, welche zeigen, daß wenigstens vielen Ameisenarten ein keineswegs zu unterschätzendes *Sehvermögen* zukommt. Bezüglich der verschiedenen Zahl der Facetten an den Netzaugen verschiedener Arten und verschiedener Kasten derselben Art verweise ich hauptsächlich auf *Forel's* diesbezügliche Untersuchungen (*Fourmis* d. l. Suisse p. 117). Ich setze ferner als bekannt voraus, daß innerhalb derselben Art bei den Männchen und Weibchen, namentlich bei den ersteren, die Facettenaugen und mit ihnen der Gesichtssinn besser entwickelt sind als bei den Arbeiterinnen. *Forel* hat ferner bereits auf die auch von mir besfätigt gefundene

¹⁾ Schon *Belt* berichtet hierüber (*The Naturalist in Nicaragua*, 1874, 2. Ed. 1888 p. 24) bezüglich eines mit gut entwickelten Ozellen versehenen *Eciton* (*E. hamatum* F.), daß diese Ameisen auf ihrem Zuge genau der Spur der ersten folgten, auch nachdem sie schon lange außer Sicht war. Wo immer jene einen kleinen Umweg gemacht hatte, da taten es auch die folgenden. Als *Belt* mit dem Messer einen kleinen Teil des Ameisenpfades abgekratzt hatte, waren die Ameisen anfangs vollkommen „at fault, which way to go.“ Sowohl die hinlaufenden als die zurücklaufenden hielten an der abgekratzten Stelle und machten kleine Umwege, bis sie den Geruchspfad wiedergefunden hatten; dann erst hatte die Zögerung an der Unterbrechungsstelle ein Ende. (Genau so machen es unsere *Lasius niger* und *fuliginosus*!) Über das Orientierungsvermögen von *Eciton* siehe auch *Forel* in: *Ann. Soc. Ent. Belg.* XLIII (1899) p. 444; Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen 1901, S. 54 ff.; *Wheeler*, The female of *Eciton Sunichrastii* etc. (*E. Schmitti* Em.) in *Amer. Naturalist* 1900, p. 568—569. Über das Orientierungsvermögen von *Anomma Wilverthi* (nach *Lujas* Beobachtungen) siehe 158.

interessante Tatsache aufmerksam gemacht, daß bei den Männchen der Ameisen das Gehirn relativ viel schwächer entwickelt ist als bei den Arbeiterinnen, während umgekehrt der Sehnerv, entsprechend der besseren Entwicklung des Auges, bei den Männchen viel mächtiger ist als bei den Arbeiterinnen. Wozu haben die Ameisen überhaupt ein nervöses Zentralorgan, wenn sie, wie Bethe vorgibt, bloße Reflexmaschinen ohne Empfindung und Wahrnehmung sind?

Forel hat auch das Sehvermögen der Insekten in seinen *Expériences et Remarques critiques* ausdrücklich nachgewiesen und über die Eigentümlichkeiten desselben sich in einer Weise ausgesprochen, welche ich auf Grund meiner eigenen Beobachtungen und Versuche im wesentlichen durchaus bestätigen kann. Man sollte es daher eigentlich für überflüssig halten, noch einen Beweis dafür zu verlangen, daß Tiere, deren Augen ein kompliziertes optisches Schwervekzeug bilden und deren Sehnerv mit einem Gehirn von der Entwicklung des Gehirns der Ameisen verbunden ist, wirklich zu sehen vermögen. Den ultraskeptischen Einwendungen Bethe's, der in den angeblichen Gesichtswahrnehmungen der Ameisen bloße Photoreflexe sehen will, kommt, da sie auf einem Fehlschluß — „nicht erlernt, also bloß reflex“ — beruhen, ohnehin auch hier keine weitere Beweiskraft zu. Es bedürfte dafür ganz anderer Gründe, um die Tatsächlichkeit der Gesichtswahrnehmung der Ameisen zu leugnen und dieselben zu empfindungslosen Reflexmaschinen zu machen. Da jedoch das schöne Wort „Reflex“ für manche einen bestechenden Schein der Wissenschaftlichkeit hat, will ich hier nochmals auf die Frage eingehen: können die Ameisen wirklich sehen, oder reagieren sie rein reflektorisch auf sogenannte Gesichtseindrücke?

Wenn man ein Beobachtungsnest von *Formica sanguinea*, *rufa* oder *pratensis* unter einer Glasglocke oder in einem oben verschlossenen Glasgefäß einrichtet, in welchem das Licht frei auf die Nestoberfläche fällt; oder wenn man, wie auf Taf. I die verkleinerte (1 : 4) Abbildung eines *sanguinea*-Beobachtungsnestes ¹⁾ zeigt, ein für gewöhnlich bedeckt gehaltenes flaches Glasnest mit einem oder mehreren vom Lichte erhellten Glasgefäßen verbindet, welche für die Ameisen die freie Umgebung ihres Nestes darstellen, so kann man wahrnehmen, daß sie anfangs sehr empfindlich sind für die durch Glaswände zu ihnen gelangenden Gesichtseindrücke. Man braucht bloß den Finger auf einige Zentimeter Entfernung von dem Glasgefäße hin- und herzubewegen, und zwar an irgend einer Seite des Gefäßes, nicht etwa bloß zwischen dem Fenster und dem Glasgefäß: sofort springen einzelne *sanguinea* auf jene Stelle der Glaswand los, durch welche sie den Finger sehen und versuchen hineinzubeißen. Die *rufa* und *pratensis* dagegen stellen sich auf die Hinterbeine und kehren mit drohend geöffneten Kiefern ihre Hinterleibsspitze gegen den sich bewegenden Finger, als ob sie eine Giftsalve gegen denselben abgeben wollten. Wenn nun die Ameisen bloße Reflexmaschinen wären, die ohne eine Spur von sinnlicher Wahrnehmung zu besitzen, durch bloße Photoreflexe zu jenen Verteidigungsbewegungen gezwungen würden, so müßten die Ameisen auf die Wiederholung jenes Gesichtseindrucks stets in derselben Weise reagieren, solange bis die physiologische Leistungsfähigkeit der betreffenden Reflexbahnen erschöpft ist. Was geschieht aber in Wirklichkeit? Macht man das Fingermanöver mehrmals nacheinander, mit einer Unterbrechung von wenigen Sekunden, so bleibt es bei *Formica sanguinea* meist schon beim dritten oder viertenmal wirkungslos: einige

¹⁾ Es ist das in den letztjährigen Arbeiten (besonders 59) mehrfach erwähnte Beobachtungsnest mit einer gemischten Kolonie von *F. sanguinea* und mehreren Sklavenarten, das ich 12 Jahre (1893—1904) im Zimmer hielt. Hilfsameisen waren ursprünglich *F. fusca*, später gab ich (durch Arbeiterkokons) Arbeiterinnen von *F. fusca*, *rufibarbis*, *rufa*, *pratensis* und *exsecta* dazu. Frühling 1898 waren als Hilfsameisen bloß noch *rufa* und *pratensis* da, indem die letzten *fusca* und *rufibarbis* im Winter 97—98 starben. Später kamen wieder andere Sklavenarten dazu. Die eine der beiden *sanguinea*-Königinnen dieses Nestes erreichte ein Alter von 11, die andere von 13 Jahren: beide legten bis zu ihrem Tode befruchtete Eier, aus denen fast nur Arbeiterinnen erzogen wurden (nur im Herbst 1898 auch einige geflügelte Weibchen). — Mit schwarzem Tuch bedeckt sind das Haupt- und das Nebennest: Vornest, Obennest, Abfallnest und Fütterungsrohr sind vom Lichte erhellt Glasapparate.

Ameisen öffnen wohl noch drohend ihre Kiefer, aber sie kommen nicht her, um in den Finger zu beißen, und auch diese „Drohreflexe“ bleiben bei Wiederholung des Versuches bald aus. Auf *Formica rufa* und *pratensis* bleibt das Fingermanöver länger wirksam: diese Ameisen reagieren überhaupt auf äußere Eindrücke viel gleichförmiger und konstanter als *F. sanguinea*. Aber auch bei *rufa* und *pratensis* wird die Wirkung des Experimentes bereits nach den ersten Versuchen sichtlich schwächer; wenn man es mehrmals rasch nacheinander wiederholt, kümmern auch sie sich immer weniger oder gar nicht mehr darum; man muß dann einige Zeit warten, bis es wieder gelingt.

Wie sind diese Erscheinungen zu erklären? Man müßte den herkömmlichen Begriff der Reflexbewegung in sein Gegenteil verkehren, wenn man behaupten wollte, diese Tatsachen seien durch bloße Reflexe erklärlich. Die *sanguinea*, welche auf den Feind loszugehen und ihn zu beißen gewohnt sind, nehmen, wenn sie auf den hinter der Glaswand sich bewegenden Finger sich stürzen, sofort wahr, daß irgend etwas Undurehdringliches zwischen ihnen und dem sich bewegenden Gegenstande ist. Wenn sie diese Erfahrung einigemal gemacht haben, werden sie gleichgültig gegen das Fingermanöver, das sie anfangs in so große Aufregung versetzte. Wir müssen also sagen: *Formica sanguinea* lernt durch sinnliche Erfahrung die Harmlosigkeit jenes Manövers kennen, und deshalb wird sie gleichgültig gegen dasselbe. Was sie zunächst erfährt, ist die Erfolglosigkeit des Versuches, den sich bewegenden Gegenstand zu fassen; sie stößt bei diesem Versuche auf einen andern Gegenstand, den sie nicht beißen kann und der völlig indifferent riecht. Hat sie diese Erfahrung mehrmals gemacht, so ist der sich hinter dem Glase bewegende Finger für sie ein völlig gleichgültiges Ding, obwohl er auf ihr Gesichtsorgan genau denselben optischen Eindruck macht wie vorher. Ich frage: nennt man das bloße Reflexbewegung, oder handelt es sich nicht vielmehr um eine Verbindung mehrerer sinnlicher Wahrnehmungen, deren regelmäßiges Zusammentreffen eine neue Association in dem Gehirn der Ameise bewirkt, infolge deren sie ihre frühere Handlungsweise modifiziert? Ich glaube, wenn man nicht auf eine vernünftige Erklärung dieser Erscheinung verzichten will, so wird man das letztere zugeben müssen.

Da *Formica rufa* und *pratensis* bei den Verteidigungsbewegungen, zu denen der Gesichtseindruck des sich bewegenden Fingers sie reizt, meist in loco sitzen bleiben, können sie die Glaswand, die sie von demselben trennt, nicht so rasch kennen lernen wie *F. sanguinea*. Es ist dies wenigstens eine der Ursachen, welche bewirkt, daß sie auf das Fingermanöver länger reagieren als diese. Doch erfahren auch sie regelmäßig, daß auf jene Fingerbewegungen hin weiter nichts Unangenehmes erfolgt. Dadurch bildet sich auch bei ihnen allmählich eine auffallende Gleichgültigkeit gegen jene Gesichtseindrücke aus. Daß es sich auch hierbei um einen psychischen Prozeß handelt, nicht bloß um einen reflektorischen Vorgang, geht schon daraus hervor, daß ein und dasselbe Individuum zum zweiten und drittenmal nicht in derselben Weise reagiert wie das erstemal, wenn man rasch nacheinander das Experiment wiederholt. Von einer unmittelbaren reflektorischen Nötigung kann auch hier keine Rede sein. Sonst müßten die *rufa* und *pratensis* sich ja leicht dazu verleiten lassen, in dem verschlossenen Glasgefäße gegen den sich hinter dem Glase bewegenden Finger wirklich zu spritzen, wie sie es auf dieselbe Distanz tun würden, wenn kein Glas zwischen ihnen und dem Finger wäre. Aber es gelingt höchstens bei den allerersten Versuchen, und auch dann nur vorübergehend, die Ameisen durch das Fingermanöver zum tatsächlichen Ausspritzen des Giftes zu bewegen. Der Ameisensäuregeruch, der sofort das verschlossene Glasgefäß erfüllt, ist ihnen selber so unangenehm, daß sie es nicht wieder tun, wenigstens nicht auf bloße Gesichtseindrücke hin.

Die *sanguinea* meines auf Taf. I abgebildeten Beobachtungsnestes sind (1898) schon seit langer Zeit völlig gleichgültig dagegen, wenn ich dem Vorneste oder dem Oberneste meinen Finger nähere und rasch hin- und herbewege. Bei einer jungen, frisch entwickelten Ameise ¹⁾ kommt es hier und da noch vor, daß

¹⁾ Dieselben sind durch heftere Färbung oft noch monatefang kenntlich. Die Ausfärbung der Arbeiterinnen erfolgt bei manchen Individuen viel langsamer als bei anderen.

sie anfangs darüber erschrickt und die Kiefer drohend öffnet; aber schon beim zweiten und dritten Versuche reagiert sie nicht mehr. Die *F. rufa* und *pratensis* desselben Beobachtungsnestes, die zum Teil zwei Jahre alt sind, verhalten sich im Vor- und Oberneste ebenfalls für gewöhnlich gegen jene Gesichtseindrücke indifferent: nur einzelne Individuen, die gerade als „Wachtposten“ besonders aufmerksam auf die Umgebung achten, lassen sich durch das Fingermanöver oft noch zum vorübergehenden Aufspringen und zum Öffnen der Kiefer reizen, zumal dann, wenn ich die Ameisen kurz vorher dadurch aufgeregt habe, daß ich die Verbindungsröhre des Obernestes mit dem Abfallnest oder dem Fütterungsrohr herauszog und ihnen eine Fliege oder einen anderen Gegenstand durch diese Öffnung hineinsetzte. Auch wenn ich vorher das Obernest um seinen Mittelpunkt ein wenig hin und her drehe, dadurch die Aufmerksamkeit der Ameisen erzeuge und ihnen dann den sich bewegenden Finger vorhalte, springen manche *rufa* und *pratensis* beim Anblick des Fingers sofort auf, öffnen drohend die Kiefer und folgen für einige Augenblicke mit ihren Bewegungen denjenigen des Fingers. Während das Fingermanöver allein genommen sie jetzt für gewöhnlich gleichgültig läßt, erschrecken die *rufa* und *pratensis* im Oberneste, wenn ich den Kopf dem Glase nähere, sogar falls ich ihn nicht hin- und herbewege. Es ist dies für sie eben eine neue, völlig fremde sinnliche Wahrnehmung, die sie veranlaßt, sich in Verteidigungsstellung zu setzen. Sogar eine der *F. sanguinea*, die doch bereits in viel höherem Grade indifferent sind gegen die durch das Glas zu ihnen gelangenden Gesichtseindrücke, ließ sich am 22. März 1898 durch dieses neue Manöver beim erstenmal aufregen; sie sprang mit drohend geöffneten Kiefern auf die Stelle der Glaswand zu, wo der Kopf sichtbar wurde; aber damit war die Wirkung des Experimentes bei ihr schon zu Ende; selbst das Hin- und Herbewegen des Kopfes ließ sie gleich darauf völlig gleichgültig; sie ging wieder fort, ohne sich dadurch weiter reizen zu lassen.

Daß die Indifferenz dieser Ameisen gegen die durch das Glas zu ihnen gelangenden Gesichtseindrücke nicht auf einer verminderten physiologischen Leitungsfähigkeit der betreffenden Reflexbahnen beruht, sondern auf einem psychischen Prozesse der sinnlichen Wahrnehmung und Erfahrung, zeigt sich auch aus folgenden Beobachtungen.

Ich hatte den in der Abbildung (Taf. I) als Abfallnest bezeichneten Nestteil während des Winters 1897—98 fortgenommen, um ihn von den Ameisenleichen und den anderen Nestabfällen zu reinigen, welche die Ameisen im letzten Jahre daselbst aufgehäuft hatten. Als ich nach mehreren Monaten Anfang März 1898 das unterdessen sorgfältig ausgewaschene und getrocknete Abfallnest wieder mit dem Oberneste verband, mußten die Ameisen dasselbe erst wieder aufs neue kennen lernen. Einzelne *sanguinea*, *rufa* und *pratensis* untersuchten in den ersten Tagen das ganze Abfallnest sorgfältig mit ihren Fühlern und blieben dann dort lange Zeit ruhig sitzen. Bei ihnen gelang nun das Experiment mit den drohenden Fingerbewegungen anfangs wiederum vollkommen, und zwar nicht bloß bei *rufa* und *pratensis*, sondern sogar bei *sanguinea*. Diese Ameisen benahmen sich gegenüber denselben Gesichtseindrücken ganz anders im Abfallneste als im Oberneste. Hätten die Ameisen im Sinne der Reflextheorie physiologisch verlernt, auf die betreffenden Gesichtseindrücke durch einen „Verteidigungsreflex“ zu reagieren, so hätten sie auch jetzt im Abfallneste nicht mehr darauf reagieren können. Sie brauchten dann nicht erst wieder durch sinnliche Erfahrung zu lernen, daß auch hier eine schützende Wand von dem sich bewegenden Gegenstande sie trenne. Dieser Nestteil war ihnen eben neu, weil er über ein Vierteljahr fortgewesen und zudem völlig ausgewaschen worden war. Daher fühlten sich die Ameisen bei den ersten neuen Besuchen hier noch nicht so sicher wie im Vornest; daher machte auch die Gesichtswahrnehmung des sich bewegenden Fingers hier wiederum anfangs auf sie einen beunruhigenden Eindruck, bis sie durch Erfahrung merkten, daß auch hier etwas Festes, Trennendes, zwischen ihnen und dem Finger sei. Besonders auffallend war mir dies bei einer der ersten *sanguinea*, welche das neue Abfallnest besuchten. Als ich ihr zum erstenmal den Finger drohend näherte, stürzte sie mit geöffneten Kiefern auf denselben los; aber an der Stelle der Glaswand angekommen, durch welche sie den Finger gesehen hatte, war sie sofort beruhigt und begann die Niederschläge an derselben aufzulecken. Das zweite und drittemal reagierte sie bereits gar nicht mehr auf dasselbe Experiment.

Daß die *sanguinea* in dem Vornest und dem Obernest sich gegenüber denselben Gesichtseindrücken gleichgültig verhalten, welche in dem neu angefügten Abfallneste sie anfangs wiederum in Aufregung versetzten, ist nicht bloß daraus zu erklären, daß etwa der Geruch der beiden ersteren Nestteile einen beruhigenden Eindruck auf sie ausübt; denn gegen Beutetiere oder Feinde, die ich ihnen dort hineinsetzte, benehmen sie sich ganz mit ihrer alten Wildheit wie in freier Natur. Ferner hatte ich im Winter 1897—98 auch diese beiden Nestteile für einen Tag fortgenommen, völlig ausgewaschen, mit einem Tuche ausgerieben und neu eingerichtet (mit frischer Erde im Vorneste und mit neuen Holzbrücken in beiden Nestteilen). Obwohl die alten Geruchsstoffe entfernt sein mußten, kannten die Ameisen diese beiden Nestteile doch sogleich wieder; sie untersuchten dieselben mit ihren Fühlern und benahmen sich in denselben dann genau wie vorher; sie waren ihnen nicht „fremd geworden“, wie das mehrere Monate abwesende Abfallnest. Ohne die Annahme eines sinnlichen Gedächtnisses, welches die früheren Eindrücke bewahrt hatte, dürften wir hier schwerlich auskommen. Durch einen bloßen Reflexmechanismus lassen sich derartige Tatsachen nicht erklären, sondern nur mit Zuhilfenahme sinnlicher Wahrnehmung, sinnlicher Empfindung und eines sinnlichen Gedächtnisses.

Wenn man Affen oder andere höhere Tiere aus ihrer Freiheit in einen Glaskäfig bringt und in demselben hält, so müssen auch sie erst durch Erfahrung allmählich lernen, daß das Glas trotz seiner Durchsichtigkeit ein fester Körper ist, welcher sie von der Umgebung schützend trennt. Auch sie reagieren anfangs durch Verteidigungs- oder Fluchtgebärden gegen drohende Bewegungen, die ihnen von draußen gemacht werden. Wenn sie nach und nach gegen derartige Gesichtseindrücke gleichgültig werden, so sagt man, sie hätten sich durch Erfahrung daran gewöhnt; die erfahrungsmäßige Unschädlichkeit jener Drohbewegungen hinter der Glaswand mache sie gleichgültig gegen dieselben Gesichtseindrücke, welche sie anfangs in Schrecken setzten. Nun, ganz dasselbe ist auch bei Ameisen der Fall, namentlich bei *Formica sanguinea*, die ganz dasselbe sehr rasch lernt. Weshalb sollen also die Ameisen bloße „Reflexmaschinen“ sein, die höheren Tiere dagegen nicht? Ein denkender Naturforscher kann eine derartige Inkonsequenz schwerlich billigen.

Vielleicht scheint es manchem, ich hätte mich bei diesen Erwägungen länger aufgehalten als nötig war zum Beweise, daß die Gesichtswahrnehmungen der Ameisen keine bloßen „Photoreflexe“ seien. Ich gehe daher zu anderen Beobachtungen über, welche über die Beschaffenheit jener Gesichtswahrnehmungen etwas mehr Licht geben dürften.

Die äußerste Distanz, auf welche *F. rufa* und *pratensis* den sich bewegenden Finger durch die Glaswand zu sehen vermögen, wenn man denselben nicht zwischen dem Fenster und dem Glase, sondern auf einer der Lichtquelle abgewandten Seite bewegt, beträgt nach meinen Beobachtungen $1\frac{1}{2}$ dem. Für *F. sanguinea* ist die äußerste Distanz etwas geringer, nämlich nur 1 dem.

Daß die Ameisen sich bewegende Gegenstände leichter sehen als ruhende, ist bereits von F o r e l bemerkt und näher erläutert worden. Daß übrigens die Ameisen auch dann noch den Finger auf eine Distanz von $1\frac{1}{2}$ —1 dem zu sehen vermögen, wenn man denselben nach der Annäherung ruhig hält, habe ich bei obigen Experimenten mit den genannten drei Ameisenarten oft wahrgenommen. Kleinere Gegenstände dagegen, z. B. Käfer von der halben Größe der Ameisen, vermögen sie, wenn dieselben sich nicht bewegen, nur schwer und auf eine geringe Distanz von höchstens 4—5 mm zu sehen. Meine Versuche über die internationalen Beziehungen der Ameisengäste boten mir in den letzten 25 Jahren reichliche Gelegenheit zu Beobachtungen über diesen Gegenstand. Ich hebe hier nur folgende besonders merkwürdige Punkte hervor.

F. rufa, *pratensis*, *sanguinea*, *rufibarbis* und *fusca* konnten, wenn ihre Aufmerksamkeit auf die Verfolgung von *Dinarda* gerichtet war, manchmal sogar eine still dasitzende *Dinarda*¹⁾ (4—5 mm lang und 1,5—2 mm breit) auf eine Entfernung von 4—5 mm sehen. Daß nicht der Geruchssinn, sondern der Gesichtssinn es war, der ihnen auf diese Distanz²⁾ die Anwesenheit der *Dinarda* kundgab, konnte ich wiederholt

¹⁾ Vgl. *Dinarda dentata* auf Tafel V, Fig. 1, D.

²⁾ Da ich die Ameisen auch bei Nacht im Dunklen auf der Verfolgung von *Dinarda* wiederholt überraschte, braucht wohl nicht erst erwähnt zu werden, daß sie a u c h durch ihren Fühlersinn (Geruchs- und Tastsinn) die *Dinarda*

mit Sicherheit konstatieren. In einem meiner Beobachtungsnerster von *F. rufa* war im März und April 1896 eine heftige Verfolgung gegen *Dinarda dentata* ausgebrochen, da ich dieselben in größerer Zahl zugleich in jenes Nest gesetzt hatte; eine geringere Anzahl dieser Käfer würde von *rufa* wahrscheinlich wie bei früheren Versuchen ruhig geduldet worden sein.¹⁾ Durch den Anblick der plötzlich in Menge erschienenen *Dinarda*, die im Neste umherliefen, wurde eine allgemeine Verfolgung derselben veranlaßt; auch die ruhenden wurden von Ameisen, die sich ihnen näherten und sie manchmal auf mehrere Millimeter Entfernung wahrnahmen, angegriffen und verjagt. Während einer dieser Jagdszenen sah ich eine *rufa* längere Zeit ruhig dasitzen, während eine *D. dentata* fast unmittelbar unter ihrem Hinterleibe sich versteckt hielt. Sie konnte den Käfer wegen seiner Stellung nicht sehen, hätte ihn aber riechen müssen, wenn es der Geruchssinn wäre, der ihr die Nähe des Käfers anzeigte. Ein anderesmal saß eine *D. dentata* im Nestmaterial gerade unter einer Gruppe beisammensitzender *rufa*, ohne daß sie den Käfer bemerkten; da lief eine andere *Dinarda* in einer Entfernung von ca. 5 mm von den *rufa* vorüber; sofort wurde diese von einer der Ameisen heftig verfolgt.

Dafür, daß *F. sanguinea* mittelst des Gesichtssinnes sogar die etwas größere *D. Märkeli* von der kleineren *D. dentata* manchmal bereits auf mehrere Millimeter Entfernung, bevor sie den Käfer mit den Fühlern berührt hat, zu unterscheiden vermag, finde ich unter meinen Beobachtungen über die internationalen Beziehungen von *Dinarda* mehrere Fälle verzeichnet. Dasselbe gilt auch für die Unterscheidung der beiden *Dinarda*-Arten bei *F. rufa*, nur im entgegengesetzten Sinne, indem bei *rufa* die *D. dentata* angegriffen, die *D. Märkeli* dagegen geduldet wurde, während *F. sanguinea* umgekehrt verfuhr.

Für die Bedeutung der Gesichtswahrnehmung der Ameisen in ihrem Benehmen gegen *Dinarda* sei hier nur noch folgende neuere Beobachtung (vom 14. April 1898) mitgeteilt. „Heute Nachmittag wurden 4 *Dinarda Märkeli* aus dem Quarantaineglase, wo sie 5 Tage mit reiner Erde aus der Tiefe eines *sanguinea*-Nestes und mit mehreren Leichen von *F. sanguinea*, die ihnen als Nahrung dienten, zusammengewesen waren, direkt in das kleine Fütterungsgläschen der *sanguinea*-Kolonie 86 H., die in einem Lubbock'schen Glasnest einquartiert war, übertragen. Die 4 *Dinarda* laufen sofort in das Nest hinein und in demselben wie gewöhnlich, langsam schwänzelnd, umher. Eine drängt sich gleich mitten in einen Klumpen beisammensitzender Ameisen. Eine *fusca* bemerkt den Käfer und berührt ihn mit prüfenden Fühlern und geöffneten Kiefern an der Hinterleibsspitze; dann zieht sie sich ruhig zurück. Die übrigen Ameisen, welche über und neben der *Dinarda Märkeli* sitzen, scheinen sie gar nicht zu bemerken. Es ist also nicht der Geruch, durch welchen die Anwesenheit der *Dinarda* sich verrät, sondern vielmehr eine Gesichtswahrnehmung: 2 *sanguinea* nacheinander verfolgen kurz darauf eine *D. Märkeli*, welcher sie im Neste während der Erhellung desselben begegnen; hier sehen sie nämlich den Käfer, was vorhin unmöglich war, weil jene *Dinarda* sich von hinten zwischen die mit den Köpfen gegeneinander zusammengedrängt sitzenden Ameisen eingeschlichen hatte. Nur eine daneben sitzende *fusca* hatte sie gesehen; diese wurde dann durch den Geruch der Hinterleibsspitze des Käfers, die sie mit ihren Fühlern untersucht hatte, beruhigt. Es war also nicht der Geruch dieses Käfers, sondern sein Anblick, was die Ameisen zur Verfolgung desselben veranlaßte.“

Für die Gesichtswahrnehmung von *F. sanguinea*, *rufibarbis* und *fusca* ist ferner folgende Beobachtung von sicherer Beweiskraft. Wenn ich nachts das für gewöhnlich bedeckt gehaltene Hauptnest und Nebennest des auf Taf. I abgebildeten *sanguinea*-Beobachtungsnerstes abdeckte und dann langsam die Lampe näherte, sah ich während der *Dinarda*-Verfolgungen 1896—1899 oftmals, wie die Ameisen auch im Dunkeln eifrig auf der *Dinarda*-Jagd waren und jede ihnen zufällig begegnende *Dinarda* heftig angriffen. Die meisten *Dinarda* aber hatten sich in die Ecken des Nestes zurückgezogen und saßen dort ruhig beisammen.

zu erkennen vermögen; aber die obigen Beobachtungen zeigen, welche wichtige Rolle der Gesichtssinn für die Distanzwahrnehmung der *Dinarda* durch die Ameisen spielt.

¹⁾ Die interessante Frage, ob die Ameisen zählen können, habe ich im Biol. Zentralbl. 1908 No. 9, S. 295 ff. auf Grund dieser und neuerer Beobachtungen behandelt (162). Die Vermehrung oder Verminderung einer bestimmten Menge von Gegenständen, auf welche die Aufmerksamkeit der Ameisen gerichtet ist, vermögen sie zweifellos wahrzunehmen; aber ein Zählen (Addieren und Subtrahieren) im menschlichen Sinne dürfen wir ihnen deshalb nicht zuschreiben.

Die Ameisen stürzten, so lange es noch ziemlich dunkel war, regelmäßig an den Schlupfwinkeln der Käfer vorüber. Sobald aber die Lampe näher gerückt wurde, bemerkten sie die versteckten *Dinarda*, griffen sie an und vertrieben sie sofort aus den Ecken des Nestes. Hieraus muß man schließen, daß jene *Formica* einen Gesichtssinn besitzen, der nicht bloß sich bewegende, sondern auch ruhende Objekte von der Größe einer *Dinarda* (ca. 4—5 mm) auf eine Entfernung von mehreren Millimetern wahrzunehmen und deren Gestalt von anderen Objekten einigermaßen zu unterscheiden vermag. Die Färbung dieser *Dinarda* gleicht nämlich auffallend derjenigen unserer zweifarbigen (rot und schwarzen) *Formica*-Arten und konnte daher zur Erkennung der *Dinarda* nicht wesentlich beitragen, da ja die meisten Ameisen des Nestes (mit Ausnahme der *F. fusca*) dieselbe Färbung hatten wie die *Dinarda*.

Bei Behandlung der internationalen Beziehungen der *Dinarda* werde ich noch viele Beobachtungen mitzuteilen haben, die ebenfalls für den Gesichtssinn und das sinnliche Unterscheidungsvermögen der Ameisen sprechen.¹⁾

Daß die *Formica* selbst ein sehr kleines Insekt, falls dasselbe sich bewegt, noch zu sehen vermögen, zeigt folgende Beobachtung an *F. pratensis* (vom 9. April 1898). Eine große Arbeiterin dieser Art saß an jenem Nachmittag lange Zeit unbeweglich im Glaskolben des Fütterungsrohres, auf Nahrung wartend (Taf. 1). Da kam eine sehr kleine Fliege der Gattung *Phora*, nur 1,5 mm lang, herbeigeflogen, setzte sich von außen auf die Glaskugel und spazierte auf derselben ziemlich langsam umher. Als sie über die Stelle ging, wo die *F. pratensis* ihren Kopf (in einer Entfernung von etwa 3—4 mm von der Glaswand) hatte, sprang die Ameise sofort mit geöffneten Kiefern auf die draußen befindliche Fliege zu, als ob sie dieselbe packen oder vertreiben wollte. Einige Sekunden später kam die *Phora* abermals und setzte sich auf den Glaskolben; auch diesmal bewegte sich die *pratensis* und öffnete ihre Kiefer, als die *Phora* passierte, obwohl sie nicht mehr auf dieselbe zusprang.

Selbstverständlich darf man nicht aus der Gesichtswahrnehmung der *Formica*-Arten einfachhin auf diejenige aller übrigen Ameisen schließen; denn die Vollkommenheit derselben hängt ab von der Größe und Wölbung der Netzaugen und von der Zahl ihrer Facetten. Die *Lasius*-Arten sind in viel ausgedehnterem Maße Geruchstiere als die *Formica*-Arten, bei denen die Gesichtswahrnehmung eine, wie wir soeben gesehen haben, keineswegs unbedeutende Rolle spielt. Unter den *Lasius* sieht *L. fuliginosus* besser als die übrigen, obwohl auch *Lasius niger* für Gesichtseindrücke nicht unempfindlich ist. Von *Solenopsis fugax*²⁾ ♀, deren Auge nur 5—9 Facetten besitzt, sagt Forel bereits „la vue est presque nulle“ (F. d. l. S. p. 385). Ich habe ferner darauf hingewiesen (21 S. 27), daß gerade die Lichtfremde, d. h. völlig unterirdische Lebensweise dieser Diebsameise, mit der ihre Schwachsichtigkeit ohne Zweifel zusammenhängt, zugleich den Grund bildet, weshalb sie in Beobachtungsnestern aus Glas viel weniger Lichtscheu sich erweist als andere Ameisen. Letztere wollen im Neste stets Dunkel haben; daher legen sie, wenn man sie in einem Glaszylinder mit Erde hält, ihre Gänge nicht unmittelbar am Glase an, sondern lassen fast immer eine dünnere oder dickere Erdschicht zwischen ihren Gängen und der dem Lichte ausgesetzten Glaswand. Hält man sie in flachen (Lubbock'schen) Glasnestern, so bekleben sie, falls man die obere Glasscheibe nicht bedeckt hält, dieselbe mit Erde, um das Licht abzuhalten.³⁾ In flachen Glasnestern dagegen, die durch ein schwarzes

¹⁾ Vgl. auch in vorliegender Arbeit das X. Kapitel: „Die verschiedenen Formen des Lernens bei dem Menschen und den Tieren.“

²⁾ Über ihre Lebensweise vgl. besonders Forel, Observations sur les moeurs de *Solenopsis fugax* (Mitth. Schweiz. Ent. Ges. III. No. 3, 1869); Fourmis d. l. Suisse p. 69, 152, 385 etc., Wasmann 21 S. 18—29; Ch. Janet, Rapports d. anim. myrmécoph. avec l. fourmis, 1897, p. 58—61; Appareils pour l'observation d. fourmis, 1897 p. 318—321.

³⁾ Ich gebe den Ameisenarten, die in freier Natur Erdnester bewohnen, trotzdem auch in den Beobachtungsnestern stets Erde, da man sie sonst bei ihren Erdarbeiten und bei anderen Verrichtungen, zu denen sie Erde brauchen (Einbettung der *Formica*- und *Lomechusalarven* etc.), nicht beobachten kann. Den von Janet erwähnten Übelständen der Erde in Beobachtungsnestern läßt sich auf andere Weise abhelfen.

Tuch dunkel gehalten werden, entsteht sofort eine allgemeine Aufregung, sobald man dem Lichte Zutritt in die Gänge und Kammern des Nestes gestattet. *Solenopsis jugax* verhält sich den Lichteindrücken gegenüber wesentlich anders. Ich hatte 1898 drei Nester dieser Ameise zur Beobachtung im Zimmer, zwei in bedeckt gehaltenen, flachen Glasnestern, deren eines nur ein *Solenopsis*-Nest, das andere ein zusammengesetztes Nest von *Formica sanguinea* (Kol. 86 I) und *Solenopsis* enthielt. Das dritte Nest befand sich in einem ringsum freien Glaszylinder. „In letzterem hat *Solenopsis* ein ungemein dichtes Gangnetz unmittelbar an den Glaswänden angelegt; die Gänge sind fortwährend gelb von Tausenden hin- und hergehender ♀, die sich um das Licht absolut nicht kümmern. Bloß die Nestkammern mit den Larven sind mit Ausnahme einer kleinen Kammer im Innern der Erde angelegt. In den flachen Glasnestern sind die Kammern ebenso wie die meisten Gänge unmittelbar an der Glaswand angelegt. Wenn ich das schwarze Tuch von der oberen Glaswand bei gewöhnlichem Tageslichte (nicht wenn die Sonne unmittelbar darauf scheint) fortziehe, so beginnen die *Solenopsis* meist erst nach 10—15 Sekunden unruhig zu werden und ihre Larven fortzutragen. Sie sind also keineswegs absolut blind, aber doch viel weniger empfindlich für Lichteindrücke als andere Ameisen.“

VI. Kapitel.

Die Mimicry bei Ameisengästen als Kriterium für die Sinnesfähigkeiten der Ameisen.

Zwischen der Fähigkeit der Lichtempfindung und einer wirklichen Gesichtswahrnehmung, welche Farben und Gestalten zu unterscheiden vermag, ist noch ein großer Unterschied. Daher gibt es auch zwischen dem optischen Vermögen einer *Solenopsis* und einer *Formica* noch viele Zwischenstufen. Ich möchte hier auf einen interessanten Maßstab aufmerksam machen, welcher gestattet, über das Sehvermögen einer Ameisenart und sogar über den Grad desselben ein ziemlich sicheres Urteil abzugeben. Dieser Maßstab wird geboten durch die *Mimicry*, die zwischen Ameisen und manchen ihrer Gäste besteht.

Ich habe die zwischen Ameisengästen und ihren Wirten bestehende Ähnlichkeit bereits bei früheren Gelegenheiten einer eingehenden Erörterung unterzogen¹⁾ und hebe deshalb hier nur folgendes hervor. Die objektiv auf Täuschung der Ameisen berechnete *passive Mimicry*²⁾ der Ameisengäste nimmt bei Gästen von solchen Ameisen, welche gut entwickelte Netzaugen besitzen, einen ganz anderen Charakter an als bei Gästen von solchen Ameisen, welche blind oder nahezu blind sind. Bei ersteren beginnt die *Mimicry* mit Ähnlichkeit der Färbung und schreitet fort zu einer Ähnlichkeit der Gestalt, welche meist nicht auf wirklicher Formähnlichkeit, sondern hauptsächlich auf täuschenden Lichtreflexen beruht. Bei letzteren beginnt die *Mimicry* mit Ähnlichkeit der Skulptur und Behaarung, schreitet fort zu einer Ähnlichkeit der Gestalt, welche auf einer wirklichen Formähnlichkeit der betreffenden Körperteile mit jenen der Wirte beruht und gipfelt endlich in der Gleichheit der Fühlerbildung von Gast und Wirt. (Vgl. Taf. II und Taf. III etc.). Übersetzt man diese von der

¹⁾ 41 S. 59—92; 26; 42 S. 13—35 (147—169); 51 S. 428—435; 60 S. 174 ff.; 73; 85; 95 S. 41—58; 114 S. 275 ff. (61 ff.); 118 S. 737 ff.; 130; 133; 135; 138; 143 S. 231 ff.; 155; 157 S. 347 ff.

²⁾ *Passive Mimicry* bezeichnet die täuschende Ähnlichkeit der äußeren Erscheinung, aktive *Mimicry* die Nachahmung des Benehmens der Wirte. — Die *Mimicry* der Ameisengäste, deren Zweck die Täuschung der eigenen Wirte ist, muß wohl unterschieden werden von anderen Formen der *Myrmecoidie* bei den *Arthropoden*. Es gibt eine *Myrmecoidie*, die bloß eine morphologische Familieneigentümlichkeit ist, ohne nachweisbare biologische Bedeutung; es gibt ferner eine andere *Myrmecoidie*, welche zum Schutze gegen insektenfressende Wirbeltiere dient; es gibt endlich eine *Myrmecoidie*, welche auf Täuschung der Ameisen hinzielt und einen Anpassungscharakter an die *myrmecophile* Lebensweise bildet (vgl. 51 S. 428 ff.). Hier ist nur von letzterer *Myrmecoidie* die Rede.

vergleichenden Morphologie gebotenen Tatsachen in biologische Sprache, so besagen sie folgendes: Bei Gästen von solchen Ameisen, welche gut entwickelte Augen besitzen, bezweckt die passive Mimicry der Gäste hauptsächlich die Täuschung des Gesichtssinnes der Wirte; bei Gästen von solchen Ameisen dagegen, welche blind oder nahezu blind sind, bezweckt die Mimicry der Gäste die Täuschung des Fühlertastsinnes der Wirte.

1. Die Mimicry bei einheimischen Ameisengästen.

Die schönsten Beispiele für jene Mimicry, die auf Täuschung des Gesichtssinnes der Wirte berechnet ist, treffen wir in unserer europäischen Fauna bei Gästen von *Formica*- und *Myrmica*-Arten, nämlich bei *Lomechusa strumosa* in Gesellschaft von *F. sanguinea*, bei den *Atemeles* in Gesellschaft von *Myrmica rubra*, bei den *Dinarda* in Gesellschaft von *Formica*-Arten und von *Aphaenogaster testaceopilosa*. Ich beginne mit *Dinarda*,¹⁾ da hier die Mimicry sich auf Ähnlichkeit der Färbung zwischen Gast und Wirt beschränkt, während sie bei *Atemeles* und *Lomechusa* auch zu einer, hauptsächlich auf täuschenden Lichtreflexen beruhenden Ähnlichkeit der Gestalt von Gast und Wirt sich erhebt.

Die einzige einfarbige *Dinardine* Europa's ist die schwarze *Chitosa nigrita* Rosh., die bei der einfarbig schwarzen *Aphaenogaster testaceopilosa* des Mittelmeergebietes lebt. Die zweifarbigen, rot und schwarzen, *Dinarda dentata* Grv., *Märkeli* Ksw., *Hagensi* Wasm., *pygmaea* Wasm. leben sämtlich bei zweifarbigen, rot und schwarzen *Formica*-Arten, *dentata* bei *sanguinea*, *Märkeli* bei *rufa*, *Hagensi* bei *exsecta*, *pygmaea* bei *rufibarbis*. Sie sind ihren respektiven Wirten an erster Stelle angepaßt bezüglich der Körpergröße, indem bei der größeren *Formica*-Art und bei jener, welche Haufen aus gemischtem Material baut, die größere *Dinarda* lebt, während bei der kleineren *Formica*-Art und bei jener, welche meist bloße Erdnester anlegt, die kleinere *Dinarda* lebt. Diese Proportion erklärt sich daraus, daß die *Dinarda* indifferent geduldete Gäste von erheblicher Größe sind, deren indifferente Duldung auf ihrer normalen Unangreifbarkeit beruht.²⁾ Je kleiner die betreffende *Formica* ist, desto kleiner muß auch ihre normale *Dinarda* sein, damit es den Ameisen nicht gelinge, sie an den Extremitäten zu erwischen; denn *Dinarda* besitzt im übrigen einen vollendeten „T r u t t y p u s“³⁾ durch ihren breiten, flach an den Boden sich anschmiegenden Vorderkörper, die gekielten Epipleuren und den kegelförmig zugespitzten Hinterleib, an welchem die Ameisenkiefer abgleiten (Vgl. Taf. V. Fig. 1, D). Ferner kann sich eine *Dinarda* in den reinen Erdnestern nicht so leicht den eventuellen Angriffen der Wirte entziehen wie in den aus gemischtem Material bestehenden Haufen. Daher die doppelte gesetzmäßige Proportionalität, die zwischen Körpergröße und Nestbau der *Formica*-Art und der Körpergröße ihrer entsprechenden *Dinarda*-Rasse⁴⁾ besteht. Da nun aber die *Dinarda* die größten und daher für den Gesichtssinn der Ameisen auffallendsten indifferent geduldeten Gäste jener *Formica*- (resp. *Aphaenogaster*-)Arten sind, deshalb kommt zu jener Proportion der Körpergröße noch die Ähnlichkeit der Färbung zwischen Gast und Wirt hinzu; dieselbe bewirkt, daß der Anblick dieser Käfer die mißtrauische Aufmerksamkeit der Ameisen weniger erregt, sondern sie über die Anwesenheit jener Gäste gleichsam beruhigt. Daher lebt nicht bloß die einfarbig schwarze *Dinarda* (*Chitosa*) *nigrita* bei einfarbig schwarzen Ameisen und die vier zweifarbigen, rot und schwarzen *Dinarda* ebenfalls bei zweifarbigen, rot und schwarzen Ameisen, sondern es ist jedenfalls auch kein Zufall, daß gerade die dunkelste der zweifarbigen *Dinarda*, nämlich die typische *D. pygmaea* Wasm., gerade bei der dunkelsten Rasse von *F. rufibarbis*, bei der *Var. fusco-rufibarbis*

¹⁾ Vgl. hierzu auch 9; 10; 11 S. 70 ff.; 33; 37 S. 15 ff.; 38 S. 65 u. 66; 49; 118; 154; 157 S. 323 ff.

²⁾ Zahlreiche Beweise hiefür boten mir auch die Versuche über die internationalen Beziehungen dieser Ameisengäste, die in einer späteren Arbeit mitgeteilt werden sollen.

³⁾ Vgl. hierzu 51 S. 435 ff.

⁴⁾ Die Gründe, weshalb ich jene vier zweifarbigen *Dinarda* für Rassen einer Art halte siehe 49.

For. lebt, während bei den helleren Varietäten von *rufibarbis* auch hellere Varietäten von *pygmaea* vorzukommen pflegen.¹⁾

Eine täuschende Ähnlichkeit der Gestalt besteht zwischen *Dinarda* und ihren Wirten nicht; dieselbe ist durch den Trutztypus ihrer Körperform (vgl. Taf. V, Fig. 1, D.) ausgeschlossen, welcher ihr größere Sicherheit gegen die Angriffe der Ameisen gewährt als eine täuschende Ameisengestalt es vermöchte. Um so hübscher zeigt sich die auf den Gesichtssinn der Ameisen berechnete Ameisenähnlichkeit der Gestalt in Verbindung mit der Ähnlichkeit des Colorites bei unseren *Atemeles* (Taf. IV, Fig. 1) und *Lomechusa* (Taf. V, Fig. 1, L).²⁾ Wer diese Käfer nur als Leichen neben einer Ameise auf weißem Karton aufgeklebt gesehen hat, wird sofort die auffallende Ähnlichkeit der Färbung eines *Atemeles* mit einer *Myrmica* sowie einer *Lomechusa* mit *F. sanguinea* zugehen; aber wie es möglich sein soll, zwischen der schlanken Ameise mit ihren scharfen Körpereinschnitten und dem plumpen, breiten, gar nicht eingeschnittenen Umrissen des Käfers eine Ähnlichkeit der Gestalt zu behaupten, das wird ihm nicht einleuchten. Und doch ist auch die letztere Ähnlichkeit vorhanden und zwar in einem Grade, der selbst das scharfe menschliche Auge so sehr täuscht, daß es den Käfer nicht mehr von der Ameise zu unterscheiden vermag; wie kommt das?

Behandeln wir erst die Ähnlichkeit der Färbung. Die rotbraunen *Atemeles* sind in der Mitte (Flügeldecken) etwas heller, vorn und hinten dagegen dunkler, genau wie die *Myrmica rubra*, die ihre primären Wirte sind.³⁾ Die dunklere Färbung des Hinterleibes der *Myrmica* wird an dem rotbraunen Hinterleibe des Käfers dadurch nachgeahmt, daß vor der Spitze desselben ein dunkleres Querband sich befindet, welches in der aufgerollten Normalstellung des Hinterleibes nach hinten und oben sichtbar wird und den Hinterleib des Käfers als eine dunkelbraune Kugel ähnlich dem Hinterleibe der Ameise erscheinen läßt. Bei *Lomechusa strumosa* ist der Gegensatz des Colorites zwischen den hellroten Flügeldecken und dem übrigen Körper viel stärker ausgeprägt als bei den *Atemeles*, entsprechend der lebhafteren Färbung von *F. sanguinea* mit ihrem hellroten Mittelkörper. Auch hier gleicht der aufgerollte Hinterleib von hinten und oben einer schwärzlichen Kugel, welche mit dem Hinterleibe einer dicken *Formica* eine unverkennbare Ähnlichkeit besitzt. So gestalten sich die Verhältnisse für das Auge, wenn wir *Atemeles* und *Lomechusa* in ihrer Normalstellung (mit aufgerolltem Hinterleib) neben der betreffenden Ameise auf weißem Untergrunde betrachten. Trotzdem wird noch niemand behaupten, diese Käfer sehen ihren Wirten „zum Verwechseln ähnlich!“

Betrachten wir aber jetzt diese Käfer an ihrem normalen Aufenthaltsort, die *Atemeles* zwischen den *Myrmica*, die *Lomechusa* zwischen *F. sanguinea* sitzend. Jetzt ist der Hintergrund mit Käfer und Ameise gleichfarbig, und jetzt erst treten die täuschenden Lichtreflexe in Wirksamkeit, durch welche die Gestalt dieser Käfer derjenigen ihrer Wirte zum Verwechseln ähnlich wird. Selbst das Auge eines Entomologen, der sich Jahrzehnte mit der Beobachtung dieser Käfer beschäftigt hat, vermag jetzt Käfer und Ameise erst nach langem, aufmerksamen Suchen zu unterscheiden. Aus meinen zahlreichen diesbezüglichen Erfahrungen teile ich nur folgende Beobachtung (vom 23. März 1898) mit.

¹⁾ Auch zwischen der am Kongo entdeckten *Allodinarda Kohli* Wasm. und ihrem Wirte (*Myrmicaria eumenoides* Gerst.) besteht Ähnlichkeit der Färbung. Beschreibung von *Allodinarda* siehe im Anhang II und Abbildung auf Taf. IV, Fig. 2.

²⁾ Vgl. hiezu auch 11 S. 60 ff.; 51 S. 429 ff.; 60 S. 174 ff.; 95 S. 43 ff.; 149; 157 S. 341 ff.

³⁾ Dasselbe gilt auch für die Ähnlichkeit der Färbung zwischen den *Atemeles* und ihren sekundären Wirten (Larvenwirten) aus der Gattung *Formica*. *At. paradoxus* Grv. gleicht im Kolorit der *F. rufibarbis*; *At. paradoxus* Var. *nigricans* Wasm. der *F. fusco-rufibarbis*; *At. pubicollis* Bris. der *F. rufa*; *At. pubicollis* Var. *Foreli* Wasm. der *F. sanguinea*; *At. pratensoides* Wasm. (Taf. IV, Fig. 1) der *F. pratensis* (140; 149; 157 S. 341 ff.). Nur *At. emarginatus* Steph. entspricht in der Färbung seinem sekundären Wirthe (*F. fusca*) nicht; die var. *nigricollis* Kr. des *emarginatus* zeigt jedoch bereits eine Annäherung an die dunkle Färbung von *F. fusca*. Da die gemeinschaftliche Anpassung von *Atemeles* an *Myrmica* phylogenetisch älter ist als die divergierende Anpassung der verschiedenen *Atemeles* an verschiedene *Formica*, so ist es begreiflich, weshalb die *Atemeles* in ihrer Färbung dem primären Wirte mehr angepaßt sind als den sekundären. Vgl. auch 149 S. 2—3 und 154 S. 49 über die drei Etappen in der hypothetischen Stammesgeschichte der *Lomechusini*.

Ich hatte am 22. März ein neues Beobachtungsnest (flaches Glasnest Lubbock'scher Methode) mit einer Abteilung der Pseudogynenhaltigen *sanguinea*-Kolonie No. 86 eingerichtet (86 I). Bei den mehreren hundert Ameisen hatte ich eine der im Neste gefundenen *Lomechusa strumosa* gelassen und wollte nun am 23. März nachmittags nach der *Lomechusa* sehen. Ich zog langsam das schwarze Tuch fort, welches die obere Glasplatte des Nestes bedeckte, und fand die Ameisen (wegen der kühlen Witterung) mitten im Neste zu einem großen, unbeweglichen Klumpen zusammengekauert, welcher vom Boden des Nestes bis zu der 20 mm entfernten oberen Glaswand reichte. Ich suchte nun 5 Minuten lang mit meinen Augen vergeblich nach der *Lomechusa*, die ich bei den Ameisen sitzend vermutete. Bereits glaubte ich, sie müsse im Innern des Ameisenklumpens oder anderswo im Neste versteckt sein, als ich sie plötzlich unmittelbar unter der oberen Glaswand, oben auf dem Ameisenklumpen sitzen sah. Kein einziger Teil ihres Rumpfes war von den umgebenden Ameisen verdeckt worden, die *Lomechusa* war völlig frei sichtbar während dieser ganzen Zeit; und doch mußte ich so lange suchen, bis ich sie endlich wahrnahm! Eine an derselben Stelle still sitzende *Dinarda dentata* würde ich, wie ich aus oftmaliger Erfahrung weiß, trotz der Ähnlichkeit ihrer Färbung mit jener der Ameisen, ohne Schwierigkeit erkannt haben, die viel größere und breitere *Lomechusa* aber nicht. Daß zwischen *Lomechusa* bzw. *Atemeles* und ihren Wirten eine für das Auge täuschende Ähnlichkeit der Gestalt unter normalen Verhältnissen besteht, dürfte hiemit wohl bewiesen sein.

Die Lichtreflexe, welche jene Täuschung bewirken, gehen hauptsächlich vom Hinterleib und vom Halsschild des Käfers aus. Ersterer gleicht in seiner aufgerollten Haltung einer glänzenden Kugel von der Größe des Hinterleibes einer *Formica*- bzw. einer *Myrmica*-Königin. Die tief ausgehöhlten und am äußersten Rande angebogenen Seiten des Halsschildes dagegen bewirken, daß das Mittelstück der Halsschildfläche durch stärkeren Glanz hervortritt und durch diesen Lichtreflex als ein morphologisch selbständiges, schmal gewölbtes Stück von der Breite eines Ameisenrückens erscheint. Auf das Sehvermögen der Netzaugen von Ameisen muß, wie auch aus Forels Deduktionen über die Funktion der Facettenaugen hervorgeht, eine derartige auf Lichtreflexen beruhende optische Täuschung noch viel wirksamer sein als auf unser weit schärferes Auge. Wenn aber die *Formica* und *Myrmica* nicht selber ein gewisses optisches Unterscheidungsvermögen für Gestalten besäßen, so wäre die ganze auf optischer Täuschung beruhende Ähnlichkeit jener Ameisengäste mit ihren Wirten offenbar völlig zwecklos; sie wäre ebenso zwecklos, wie bei Ameisen, die kein optisches Unterscheidungsvermögen für Farben besitzen, die farbige Ähnlichkeit der Gäste mit den Wirten zwecklos wäre. Dies wird dadurch bestätigt, daß in Gesellschaft von Ameisen, welche schwach entwickelte Netzaugen oder statt derselben nur einfache Ozellen besitzen, niemals eine solche, auf optischer Täuschung¹⁾ beruhende Ähnlichkeit der Gestalt der Gäste mit jener der Wirte sich findet. Eine gesetzmäßige, nur aus der objektiven Nachahmung der Wirtsfärbung erklärliche Ähnlichkeit des Kolorites zwischen Gast und Wirt finden wir ferner ebenfalls nur bei Gästen solcher einheimischer²⁾ Ameisen, welche ziemlich gut sehen können; für das Unterscheidungsvermögen der Farben liegt jedoch die untere Grenze des Sehvermögens tiefer als für das Unterscheidungsvermögen der Gestalten.

Bevor ich zu den neotropischen Ectongästen übergehe, muß noch die farbige Ähnlichkeit einiger anderen einheimischen Ameisengäste kurz berücksichtigt werden.

Die gesetzmäßig myrmecophilen Arten der Gattung *Myrmedonia* leben zum größten Teil (6 Arten) bei der glänzend schwarzen Holzameise *Lasius fuliginosus*, eine derselben (*Myrmedonia humeralis*) überdies bei *F. rufa*; *Myrmedonia ruficollis* Grimm und *Hampei* Kr. endlich leben bei dem südosteuropäischen *Liometopum microcephalum*. Die *Myrmedonien* sind feindlich verfolgte Einmieter (Synechthren), die sich in Schlupf-

¹⁾ Ich sage: auf optischer Täuschung, und zwar durch Lichtreflexe; denn bei den Gästen des Mimicrytypus der exotischen Wanderameisen (Dorylinen) finden wir eine Ähnlichkeit der Gestalt, welche auf Täuschung des Fühlertastsinnes der Wirte berechnet ist; siehe unten im 2. Teil dieses Kapitels.

²⁾ Die farbige Ähnlichkeit zwischen Gästen exotischer Wanderameisen und ihren Wirten wird im 2. Teil dieses Kapitels besprochen werden.

winkeln des Nestes und beim Nesteingange verstecken, von dort aus namentlich nachts über vereinzelte Ameisen herfallen und sie in Stücke reißen. Wegen ihrer relativ bedeutenden Größe, welche jener der betreffenden Ameisen gleichkommt oder sie sogar etwas übertrifft, haben diese Räuber es nicht leicht, sich der feindlichen Aufmerksamkeit der Ameisen zu entziehen, welche sie oft heftig verfolgen. Es ist nun sehr bezeichnend, daß von den 6 *Myrmedonien*, die bei *Lasius fuliginosus* leben, gerade die beiden glänzend rein schwarzen *M. funesta* und *laticollis* Grv. weitaus die häufigsten sind; sie sind eben durch ihre Färbung, die mit derjenigen der Wirte vollkommen übereinstimmt, am besten gedeckt. Auch die etwas selteneren *M. cognata* und *lugens* und die seltene *M. similis* sind dunkel gefärbt, obwohl ihre Färbung derjenigen der Wirte nicht vollkommen gleicht. Eine *Myrmedonia*-Art scheint aber gar nicht zu *Las. fuliginosus* zu passen, nämlich die sehr große, rotgelb und schwarz gefärbte *M. humeralis* Grv. In der Tat ist sie nicht die s e r Ameise angepaßt, sondern der größeren, rot und schwarzen *F. rufa*, welche ebenfalls ihr normaler Wirt ist. Ihre Färbung und Größe mußte nach derjenigen der beiden Wirtsameisen sich richten, welche ihr wegen ihrer größeren Scharfsichtigkeit, Stärke und Gewandtheit gefährlicher wird und zugleich schwerer von ihr zu bewältigen war; daher ist die Größe und die bunte Färbung von *M. humeralis* biologisch wohl begründet. Eine sehr auffällige Ähnlichkeit der Färbung besteht ferner zwischen *Myrmedonia ruficollis* und *Liometopum microcephalum*. Bei beiden ist Kopf und Hinterleib schwarzgrau, der Mittelkörper hellrot; die roten Flügeldecken des Käfers haben einen breiten schwarzen Seitenrand, wodurch der rote Mittelkörper schmaler erscheint als er ist, dem schmalen Ameisenrücken entsprechend. *M. Hampei* gleicht ebenfalls in der Färbung ihrem Wirt. Da *Liometopum* gut entwickelte Netzaugen besitzt, müssen wir auch hier die farbige Ähnlichkeit der Gäste mit dem Wirt als eine echte Mimicry bezeichnen, die auf Täuschung des Gesichtssinnes der Ameise hinzielt. Auch zwischen *Lasius niger* und seinem normalen Gaste *Homocusa acuminata* Märk. besteht eine ausgesprochene Ähnlichkeit des Kolorites. Der Käfer ist fast von der Größe der Ameise; beide sind vorn und hinten dunkler, in der Mitte heller braun. *Myrmobiota crassicornis* Cas., die amerikanische Form unserer *H. acuminata*, ist, entsprechend der helleren Färbung ihres Wirtes (*Lasius americanus* Em.) ebenfalls heller gefärbt. Die nähere Lebensweise der *Homocusa* ist noch unbekannt; nach meinen Beobachtungen an *H. acuminata*¹⁾ ist ihr Verhältnis zu den Wirten ein ähnliches wie dasjenige von *Dinarda*.

Bei den myrmekophilen *Myrmedonien* kommt zu der Ameisenähnlichkeit der Färbung auch noch eine Ameisenähnlichkeit der Gestalt hinzu, welche dadurch bewirkt wird, daß die Käfer mit aufgerolltem Hinterleibe einherlaufen, der dann dem Hinterleibe einer Ameise gleicht. Ich habe selbst infolge dieser Mimicry wiederholt beim ersten Anblick eine *M. funesta* mit *Lasius fuliginosus* verwechselt. Eine vollkommeneren, auf komplizierten Lichtreflexen beruhende Nachahmung der Ameisenform, wie wir sie bei *Atemeles* und *Lomechusa* finden, ist bei *Myrmedonien* nicht vorhanden.²⁾ Sie würde auch zwecklos und wirkungslos sein, indem diese Käfer nicht in Mitte der Ameisen selber sich aufzuhalten pflegen, sondern nur in der Nachbarschaft derselben; daher treten sie den Ameisen nicht auf gleichfarbigem Hintergrunde gegenüber, was für die optische Vortäuschung der Ameisengestalt von *Atemeles* und *Lomechusa* die Vorbedingung ist.

Daß die Ähnlichkeit des Kolorites, die zwischen den myrmekophilen *Myrmedonien* und ihren mit gutentwickelten Netzaugen ausgestatteten Wirten besteht, diesen Käfern nicht etwa zum Schutze gegen äußere Feinde diene, sondern zur Täuschung der Ameisen selber, geht aus mehrfachen Gründen hervor. Gegenüber Insektenfressern, welche Ameisennester aufsuchen, um Ameisen zu fressen, wird die Ameisenähnlichkeit der Gäste den letzteren offenbar nicht zum Nutzen gereichen können. Ich habe ferner sehr oft beobachtet, daß die *Myrmedonien*, wenn sie von fremden Feinden, z. B. vom Menschen, benrührt werden,

¹⁾ Siehe 148 S. 418 ff.

²⁾ Die zwischen den *Myrmedonini* und den *Lomechusini* stehende neue Gattung *Myrmechusa* aus Abessinien (siehe Taf. V, Fig. 2; Beschreibung im Anhang II), deren Wirte unbekannt sind, nähert sich den *Lomechusini* auch in ihrer Mimicry (Lichtreflexe der ausgehöhlten Halsschildseiten).

sich sofort auf die Seite fallen lassen, sich einkugeln und hartnäckig „totstellen“.¹⁾ In dieser Haltung hat die *Myrmedonia* aber gar keine Ameisenähnlichkeit mehr an sich; sie gleicht dann einfach einem Erdklümpchen oder einem kurzen Holzstückchen. Daher wird man schwerlich behaupten können, daß die Ameisenähnlichkeit der *Myrmedonien* dem Zwecke des Schutzes gegen äußere Feinde diene. Hiezu kommt noch, daß unter den sehr zahlreichen, bereits an 20 Arten zählenden *termitophilen Myrmedonien* Ostasiens²⁾ keine einzige Art sich findet, deren Färbung jene der Termiten auch nur im entferntesten nachahmt; und doch sind die Soldaten der *Termes*-Arten nicht minder bissig und wehrhaft als die Ameisen, aber sie sind eben völlig blind; daher wäre eine Täuschung des Gesichtssinnes der Wirte durch Termitenähnlichkeit von *termitophilen Myrmedonien* ein Unding.³⁾ Aus diesen Erwägungen dürfte mit hinreichender Sicherheit hervorgehen, daß die auch für unser Auge auffallende Ameisenähnlichkeit der *myrmekophilen Myrmedonien* die biologische Bedeutung einer Mimicry besitzt, deren Zweck die Täuschung des Gesichtssinnes der eigenen Wirte ist.

Der Zweck dieser Mimicry ist nicht ganz derselbe bei feindlich verfolgten Einmietern (Synechthren, z. B. *Myrmedonia*), indifferent geduldeten Gästen (Synoeken, z. B. *Dinarda*) und echten Gästen (Symphilen, z. B. *Lomechusa* und *Atemeles*). Bei den ersteren dient sie dazu, den Käfer den feindlichen Angriffen der Wirte leichter zu entziehen und es ihm andererseits zu ermöglichen, seine Beute, die eben in diesen Wirten besteht, leichter zu erreichen. Bei den zweiten dient sie dazu, den Käfer für seine Wirte minder auffällig und daher minder Mißtrauen erregend zu machen, so daß sie ihn in ihrer Nähe ruhig dulden. Bei den dritten endlich dient die passive Mimicry dazu, die Erscheinung des Käfers zu einer positiv angenehmen für die Ameisen zu machen und dadurch seine aktive Mimicry (Nachahmung des Fühlerverkehrs etc.) zu unterstützen, durch welche er die Ameisen zur gastlichen Behandlung, namentlich zur Fütterung anregt. Dieser dreifache Zweck kann allerdings auch durch andere Mittel erreicht werden, welche eine Mimicry des Kleides überflüssig machen. Weit aus die meisten indifferent geduldeten Gäste entziehen sich durch andere Charaktere, z. B. durch ihre Kleinheit, die Schnelligkeit oder umgekehrt die extreme Langsamkeit ihrer Bewegungen, den Nachstellungen oder überhaupt der Aufmerksamkeit der Ameisen. Ferner zeigt z. B. die ganze Familie der *Clavigeriden* (Keulenkäfer), die bereits über 100, bei Ameisen der verschiedensten Länder lebende Arten zählt, keine oder fast keine Abhängigkeit ihres Kolorites vom demjenigen der Wirte; diese Käfer haben stets dieselbe rotgelbe bis rotbraune „Symphilenfärbung“⁴⁾, die höchstens bei schwarzen Wirten

¹⁾ Über dieses „Sichtotstellen“ vgl. auch das im VIII. Kapitel beim Transport von *Lomechusa* Gesagte.

²⁾ Rechnet man dazu noch die Gattungen *Termidonia* Motsch., *Glossacantha* Motsch., *Macrodonia* Wasm., die ich ebenso wie *Rynchodonia* Wasm. wegen der Übergänge zu *Myrmedonia* Er. nur mehr für Untergattungen der letzteren halte, so ist ihre Zahl noch größer.

³⁾ Bei den *Hodotermes*, deren Soldaten gut entwickelte, schwach gewölbte Netzaugen mit einer ziemlich großen Facettenzahl besitzen — bei *H. viator* Ltr. zählte ich 120—125 Facetten auf jedem Auge — sind noch keine *termitophilen Myrmedonien* bekannt; ebenso auch bei den *Calotermes*, wo die Soldaten mancher Arten zwar sehr kleine und flache, aber doch wenigstens andeutungsweise facettierte Augen haben. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß bei Gästen von *Hodotermes* eine auf Täuschung des Gesichtssinnes der Wirte berechnete Ähnlichkeit des Kolorites noch entdeckt werde. Bei den Soldaten von *Termes* und seinen *Subgenera Termes* L. Hag. sensu str., *Cornitermes*, *Coptotermes*, *Eutermes*, *Armitermes*, *Capritermes*, *Mirotermes* und *Spinitermes* Wasm. fehlt jede Spur von Augen. Vgl. Hagen, Monogr. d. Termiten (Linn. Entom. XI): Fr. Müller, Beiträge zur Kenntnis d. Termiten (Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1873); Froggatt, Australian *Termitidae* pl. H. (Proc. Linn. Soc. N. S.-Wales 1896); Wasmann 77, 129; G. D. Haviland, Observations on termites (Linn. Soc. Journ. Zool. Vol. XXVI. 1897—98 p. 358—442); Y. Sjöstedt, Monographie d. Termiten Afrikas, Stockholm 1900; Nachtrag, Stockholm 1904; F. Silvestri, Termitidi e Termitofili dell'Amer. Meridion., Portici 1903 (Redia, Vol. I.); J. Desneux, Isoptera, Fam. Termitidae, Brüssel 1904 (Wytzman, Genera Insectorum, fasc. 25).

⁴⁾ Bei den *Atemeles* und *Lomechusa* ist in der Farbenverteilung eine Nachahmung des Kolorites ihrer Wirte ausgedrückt (siehe oben S. 46); daher mußten wir bei ihnen auf Mimicry der Färbung schließen, die aus der rotbraunen Grundfarbe dieser echten Gäste allein sich noch nicht ergeben würde.

ein wenig dunkler wird als bei gelben. Daß bei den *Clavigeriden* keine Myrmecoidie der Färbung und Gestalt auftritt, erklärt sich daraus, daß dieselben aus anderen Gründen, unter denen namentlich die Entwicklung ihrer gelben Haarbüschel und Abdominalgruben zu nennen ist, auf das sinnliche Wahrnehmungsvermögen der Ameisen einen sehr angenehmen Geruchs- bzw. Geschmackseindruck machen.¹⁾ Infolge dessen eine passive Mimicry völlig überflüssig wird. Die auf Täuschung der eigenen Wirte hinzielende Myrmecoidie ist eben nur einer unter mehreren Anpassungscharakteren der Myrmecophilen. Aber daß eine solche echte Ameisenmimicry wirklich existiert,²⁾ glaube ich im obigen hinreichend bewiesen zu haben; der verschiedene Charakter, den sie bei den Gästen von relativ scharfsichtigen und von schwachsichtigen oder blinden Ameisen annimmt, gibt uns zudem die interessantesten Aufschlüsse über die Sinneswahrnehmungen ihrer Wirte.

Eine anscheinend bedeutende Schwierigkeit gibt es, die man gegen diese biologische Erklärung der zwischen myrmekophilen Coleopteren und ihren Wirten bestehenden Ähnlichkeit²⁾ erheben könnte: wie können die Ameisen die Färbung und Gestalt ihrer Gäste sehen, da es doch im Nestinnern gewöhnlich dunkel ist?

Für die *Myrmedonien*, die am Nesteingange zu leben pflegen, ist diese Schwierigkeit wohl nicht schwer zu lösen: sie begegnen den Ameisen häufiger außerhalb als innerhalb des eigentlichen Nestes. Bedenklicher ist die Sache für die *Atemeles*, *Lomechusa*, *Dinarda*, *Homoeusa* und andere Gäste, die man für gewöhnlich nur im Nestinnern antrifft. Aber erstens herrscht ja auch in den oberen Teilen der Erdnester und Ameisenhaufen, wo durch die Eingänge das Licht Zutritt hat, kein wirkliches Dunkel. Ferner erfolgt die Aufnahme neuer Gäste in der Nähe der Nestoberfläche oder sogar vor dem Neste unter Laub etc., wo eine Anzahl Ameisen sich um die neuankommenden *Atemeles*, *Dinarda* etc. versammelt, wie ich öfters auch in freier Natur, nicht bloß in Beobachtungsnestern, wahrgenommen habe. Bevor ein derartiger Besucher in das dunkle Nestinnere kommt, ist er schon in Gesellschaft von Ameisen, die ihn bemerkt haben und ihn einer Untersuchung mittelst der Fühlerspitzen unterziehen, welche um so sorgfältiger ist, je fremdartiger der erste Eindruck war, den die Erscheinung des Gastes auf sie machte. Während dieser Untersuchung können sie den Gast auch sehen; ich glaube daher wirklich, daß die obenerwähnte Schwierigkeit des angeblichen Lichtmangels nicht imstande sein dürfte, die zahlreichen Beweise für das Sehvermögen der Ameisen zu entkräften, die sich aus dem Vergleiche der Färbung und Gestalt jener Gäste mit der Färbung und Gestalt ihrer Wirte ergaben.

¹⁾ Daß es nicht bloß der Geruchseindruck ist, welcher diese Käfer den Ameisen angenehm macht, geht aus den internationalen Beziehungen der *Claviger* hervor. Fremde Ameisenarten müssen die Annehmlichkeit des *Claviger* erst durch Geschmackserfahrung (Beleckung) kennen lernen, bevor sie ihn als echten Gast pflegen (150). Über die Exsudatorgane und Exsudatgewebe der Symphilen siehe 134.

²⁾ Auf die Frage, wie diese Formen von Mimicry entstanden sind, kann ich mich hier nicht näher einlassen; hier genügt es einstweilen, die biologische Bedeutung der betreffenden Erscheinungen nachzuweisen. Daß die Selektionstheorie zur genetischen Erklärung derselben nicht ausreicht, habe ich bereits früher nachgewiesen (60: 118: 135; 157 S. 353). Daß eine „unabhängige Entwicklungsgleichheit“ (Homoeogenesis resp. Heterodogenesis Eimers) noch viel weniger dazu im Stande ist, dürfte daraus hervorgehen, daß Käfer und Ameisen zu ganz verschiedenen Insektenordnungen gehören, somit die Ähnlichkeit beider nicht aus der zufälligen Gleichheit der betreffenden Entwicklungsrichtungen sich erklären läßt. Noch ohnmächtiger erweist sich die direkte Einwirkung äußerer Ursachen z. B. die „photographische Wirkung des Lichtes“ (Eimer), indem weitaus die Mehrzahl der indifferent geduldeten Gäste von *F. rufa*, *pratensis* etc. wegen ihrer Kleinheit oder weil sie anderweitig geschützt sind, gar keine Ähnlichkeit der Färbung mit ihren Wirten zeigen. Völlig unerklärlich durch direkte äußere Einflüsse ist auch die auf Täuschung des Tastsinnes der Wirte berechnete Mimicry der Ecitongäste. Die von Piepers, *Mimicry, Selection und Darwinismus*, Leiden 1903, gegen die Mimicry bei Ameisengästen erhobenen Schwierigkeiten beruhen auf sehr mangelhafter Kenntnis der einschlagigen Tatsachen und sind ganz unhaltbar; siehe 135. Zur Kritik von Piepers siehe auch: H. Schmitz, *Der wissenschaftliche Wert der Mimikrytheorie* (Natur u. Offenbarung, 1905).

Ich füge hier einige Untersuchungen ein über die Größe und Form der Augen und die Zahl der Facetten bei den Arbeiterinnen einiger europäischen Ameisen¹⁾, deren Gesichtswahrnehmung teils direkt, teils indirekt aus den obigen Beobachtungen sich ergab.

Bei unseren *Formica*-Arten, welche unter den europäischen Ameisen das beste Sehvermögen besitzen, sind die Augen relativ groß, elliptisch oder (bei *F. sanguinea*) länglich elliptisch, mäßig gewölbt, sehr fein facettiert. Bei den großen Arten, *F. rufa*, *pratensis* und *sanguinea*, beträgt die Zahl der Facetten eines Auges der großen Arbeiterinnen 600—700. Bei *rufa* und *pratensis* sind die Augen relativ etwas größer und breiter als bei *sanguinea*, deren Augen ohnehin im Vergleich zu der relativ bedeutenderen Größe des Kopfes etwas kleiner erscheinen als bei *rufa* und *pratensis*. Ob sich hieraus die größere Weitsichtigkeit der beiden letzteren erklärt, möchte ich jedoch bezweifeln; denn die Facettenzahl und die Feinheit der Facettierung ist bei *sanguinea* mindestens ebensogroß; ich zählte bei einer großen ♀ 690 Facetten. Bei *F. rufibarbis* und *fusca* sind die Augen relativ, d. h. im Vergleich zur geringeren Körpergröße, noch etwas größer als bei jenen großen *Formica*-Arten. Die Facettenzahl beträgt meist 500—600; bei einer sehr großen *rufibarbis* kam ich bei der Zählung jedoch auf wenigstens 650 Facetten.

Bei den als *Myrmica rubra* L. zusammengefaßten kleinen *Myrmica*-Arten sind die Augen relativ kleiner als bei *Formica*, nicht elliptisch, sondern kreisförmig, mit einer weit geringeren Facettenzahl und gröber facettiert; zum Ersatz hiefür sind sie jedoch viel stärker gewölbt, fast halbkugelförmig. Bei *Myrmica scabrinodis* ♀ zählte ich 120—130 Facetten. Die südeuropäische *Aphaenogaster testaceopilosa* ♀ hat Augen von derselben relativen Größe, runden Form und fast ebenso starker Wölbung als jene *Myrmica*; aber sie sind feiner facettiert und haben bei den großen ♀ 180—190 Facetten. Bei dem südosteuropäischen *Liometopum microcephalum* sind die Augen relativ größer als bei *Myrmica*, feiner facettiert, schwächer gewölbt und mehr elliptisch, den *Formica*-Augen ähnlicher; die Facettenzahl der größeren ♀ zählte ich auf 170—180. Bei unserem *Lasius fuliginosus* ♀ sind die Augen von derselben relativen Größe wie bei *Liometopum*, aber runder, ziemlich schwach gewölbt; die Zahl der ziemlich feinen Facetten erreicht 190—200. Bei *Lasius niger* ♀ sind die Augen relativ kaum kleiner als bei *fuliginosus*, aber gröber facettiert, mit höchstens 140 Facetten. Bei der schwarzen Rasenameise (*Tetramorium caespitum*) sind die Augen ähnlich wie bei *Myrmica*, aber etwas schwächer gewölbt und gröber facettiert; die Zählung ergab 50—60 (meist zirka 56) Facetten an einem Auge der ♀. Bei der äußerst schwachsichtigen *Solenopsis fugax* Ltr. zählte ich die Facettenzahl eines Auges auf 5—9. Diese Augen erscheinen bei schwacher Vergrößerung nur wie winzige schwarze, ganz flache Punkte. Erst bei mehrhundertfacher Vergrößerung ist es möglich, eine schwache Wölbung des Auges und die Existenz seiner Facetten zu konstatieren.

Auf die physiologischen Theorien einzugehen, wie durch die Facetten eines Netzauges ein einheitliches Bild der Gegenstände sich bildet, halte ich hier nicht für erforderlich. Nach Exner geben die Netzaugen ein einziges aufrechtes Bild, dessen Klarheit von der Zahl der Facetten und von der Wölbung des Auges abhängt. Wegen der Unbeweglichkeit dieser Augen werden sich bewegende Gegenstände leichter wahrgenommen als ruhende.²⁾ Die obigen vergleichenden Studien über die zwischen jenen Ameisen und ihren Gästen bestehende, auf Täuschung des Gesichtssinnes berechnete Ähnlichkeit der Färbung oder überdies der Gestalt (*Atemeles*, *Lomechusa*, *Xenodusa*) dürften hinreichend beweisen, daß die Facetten-

¹⁾ Vgl. auch Forel, Fourmis d. l. Suisse S. 117 u. 118. Die Abweichungen meiner Zählungsergebnisse von jenen Forels sind nur ganz unbedeutend. Ich berechnete die Zahl der Facetten dadurch, daß ich unter dem Mikroskop die Facettenzahl auf je einem Quadranten des runden oder elliptischen Auges von außen nach innen zählte und dann mit vier multiplizierte. Die obigen Zahlen beziehen sich auf die Facettenzahl eines Netzauges. Bei *Solenopsis* wurden Sagittalschnitte durch den Kopf der ♀ gemacht und die Augen bei 600-facher Vergrößerung (Zeiss D., Oc. 5) untersucht.

²⁾ Vgl. hierüber namentlich A. Forel, Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes I. (Como 1900); II. (1900); III. (1901); R. Hesse, Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1907. Daß die Lichtempfindungen der Ameisen qualitativ von den menschlichen abweichen, indem sie auch auf Ultraviolett wie auf eine Farbe reagieren, ist durch Lubbock, Forel und Fielde gezeigt worden.

augen eine einheitliche Gesichtswahrnehmung ermöglichen. Daß diese Gesichtswahrnehmung unter günstigen Umständen nicht bloß auf in Bewegung befindliche, sondern auch auf ruhende kleinere Gegenstände sich erstreckt, dürfte ebenfalls aus den obigen Beobachtungen (Dinarda-Verfolgung, S. 42—43) hervorgehen. Entscheidende physiologische Bedenken dürften sich dagegen kaum erheben lassen, zumal auch beim Auge der höheren Tiere zwei umgekehrte Netzhautbilder zur Wahrnehmung eines einzigen, nicht umgekehrt, sondern aufrecht stehenden Objektes sich verbinden.

Überhaupt ist die Existenz eines bilderzeugenden Schapparaates, wie wir ihn bereits in den Augen mancher Würmer und in höherer Vollkommenheit bei den Gliederfüßern — sowohl in den Netzaugen wie in den einfachen Augen derselben — finden, an sich schon ein gewichtiger Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür, daß diese Tiere die Bilder der Objekte auch wahrzunehmen vermögen.¹⁾ Welchen Zweck sollte denn die Bilderzeugung vermittelt des Auges haben, wenn der ganze Reaktionsvorgang rein reflektorisch verlief? In der Bildproduktion liegt offenbar bereits ein Mittel zur psychischen Orientierung über den Gegenstand der Gesichtsempfindung, von welchem der „optische Reiz“ ausgeht. Für eine bloße Reflexmaschine wäre ein solches Auge ein ganz überflüssiger Kinematograph, da niemand da wäre, der die Bilder sehen und psychisch verwerten könnte. Wir haben also in den bilderzeugenden Augen ein Beispiel für unsere obige Ansicht (S. 9), daß der Besitz bestimmter Sinnesorgane ein Kriterium für die psychischen Qualitäten des Tieres zu bieten vermöge.

2. Die Mimicry bei Dorylinengästen.²⁾

Wir sahen soeben, daß bei den arktischen Ameisen, welche wie *Formica*, *Myrmica*, *Aphaenogaster*, *Liometopum* und *Lasius* mit zusammengesetzten Netzaugen ausgestattet sind, die Gäste des Mimicrytypus an erster Stelle in der Färbung ihren Wirten gleichen, und daß erst an zweiter Stelle, namentlich auf der höchsten Stufe dieser Mimicry (*Lomechusa* und *Atemeles*) auch eine Ähnlichkeit der Gestalt hinzutritt, welche jedoch nicht auf wirklicher Formenähnlichkeit zwischen Gast und Wirt, sondern auf täuschenden Lichtreflexen beruht (oben S. 46 ff.). Da diese Gäste in den Ameisennestern leben, wo sie vor Verfolgung durch äußere Feinde ohnehin geschützt sind, kamen wir zu dem Schlusse, daß ihre Mimicry auf Täuschung des Gesichtssinnes der eigenen Wirte berechnet sei. Von einer Täuschung des Tastsinnes der Wirte kann dabei kaum die Rede sein, weil die Körperform einer *Lomechusa* auch bei aufgerolltem Hinterleib grundverschieden von der Körperform einer Ameise bleibt. Nur bei der aktiven Mimikry, welche bei den Symphilen des Mimicrytypus (*Lomechusini*) zur passiven Mimicry hinzutritt, vermag die Ameisenähnlichkeit im Benehmen des Käfers auch auf den Tastsinn der Ameisen zu wirken, obwohl auch hier von einer eigentlichen „Täuschung“ wohl nicht gesprochen werden kann. Daß eine *Formica* einen *Atemeles*, der sie zur Fütterung auffordert, mit einer wirklichen Ameise „verwechsle“, wird niemand annehmen, der das scharfe Unterscheidungsvermögen dieser Ameisen kennt und den Aufnahmeprozeß eines *Atemeles* bei einer fremden *Formica*-Art einmal beobachtet hat. Daher bewirkt auch die optische Ameisenähnlichkeit, welche ein *Atemeles* oder eine *Lomechusa* für den Gesichtssinn der Ameisen besitzt, keine eigentliche „Täuschung“ der Wirte, sondern sie erleichtert nur die gastliche Behandlung des Symphilen. Bei jenen Gästen des Mimicrytypus, welche zu den indifferent geduldeten oder den feindlich verfolgten Einmietern gehören, kann man

¹⁾ Lucas, Die Psychologie der niedersten Tiere (1905) hat diesen Gedanken bezüglich der Gesichtswahrnehmung bei Würmern näher ausgeführt (S. 236 ff.).

²⁾ Dieser Abschnitt ist in der neuen Auflage völlig umgearbeitet und bedeutend erweitert worden, entsprechend den Fortschritten in der Kenntnis der Dorylinengäste seit 1899. Während beispielsweise damals noch kein *Anommagast* bekannt war (abgesehen von einer Notiz über eine in Anommazügen Sierra Leones gefundene „*Myrmedonia*“ in den Proc. Ent. Soc. London (2) V 1859—61 p. 8.), kennen wir jetzt bereits 50 Arten aus 15 Gattungen. Daher ergeben sich auch manche neue Gesichtspunkte zur Beurteilung der Mimicry bei Dorylinengästen.

schon eher sagen, daß die farbige Ähnlichkeit dieser Käfer mit ihren Wirten zur „Täuschung“ der letzteren diene, insofern sie die Aufmerksamkeit der Ameisen von den Fremdlingen ablenkt¹⁾. (Siehe oben S. 49).

In diesem Sinne ist es also zu verstehen, wenn wir als Ergebnis der obigen Ausführungen den Satz anstellten: Der Mimicrytypus der Gäste gut sehender, mit facettenreichen Netzaugen ausgestatteter Ameisen ist primär auf Täuschung des Gesichtssinnes der eigenen Wirte berechnet.

Es ist daher schon von vornherein zu erwarten, daß die Mimicry bei Gästen solcher Ameisen, welche keine Netzaugen, sondern bloß einfache Ozellen besitzen oder ganz blind sind, einen wesentlich verschiedenen Charakter zeigen werde. Dies ist in der Tat beim Mimicrytypus der Dorylingengäste der Fall. Hier ist die Mimicry primär auf Täuschung des Fühlertastsinnes²⁾ der eigenen Wirte berechnet.

Von dem Geruchssinn der Fühler, welcher tatsächlich mit dem Tastsinn kombiniert ist, müssen wir hier natürlich absehen, da die Elemente des Geruchssinnes in der Mimicry nicht zum Ausdruck kommen.

Ich setze hierbei als bekannt voraus, daß die Dorylingen sämtlich räuberische Insektenfresser sind und die Insektenjagd als „Wanderameisen“ in großem Maßstabe betreiben. Wir brauchen deshalb hier nicht erst zu fragen: bedürfen die Gäste dieser Ameisen³⁾ besonderer Schutzmittel gegenüber ihren eigenen Wirten? Wir müssen im Gegenteil uns darüber wundern, daß gerade diese Wanderameisen die größte Zahl von eigentümlichen Gastgattungen unter sämtlichen Ameisen aufweisen. Wie schon früher (z. B. 138 S. 612, 157 S. 352 ff.) wiederholt betont wurde, spricht diese Tatsache sehr zugunsten der Entwicklungstheorie. Die Anpassungsnotwendigkeit war es, die als äußerer Entwicklungsimpuls die Anpassungshäufigkeit bedingte und zugleich innerhalb bestimmter Entwicklungsrichtungen, welche in der Entwicklungsfähigkeit der betreffenden Formen grundgelegt sein mußten, auch die Anpassungshöhe derselben bestimmte. Als psychische Elemente sind hierbei auch die Instinkte⁴⁾ sowohl der Wirte als der Gäste zu berücksichtigen. Erstere wirkten auslesend oder sogar züchtend auf bestimmte Gastformen, letztere beförderten bestimmte morphologische Entwicklungsrichtungen durch Spezialisierung der Lebensweise; letzteres tritt besonders in der aktiven Mimicry (Nachahmung der Bewegungsweise und des Fühlerverkehrs der Wirte) vieler Gäste hervor.

Wir können unter den Dorylingengästen speziell unter den dorylophilen Staphyliniden, folgende vier morphologisch-biologische Typen unterscheiden:

a. Einen Symphylentypus, dessen Vertreter durch den Besitz gelber Haarbüschel oder anderer Exsudatorgane den Ameisen direkt angenehm sind: *Ecitogaster*⁵⁾ unter den Ecitongästen,

¹⁾ Was hier über den Begriff der „Täuschung“ gesagt wurde, gilt auch für die folgenden Ausführungen.

²⁾ Von dem Geruchssinn der Fühler, welcher tatsächlich mit dem Tastsinn kombiniert ist, müssen wir hier natürlich absehen, da die Elemente des Geruchssinns in der Mimicry nicht zum Ausdruck kommen.

³⁾ Zur Literatur über Dorylingengäste siehe: 4; 6; 8; 16; 26; 38; 42 S. 147—169; 51; 71; 73; 80; 85; 95 S. 49 ff.; 110; 114; 130; 135; 138; 145; 154; 157 S. 346—365; 158. Ferner: H. Brauns, Ein neuer Dorylingengast des Mimicrytypus (Wien, Ent.-Ztg. 1898, S. 224—227); Raffray und Fauvel, Genres et espèces de Staphylinides nouveaux d'Afrique (Rev. d'Entomol. 1899, Nr. 1 und 2); A. Fauvel, Staphylinides myrmécophiles du Brésil (Revue d'Entomol. 1904, Nr. 10, 11, 12); W. M. Wheeler, The female of *Eciton Sumichrasti* Nort., with some notes on the habits of Texan Ecitons (Psyche, XXXIV, 1900, p. 563—574; Die Ameise ist *Eciton Schmitti* Em: *Ecitonidia Wheeleri* Wasm. als Gast.); Wheeler und Long, The males of some Texan Ecitons (American Naturalist, XXXV, 1901, p. 157—173; *Ecitopora tenella* und *Ecitonusa Schmitti* als Gäste); Ch. T. Brues, New and little known guests of Texan legionary ants (Americ. Naturalist XXXVI, 1902, p. 365—378); Two new Texan ant-and termite — guests (Entomological News 1902, p. 184—187).

⁴⁾ Vgl. hierüber 60; 95 S. 124; 118 S. 740 ff.; 134 S. 307 ff.; 157 f.: 345, 385. Über die Bedeutung der Instinkte für die Mimicry s. auch F. Doflein, Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit (Biol. Zentralbl. 1908, Nr. 7, S. 243—254).

⁵⁾ Wo kein Autornamen beigefügt ist, sind die betreffenden Gattungen von mir beschrieben worden.

*Sympolemon*¹⁾ unter den Anommagästen. (ferner die ecitophile Histeridengattung *Teratosoma* Lew.). Dieser Symphilentypus ist wahrscheinlich phylogenetisch von einer Stufe des Trutztypus (d) abzuleiten (130 S. 90), nicht vom Mimicrytypus. — Bei *Ecitogaster* und *Sympolemon* weist auch der Bau der Unterlippe auf die Fütterung dieser Gäste aus dem Munde der Ameisen hin.

b. Einen *Mimicrytypus*, dessen Vertreter eine ausgesprochene Ähnlichkeit der Körperform mit der gleichgroßen Arbeiterform des Wirtes besitzen. Hauptvertreter unter den neotropischen Ecitongästen sind: *Mimeciton* und *Ecitophya* (Taf. II), ferner *Ecitonidia*, *Ecitomorpha*, *Ecitochara* und *Ecitonilla*. In mancher Beziehung nähern sich diesem Typus auch *Ecitoxenia*, *Ecitoxenidia*²⁾ und *Ecitodulus*; die Gattungen *Scotodonia*, *Dromeciton* Fvl. und *Tetradonia* bilden Übergänge vom indifferenten Typus (*Myrmedonia*) zum Mimicrytypus von *Ecitomorpha*. Unter den *Paederini* zöigen *Ecitonides*, *Mimophites* Fvl. und *Bolbophites* Fvl. manche Merkmale des Mimicrytypus.

Unter den afrikanischen Dorylinengästen sind die Hauptvertreter des Mimicrytypus: *Dorylomimus* Wasm. (Taf. V, Fig. 3 und 4), *Dorylostethus* Brauns, in geringerem Grade auch *Dorylogaster*, *Dorylocerus*, *Dorylobius* Fvl. und *Ocyplanus* Fvl. (*Dorylonia* Wasm.).

Auf der höchsten Stufe (bei *Mimeciton* und *Dorylomimus*) ist der Mimicrytypus mit einem echten Gastverhältnisse verbunden (130 S. 90), auf niederen Stufen dient er wohl nur der indifferenten Duldung der Gäste. Ferner läßt sich zwischen den niedersten Stufen des Mimicrytypus und dem nun folgenden indifferenten Typus keine scharfe Grenze ziehen in morphologischer Beziehung.

c. Einen *indifferenten* Typus, der keine ausgesprochene Ähnlichkeit der Körperform zwischen Gast und Wirt aufweist, sondern die ursprüngliche Gestalt freilebender Verwandten beibehalten hat. Zu dieser zahlreichen Gruppe gehören namentlich die bei Wanderameisen lebenden Myrmedonien und deren Verwandte, besonders die *Ecitopora* unter den Ecitongästen, ferner viele kleine Aleocharinengattungen unter den afrikanischen Dorylinengästen. Dieser indifferente Typus ist durch mannigfache Übergangsstufen mit dem Mimicrytypus verbunden (*Scotodonia*, *Tetradonia*, *Dromeciton* Fvl., *Eciton* etc.), während er andererseits auch Übergänge zum Trutztypus zeigt (*Aenictonia*). Mit dem echten Gastverhältnisse hat dieser Typus wohl nur indirekte Beziehungen, einerseits durch den Trutztypus, andererseits durch den Mimicrytypus.

d. Einen *Trutztypus*, der durch die normale Unangreifbarkeit der Körpergestalt seine Besitzer vor den Angriffen der Ameisen schützt, in seinen Einzelheiten aber verschiedene Entwicklungswege aufweist, wenngleich viel weniger mannigfaltige als der Mimicrytypus. Unter den amerikanischen Ecitongästen gehört hierher der Schutzdachtypus von *Xenocephalus* (Taf. V, Fig. 6) mit seinen zahlreichen Arten; unter den afrikanischen Dorylinengästen der Keilformtypus von *Pygostenus* Kr., *Doryloxenus* und *Anommatoxenus*; ferner als vollkommenste Trutzgestalt der Blattformtypus von *Trilobitideus* Raffr., der einer Silphidenlarve gleicht (Taf. V, Fig. 5). Diese drei hauptsächlichlichen Trutzformen der Dorylinengäste bilden drei systematische Unterfamilien der Kurzflügler, die *Cephaloplectini* (*Xenocephalini*), *Pygostenini* und *Trilobitidini*. Innerhalb der *Pygostenini* bildet die Gattung *Annommatophilus* den wahrscheinlichen Ausgangspunkt für die Entwicklung des Symphilentypus von *Sympolemon*. Dagegen findet sich zwischen Trutztypus und Mimicrytypus kein Übergang, weil die geschlossene Körperform des ersteren das gerade Gegenteil von der „Ameisentaile“ des letzteren darstellt.

Nach diesen Vorbemerkungen wollen wir es versuchen, uns ein unparteiisches Urteil über den Mimicrytypus der Dorylinengäste und über seine Beziehungen zu den Sinneswahrnehmungen der Wirte zu bilden.

1) Die Bedeutung der kurzen, pantoffelförmigen, dicht mit Haaren besetzten Tarsen von *Sympolemon*, die ich 138 S. 638 für Haftorgane zum Reiten auf den Wirten hielt, liegt vielleicht vorzugsweise darin, daß der sich springend fortschnellende Käfer (138 S. 640) nicht mit den Beinen im Sand versinkt. Die Analogie mit den beliederten Zehen des Steppenuhns (*Syrphaptus paradoxus*) legt diese Erklärung nahe.

2) n. gen. Beschreibung im Anhang II.

Die Mimicry der Dorylinengäste beginnt mit Gleichheit der Skulptur und Behaarung von Gast und Wirt, schreitet fort zur Nachahmung der Körpergestalt des Wirtes¹⁾ und gipfelt endlich in der Gleichheit der Fühlerbildung von Gast und Wirt. Alle diese Elemente beziehen sich auf den Tastsinn der Wirte, auf dessen Täuschung sie berechnet erscheinen. Zu der passiven Mimicry gesellt sich durch die Ähnlichkeit der Fühlerbildung von Gast und Wirt auch noch eine aktive Mimicry (Ähnlichkeit der Bewegungsweise, besonders des Fühlerverkehrs). Zu diesen Ergebnissen war ich schon 1895 (51 S. 432) auf Grund der damals bekannten Ecitongäste Brasiliens gelangt. Dieselben haben sich auch für die altweltlichen Dorylinengäste seither bestätigt, bedürfen aber der Ergänzung. Neben der primären, auf Täuschung des Tastsinns berechneten Mimicry treffen wir nämlich bei Gästen solcher Ecitonarten, die gut entwickelte Ozellen besitzen, auch eine sekundäre, auf Täuschung des Gesichtssinnes der Ameisen wirkende Mimicry.

Betrachten wir nun näher einige Hauptvertreter des Mimicrytypus der Dorylinengäste: *Mimeciton*, *Ecitophya*, *Ecitomorpha*, *Ecitochara* und *Ecitonidia* unter den amerikanischen Ecitongästen, *Dorylomimus* und *Dorylogaster* unter den Gästen der oberirdisch wandernden *Anomma* Afrikas und *Dorylostethus* unter den Gästen der unterirdisch wandernden afrikanischen *Dorylus* s. str. Wir werden dabei auch darauf unsere Aufmerksamkeit richten, inwiefern neben der Tastmimicry noch eine Ähnlichkeit der Färbung vorliegt.

Der vollkommenste Gast des Mimicrytypus ist ohne Zweifel der „Ecitonaffe“ *Mimeciton pulex* (Taf. II, Fig. 1), der bei *Eciton praedator* Sm. in Brasilien lebt. Er ist hell rostrot, seine Wirtsameise schwarz; von Färbungsähnlichkeit ist somit keine Spur vorhanden. Um so vollkommener ist die Tastmimicry. Skulptur und Behaarung entsprechen der kleinsten Arbeiterform des Wirtes. Die Gesamtform des Käfers erscheint unserem Auge keineswegs als eine getreue „Kopie“ eines kleinen *Eciton*; der Hinterleib ist relativ etwas größer, der Kopf kleiner. Betrachtet man aber unter der Lupe, namentlich bei schräger Seitenansicht, die einzelnen Körperabschnitte des Käfers, so kann man sich dem Eindruck nicht verschließen, daß sie den entsprechenden Körperteilen des Wirtes „nachgebildet“ sind. Diese Formenmimicry ist so hochgradig, daß ich bei der ersten Untersuchung längere Zeit zweifelte, ob ich überhaupt einen Käfer vor mir habe. Der Kopf gleicht einem schmalen Ecitonkopfe, der Prothorax mit seinen Einschnürungen ahmt genau den Ecitonrücken nach; ebenso gleicht der gestielte, kugelige Hinterleib demjenigen eines *Eciton*. Die größte morphologische Schwierigkeit bestand in der Kopierung der beiden Stielchenglieder von *Eciton* an der Verbindungsstelle von Thorax und Hinterleib; aber auch sie ist erfolgreich überwunden: die gewölbten, knotenförmigen Flügeldecken des Käfers sind verwachsen und stellen das erste Stielchenglied dar, während das zweite durch das frei vortretende Metanotum des Käfers gebildet wird.²⁾ Den Höhepunkt der Mimicry finden wir in der Fühlerbildung von *Mimeciton*. Das erste Fühlerglied ist schaftförmig verlängert und ersetzt den Schaft des Ecitonfühlers (vgl. Taf. II, Fig. 1 und 2); ebenso getreu ist die Nachbildung der Fühlergeißel. An den langen Beinen von *Mimeciton* ist durch einen starken Sporn der Vordersehnen sogar der kammförmige Sporn, den *Eciton* daselbst besitzt, wiedergegeben.

Daß die ganze Körperform von *Mimeciton* eine hochgradige, auf Täuschung des Fühlertastsinnes der Wirte berechnete Mimicry darstellt, ist wohl nicht zu bezweifeln. Alle anderen Erklärungen versagen hier. Auf „unabhängige Entwicklungsgleichheit“ (Homoeogenesis) läßt sich diese raffinierte Kopierung der Körperteile eines *Eciton*

¹⁾ Daß es bei Käfern auch eine Myrmecoidie der Gestalt gibt, die eine rein morphologische Pseudomimicry ist (*Falagria*, *Stilicus*, *Scydmaeniden* etc.) ist bereits 1895 (51 S. 428) von mir betont worden und braucht hier nicht wiederholt zu werden. Derartige Fälle haben wir bei der obigen Untersuchung von vornherein ausgeschlossen.

²⁾ Man könnte auf diese morphologischen Abweichungen vom Staphylinidentypus mindestens eine eigene Unterfamilie (*Mimecitonini*) gründen. Da *Mimeciton* jedoch eine durch Anpassung ungewandelte Aleocharine ist, verzichtete ich auf eine Sonderstellung desselben im System.

durch einen Käfer ebensowenig zurückführen wie auf „Suggestion“ (Piepers), durch welche der Käfer sein hartes Chitinskelett umgemodelt haben soll, um seinen Wirten ähnlicher zu werden. Das sind offenbar unhaltbare Erklärungsversuche. Auch zum Schutze gegen äußere Feinde kann die Ecitonähnlichkeit von *Mimcciton* nicht dienen; denn seine rostrote Färbung müßte ihn unter den schwarzen Ameisen sofort verraten. Es bleibt also nur die Erklärung durch eine echte Mimicry, welche auf Täuschung des Tastsinnes der eigenen Wirte hinzielt, und zwar nur auf Täuschung des Tastsinnes. Hiemit stimmt auch die ganz rudimentäre Beschaffenheit der Ozellen von *Eciton praedator* überein, die kein Unterscheidungsvermögen für Farben, sondern nur für Licht und Dunkelheit zu besitzen scheinen.

Wenden wir uns jetzt zu dem größten Vertreter des Mimicrytypus, zu *Ecitophya simulans* (Taf. II, Fig. 3 etc.), der bei *Eciton Burchelli* Westw. (*Foreli* Mayr.) in Brasilien lebt. Auch hier ist eine ausgesprochene Nachahmung der Ecitongestalt vorhanden in den einzelnen Körperabschnitten des Käfers, aber nicht eine so vollkommene wie bei *Mimcciton*. Auch die Fühlerform des Wirtes ist nachgebildet in derjenigen des Gastes; aber die Kopie des Fühlerschaftes der Ameise wird hier durch die Verlängerung des dritten Gliedes bewirkt, welches mit den zwei ersten zusammen einen imaginären Fühlerschaft bildet; nach dem dritten Gliede ist der Käferfühler geknickt und sein übriger Teil entspricht der Fühlergeißel des *Eciton* (Taf. II, Fig. 4). Auch die glanzlose Skulptur und die Behaarung von *Ecitophya* gleichen in hohem Grade der mittleren Arbeiterform von *Eciton Burchelli*. Aber während bei *Mimcciton* keine Ähnlichkeit des Kolorites zwischen Gast und Wirt besteht, ist hier auch eine vollkommene Ähnlichkeit der Färbung vorhanden. Die mit *Ecitophya* gleichgroßen (6—7 mm langen) Arbeiterinnen von *Ecit. Burchelli* sind matt schwarzbraun, der Hinterleib namentlich gegen die Spitze hin meist braun; genau dieselbe Farbenverteilung findet sich auch bei *Ecitophya*. Hier tritt also zu der Ähnlichkeit der Gestalt auch eine Ähnlichkeit der Färbung hinzu, und zwar eine vollkommene Ähnlichkeit der Färbung mit der gleichgroßen Arbeiterform des Wirtes; die größte Arbeiterform jenes *Eciton* ist nämlich gelbbraun bis gelb, die Soldaten sind gelb; nur die mittlere und kleine Arbeiterform ist schwarz mit braunem Hinterleib, und nur diese Färbung wird von *Ecitophya* — und, wie wir gleich sehen werden, auch von *Ecitomorpha* und *Ecitochara* — nachgeahmt. Wie ist diese Erscheinung zu erklären?

Die Arbeiterinnen von *Eciton Burchelli* haben gut entwickelte, ziemlich große und gewöhnliche Ozellen an Stelle der Netzaugen, während die Ozellen bei *Eciton praedator* rudimentär, sehr klein, punktförmig und flach sind. Wir müssen daher annehmen, daß die Mimicry von *Ecitophya* (sowie von *Ecitomorpha* und *Ecitochara*) zwar primär auf Täuschung des Tastsinnes der Wirte berechnet ist, sekundär aber auch auf die Täuschung des Gesichtsinnes, während die Mimicry von *Mimcciton* bloß die erstere Seite aufwies.

Die beiden anderen Aleocharinengattungen des Mimicrytypus, die bei *Eciton Burchelli* leben, sind *Ecitomorpha* (Taf. II, Fig. 5) und *Ecitochara*. *Ecitomorpha avachnoides* (6. Taf. I, Fig. 1) ist 4—5 mm lang, *Ecitochara fusicornis* (4. Taf. V, Fig. 1) kaum 3 mm. Auch diese Gäste gleichen nicht bloß in der Skulptur und Behaarung den kleinen Arbeitern jenes *Eciton*, sondern auch in der Form ihrer Körperabschnitte. Aber diese Gestaltmimicry wird um so geringer, je kleiner die Gastart ist. *Ecitophya* übertrifft *Ecitomorpha* bedeutend an Ecitonähnlichkeit der Körperform, diese ist wiederum weit ecitonähnlicher als *Ecitochara*, deren Körpergröße bereits unter der niedersten Größenstufe des Wirtes steht. Ganz besonders aber nimmt mit der sinkenden Körpergröße die Ähnlichkeit der Fühlerbildung zwischen Gast und Wirt ab. Während *Ecitophya* die Fühlerform des Wirtes ausgesprochen nachahmt, ist bei *Ecitomorpha* diese Nachahmung sehr schwach, bei *Ecitochara* ist sie gar nicht mehr vorhanden. Je kleiner die Gäste des Mimicrytypus von *Eciton Burchelli* sind, desto mehr verdicken sich nämlich ihre Fühler; bei *Ecitomorpha* ist die Fühlergeißel gegen die Spitze spindelförmig verdickt, bei *Ecitochara* bildet der ganze Fühler eine spindelförmige Keule. Diese Erscheinung ist wahrscheinlich daraus zu erklären, daß auch diese Gäste zur aktiven Täuschung der Wirte mit ihnen im Fühlerverkehr stehen; je kleiner der Gast, und je

unvollkommener seine Formenmimicry ist,¹⁾ desto kräftiger müssen seine Fühlerschläge sein, um nicht bloß auf die kleinsten, sondern auch auf die größeren Arbeiterinnen einer so großen Ecitonart wie *Burchelli* eine Wirkung auszuüben. In der Färbung stimmen *Ecitomorpha* und *Ecitochara* genau mit der kleinsten Arbeiterform jenes *Eciton* überein, die mattschwarz mit mehr oder weniger braunem Hinterleibe ist. Auf die Ähnlichkeit des Kolorites, die auch zwischen anderen Gästen dieses *Eciton* und ihren Wirten besteht, werden wir weiter unten zurückkommen. — Wir wenden uns jetzt von den brasilianischen Ecitongästen des Mimicrytypus zu den nordamerikanischen.

Bei *Ecitonidia Wheeleri*,²⁾ die bei *Eciton Schmitti* Em. in Texas von Wheeler entdeckt wurde, treffen wir ähnliche Verhältnisse wie bei *Ecitophya* und *Ecitomorpha*. Auch hier ist eine auffallende Ähnlichkeit der Körperform zwischen Gast und Wirt vorhanden, ebenso wie der Skulptur und Behaarung. Die Fühlerform ist ebenfalls jener der Ameise ähnlich, aber das erste Glied nur schwach verlängert, den Schaft des Ameisenfühlers bloß unvollkommen darstellend. Überhaupt ist die Ecitonmimicry der Gestalt nicht so groß wie bei *Ecitophya* oder auch nur wie bei *Ecitomorpha*, nur wenig größer als bei *Ecitonilla*. Dagegen besteht bei *Ecitonidia* wie bei *Ecitophya* und *Ecitomorpha* eine ausgesprochene Ähnlichkeit der Färbung mit der gleichgroßen Form der Wirtsameise; der Vorderkörper ist bei beiden dunkler braun, der Hinterleib hell rotbraun. Untersuchen wir die Augen von *Eciton Schmitti*, so sehen wir relativ große, halbkugelförmig gewölbte Ozellen. Somit ist auch bei *Ecitonidia* eine Mimicry anzunehmen, die primär auf Täuschung des Tastsinnes der Wirte, sekundär aber auch auf Täuschung ihres Gesichtssinnes berechnet ist. Wenn die Ozellen auf das Sehen in der Nähe eingerichtet sind, steht der Annahme nichts im Wege, daß *Eciton* mit gut entwickelten Ozellen auch Färbungsunterschiede ihrer Gäste wahrzunehmen vermögen. Hiefür spricht der Umstand, daß die Färbungsverteilung auf Vorderkörper und Hinterleib von Ameise und Käfer genau dieselbe ist (ebenso wie bei *Ecitophya*, *Ecitomorpha* etc. bei *Eciton Burchelli*). Zum Schutz gegen äußere Feinde würde auch eine allgemeinere, unbestimmtere Färbungsähnlichkeit zwischen Gast und Wirt genügen, wie wir sie bei den Gästen der blinden afrikanischen *Anomma* finden (siehe unten).

Der Doppelgänger³⁾ des brasilianischen *Mimeciton* ist *Dorylomimus* (Taf. V, Fig. 3 und 4) unter den Anommagästen Afrikas. *Dorylomimus* zeigt ebenfalls eine ausgesprochene Mimicry der Gestalt mit der kleinen oder der kleinsten Form der Wirtsameise. *Dorylomimus Kohli* (Fig. 3) lebt bei *Anomma Wilverthi*, ist etwas größer, 3—4 mm lang (stets ohne die Fühler und Beine gerechnet) und schlanker. Er mimiciert in Gestalt und Fühlerbildung mit der kleinen, ca. 4—5 mm langen Arbeiterform seines Wirtes, welche schlanke, 11gliedrige Fühler hat (nicht mit der allerkleinsten 3 mm langen Form derselben, welche verkürzte Fühler mit bloß achtgliedriger, verdickter Geißel besitzt). Dagegen ahmt *Dorylomimus Lujae* n. sp.⁴⁾ (Fig. 4), der bei *Anomma Kohli* lebt und sehr klein, nur 2 mm lang und weniger schlank ist, die allerkleinsten Arbeiterinnen dieser Anommaart nach, die nur 3 mm lang sind und auffallend kurze, verdickte Fühler mit reduzierter Gliederzahl der Geißel aufweisen.

In noch deutlicherer Weise als bei *Mimeciton* ist bei *Dorylomimus* die Mimicry nicht so sehr nach dem Gesamteindruck auf unser Auge als nach der Formenähnlichkeit der hauptsächlichlichen Körperteile des Gastes mit denjenigen seines Wirtes zu beurteilen. Der Hinterleib von *Dorylomimus Kohli* (Taf. V, Fig. 3.3a) ist z. B. bedeutend größer als bei der gleich großen Arbeiterform von *Anomma Wilverthi*. Das Profil von Kopf, Thorax und Hinterleib ist jedoch sehr ähnlich demjenigen der Ameise. Der weit kleinere *Dorylomimus Lujae* (Taf. V, Fig. 4) ist viel kürzer und gedrungenener, und deshalb ist auch sein Profil minder ameisen-

¹⁾ Bei *Mimeciton*, *Dorylomimus* und *Dorylostethus*, welche ebenfalls mit der kleinen Arbeiterform ihres Wirtes mimizieren, ist die Nachahmung der Ameisengestalt eine viel vollkommener und deshalb auch ihre Fühlerbildung hochgradiger ameisenähnlich.

²⁾ 114 S. 183—184 (69—70). Abbildung bei Wheeler 1900 S. 571.

³⁾ Über die Konvergenzerscheinungen zwischen den neotropischen und den afrikanischen Dorylinengästen siehe 130

⁴⁾ Beschreibung im Anhang 11.

ähnlich; bei *Dorylomimus Kohli* ist die Formenmimicry offenbar höher entwickelt als bei *Lujae*. Aber bei beiden gilt die Mimicry in der Nachahmung der Fühlerform des Wirtes, und zwar der Fühlerform derjenigen Größenstufe desselben, die der Größe des Gastes proportioniert ist. Das erste Fühlerglied von *Dorylomimus* ist schaftförmig verlängert, dem Schaft des Ameisenfühlers ähnlich; bei *Kohli* ist der Schaft länger und schlanker, bei *Lujae* kürzer und dicker, in beiden Fällen dem Schaft der betreffenden Arbeiterform, die nachgeahmt wird, entsprechend. Ebenso bilden die auf den Schaft folgenden 10 Fühlerglieder die Gestalt der Fühlergeißel ihrer Ameise nach; *Kohli* (Fig. 3) hat die schlanke Fühlergeißel der kleinen *Anomma* mit 11gliedrigen Fühlern, *Lujae* (Fig. 4) die verkürzte und verdickte Fühlergeißel der aller kleinsten *Anomma* mit nur 9gliedrigen Fühlern. Aber die Geißel des Käferfühlers ist auch bei *Dorylomimus Lujae* noch 10gliedrig, nicht 8gliedrig wie bei der Ameise; nur die Form der Geißel, nicht ihre Gliederzahl wird nachgeahmt.

Obwohl die Mimicry der Körperformen, die zwischen *Dorylomimus* und *Anomma* besteht, bei weitem nicht so vollendet ist wie zwischen *Mimiceton* und *Eciton*, so ist sie doch auch für unser Auge zweifellos vorhanden — aber nur bei der Seitenansicht des Gastes (Taf. V, Fig. 3). Betrachtet man einen *Dorylomimus Kohli* von oben (Fig. 3 a), so verschwindet sie zum größten Teil; da sieht man, daß der Hinterleib des Käfers nicht einfach gewölbt ist wie bei der Ameise, sondern einen hohen, schmalen Seitenrand besitzt; auch die Umrisse des Vorderkörpers sind bei der Oberansicht viel weniger ameisenähnlich als bei der Seitenansicht; nur die Mimicry der Fühlerbildung bleibt ungeschmälert bestehen. Die Lösung dieses Rätsels ist wohl darin zu suchen, daß der Fühlertastsinn der Ameisen bei Berührung des Käfers hauptsächlich die Profilverhältnisse der Oberseite wahrnimmt, die sich uns bei der Seitenansicht desselben zeigen. Auch bei *Mimiceton* ist die Seitenansicht des Käfers aus demselben Grunde täuschender ameisenähnlich als die Oberansicht; dasselbe gilt auch für *Dorylostethus*.

Wie steht es bei *Dorylomimus* mit der Ähnlichkeit der Färbung zwischen Gast und Wirt? Die zwei bisher bekannten Arten dieser Gattung haben einen gelben Vorderkörper mit etwas dunklerem Kopfe und einen schwärzlichen Hinterleib. *Dorylomimus Kohli* wurde von P. Hermann Kohl in größerer Anzahl in den Zügen von *Anomma Wilverthi* Em. am oberen Kongo (bei Stanleyville) gefunden, später auch von E. Luja (bei Sankuru) am unteren Kongo. Die zweite Art, *Dorylomimus Lujae* n. sp. wurde von Luja neuerdings in den Zügen von *Anomma Kohli* Wasm. bei Sankuru entdeckt. Die beiden erwähnten *Anomma* sind verschieden gefärbt. *Anomma Wilverthi* ist schwarzbraun oder braun mit hellerem Mittelkörper, die kleine Arbeiterform, die dem *Dorylomimus* an Größe entspricht, ganz rotbraun. *Anomma Kohli* ist in der größeren Arbeiterform rotbraun, in der kleineren rotgelb, stets einfarbig. Die beiden *Dorylomimus*-Arten stimmen also in der Färbung nicht mit ihren Wirten überein. Von einer ausgesprochenen Färbungsähnlichkeit wird hier niemand reden können, höchstens von einer allgemeinen, unbestimmten Färbungsähnlichkeit, wie wir sie unten auch zwischen anderen Anommagästen und ihren Wirten treffen werden. Da die *Anomma* augenlos sind, begreift es sich, weshalb der Mimicrytypus ihrer Gäste nur auf den Tastsinn, nicht überdies auf den Gesichtssinn der Ameisen berechnet erscheint.

Die mit *Dorylomimus* verwandte Aleocharinengattung *Dorylogaster* bietet ähnliche, aber von ersterer Gattung doch wieder etwas abweichende Erscheinungen einer ebenfalls auf den Tastsinn berechneten Mimicry. *Dorylogaster longipes* (138, Taf. XXXI, Fig. 4) lebt bei *Anomma Wilverthi* und steht in der Körpergröße etwas unter der kleinsten Arbeiterform des Wirtes. Die Formen von Kopf, Thorax und Hinterleib sind ausgesprochen ameisenähnlich, jene des fast ungerandeten, herzförmigen Hinterleibs ist (für unser Auge!) sogar noch anommaähnlicher als bei *Dorylomimus Lujae*. Die Fühler und Beine des nur 2 mm großen Tierchens sind jedoch extrem verlängert und weisen auf eine andere Entwicklungsrichtung hin als bei *Dorylomimus*, bei welchem die kleinste Art die kürzesten Fühler und Beine hat. Die Gründe hierfür dürften in der Verschiedenheit der Lebensweise zu suchen sein. *Dorylomimus* klettert nach P. Kohl's Beobachtungen auf den Ameisen umher und läßt sich sogar aus ihrem Munde als echter Gast füttern. *Dory-*

logaster dagegen scheint seinen Wirten nur zu Fuß zu folgen. Von einer ausgesprochenen Färbungsähnlichkeit zwischen dem graubraunen Gast und seinen Wirten kann man auch bei *Dorylogaster* nicht reden, obwohl die Färbungsverschiedenheit hier geringer ist als bei *Dorylomimus*. — Wir wenden uns jetzt von den Anommagästen zu den Dorylusgästen.

Den Mimicrytypus der Gäste von unterirdisch lebenden, blinden *Dorylus* (sensu stricto) finden wir in der Gattung *Dorylostethus* Brauns. Wir kennen bisher zwei Arten, *Dorylostethus Wasmanni* Brauns (Taf. II, Fig. 8) und *Raffrayi* Wasm., (114 S. 266 (33) und Taf. XIV (II), Fig. 20), die bei *Dorylus helvolus* L. in Südafrika leben. Die Mimicry der Körpergestalt ist bei *Dorylostethus* zwar nicht so vollkommen wie bei *Mimeciton*, aber immerhin doch so groß, daß Brauns den *Dorylost. Wasmanni* beim ersten Anblick wirklich für eine sehr kleine *Dorylus*-Arbeiterin hielt, zumal die Art seiner Bewegung durchaus mit jener der Ameise übereinstimmte. Seine Skulptur und Behaarung entspricht ebenfalls jener der kleinsten Arbeiterform von *Dorylus helvolus*. Die Formverhältnisse des *Dorylus*-Körpers sind in denjenigen von *Dorylostethus* ziemlich getreu kopiert. Sehr sonderbar ist die Kopfform dieser Gäste. Schon bei manchen Ecitongästen des Mimicrytypus, bei *Mimeciton* (Taf. II, Fig. 1) und insbesondere bei *Ecitophya* (Taf. II, Fig. 3) und *Ecitonides* (Taf. II, Fig. 6 und 7), treffen wir einen schmaleren, längeren Ameisenkopf als die betreffenden Wirte besitzen; *Dorylostethus* aber hat einen exzessiv verlängerten Kopf, der hinter den Augen ¹⁾ sogar eingeschnürt ist, wodurch beim Käfer noch ein ameisenähnlicher Körpereinschnitt mehr entsteht als bei der Wirtsameise! (Vgl. Taf. II, Fig. 8). Den Höhepunkt der Mimicry finden wir bei *Dorylostethus* (wie bei *Mimeciton*, *Ecitophya* und *Dorylomimus*) in der Fühlerbildung; namentlich die Fühlerkeule mit ihrem stark verdickten und verlängerten kolbenförmigen Endgliede ist genau der Fühlerkeule von *Dorylus helvolus* nachgebildet (vg. Taf. II, Fig. 8 und 9). Dasselbe gilt auch für *Dorylostethus Raffrayi*.

In der Färbung gleicht *Dorylostethus Wasmanni* seiner rotgelben Wirtsameise. Da dieselbe ganz unterirdisch lebt und zudem völlig blind ist, haben wir in dieser Farbenähnlichkeit keine „Mimicry“ zu sehen, sondern bloß eine gemeinschaftliche Hypogaenfärbung. Eine zweite Art derselben Gattung, *Dorylost. Raffrayi* Wasm., die bei der nämlichen Ameise später durch Raffray entdeckt wurde, ist zudem viel dunkler gefärbt, fast schwarzbraun. Die Mimicry von *Dorylostethus* ist also — ähnlich wie bei *Mimeciton* — nur auf Täuschung des Fühlertastsinnes der Wirte gerichtet. Über die Färbungsverhältnisse anderer Gäste von unterirdischen *Dorylus* werden weiter unten einige Bemerkungen folgen.

Fassen wir nun die an obigen Vertretern des Mimicrytypus der Dorylinengäste gewonnenen Ergebnisse kurz zusammen:

1. Bei jenen Dorylinen, welche nur rudimentäre Ozellen haben (*Eciton praedator* Sm.) oder ganz blind sind (*Anomma* und *Dorylus* s. str.) ist die Mimicry der betreffenden Gäste (*Mimeciton*, *Dorylomimus*, *Dorylogaster*, *Dorylostethus*) ausschließlich auf Täuschung des Tastsinnes der Wirte gerichtet.

2. Bei jenen *Eciton* dagegen, welche gut entwickelte, gewölbte Ozellen besitzen (*Eciton Burchelli*, *Schmitti* etc.) ist die Mimicry der betreffenden Gäste

¹⁾ Die Augen sind bei *Dorylost. Wasmanni* trotz seiner blassen, durchscheinenden Hypogaenfärbung groß, halbkugelig vorragend, aber völlig pigmentlos, durchscheinend. Die Zahl der Facetten jedes Auges zählte ich unter dem Mikroskop auf ungefähr 100. Die äußere Morphologie des Auges ist somit noch erhalten, obwohl es wegen seiner Pigmentlosigkeit nicht mehr zum Sehen dienen kann. Bei dem dunkelbraunen *Dorylost. Raffrayi* dagegen sind die großen, halbkugelförmigen Augen (mit ähnlicher Facettenzahl) schwarz pigmentirt.

Am merkwürdigsten sind die Augen von *Mimeciton* (26). Während die übrigen Ecitongäste des Mimicrytypus fein fazettierte und pigmentierte Netzaugen besitzen, ist bei *Mimeciton* an ihre Stelle je eine winzige, gelbe, punktförmige, ziemlich flache Ozelle getreten, welche derjenigen des Wirtes (*Eciton praedator*) gleicht, aber weiter nach vorne bis unter die Fühlerbasis in die Fühlergrube hineingerückt ist. (Vgl. Taf. II, Fig. te). Es ist dies das einzige mir bekannte Beispiel in der Ordnung der Koleopteren, daß die Netzaugen durch einfache Augen ersetzt sind und zudem nicht frei an den Seiten des Kopfes, sondern in den Fühlergruben stehen.

(*Ecitophya*, *Ecitomorpha*, *Ecitochara*, *Ecitonidia*) außerdem sekundär auch auf Täuschung des Gesichtssinnes der Wirte gerichtet.

Der erste dieser beiden Sätze bedarf, wie ich glaube, nach obigen Ausführungen keines weiteren Beweises mehr. Der zweite dagegen, der auf den Gesichtssinn der Ozellen von *Eciton* sich bezieht, soll hier noch durch weitere Belege ergänzt werden.

Betrachten wir zuerst die Gäste von *Eciton Burchelli* Westw. (*Foreli* Mayr), dessen Arbeiterform (einschließlich der Soldatenform) gut entwickelte Ozellen besitzt und oberirdisch bei Tage jagt, von den Gästen begleitet. Es ist schon auffallend genug, daß bei dieser Ameise die Gäste des Mimicrytypus von der größten bis zur kleinsten Form (*Ecitophya*, *Ecitomorpha*, *Ecitochara*) nicht bloß in Skulptur und Behaarung, sondern auch in der Färbung (mattschwarz mit braunem Hinterleib) mit der gleichgroßen Arbeiterform der Wirtsameise vollkommen übereinstimmen. Aber diese Färbungsähnlichkeit zwischen Gast und Wirt erstreckt sich hier noch weiter, nämlich auch auf die Übergangsstufen des Mimicrytypus zum indifferenten Typus (*Scotodonia*, *Tetradonia*), ja sogar auf den indifferenten Typus selbst (*Ecitopora*, *Myrmedonia*). Selbst wo die Ähnlichkeit der Skulptur fehlt, indem wenigstens der Vorderkörper glänzend ist (*Tetradonia*, *Myrmedonia*) bleibt die Ähnlichkeit der Färbung bestehen: Vorderkörper schwärzlich, Hinterleib bräunlich. Unter den 10 Staphylinidenarten, die bisher als gesetzmäßige Gäste jenes *Eciton* bekannt sind, gleichen 9 in der Färbung und Farbenverteilung der entsprechenden Größenstufe ihres *Eciton*. Der zehnte Gast, *Xenocephalus clypeatus*, macht hievon insofern eine Ausnahme, als er einfarbig dunkel rotbraun ist; seine Färbung entspricht somit nur der durchschnittlichen Helligkeitsstufe des Kolorites einer Armee jenes *Eciton* und kontrastiert mit ihr hauptsächlich nur durch den starken Glanz seines riesigen Halsschildes (Schutzdaches). Da *Xenocephalus* zum Trutztypus gehört und durch sein Schutzdach gegen die Angriffe der Wirte hinreichend gedeckt ist, muß seine mehr allgemeine Färbungsähnlichkeit mit den Wirten wohl nicht so sehr auf den Schutz gegen die Ameisen bezogen werden wie bei den Gästen des Mimicrytypus und des indifferenten Typus. Wir werden daher auch im folgenden die farbige Ähnlichkeit zwischen *Xenocephalus*-Arten und ihren *Eciton* gesondert zu betrachten haben.

Wenn die einfachen Augen von *Eciton Burchelli* nicht auch für Färbungsunterschiede empfänglich wären, so erschiene es schwer verständlich, weshalb bei diesem *Eciton* alle Gäste des Mimicrytypus und des indifferenten Typus ihren Wirten so genau, bis auf die Farbenverteilung, gleichen. Zum Schutz gegen äußere Feinde würde auch jene allgemeine, unbestimmte Ähnlichkeit der Färbung genügen, die zwischen den Anommagästen und ihren Wirten besteht (siehe unten).

Ganz dieselbe Erscheinung wie bei *Eciton Burchelli* treffen wir auch bei *Eciton quadriglume* Halid., der ebenfalls gut entwickelte, gewölbte Ozellen besitzt und auch bei Tage oberirdisch jagt. Die Arbeiterinnen sind einfarbig mattschwarz, nur die Soldaten haben einen roten Kopf. Auch hier gleichen alle bisher bekannten 6 Gastarten aus der Familie der Staphyliniden in der Färbung den schwarzen Arbeiterinnen. Nicht bloß der Gast des Mimicrytypus (*Ecitoxenia*) sondern auch die *Tetradonia*- und *Ecitopora*-Arten, welche bei *Eciton quadriglume* leben, sind dunkler gefärbt als die Arten der nämlichen Gattung bei *Eciton Burchelli*. In der Skulptur stimmen sie mit der gleichgroßen Arbeiterform der Wirtsameise in derselben Weise überein, wie oben bei den Gästen von *Eciton Burchelli* bemerkt wurde. Die beiden *Xenocephalus*-Arten (*Schmalzi* und *limulus*), die bei *Ec. quadriglume* leben, sind die dunkelsten Arten ihrer Gattung, tief schwarz, aber stark glänzend im Gegensatz zu den Ameisen und ihren übrigen Gästen. Die Gäste von *Eciton quadriglume* bestätigen somit vollständig die bei den Gästen von *Ec. Burchelli* gewonnenen Ergebnisse. Da beide *Eciton*arten oberirdisch ihre Raubzüge veranstalten, ist es nicht angängig, die dunklere Färbung der Gäste von *quadriglume* im Vergleich zu jenen von *Burchelli* durch „äußere Lichteinflüsse“ zu erklären, zumal die Gäste von *Eciton praedator* (siehe unten) dieser Erklärung direkt widersprechen.

Auch bei *Eciton legionis* Sm., der ebenfalls gut entwickelte, gewölbte Ozellen besitzt und ebenfalls bei Tage oberirdisch wandert, gleichen alle bisher entdeckten 4 Gastarten in der Färbung ihren Wirten,

welche hellrotbraun oder gelbbrot sind. *Teratosoma longipes* Lew. (114 S. 250 (36) und Taf. XIV (11), Fig. 17) ist ein Histeride aus der Gruppe der *Hetaeriini*, dessen stark entwickelte Thoraxgruben und gelbe Haarbüschel auf eine hohe Stufe der Symphilie hinweisen; seine rotbraune Färbung ist daher, wie bei allen *Hetaeriini*, eine Symphilienfärbung und hat mit Mimicry nichts zu tun. Dagegen ist bei *Ecitodulus crassicornis* und *Myrmedonia Goeldii* die rotgelbe Färbung wohl als eine auf den Gesichtssinn der Ameisen berechnete Mimicry zu deuten. *Xenocephalus Goeldii*, von welchem 15 Stück aus zwei verschiedenen Staaten Brasiliens (aus Rio de Janeiro von A. Göldi und aus S. Catarina von J. P. Schmalz) mir vorlagen, ist ebenfalls hellrotgelb, die hellste aller bisher bekannten Arten von *Xenocephalus*. An eine Hypogäenfärbung, die auf dem Mangel von Lichteinflüssen beruht, kann man hier wegen der oberirdischen Wanderungen von *Eciton legionis*,¹⁾ die von jenen Gästen begleitet sind, nicht denken. Also müssen wir die rotgelbe Färbung jener Gäste wenigstens bei *Ecitodulus* und der *Myrmedonia*, wo auch die Farbenverteilung mit jener des Wirtes übereinstimmt, als Mimicry erklären, die zum besseren Schutze gegen die eigenen Wirte dient, während die Ähnlichkeit des Kolorites zwischen *Xenocephalus Goeldii* und *Eciton legionis* vorzugsweise zum Schutze gegen äußere Feinde dienen dürfte.

In den Südstaaten Nordamerikas treffen wir mehrere mit *Eciton legionis* verwandte Arten, die hell rotbraun oder rotgelb sind und gut entwickelte, gewölbte Ozellen besitzen: *Eciton Schmitti* Em., *californicum* Mayr subsp. *opacithorax* Em. und *carolinense* Em. Alle ihre Gäste aus den Aleocharinengattungen *Ecitonidia*, *Ecitoxenidia*, *Ecitonusa* und *Ecitopora* gleichen in der Färbung auffallend ihren Wirten! Am ausgesprochensten ist die Mimicry des Kolorites bei *Ecitonidia Wheeleri*, dem obenerwähnten Gast des Mimicrytypus (oben, S. 57), dessen Farbenverteilung der entsprechenden Arbeiterform von *Eciton Schmitti* nachgebildet erscheint.

Ob diese nordamerikanischen *Eciton* oberirdische Züge veranstalten, ist noch zweifelhaft. Wheeler²⁾ berichtet, daß es bei *Eciton Schmitti* nicht der Fall sei, wenigstens im Winter und Frühling. Immerhin deutet die gute Entwicklung der Ozellen dieser Arten darauf hin, daß sie nicht rein unterirdisch leben. Die Ähnlichkeit des Kolorites, die zwischen ihnen und ihren Gästen aus der Kurzflüglerfamilie besteht, ist meines Erachtens auch hier eine auf den Gesichtssinn der Ozellen von *Eciton* wirkende „echte Mimicry.“

Vergleichen wir, um uns hiervon zu überzeugen, die Färbung der Gäste solcher brasilianischer *Eciton*, die gut entwickelte Ozellen besitzen (*Eciton Burchelli*, *quadriglume*, *legionis*) mit der Färbung der Gäste jener brasilianischen *Eciton*, die rudimentäre (höchstens punktförmige und ganz flache) Ozellen haben. Bei ersteren fanden wir Gleichfarbigkeit zwischen Gast und Wirt als allgemeines Gesetz, bei letzteren ist das Gegenteil davon der Fall.

Eciton praedator Sm. ist die häufigste brasilianische *Eciton*art, welche trotz ihrer rudimentären Ozellen auch bei Tage häufig oberirdisch jagt. Ihre Färbung ist schwarzbraun bis schwarz, ziemlich glänzend. Unter ihren 13 bisher bekannten Gastarten aus der Familie der Staphyliniden sind 10 hell oder bunt gefärbt, nur 3 stimmen mit der dunklen Färbung ihres Wirtes überein. Von diesen letzteren gehören einer zum Symphilentypus (*Ecitogaster Schmalzi*), zwei zum Trutztypus (*Xenocephalus Schuppi* und *trilobita*). Dagegen zählen die mit ihrem Wirt nicht gleichfarbigen Arten zum Mimicrytypus (*Mimeciton*, *Ecitonilla*, *Ecitonides*³⁾) oder zum indifferenten Typus (*Ecitonia*, *Ecitophila*, *Phileciton*). Hier ist also das Gesetz der Färbungsgleichheit zwischen Gast und Wirt, das wir bei den Gästen von *Eciton Burchelli* und *quadriglume* fanden, geradezu auf den Kopf gestellt!

¹⁾ Bates (The Naturalist on the river Amazons, Ed. Clodd 1892 p. 356) bemerkt schon 1863, daß *Eciton legionis* auf offenen Plätzen seine Jagdzüge veranstaltet, während die meisten übrigen *Eciton* für ihre Expeditionen bei Tage das dichte Gebüsch bevorzugen. Die Beobachtungen von Göldi und Schmalz bestätigen die oberirdische, photophile Lebensweise von *Eciton legionis* und seiner Gäste.

²⁾ The female of *Eciton Sumichrasti* etc. 1900, p. 570.

³⁾ Vgl. Taf. II, Fig. 6 und 7; eine neue Art (*Ecitonides Fiebrigi*) wird im Anhang II beschrieben.

Ich vermag mir diese Tatsache nur daraus zu erklären, daß *Eciton*-Arten mit gut entwickelten, gewölbten Ozellen auch die Färbung ihrer Gäste wahrzunehmen vermögen, während *Eciton*-Arten mit rudimentären Ozellen dazu nicht mehr imstande sind; sie dürften höchstens noch für Helligkeitsunterschiede (Wechsel von Licht und Dunkelheit oder Schatten) in ihrer Umgebung empfänglich sein.

Die dunkle, schwarzbraune Färbung der beiden *Xenoccephalus*-Arten, die bei *Eciton praedator* leben, bietet keinen Gegenbeweis, da es sich um Gäste des hochgradigsten Trutztypus handelt, die gegen die Angriffe der Ameisen anderweitig geschützt sind.

Gäste von *Eciton coecum*, der gleichfalls nur rudimentäre Ozellen besitzt, aber nur selten oberirdisch frei jagt,¹⁾ sind noch zu wenige bekannt, um ein allgemeines Urteil über ihre Färbungsverhältnisse zu ermöglichen. *Ecitonides longiceps*, der durch seinen exzessiv verlängerten Kopf und seine Fühlerbildung dem Mimicrytypus angehört, ist graugelb, nicht rot wie seine Wirte. Dagegen gleicht *Xenoccephalus rufus* n. sp.²⁾, der bei *Eciton coecum* zu Rio Grande (Südbrasilien) entdeckt wurde, im Kolorite seinem *Eciton*, wie das auch für die *Xenoccephalus*-Arten bei *Eciton praedator* der Fall ist.

Von *Eciton rapax* Sm., einer großen Art mit sehr gut entwickelten Ozellen, deren Arbeiter scharf zweifarbig sind (glanzlos schwarz mit hellgelbem Hinterleibe) ist bisher nur eine Gastart bekannt, nämlich ein sehr großer *Xenoccephalus (gigas* n. sp.³⁾, Taf. V, Fig. 6), der ganz rotbraun ist. Von einer „Nachahmung des Kolorites der Wirte“ kann bei dieser Färbung des Gastes offenbar keine Rede sein. Er ist allerdings viel heller gefärbt als die schwarzen *Xenoccephalus (Schmalzi* und *limulus*), die bei dem schwarzen *Eciton quadriglume* leben; aber auf eine Täuschung des Gesichtssinnes der *Eciton*-Ozellen kann eine derartige unbestimmte Ähnlichkeit der Färbung, wie sie zwischen dem riesigen *Xenoccephalus gigas* und *Eciton rapax* besteht, unmöglich berechnet sein, während dies bei den Gästen des Mimicrytypus und des indifferenten Typus, die bei *Eciton Burchelli* und *quadriglume* leben, der Fall war, bis zu den kleinsten Vertretern jener Typen hinab. Dieses Beispiel bestätigt also, daß wir die Färbungsverhältnisse von *Xenoccephalus* anders beurteilen müssen als jene der Gäste anderer morphologisch-biologischer Typen von *Eciton*-Gästen.

Fassen wir die obigen Ergebnisse bezüglich der zum Trutztypus gehörigen *Xenoccephalus*-Arten zusammen, so sehen wir, daß ihre Färbung der durchschnittlichen Helligkeitsstufe des Kolorites ihrer Wirte entspricht, mag nun die betreffende *Eciton*-Art gut entwickelte Ozellen haben (*Eciton Burchelli*, *quadriglume*, *rapax*, *legionis*) oder rudimentäre (*Eciton praedator* und *coecum*). Dr. E. A. Goeldi, Andreas Goeldi, J. P. Schmalz, und andere meiner brasilianischen Korrespondenten haben mir brieflich wiederholt mitgeteilt, daß die *Xenoccephalus*-Arten mitten in den Zügen ihrer Wirte marschieren, während die Gäste des indifferenten Typus (*Ecitopora* usw.) mehr die Flanken des Zuges begleiten. Eines Schutzes gegen die Ameisen selbst durch eine Färbungsmimikry bedarf der Schutzdachtypus von *Xenoccephalus* nicht. Die farbige Ähnlichkeit, die trotzdem zwischen *Xenoccephalus* und seinen Wirten in bezug auf die Helligkeitsstufe des Kolorites besteht, ist daher wahrscheinlich auf den Schutz gegen äußere Feinde berechnet, welche den *Eciton*-Zügen als Insektenfresser folgen, wie die *Fomicariidae* (Ameisendrosseln) es tun. Nach Belt nähren sich letztere von den durch die Wanderameisen aufgeschreckten Insekten, nach Bates dagegen von den Ameisen selbst. Im ersteren Falle könnte auch für die Gäste des Trutztypus ein gewisser Schutz darin liegen, daß ihre Färbung nicht in scharfem Kontraste zu derjenigen ihrer Wirte steht. Obwohl gegen diese Erklärung manche Einwände erhoben werden können — z. B. aus dem

¹⁾ Nach den brieflichen Mitteilungen von Herrn J. P. Schmalz (S. Catarina) baut *Eciton coecum*, wenn die Ameisen im hellen Sonnenschein (nicht im schattigen Gebüsch) ihre Raubzüge veranstalten, gewölbte Gänge aus Erde und bewegt sich mit seinen Gästen dann nur in diesen. Diese schwachsichtigste der oberirdisch jagenden *Eciton*-Arten scheint also auch lichtscheuer zu sein als die übrigen Verwandten. Wheeler (Ants of Texas, New Mexico and Arizona, 1908, p. 409) berichtet, daß diese Art in Texas unterirdisch lebe und in Gängen dicht unter der Erdoberfläche jage.

²⁾ Beschreibung im Anhang II.

³⁾ Beschreibung im Anhang II.

starken Glanze von *Xenocephalus*, der sie unter glanzlosen *Ecton* (*Burchelli*, *quadriglume*, *rapax*) leicht verraten müßte, während er unter glänzenden *Ecton* (*praedator*, *coecum*, *legionis*) minder verräterisch ist — so finde ich für die Färbungsverhältnisse von *Xenocephalus* doch einstweilen keine andere Deutung. Bestätigt wird sie dadurch, daß auch zwischen den blinden, oberirdisch jagenden *Anomma* und ihren Jagdgästen eine allgemein gehaltene, unbestimmte Färbungsähnlichkeit sich findet, die nicht auf den Gesichtssinn der Ameisen berechnet sein kann, aber auch nicht auf äußere Lichteinflüsse zurückführbar ist.

Berücksichtigen wir noch kurz die farbige Ähnlichkeit, die zwischen altweltlichen Dorylinengästen und ihren Wirten (*Dorylus*, *Anomma* und *Aenictus*) besteht. Die Wirte sind hier völlig blind. Wir dürfen also in keinem Falle eine Mimicry annehmen, die auf die Täuschung des Gesichtssinnes der Ameisen angelegt wäre. Tatsächlich treffen wir hier auch keine Ähnlichkeit der Färbung, die nicht auf anderem Wege viel einfacher erklärlich ist.

Die bei ganz unterirdisch lebenden *Dorylus* s. str. (und *Aenictus*) lebenden Staphyliniden haben teils die gelbrote Hypogäenfärbung ihrer Wirte, die durch die unterirdische Lebensweise bedingt wird, teils sind sie dunkler gefärbt als ihre Ameisen und gleichen ihnen in der Färbung nicht. Sogar in ein und derselben Gastgattung des Mimicrytypus, *Dorylostethus*, finden wir eine rotgelbe und eine schwarzbraune Art (siehe oben S. 59). Gelbrote Hypogäenfärbung besitzt auch die durch ihren blattförmigen Trutztypus (siehe oben S. 54) ausgezeichnete Gattung *Trilobitideus* Raffr., die in zwei Arten (*mirabilis* Raffr. und *paradoxus* Wasm.) bei *Dorylus helvolus* unterirdisch lebt, während eine dritte Art (*insignis* Wasm., Taf. V, Fig. 5) zu den oberirdisch jagenden *Anomma* (*Wilverthi*) übergegangen ist. Gelbrot sind auch *Myrmedonia dorylina* bei *Dorylus helvolus* und *Aenictonia cornigera* bei *Aenictus Eugeni*. Dagegen sind zwei andere Gäste von *Dorylus helvolus*, *Pygostenus Raffrayi* und *Doryloxenus cornutus*, pechbraun, viel dunkler als ihre Wirte. Beide gehören zu Gattungen, die sehr zahlreiche Anommagäste umfassen; ihre Anpassung an die unterirdische Lebensweise ¹⁾ bei *Dorylus* ist daher wahrscheinlich erst späteren Ursprungs. Jedenfalls zeigen diese Beispiele, daß von einer gesetzmäßigen Ähnlichkeit der Färbung zwischen den Gästen der unterirdisch lebenden blinden Dorylinen und ihren Wirten keine Rede sein kann.

Bei den Gästen der oberirdisch jagenden „Treiberameisen“ *Anomma*²⁾, deren Züge von zahlreichen Arten und noch viel zahlreicheren Individuen der verschiedensten dorylophilen Staphy-

¹⁾ *Pygostenus Raffrayi* wurde von H. Brauns gelegentlich auch dann unter Steinen gefunden, wenn die *Dorylus* nicht dort, sondern tiefer unten waren; er scheint also häufiger nach oben zu kommen als seine Wirte.

²⁾ Ich sage „oberirdisch jagenden“ nicht „oberirdisch wandernden“, weil man bei *Anomma* die Jagdzüge sorgfältig unterscheiden muß von den Wanderzügen, die nur dem Nestwechsel dienen. Savage (On the habits of the „Drivers“ or visiting Ants of Westafrika in Trans. Ent. Soc. London V, 1847—49, p. 1—15) berichtet, daß die Treiberameisen, wenn sie bei Tage ziehen, bedeckte Gänge aus Erde bauen. J. Vosseler (Der Pflanze 1905 Nr. 19, S. 289—305, und Insektenbörse 1906, Nr. 20 u. 25) berichtet aus Deutsch-Ostafrika über *Anomma modesta* Gerst., daß die dem Nestwechsel dienenden Wanderzüge hauptsächlich während der Nacht erfolgen, und zwar in einem laugen, an freien Stellen bedeckten Tunnel, den sie auch während des Tages benutzen können, ohne ihre Brut dem Lichte aussetzen. Dagegen laufen von dem Anommanest aus ringsum gereinigte Straßen nach allen Richtungen, die den oberirdischen Jagdzügen derselben Ameise dienen. Ähnliches berichtet auch E. Luja (158) über *Anomma Wilverthi* am unteren Kongo. In der Nähe des umfangreichen Erdnestes führen ringsum unterirdische Gänge in geringer Tiefe nach allen Richtungen. Aus einem dieser Gänge bricht dann die zu einem Jagdzug ausgehende Armee mit ihren begleitenden Jagdgästen hervor, um oberirdisch auf der Insektenjagd weiterzuziehen. Daher trifft man auch bei hellem Tage die *Anomma* auf ihren Jagdzügen oberirdisch an. P. Kohl beobachtete diese Expeditionen am oberen Kongo (bei Stanleyville) häufig (138, S. 660—669), besonders bei *Anomma Wilverthi* (aber auch bei *A. Burmeisteri* Var. *rubella*). Während die Gäste des Mimicrytypus (*Dorylominus*), des Symphilitypus (*Sympolemon*) und des Trutztypus (*Pygostenus* etc.) im Ameisenzuge selber sich finden, *Sympolemon* oft pfeilschnell dahinschießend, *Doryloxenus* auf dem Hinterleibe der Ameisen reitend usw., bilden die *Myrmedonia*-ähnlichen Gäste des indifferenten Typus großenteils die Nachhut des Beutezuges von *A. Wilverthi* (P. Kohl). Wie groß die Zahl dieser Jagdgäste manchmal ist, darüber geben die Funde von P. Kohl und E. Luja ebenfalls interessante Aufschlüsse. Oberirdische Jagdzüge von *Anomma rubella* traf Luja auch bei Muramballa am Zambesi. Dagegen erscheint *Anomma Kohli* mit seinen Gästen nach den Be-

liniden begleitet werden, treffen wir als durchschnittliche Regel eine allgemein gehaltene, unbestimmte Ähnlichkeit des Kolorites zwischen Gast und Wirt, dagegen keinen einzigen Fall von genauerer Nachahmung der Färbung einer bestimmten Anommaart oder einer bestimmten Größenstufe ihrer Arbeiterform. Unter den mehr als 30 Kurzflüglerarten (aus 15 Gattungen), die als gesetzmäßige Gäste von *Anomma Wilverthi* Em. durch Pater H. Kohl und Herrn E. Luja am belgischen Kongo in den Armeen dieser Ameise entdeckt wurden, sind die meisten dunkler bis heller braun in verschiedenen Abstufungen oder Mischungen beider Färbungen, ähnlich wie dies auch bei den Wirten selbst der Fall ist. Manche *Pygostenus* (*Kohli*, *laevicollis*, *pubescens* etc.) sind zudem sehr variabel in der Färbung. Am konstantesten und zugleich am wirtsähnlichsten koloriert ist der dunkelrotbraune *Sympolemon anommatis*, der zum Symphilentypus gehört und dessen Kolorit eine dunkle Symphilenfärbung darstellt. Eine Färbungskopie der gleichgroßen (6—7 mm langen) Form seiner Wirtsameise ist jedoch auch hier nicht vorhanden, da letztere einen helleren Mittelkörper besitzt. Am weitesten von der Färbung seines Wirtes weicht gerade der höchste Vertreter des Mimierytypus *Dorylomimus Kohli* ab (siehe oben S. 58), indem er zweifarbig gelb und schwarz ist im Gegensatz zu den einfarbigen kleinen Arbeiterinnen. Die allgemeine Färbungsähnlichkeit, die namentlich bei den zahlreichen Gästen des indifferenten Typus und des Trutztypus von *Anomma Wilverthi* sich findet, beschränkt sich offenbar nur darauf, auffallende Färbungscontraste zwischen Gast und Wirt zu vermeiden. Dasselbe gilt auch für die bisher bekannten Gäste von *Anomma Burmeisteri* Shuck. und *Anomma Kohli* Wasm.

Vergleichen wir hiemit die genaue Färbungsmimicry, die zwischen den Gästen von *Eciton Burchelli*, *quadriglume* etc. und ihren Wirten besteht, so erhalten wir den Eindruck, daß die Färbungsverhältnisse der Anommagäste ganz andere sind. Ihre allgemeine unbestimmte Färbungsähnlichkeit mit den Wirten scheint nur auf den Schutz gegen äußere Feinde berechnet; extreme Abweichungen der Gastfärbungen von der Wirtsfärbung könnten leicht die Aufmerksamkeit von insektenfressenden Vögeln usw. auf die wehrlosen Käfer lenken und ihnen dadurch verderblich werden. Dies ist der einzige Angriffspunkt, den die Selektion an der Färbung der Gäste von oberirdisch jagenden blinden Wanderameisen finden kann.

Die obigen Bemerkungen beziehen sich auf die Koloniegäste oder Jagdgäste von *Anomma*, welche die Jagdzüge ihrer Wirte regelmäßig begleiten. Neuerdings wurde von Herrn E. Luja jedoch auch eine beträchtliche Zahl von Nestgästen des *Anomma Wilverthi* bei Sankuru am unteren Kongo entdeckt,¹⁾ und zwar in mehreren verschiedenen Nestern in verschiedenen Jahren. In den oberen

obachtungen von P. Kohl (138 S. 669) und E. Luja viel seltener auf der Oberfläche; aber auch diese Art jagt nicht rein unterirdisch wie *Dorylus helvolus* nach den Beobachtungen von Brauns und Raffray.

Auch bei *Eciton* müssen wir Jagd- und Wanderzüge unterscheiden, wie schon Belt (The Naturalist in Nicaragua 1888 p. 24) für *Eciton hamatum* bemerkt hat. Bei *Anomma* treten die Unterschiede beider Zugarten jedoch viel bedeutender hervor, weil hier die einen oberirdisch, die andern unterirdisch oder wenigstens in größtenteils bedeckten Galerien erfolgen.

¹⁾ Vgl. 158. Dasselbst findet sich auch Luja's Bericht über die Nester von *Anomma Wilverthi*. Die Nester von *Anomma molesta* in Deutsch-Ostafrika hat bereits J. Vosseler 1905 entdeckt (Siehe oben S. 63, Anm. 2.) Es handelt sich hier nicht bloß um temporäre Schlupfwinkel für die Ameisen und ihre Brut, wie sie von W. Müller für *Eciton Burchelli* (*Foreli*) schon 1886 (Kosmos I. S. 85) beschrieben wurden (siehe auch 4; die Ameise ist nicht *Eciton hamatum* F.) und für *Eciton hamatum* F. von Belt bereits 1874 (The Naturalist in Nicaragua 2. Ed. 1888, p. 24—26), sondern um eigens angelegte temporäre Erdnester, die wochenlang bewohnt werden. Erdnester, die als Dauernester dienen, sind bei *Eciton praedator* Sm. von Rengger 1835 (Reise nach Paraguay), von H. v. Jhering 1894 (Ameisen v. Rio gr. d. Sul, Berl. Ent. Ztschr. S. 383), und von Badariotti 1889 und 1890 (bei Rio de Janeiro, siehe 16 S. 302 und 315) beobachtet. Wenn *Eciton Schmitti* Em. in Texas, wie Wheeler (1900, The female of *Eciton Samichrasti* etc., p. 570) annimmt, nicht wandert, so sind dessen Erdnester unter Steinen ebenfalls als Dauernester zu betrachten im Gegensatz zu den Wandernestern der meisten übrigen *Eciton*. Bei *Eciton praedator* Sm. sind einige Gäste (*Ecitophila omnivora*, *Ecitonía Badariotti* und *salesiana*, *Coluocera ecitonis*) bisher nur als Nestgäste, nicht als Jagdgäste (wie *Mimeciton* und die übrigen Gäste dieses *Eciton*) gefunden worden (16 S. 302 und 42 S. 158).

Erdschichten der am Fuße von Bäumen im Gebüsch liegenden umfangreichen Nester dieser Treiberameise fand er zahlreiche Staphyliniden, ferner koprophage Lamellikornier, Histeriden usw.¹⁾, die sich von den Abfällen der dort zusammengeschleppten Jagdbeute der Ameisen ernähren. Manche dieser Arten sind wohl nur zufällige Gäste, andere trifft man nur in den Anommanestern. Vergleichen wir diese Nestgäste mit den obenerwähnten Koloniegästen oder Jagdgästen (die daheim in der Tiefe des Nestes unter den Ameisen selbst sich aufhalten), so bemerken wir folgende Unterschiede.

Erstens. Nur bei den Koloniegästen (Jagdgästen) finden sich die erwähnten vier Anpassungstypen der Dorylinengäste, der Symphilitypus, der auf Täuschung des Tastsinnes berechnete Mimierytypus, der indifferente Typus und der durch Anpassung an die dorylophile Lebensweise erworbene Trutztypus. Bei den Nestgästen dagegen ist unter den Staphyliniden nur der indifferente Typus vertreten. Die Trutzgestalt der koprophagen Lamellikornier und Histeriden erscheint ferner hier nur als erblicher Familientypus der betreffenden Formen, nicht als spezieller Anpassungstypus. Ausgenommen ist vielleicht nur eine histeridenförmige Koprophagengattung (*Caccobius* Thoms.?), die von P. Kohl auch in den Zügen von *A. Wilverthi* angetroffen wurde. Zweitens. Während bei den Koloniegästen (Jagdgästen) eine allgemein gehaltene farbige Ähnlichkeit zwischen Gast und Wirt besteht, fehlt dieselbe bei den Nestgästen. Ausgenommen ist hievon nur eine sehr große (10 mm lange) gelbbraun und schwarz gefärbte *Myrmedonia* (*M. scorpio* n. sp.), welche der häufigste Nestgast dieser Ameise ist. Da die Nestgäste bei dem oftmaligen Nestwechsel von *Anomma* ihren Wirten zu dem Neste, das sie in einem neuen Jagdgebiet anlegen, folgen müssen, so ist diese Färbungsähnlichkeit der größten *Myrmedonia* mit ihren Ameisen wahrscheinlich zum Schutze gegen den Gesichtssinn von Insektenfressern dienlich und ebenso wie die allgemeine Ähnlichkeit des Kolorites zwischen den Jagdgästen von *Anomma* und ihren Wirten als eine zur Täuschung äußerer Feinde erworbene Mimiery aufzufassen.²⁾

Es ist keine leichte Aufgabe, aus der großen Mannigfaltigkeit der Färbungsercheinungen bei den Dorylinengästen die Gesetzmäßigkeiten herauszuschälen, die ihnen zugrunde liegen. Ich glaube jedoch, daß dieselben in Übereinstimmung sind mit den oben (S. 59) aufgestellten Sätzen über den Mimierytypus bei den Dorylinengästen.

Was sich aus diesen Untersuchungen ergibt bezüglich der Sinnesfähigkeiten der Dorylinen, möge hier kurz zusammengefaßt werden:

1. Der Hauptsinne ist bei sämtlichen Dorylinen der Fühler-tastsinne, auch für ihren Verkehr mit den Gästen. Dies folgt aus der Tatsache, daß der Mimierytypus der Dorylinengäste stets primär auf den Tastsinn der Ameisenfühler berechnet ist, beginnend mit Nachahmung von Skulptur und Behaarung des Wirtes, fortschreitend zur Formenähnlichkeit der Körperteile von Gast und Wirt und gipfend in der Gleichheit der Fühlerbildung beider. Diese Tastmimiery findet sich in ausgeprägter Form sowohl bei Gästen solcher Dorylinen, welche gar keine Augen oder nur rudimentäre Ozellen haben (bei *Mimeciton*, *Dorylominus*, *Dorylostethus*) als auch von solchen *Eciton*, welche gut entwickelte Ozellen besitzen (bei *Ecitonophya*, *Ecitomorpha*, *Ecitonidia*), erreicht aber den höchsten Grad, besonders was die Ähnlichkeit der Fühler-

¹⁾ Die Beschreibung der Arten wird später erfolgen.

²⁾ Auffallend ist die große Zahl unausgefärbter, frischentwickelter Exemplare von *Myrmedonia scorpio*, die sich in den Sendungen von Luja findet. Diese Käfer machen offenbar ihre ganze Entwicklung in den Nestern von *Anomma Wilverthi* durch. Sind die Ameisen unterdessen in ein anderes Nest gezogen, so müssen die Käfer, sobald der von den Wirten zurückgelassene Beutevorrat erschöpft ist, den Spuren von *Anomma* folgen, bis sie deren neues Nest finden.

Der Nestwechsel erfolgt nach Vosseler bei der „Siafu“ (*Anomma molesta*) alle 8 bis 10 Tage. Bei *Anomma Wilverthi* dagegen wird nach Lujas brieflichen Mitteilungen das Nest nur etwa alle 2 oder 3 Wochen gewechselt. So traf er z. B. am 10. Januar 1908 ein ungefähr 8 Tage altes Nest mit den gewöhnlichen obenerwähnten Nestgästen; erst am 21. Januar, nach einer regnerischen Nacht, fand ein abermaliger Nestwechsel statt (Brief an Herrn V. Ferrant vom 4. Febr. 1908). Hieraus begreift sich leichter die große Zahl frischentwickelter Exemplare von *Myrmedonia scorpio* in diesen Nestern.

bildung von Gast und Wirt betrifft, bei ersteren. Dagegen sind bei Gästen des *Mimicrytypus* solcher Ameisen, die facettenreiche Netzaugen besitzen, keine Fälle von ausgeprägter Tastmimicry bekannt.¹⁾ Bei ihnen erscheint die passive Mimicry vielmehr aus Gesichtselementen als aus Tastelementen zusammengesetzt, indem die Mimicry mit Ähnlichkeit der Färbung zwischen Gast und Wirt beginnt und in einer auf optischer Täuschung (Lichtreflexe) beruhenden Ähnlichkeit der Gestalt zwischen beiden gipfelt (*Lomechusini*). Wir dürfen daraus wohl schließen, daß die Dorylinen, auch die mit gewölbten Ozellen ausgestatteten, in noch höherem Grade „Tasttiere“ sind als die mit Netzaugen versehenen Ameisen, welche man wenigstens in bezug auf die passive Mimicry ihrer Gäste als „Gesichtstiere“ bezeichnen könnte.²⁾

2. Trotzdem dürfen wir auch den Gesichtssinn der Ozellen von *Eciton* nicht unterschätzen. Die genaue Färbungsmimicry, die bei Gästen von *Eciton* mit gut entwickelten Ozellen zu der Formenmimicry (Tastmimicry) hinzutritt, läßt sich nur dadurch erklären, daß die Ozellen auch die Färbung kleiner Objekte in der Nähe zu erkennen vermögen. Da sie zugleich auch die Bewegung derselben Objekte wahrnehmen, so ist es klar, daß wir den einfachen Augen von *Eciton* auch einen gewissen Grad von Gestaltwahrnehmung ihrer Gäste zuschreiben müssen. Von welcher Beschaffenheit diese „Umrißwahrnehmung“ ist, darüber geben uns die Gäste des Mimicrytypus keinen Aufschluß, da ihre Formennachahmung den Charakter einer Tastmimicry trägt. Jedenfalls bieten sie uns keine Beispiele einer auf optischer Täuschung durch Lichtreflexe beruhenden Gestaltmimicry, wie sie bei den Gästen des Mimicrytypus von Ameisen, die mit facettenreichen Netzaugen ausgestattet sind, sich findet.

3. Alle farbigen Ähnlichkeiten, die uns zwischen Gästen augenloser oder nur mit rudimentären Ozellen versehener Dorylinen und ihren Wirten begegnen, lassen sich ohne Bezugnahme auf einen Gesichtssinn der Ameisen erklären, teils als Hypogäenfärbung (Gäste von *Dorylus* s. str.), teils als eine auf Täuschung des Gesichtssinnes äußerer Feinde berechnete Mimicry (*Xenocephalus*, Anommagäste).

3. Die Mimicry bei Proctotrypiden.³⁾

Es wäre ohne Zweifel von Interesse, wenn es gelänge nachzuweisen, daß auch bei solchen europäischen Ameisen, welche nahezu blind sind, die Mimicry der Gäste eine Form annimmt, welche derjenigen des Mimicrytypus der Gäste von *Eciton praedator* und *Dorylus helvolus* sich nähert. Ein solches Beispiel bietet sich in der Tat bei einer kleinen Proctotrypide, welche ich als *Solenopsis imitatrix* beschrieben habe (siehe im Anhang und Tafel III.), weil sie als gesetzmäßiger Gast bei *Solenopsis fugax* lebt und dieselbe nachahmt. Da in diesem Falle Gast und Wirt zu derselben Insektenordnung (Hymenopteren) gehören und daher die als „Wespentaille“ bekannte Körperform bereits von vorneherein beiden zukommt, während sie bei den obigen myrmekophilen Käfern einen Anpassungscharakter darstellt, müssen wir bei Erforschung der Mimicry jener *Solenopsis* mit großer Vorsicht vorgehen, um nicht solche Eigentümlichkeiten, welche ein biologisch indifferentes morphologisches Erbstück sind, irrtümlich als Anpassungscharaktere an die myrmekophile Lebensweise zu deuten. Es können deshalb nur jene Momente in Betracht kommen, in denen die gewöhnliche Proctotrypiden-Gestalt in eine Myrmeciden-Gestalt sich verwandelt hat.

¹⁾ Ich spreche hier speziell von den myrmekophilen Koleopteren. Die Myrmekoidie der Färbung und Gestalt, die wir bei manchen in Gesellschaft von Ameisen lebenden Orthopteren und Heteropteren finden (bei *Myrmecophana*, *Phyllosirtus*, *Myrmoplasta*, *Systellonotus* etc.) scheint hauptsächlich auf Täuschung des Gesichtssinnes äußerer Feinde berechnet, zumal jene Gesellschafter meist außerhalb der Ameisennester leben; in anderen Fällen (bei myrmekophagen Arten) dürfte sie auch zum leichteren Nahrungserwerb dienen. Vgl. 51, S. 428—429.

²⁾ Selbstverständlich soll damit nicht geleugnet werden, daß bei allen Ameisen die allgemeine biologische Bedeutung des Tastsinnes (bezw. des Geruchstastsinnes) der Fühler eine viel wichtigere ist als jene des Gesichtssinnes.

³⁾ Oder *Serphiden*, wie sie nach J. J. Kieffers Mitteilung jetzt heißen.

Die genannte kleine Proctotrypide hatte ich im Frühling 1884 bei Exaten (Holland) in einer *Solenopsis*-Kolonie, die mit einer Kolonie von *F. rufibarbis* ein zusammengesetztes Nest bildete, zum ersten Mal gefunden. Einige Beobachtungen über ihr Verhältnis zu *Solenopsis* wurden bereits früher (21 S. 25 ff.) mitgeteilt. Das einzige Exemplar, das noch in meiner Sammlung sich befand, sandte ich damals an den Hymenopterologen Prof. A. Förster (Aachen), bei dessen in demselben Jahre erfolgten Tode es in eine andere Sammlung überging. Förster hatte mir bloß mitgeteilt, daß das Tier zu einer neuen mit *Diapria* nahe verwandten Gattung gehöre. Da ich diesen Gast erst im Mai 1898 in einer *Solenopsis*-Kolonie, die mit *F. pratensis* (Kol. 4) ein zusammengesetztes Nest bildete, wieder fand, war es mir nicht möglich, die Art früher zu beschreiben. Unterdessen traf Ch. Janet¹⁾ bei Beauvais (Oise) dieselbe Art bei *Solenopsis fugax* als gesetzmäßigen Gast an und teilte einige Beobachtungen über ihre Lebensweise mit. Er bemerkte mehrmals, daß die kleine Proctotrypide von ihren Wirten wie eine Gefährtin putzend beleckt wurde. Er beobachtete ferner, daß sie ihre Wirte zur Fütterung aufforderte, indem sie mit den Fühlern den Vorderkopf der Ameisen schlug. Endlich sah er zwei- oder dreimal, wie diese kleine Wespe einer Ameise Mund an Mund gegenüberstand, so daß die Vermutung naheliegt, daß sie von den Ameisen als echter Gast gefüttert wird.

*Solenopsia imitatrix*²⁾ ♀ (Taf. III Fig. 1) ist von der Größe der mittelgroßen ♂ von *Solenopsis fugax*, 1,7—1,8 mm lang, flügellos, nur mit zahnförmigen Ansatzstellen der Flügel am Meso- und Metanotum und mit kurzen Flügelstummeln am Mesonotum, die nur mikroskopisch sichtbar sind. Sie ist glänzend schwarz, mit bräunlicher Basis des Hinterleibs, gelbbraunen Antennen und Beinen. In der Färbung besteht somit keine Ähnlichkeit zwischen ihr und den gelben oder gelbbraunen Wirten. Die Skulptur des Körpers ist glatt und glänzend wie bei der Ameise, die Behaarung entspricht gleichfalls vollkommen der Behaarung der Arbeiterin von *Solenopsis*; besonders auffällig ist diese Ähnlichkeit der Behaarung an den Fühlern und Beinen, wo dieselbe bei anderen Proctotrypiden durchaus verschieden ist. Die Mimicry der Gestalt ist in folgenden Punkten enthalten: das Epinotum ist zu einem zweigliedrigem Hinterleibsstiel umgebildet, dessen erstes Glied kleiner und durch eine tiefe Einschnürung von dem zweiten, querknotenförmigen, breiteren und höheren Gliede getrennt ist, das wiederum von der Hinterleibsbasis scharf abgeschnürt ist. Ferner haben die Beine der *Solenopsia* völlig die Bildung der *Solenopsis*-Beine, was sich namentlich in der Form der Schienen und Tarsen zeigt. (Vgl. Taf. III, Fig. 1 b und Fig. 2 a und b). Die Vorderschienen tragen an der Spitze einen kaufförmigen Sporn von der Länge des betreffenden Organs bei den Ameisen; ebenso ist das erste Tarsenglied verlängert, die drei folgenden Glieder sehr kurz, wie bei der Ameise. Die Fühler von *Solenopsia* (Taf. III Fig. 1, 1 a) gleichen in hohem Grade der Form des *Solenopsis*-Fühlers (Fig. 2). Sie sind nur 11-gliedrig, während alle übrigen *Diapriini*-♀ 12—14-gliedrige Fühler haben. Der Schaft des Ameisenfühlers ist durch das verlängerte und verdickte erste Glied des *Solenopsia*-Fühlers vertreten, welches einen rechten Winkel mit dem übrigen, die Geißel des Ameisenfühlers darstellenden Teile bildet. Das erste Geißelglied³⁾ ist etwas verlängert, die folgenden kurz, wie bei *Solenopsis*, die lange zweigliedrige Keule des *Solenopsis*-Fühlers, welche ein charakteristisches Merkmal dieser Ameisengattung ist, finden wir an dem *Solenopsia*-Fühler genau nachgebildet durch die stark verlängerten und verdickten zwei Endglieder der Geißel; man könnte fast versucht sein, die kleine Proctotrypide für eine aberrante Zwischenform von ♂ und ♀ der *Solenopsis* zu halten, wenn man ihre Fühler betrachtet. Der Unterschied zwischen dem Fühler der Ameise und des Gastes beschränkt sich darauf, daß bei ersterer der Schaft etwas länger und schlanker ist und die Geißel ein kleines Glied weniger hat als bei letzterem.

¹⁾ Rapports d. Anim. myrmécoph. avec. I. Fourm. 1897. p. 51.

²⁾ Lateinische Diagnose siehe im Anhang I.

³⁾ Dasselbe wird vielfach im Gegensatz zum eigentlichen Flagellum als Pedunculus bezeichnet. Da jedoch in der Morphologie der Ameisen diese Benennung nicht vorkommt, habe ich sie nicht angewandt.

Ich halte es daher für wohlbegründet, daß wir in *Solenopsis* eine e c h t e M i m i c r y vor uns haben, welche auf passive und aktive Täuschung des Fühlertastsinnes der nahezu blinden Wirte berechnet ist. Diese Mimicry entspricht somit völlig derjenigen, welche bei den Eciton Gästen und Dorylus Gästen des Mimi-crytypus sich findet: sie umfaßt Ähnlichkeit der Skulptur und Behaarung von Gast und Wirt und eine auf wirklicher Formähnlichkeit der einzelnen Körperteile beider beruhende Ähnlichkeit der Gestalt, welche überdies (zur aktiven Täuschung des Wirtes) mit einer vollkommenen Nachahmung der Fühlerform des Wirtes sich verbindet. Die Ähnlichkeit der Färbung zwischen Gast und Wirt, die wir bei Begleitern von relativ gut sehenden *Eciton*-Arten (*Burchelli*, *quadriglume*, *legionis*, *Schmitti*) antreffen, ist hier nicht vorhanden, weil der Wirt sehr schwach entwickelte (bezw. rückgebildete) Augen besitzt, deren Sehvermögen vielleicht sogar noch unter demjenigen von *Eciton praedator* und *coecum* steht; die Ozellen der letzteren sind minder flach als die winzigen schwarzen Pigmentpunkte, welche die Augen von *Solenopsis fugax* darstellen.

Es gibt unter den Proctotrypiden Europas und Nordamerikas noch viele andere myrmekophile Gattungen, auf welche hier nicht näher eingegangen werden kann.¹⁾ Eine mit *Solenopsis* verwandte Proctotrypidengattung, *Loxotropa* Först. hat auch mehrere Vertreter, die bei *Solenopsis* leben. Bei *Solenopsis fugax* in Holland (bei Exaten) fand ich *Lox. longiceps* Kieff., die ich in der ersten Auflage dieser Schrift (95 S. 127) irrtümlich als ♂ von *Solenopsis imitatrix* beschrieb (siehe Anhang I). Bei *Solenopsis debilis* Mayr in Kalifornien und Colorado lebt *Loxotropa californica* Ashm.²⁾ Bei den *Loxotropa* ist jedoch die Ähnlichkeit mit *Solenopsis* eine geringere, indem die Weibchen eine dreigliedrige Fühlerkeule haben. Andere myrmekophile *Loxotropa*-Arten, die bei größeren Ameisen leben, gleichen ihren Wirten überhaupt nicht, und es kann daher bei *Loxotropa* schwerlich von einer „Ameisenmimicry“ die Rede sein.

Unter den e c i t o p h i l e n P r o c t o t r y p i d e n Brasiliens ist mir dagegen ein Beispiel bekannt, welches ein Analogon zur Mimicry von *Solenopsis* darstellt. Vor mehreren Jahren erhielt ich von P. N. Badarriotti Congr. Sales. aus Lorena (Staat S. Paulo) eine rotbraune, flügellose, 2,5 mm lange Proctotrypide zugesandt; sie befand sich zugleich mit anderen Gästen von *Eciton praedator* Sm. und mit Exemplaren der Wirtsameise in demselben Glasröhrchen. Da jene Proctotrypide genau aussah wie eine sehr kleine ♀ einer Doryline, ließ ich mich täuschen, hielt sie für eine neue Ameisenart und sandte sie deshalb mit anderen Ameisen, ohne sie weiter zu untersuchen, an meinen Freund Forel, dem ich die Beschreibung der neuen brasilianischen Ameisen überlassen wollte. Er sandte mir das Tier jedoch zurück mit der Bemerkung, es könne keine Ameise sein. Nun untersuchte ich es genauer und fand in ihm in der Tat eine Proctotrypide von der Verwandtschaft der Gattungen *Cephalonomia* Westw., *Pristocera* Klug und *Scleroderma* Westw. Ich beschreibe es hier als *Ecitopria crassicornis*.³⁾ (Taf. III Fig. 3). Während bei *Solenopsis* die Bildung des Thorax jener einer weiblichen Ameise, nicht einer ♀ entspricht, indem das Mesonotum, trotz der Flügellosigkeit des Tieres, sehr groß und nach vorne bogenförmig erweitert ist, ist bei *Ecitopria* der Thorax fast wie derjenige eines *Eciton*-♀ gebildet, mit stark entwickeltem Pronotum, sehr kurzem Mesonotum und ohne Spur von Flügelansatzknoten an Meso- und Metanotum. Auffallend sind ferner die scharfen Seitenkanten des länglich viereckigen Metanotums von *Ecitopria*, welches die Form des seitlich ebenfalls scharf gerandeten Metanotums von *Eciton praedator* nachahmt und ohne Zweifel als Mimicry zu deuten ist, da keine anderen Proctotrypiden etwas derartiges aufweisen. Die Fühlerbildung von *Ecitopria* (Taf. III Fig. 3 a) ist völlig ecitonoid und übertreibt die Dicke der Fühler der kleinsten ♀ der Wirtsart in ähnlicher Weise wie die wirkliche Länge

¹⁾ Über die nordamerikanischen myrmekophilen Arten der Gattung *Isobrachium* Forst., deren ♀ flügellos sind, vgl. Ashmead, Monogr. of N. A. Proctotrypidae, Washington 1893. p. 37—39. Zahlreiche europäische myrmekophile Proctotrypiden sind seither von J. J. Kieffer beschrieben worden (siehe im Anhang I).

²⁾ Exemplare aus Westchiff, Col. wurden mir samt der Ameise von dem verstorbenen P. J. Schmitt. O. S. B. zugesandt.

³⁾ Lateinische Diagnose siehe im Anhang I.

des Ecitonkopfes von manchen Staphyliniden übertrieben wird, die zum Mimicrytypus der Ecitongäste gehören. Bei der einzigen bisher beschriebenen Proctotrypidengattung, deren Fühlerbildung jener von *Ecitopria* gleicht, nämlich bei *Pristocera* Klug, ist der Thorax ganz anders geformt, indem das Mesonotum breit herzförmig ist und nach beiden Seiten vorragt, während *Ecitopria* ein sehr schmales Mesonotum besitzt, das kaum mehr als eine Thoraxfurchung darstellt. Das länglich viereckige Metanotum von *Ecitopria* fällt hinten steil ab und geht in einen langen Stiel über, welcher den Hinterleibstiel von *Eciton* vertritt.

In der Färbung besteht zwischen der rotbraunen *Ecitopria* und den schwarzen ♀ von *Eciton praedator* keine Ähnlichkeit, ebensowenig als eine solche zwischen *Mimeciton*, *Ecitonilla*, *Ecitonides* und demselben Wirte besteht. Wir müssen daher in *Ecitopria* ebenfalls ein Beispiel der auf Täuschung des Fühlertastsinnes der schwachsichtigen Wirte berechneten Mimicry sehen.

Während ich, mit den obigen Untersuchungen 1898 beschäftigt, die myrmekophilen Proctotrypiden meiner Sammlung verglich, bot sich mir eine neue interessante Entdeckung: es gibt unter denselben auch solche Arten, welche gleich den echten Ameisengästen aus der Ordnung der Coleopteren mit gelben Haarbüscheln ausgestattet sind, die insbesondere dem goldgelben Haartomente von *Claviger*, *Chennium* und *Napochus* entsprechen. Da dieser Befund unsere Kenntnis von denjenigen Anpassungscharakteren, die auf das echte Gastverhältnis (Symphilie) sich beziehen, wesentlich erweitert, will ich die betreffenden Formen hier näher beschreiben.

Die hervorragendsten derselben sind Gäste der kleinen braunen oder schwarzen Myrmicide *Tetramorium caespitum* L., nämlich *Tetramopria aurocincta* (Taf. III Fig. 4) und *cincticollis*.¹⁾ Von *aurocincta* befinden sich 25 Exemplare, 24 ♀ und 1 ♂ in meiner Sammlung. Ich fand sie als gesetzmäßige Gäste in den selbständigen Kolonien von *Tetramorium caespitum* in Böhmen (Wran bei Prag, April und Mai 1890 und 91), im Rheinland (Linz a. Rh., September und Oktober 1893—95) und in Holländisch Limburg (Exaten, Juni 1898); ferner in einer gemischten Kolonie von *Anergates atratulus* Schenk mit denselben *Tetramorium* als Hilfsameisen (Linz a. Rh., September 1896). Von *Tetramopria cincticollis* besitze ich 3 ♀, worunter ein flügelloses, bei *Tetramorium caespitum* in Böhmen (Wran bei Prag, April bis Juni 1891) gefunden und 1 ♀ von Exaten. Die Zahl dieser Gäste in den Kolonien der genannten Ameise ist oft eine nicht unbeträchtliche; ich nahm gewöhnlich nur wenige Exemplare aus einer Kolonie mit. In einem sehr schwach bevölkerten *Tetramorium*-Neste bei Linz a. Rh. traf ich im Oktober 1894 acht Stück (7 ♀ und 1 ♂) von *aurocincta* beisammen. Bei anderen Ameisen ist mir niemals eine der beiden *Tetramopria*-Arten begegnet, auch niemals außerhalb der Ameisennester. Dieselben sind daher sicher als gesetzmäßige Tetramoriophilen zu betrachten.

Das eigentümlich goldglänzende Haartoment, welches am Hinterrande des Kopfes und Vorderrande des Halsschildes von *Tetramopria* sich findet (Taf. III Fig. 4), ist als eine Umbildung der weißen wolligen Behaarung aufzufassen, welche bei manchen myrmekophilen und nicht myrmekophilen Verwandten, z. B. bei *Tropidopria* Aschm., an derselben Stelle steht. Daß dasselbe bei *Tetramopria* in ein goldgelbes verwandelt ist, scheint mir ein Anpassungscharakter an das echte Gastverhältnis zu sein, welches seine Besitzer mit *Tetramorium* verbindet; denn ein ganz analoges gelbes Haartoment zeigt sich an derselben Körperstelle (Hinterkopf und Vorderrand des Prothorax) auch bei jenen myrmekophilen Coleopteren aus verschiedenen Familien, die als echte Gäste bei *Tetramorium caespitum* leben. Unter den Tetramoriophilen meiner Sammlung findet es sich bei *Chennium bituberculatum* Ltr. (Böhmen, Holland), *Steigerwaldi* Rtt. (Bosnien), *Prometheus* Saule. (Kleinasien), bei *Centrotoma lucifuga* Heyd. und *rubra* Saule. (Böhmen), endlich bei *Napochus chrysocomus* Saule. (Böhmen). Jene Ameise scheint somit eine besondere Vorliebe für Gäste zu haben, die sie zwischen Kopf und Thorax belecken kann. Hieraus erklärt sich biologisch der eigentümliche gelbe Halskragen, den wir in dieser charakteristischen Form bloß bei echten Gästen von *Tetramorium caespitum* aus ganz verschiedenen Ordnungen und Familien der Insekten treffen, dagegen nicht bei Gästen

¹⁾ Lateinische Diagnose siehe im Anhang I.

anderer Ameisen. Ferner war mir schon früher oft die entfernte Ähnlichkeit im Habitus des Vorderkörpers aufgefallen, die sich zwischen *Chennium bituberculatum*, dem höchsten echten Gaste¹⁾ von *Tetramorium*, und zwischen *Tetramopria* zeigt; sie beruht auf der sonderbaren eckigen Gestalt von Kopf und Hals, welche damit zusammenhängt, daß diese Gäste von ihrer Wirtsameise meist am Halse ergriffen und umhergetragen werden, wie ich bei beiden beobachtet habe. Es handelt sich hier um Convergenzerscheinungen, die auf ähnlichen Anpassungsbedingungen beruhen.

Über das Verhältnis von *Tetramopria aurocincta* zu den Wirten ist folgendes zu berichten. Wenn man einen Stein umdreht, welcher ein *Tetramorium*-Nest bedeckt, findet man die kleine Wespe entweder unbeweglich unter den Ameisen sitzend oder langsam in den Gängen des Nestes umherspazierend; bei Begegnung wird sie von den Ameisen mit den Fühlern berührt wie eine Gefährtin. In Beobachtungsnestern, die ich zu diesem Zwecke in Prag (1891) und in Linz a. Rh. (1896) eingerichtet, zeigte sich das Verhältnis der Wespe zu den Ameisen als ein durchaus friedliches. Bei Begegnung mit einer Ameise fand häufig eine wechselseitige, längere Berührung mit den Fühlern statt. Mehrmals sah ich, wie eine Ameise entweder die behaarten Flügel der Wespe, namentlich die Spitze der Vorderflügel, wo längere Haarbüschel stehen (Taf. III. Fig. 4a), oder ihre Halsgegend beleckte. Einmal versuchte eine Ameise, eine *Tetramopria* fortzutragen, indem sie dieselbe mit ihren Kiefern um den Hals faßte. Meist saßen die *Tetramopria* im Beobachtungsneste auf den Larven der Ameisen oder spazierten auf denselben umher, wobei sie mit ihren Fühlern die Larve betrillerten. Dieses Benehmen legt die Vermutung nahe, daß sie ihre Eier in die Larven legen. *Tetramopria* hat einen deutlich vorragenden Legestachel, und es ist sehr wahrscheinlich, daß ihre Larven Brutparasiten von *Tetramorium* sind. Man findet sie nämlich auch in solchen Nestern, welche keine anderen Gäste enthalten. Gelegentlich begegnete sie mir allerdings zugleich mit der tetramoriophilen Wurzellaus *Paracletus cimiciformis* Heyd., welche in den *Tetramorium*-Kolonien von ganz Mitteleuropa häufig ist und manchmal Herden von tausend Stück in einem Neste bildet (Linz a. Rh., Sept. 1897). Aber die Anwesenheit von *Tetramopria* ist keineswegs an jene des *Paracletus* gebunden, sondern nur an jene der *Tetramorium*-Larven, weshalb ich sie eher für einen Parasiten der letzteren ansehen möchte. In sehr schwachen Kolonien, welche keine *Paracletus* enthalten, ist sie sogar zahlreicher als in starken Kolonien, die große Herden jener Wurzellaus besitzen.

Die *Diapriini* sind nach Ashmead Parasiten von Dipteren. Für *Solenopsis* und *Tetramopria* trifft dies sicherlich nicht zu, da gerade bei *Solenopsis fugax* und *Tetramorium caespitum* keine Dipteren als Gäste leben. Dagegen scheint es nicht ausgeschlossen, daß andere *Diapriini*, welche wie *Tropidopria fuliginosa*, *longicornis*, *formicaria* Wasm.,²⁾ gesetzmäßig in den Nestern von *Lasius fuliginosus*, *brunneus* und *Formica rufa* sich aufhalten, als Larven Dipteroparasiten seien, indem bei den letztgenannten Ameisen Phoriden der Gattungen *Scatopse* und *Phora* als mehr oder minder häufige Gäste nachgewiesen sind (38 S. 174).

Die Ameisen-Mimicry von *Tetramopria* ist eine geringere als jene von *Solenopsis*. Immerhin ist ein erheblicher Grad derselben auch in der Bildung der Fühler, der Beine und des Hinterrückens von *Tetramopria*-♀ nachweisbar, wie die Abbildungen (Taf. III Fig. 4 u. 5) zeigen; namentlich die Form der Vorderbeine gleicht so täuschend jener von *Tetramorium*, daß man dieselbe sicher einer Ameisenarbeiterin zuschreiben würde, wenn man sie nicht an einer Proctotrypide fände. Der Kamm an der Spitze der Vordersehne der Ameise ist bei *Tetramopria* durch einen demselben Zwecke (zum Putzen) dienenden, dünnen, gebogenen Sporn vertreten, der nur wenige feine Härchen besitzt. Dafür ist die Basis des ebenso wie bei der Ameise stark verlängerten und gekrümmten ersten Fußgliedes bei *Tetramopria* mit einer dichten Reihe

¹⁾ Diese Symphylie ist allerdings noch bedeutend niedriger als jene, welche von den lasiophilen *Claviger*-Arten repräsentiert wird. *Chennium bituberculatum* wird (nach meinen Beobachtungen in Prag, April und Mai 1891, und in Exaten, Juni 1898) von den Ameisen zwar manchmal beleckt, aber nicht so andauernd wie die *Claviger*. Die Fütterung von *Chennium* durch seine Wirte habe ich noch nicht mit Sicherheit wahrnehmen können, obwohl ich einmal einen Vorgang sah, der vielleicht den Schlußakt einer solchen Fütterung darstellte.

²⁾ Diagnosen siehe im Anhang I.

von Borsten besetzt, welche den Kamm des Spornes der Ameise ersetzt. Die perlschnurförmigen Fühler von *Tetramopria* mit ihren 4 oder 5 verdickten kugelförmigen Endgliedern gleichen mehr jenen von *Chennium* als von *Tetramorium*.

Vielleicht erscheint manchem die Digression, zu welcher die Mimicryerscheinungen bei den Myrmekophilen uns veranlaßten, etwas weit vom Thema der psychischen Fähigkeiten der Ameisen abgelenkt zu haben. Immerhin dürften die in diesem Abschnitte angeführten Tatsachen aus der vergleichenden Morphologie und Biologie der Ameisengäste einen zuverlässigeren Aufschluß über die Existenz und die Beschaffenheit der Sinneswahrnehmungen der Ameisen geben¹⁾ als irgend welche künstlich erdachten Experimente es vermöchten. Allerdings bieten auch die letzteren eine sehr schätzenswerte Wissensquelle für unseren Gegenstand; wo sie jedoch in Widerspruch mit den biologischen Erscheinungen geraten, ist der Fehler auf Seite des Experimentes oder vielmehr des Experimentators zu suchen, der aus dem negativen Ergebnisse irgend eines Versuches allzu weitgehende Schlüsse zog.

VII. Kapitel.

Besitzen die Ameisen Gehörsvermögen?

Auf das Gehörsvermögen der Ameisen will ich in dieser neuen Auflage näher eingehen, als es 1899 (S. 58) gesehehen war. Wenngleich die diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht zu einem völlig sicheren Ergebnisse geführt haben, so geben sie uns doch wenigstens schon wichtige Anhaltspunkte für die Annahme eines Gehörsinnes bei diesen Insekten.

Ein Fall, wo es sich bei *Formica rufa* wahrscheinlich um eine wirkliche Gehörs-
wahrnehmung handelte,²⁾ lenkte meine Aufmerksamkeit auf diese Frage. In einem Lubbockneste, in welchem die Distanz zwischen der oberen und der unteren Glasplatte 15 mm betrug, hielt ich im April 1889 (Exaten) eine kleine Kolonie von *Formica rufa* mit *Dinarda Märkeli* und anderen Gästen. Die obere Glasplatte des Nestes war zufällig gesprungen und ich hatte den Sprung mit Schellack überklebt. Als der Lack trocken war, strich ich mit einer Stahlnadel leise darüber und bemerkte nun, wie die Ameisen im Neste plötzlich ihre Fühler erhoben und lebhaft bewegten und mit erhobenem Vorderkörper die obere Glasplatte mit den Fühlern zu berühren suchten. Diese Bewegung der Ameisen war eine so rasche und allgemeine, daß ich den ursprünglich absichtslosen Versuch mehrmals nacheinander wiederholte, stets mit demselben Erfolge. Wenn ich dagegen mit einem Falzbein oder einem anderen glatten Gegenstand über dieselbe Stelle rieb, kümmerten sich die Ameisen wenig darum; nur einige sprangen auf und setzten sich mit geöffneten Kiefern in Verteidigungsstellung. Da *F. rufa* gut sieht, war das letztere Verhalten leicht erklärlich; wenn ich, ohne die Glasscheibe zu berühren, den Finger über dieselbe hinbewegte, benahmen sie sich ebenso. Sobald ich aber wieder mit der Nadel über den Lack strich, und dadurch einen äußerst feinen, hohen Schrillaute erzeugte, entstand sogleich die obenerwähnte allgemeine Bewegung der Ameisenfühler, und zwar ohne daß dabei die Kiefer drohend geöffnet wurden. Nur wenige Ameisen waren während dieser Experimente in unmittelbarer Berührung mit der oberen Glasscheibe, sondern sie saßen, durch eine Luftschicht von ihr getrennt, auf dem Boden des Nestes, dessen untere Glasscheibe mit einer mehrere mm hohen Erdsechie bedeckt war. Somit scheint der leise schrillende Ton, der durch die Nadelspitze auf dem Lack verursacht wurde, wirklich in Form von Luftschwingungen, nicht aber in Form einer durch das feste Medium (Unterlage) fortgepflanzten leisen mechanischen Erschütterung auf die Ameisen gewirkt zu haben. Hiemit stimmt auch überein, daß die Ameisen

¹⁾ Siehe auch im Nachtrag dieser neuen Auflage „Zum Gesichtssinn von *Formica rufibarbis*“ die neuen Beobachtungen über die parasitische Braconide *Elasmosoma luxemburgense*.

²⁾ Zur Frage nach dem Gehörsvermögen der Ameisen (Biol. Zentrabl. XI. 1891 No. 1. S. 26).

sofort die erhobenen Fühler gegen die obere Glasscheibe prüfend emporstreckten, nicht aber dem Boden des Nestes ihre Aufmerksamkeit zuwandten. Ich konnte mich damals schon dem Eindruck nicht verschließen, als ob hier eine wirkliche Gehörs wahrnehmung vorliege. Ob die mutmaßlichen Gehörorgane in den Fühlern selbst sich befinden, ist natürlich eine andere Frage, obwohl es bei jenen Vorgängen naheliegt anzunehmen, daß die Fühler nicht bloß infolge jener Lautwahrnehmung bewegt wurden, sondern auch diese Wahrnehmung selbst vermittelten.

Ähnliche Versuche habe ich in den folgenden Jahren wiederholt mit *Formica sanguinea* und ihren Sklaven (*fusca*, *rufibarbis* etc.) in Lubbocknestern angestellt,¹⁾ und zwar mit demselben Erfolge. Auf hohe Zirplante, die durch Kratzen mittels einer Nadelspitze auf Schellack an der oberen Glasscheibe des Nestes verursacht wurden, reagierten die vorher still dasitzenden Ameisen plötzlich durch Aufrichten des Vorderkörpers und Erheben der Fühler, obwohl sie von der oberen Glasscheibe durch eine Luftschicht getrennt waren, und die untere Glasscheibe mit Erde bedeckt war. Ungleich stärkere Erschütterungen des Nestes durch Klopfen auf die Glasscheibe etc. hatten eine ganz verschiedene Wirkung von der oben genannten, indem die Ameisen flüchteten oder sich mit geöffneten Kiefern in Verteidigungszustand setzten, aber nicht mit geschlossenen Kiefern sämtlich ihre Fühler erhoben und bewegten.

Auch wenn man *F. sanguinea* in einem hohen weithalsigen Beobachtungsglase hält, kann man, wie ich es am 26. Juni 1895 (und später noch mehrmals) versuchte, ähnliche Erscheinungen erzielen. Wenn ich eine kleine viereckige Glasscheibe, welche den Hals des Glases bedeckte, leise reibend hin und her bewegte, so richteten sich die Ameisen, die auf dem dicht mit Erde bedeckten Boden des Glases saßen, plötzlich in die Höhe und streckten ihre Fühler empor, sobald durch jene Reibung ein leiser schrillender Ton entstand; sonst verhielten sie sich gegen das Experiment ganz gleichgültig. Sie suchten die Ursache ihrer Sinneserregung offenbar oben, wo der Ton erzeugt wurde, nicht aber in den Seitenwänden oder im Boden des Glases. Da sie hiebei um mehrere cm von dem oberen Rande des Glases entfernt waren, so müssen wir annehmen, daß die durch die Reibung erzeugten Luftschwingungen es waren, welche sie erregten, nicht aber die Vibrationen des festen Mediums, auf dem sie saßen.

Eine andere Beobachtung, die auf den Gehörsinn der Ameisen hindeutet, datiert vom 25. März 1898 (*sanguinea-fusca*-Lubbocknest aus der *sanguinea*-Kolonie 86 (H.) von Exaten). Als die obere Glasscheibe des Nestes (durch ungleichmäßige Ausdehnung der Holzrahmen) plötzlich mit einem scharfen Töne sprang, stürzten die Ameisen sofort in größter Aufregung umher und bissen wütend in die obere Glasscheibe, obwohl dieselbe das Nest noch ebenso vollständig bedeckte wie vorher; erst nach einer Viertelstunde beruhigten sie sich wieder. Als der Sprung an der oberen Scheibe entstand, hatten keine Ameisen unmittelbar am letzteren sich befunden, sondern sie saßen auf der mit Erde bedeckten unteren Glasscheibe des Nestes; die Distanz zwischen beiden Glasplatten betrug 10 mm. Es liegt daher nahe, auch hier anzunehmen, daß es die Schallwellen der Luft waren, welche beim Springen der oberen Glasplatte die Ameisen so sehr erregt hatten.

Allerdings ist bei dieser Beobachtung die Beteiligung anderer Faktoren an der Erregung der Ameisen keineswegs so fernliegend wie in den früher erwähnten Fällen, wo die Ameisen auf bestimmte Schrillaute hin nur ihre Fühler erhoben und bewegten. Das Springen der oberen Glasscheibe des Nestes hatte offenbar eine viel heftigere Reaktion zur Folge, ähnlich derjenigen, welche sich einstellt, wenn man mit der Spitze einer Feile auf die obere Glasscheibe eines Lubbock-Nestes klopft. Dieses letztere Experiment habe ich häufig mit verschiedenen *Formica*-Arten gemacht (zuletzt mit einem *exsecta-fusca*-Beobachtungsneste im Mai 1908), und zwar mit übereinstimmendem Ergebnis. Wenn die Ameisen des erhellen Nestes sich beruhigt haben und auf die Gesichtseindrücke eines sich nahenden Gegenstandes nicht mehr

¹⁾ Wenn diese Versuche mit einem für gewöhnlich durch ein schwarzes Tuch bedeckten Lubbocknest angestellt werden, muß man selbstverständlich das Nest vorher erhellen und abwarten, bis die Ameisen sich vollkommen beruhigt haben und auch auf die Gesichtswahrnehmung des Fingers nicht mehr reagieren.

feindlich reagieren, so genügt es, mit der Spitze einer Feile auf die obere Glasscheibe *leise* zu klopfen, um die ganze Kolonie in die heftigste Aufregung zu versetzen; die Ameisen laufen wild umher, flüchten ihre Brut und viele versuchen, in die obere Glasscheibe zu beißen; dabei ist zu bemerken, daß jene Individuen, welche auf dem Boden des Nestes saßen, ebenso rasch auf das Klopfen reagieren wie jene, welche zufällig in Berührung mit der oberen Glasscheibe waren. Es ist daher wahrscheinlich, daß auch in diesem Falle die Erregung der Ameisen hauptsächlich durch die *Luftwellen* verursacht wird, die von den Vibrationen der oberen Glasscheibe ausgehen. Aber die Rückwirkung von mechanischen Vibrationen des festen Mediums (ein leises Erzittern des ganzen Nestes) ist bei diesen Versuchen naheliegender als bei den anfangs (S. 71) erwähnten Experimenten; daher sind sie auch viel weniger beweiskräftig für das *Gehörsvermögen* der Ameisen.

Ein anderes Experiment stellte ich am 25. März 1898 mit meinem großen *sanguinea*-Beobachtungsnest an (siehe Taf. I.), welches damals viele *pratensis* und *rufa* als Sklaven enthielt. Die Ameisen dieser drei Arten saßen gerade auf dem Boden des Obernestes klumpenweise beisammen und verhielten sich auch vollkommen ruhig, als ich eine Feile nahm und sie in einer Entfernung von 3 cm von der Glaswand des Obernestes hin und herbewegte. Nun nahm ich eine Glasplatte und strich mit der Feile mehrmals rasch hintereinander über den scharfen Rand derselben, so daß ein schriller Ton erzeugt wurde; diese Bewegung wurde in derselben Entfernung (3 cm) vom Oberneste vorgenommen, hatte aber eine ganz entschiedene Wirkung. Nach dem zweiten oder dritten Strich begannen die Fühler der sämtlichen Ameisen (*sanguinea*, *rufa*, *pratensis*) sich lebhaft zu bewegen; dann sprangen mehrere *sanguinea* auf und liefen mit hocherhobenen Fühlern suchend umher. Das Experiment wurde dreimal in Zwischenräumen von mehreren Minuten wiederholt, und zwar mit demselben Erfolge. Da der Boden des Obernestes aus einer dicken Korkplatte bestand, ist nicht anzunehmen, daß die Ameisen bei diesem Experimente auf eine mechanische Erschütterung des festen Mediums reagierten. Es muß sich vielmehr um die *Luftschwingungen* gehandelt haben, welche von der mit der Feile gestrichenen Glasplatte auf die dünne Glaswand des Obernestes übertragen wurden, und von hier aus wiederum als Luftschwingungen auf die Ameisen, die auf dem Boden des Nestes saßen, sich fortpflanzten.

Ich wiederholte das nämliche Experiment hierauf über der oberen Glasscheibe dreier Lubbocknester von *F. sanguinea* (über dem Hauptnest des obigen großen Wasmannestes, ferner über den Lubbocknestern 86 I. und 86 II.), wobei dieselbe Distanz (3 cm) eingehalten wurde. Hier war die Wirkung viel schwächer; es trat kein so plötzliches und allgemeines Erheben der Ameisenfühler ein, wahrscheinlich weil die dicken, festaufliegenden Glasscheiben dieser Nester den Ton zu sehr abdämpften.

An einem weithalsigen Beobachtungsglas mit *Formica pratensis* (aus *pratensis*-Kol. 1 von Luxemburg; siehe 149), in welchem ich damals die Beziehungen von *Atemeles pratensoides* zu seinen Wirten beobachtete, machte ich am 1. Mai 1903 folgende Wahrnehmung. Wenn das Beobachtungsglas, auf dessen Boden eine dicke, etwa 1 cm tiefe Erdschicht sich befand, auf einige Sandkörner gesetzt und leise hin und her bewegt wurde, so daß ein schwaches knirschendes Geräusch entstand, sprangen plötzlich alle Ameisen mit erhobenen Fühlern empor und liefen mehrere Minuten lang in großer Aufregung umher, während sie, wenn mit einem Messer an die Glaswand geklopft wurde, viel ruhiger blieben. Eine Erschütterung der Unterlage, die beim knirschenden Reiben des Glases auf den Tastsinn der Ameisen gewirkt haben könnte, ist wegen der dichten Erdschicht auf dem Boden des Glases schwerlich anzunehmen; auch hier scheint es sich vielmehr um *Luftschwingungen* zu handeln, die von den Schwingungen der Glaswand erzeugt und durch die Fühler der Ameisen wahrgenommen wurden, ähnlich wie es mir bei den obigen Versuchen mit *F. rufa* und *sanguinea* am wahrscheinlichsten dünkt.

Das Resultat dieser Experimente steht in scheinbarem Widerspruch mit den Ergebnissen anderer Forscher. Versuche, mittelst verschiedener musikalischer Instrumente Töne zu erzeugen, auf welche die

Ameisen reagieren sollten, wurden schon von Sir John Lubbock¹⁾ und später von Miss Fielde und Prof. Parker²⁾ in umfassender Weise angestellt. Lubbock benützte hiezu Stimmgabeln, eine Flöte, eine Hundspfeife, eine Violine usw., Fielde und Parker bedienten sich eines Pianos, einer Violine und einer Galtonpfeife. Alle diese Versuche verliefen ohne Erfolg. Aber nicht mit Unrecht bemerkte schon Lubbock, daß die Ameisen vielleicht Töne erzeugen und hören, die außerhalb der Grenzen unseres Hörvermögens liegen. Ferner ist es auch möglich, daß die Ameisen manche der von jenen Instrumenten erzeugten hohen Töne vielleicht hörten, aber nicht darauf reagierten, weil jene Töne indifferent für sie waren; nur auf solche Laute, die für die Lebensverhältnisse der Ameisen von biologischer Wichtigkeit sind, können wir mit Sicherheit eine Reaktion erwarten. Von entscheidender Wichtigkeit für das Gehörvermögen der Ameisen ist daher die Frage, ob die Ameisen selbst Töne erzeugen und auf diese Töne reagieren.

Es ist bereits manches über Lautäußerungen bekannt geworden, welche insbesondere manche *Myrmicinen* und *Ponerinen* durch Reibung bestimmter Schrillorgane des Hinterleibes (am zweiten und dritten Dorsalsegment) verursachen.³⁾ Es handelt sich hiebei um hohe, zirpende Geräusche, ähnlich jenen oben erwähnten künstlich verursachten Kratzlauten. Solche Zirplaute bzw. Zirporgane sind nachgewiesen für *Myrmica* durch Swinton, Wasmann und Janet, für *Leptothorax* und *Tomognathus* durch Adlerz, für *Myrmecocystus* durch Mc. Cook, für *Cremastogaster* durch Wroughton, für *Pachycondyla* und *Paraponera* durch A. Schulz und C. Emery, für *Leptothorax*, *Pogonomyrmex* und *Atta* durch Wheeler. Bei den kleineren Arten sind diese Zirplaute für unser Ohr, wenigstens ohne Mikrophon, meist nicht mehr hörbar, aber schon bei *Myrmica ruginodis* können auch wir sie mit unbewaffnetem Ohr hören; in noch höherem Grade gilt dies für die Lautäußerungen von *Pogonomyrmex* und *Atta* und von großen Ponerinen. Bei den Ameisen scheinen diese Zirplaute hauptsächlich als Alarmsignale zu dienen, ebenso wie die Klopf-laute, die besonders von *Camponotus*-Arten bei Störung der Kolonie durch die Ameisen erzeugt werden. Forel⁴⁾ hat schon 1874 berichtet, daß die europäischen *Camponotus* durch Aufschlagen ihres Abdomens auf die Nestwände einen klopfenden Ton verursachen, und Gounelle⁵⁾ berichtet 1900, daß die südamerikanischen *Camponotus mus*, wenn sie beunruhigt werden, mit ihren Köpfen so heftig an die Wand ihres Blattnestes schlagen, daß dadurch ein lautes, knarrendes Geräusch entsteht, das an das Klappern der Klapperschlange erinnert. Darüber, daß diese Lautäußerungen der Ameisen auch von ihnen selber wahrgenommen werden, kann kein Zweifel bestehen, wie namentlich Wheeler⁶⁾ betonte.

Die Ansichten der Ameisenforscher gehen nur darüber auseinander, zu welcher spezifischen Sinnesergie diese Wahrnehmungen zu rechnen sind. Lubbock,⁷⁾ Janet (1893)

¹⁾ Linn. Soc. Journal Vol. XII. und XIII., Ameisen, Bienen und Wespen, 1883, S. 186 ff., Ants, bees and wasps, 1904, p. 222 ff.

²⁾ The reaction of ants to material vibrations (Proc. Ac. Nat. Sc. Philad. 1904, p. 642 ff.). Die daselbst zitierten Arbeiten von Weld und Metcalf, welche positive Resultate ergaben, waren mir nicht zugänglich.

³⁾ Swinton, A. H., Note on the stridulation of *Myrmica ruginodis* and other Hymenoptera (Entom. M. Mag. XIV. 1877—78 p. 187); Wroughton, Our Ants, I. p. 15 (Journ. Bomb. Nat. Hist. Soc. 1892); Wasmann, Lautäußerungen der Ameisen (Biol. Zentralbl. XIII. 1893 No. 1. S. 39); Emery, Zirpende und springende Ameisen (Biol. Zentralbl. XIII. 1893. No. 6. S. 189); Sharp, D., On stridulation in ants (Trans. Ent. Soc. Lond. 1893 P. II. 199—213); Janet, Ch., Sur la production des sons chez les fourmis (Ann. Soc. Ent. Fr. LXII. 1893 p. 159—167); Adlerz, G., Stridulationsorgan och ljudförnimmelser hos myror (Öfv. Ak. Förh. 1895 No. 10 p. 769—782); Weir, J., The ears of worms, crustaceans and ants (Scientif. Americ., April 1898, p. 282); Wheeler, W. M., Ethological observations on an American Ant. (Journal f. Psychologie u. Neurologie II. 1903, Heft I und 2), p. 19. Ann. 1. (Zahlreiche Beispiele für Stridulation als Kommunikationsmittel bei Ameisen).

⁴⁾ Fourmis d. I. Suisse p. 354 ff.

⁵⁾ Sur des bruits produits par deux espèces américaines de fourmis et de termites (Bull. Soc. Ent. Fr. LXIX. p. 168). Siehe auch Escherich, Die Ameise (1906) S. 128—129.

⁶⁾ 1903, p. 19; siehe Anmerkung 3 auf der folgenden Seite.

⁷⁾ Observations on ants, bees and wasps (Linn. Soc. Journal 1874—81); Ameisen, Bienen und Wespen 1883, S. 196; Ants, bees and wasps, 16. Ed. 1904, p. 233.

und Adlerz (1895) neigen zur Annahme eines wirklichen Gehörsvermögens der Ameisen. Dagegen glauben Forel¹⁾, Miss Fielde und G. H. Parker²⁾ den Ameisen keinerlei Gehörsinn zuschreiben zu dürfen; die Reaktionen der Ameisen auf jene Alarmsignale sollen nur auf äußerst feinen Tastempfindungen beruhen, indem die zahlreichen Tastborsten dieser Tiere durch die Schwingungen der Unterlage oder des festen Mediums erregt werden. Wheeler sprach sich 1903 (l. cit. p. 19) auf Grund der Stridulationen, die bei *Pogonomyrmex*, *Atta* usw. als wichtiges Kommunikationsmittel zwischen den Ameisen einer Kolonie dienen, dahin aus, daß diese Laute von den Nestgenossen wahrgenommen werden müßten und zwar durch Gehörsvermögen (hearing).³⁾ Später dagegen⁴⁾ schloß er sich der Ansicht von Miss Fielde und Prof. Parker an, daß die betreffenden Schwingungen von den Ameisen durch die Tasthaare der Beine empfunden würden, nicht durch einen auf Luftschwingungen gestimmten Gehörsinn.

Ich muß gestehen, daß meine obigen Beobachtungen an *F. rufa*, *sanguinea* usw. es nicht wahrscheinlich machen, die betreffenden Schwingungen, welche die Ameisen erregten, seien durch ein festes Medium vermittelt worden. Im Gegenteil, das Verhalten der Ameisen, welche ihre erhobenen Fühler prüfend nach oben streckten, von woher der Ton durch die Schwingungen der oberen Glasscheibe ausging, wenn eine Schellackstelle derselben mit einer Nadel geritzt wurde, läßt sich kaum anders deuten als durch eine Gehörs wahrnehmung der Luftschwingungen selbst, die von der Glasscheibe zu den Ameisen sich fortpflanzten. Daher glaube ich, daß die Ameisen einen wirklichen Gehörsinn besitzen, wengleich die Organe desselben noch nicht sicher feststehen. Lubbock (Lord Avebury) beschrieb schon 1875⁵⁾ chordotonale Sinnesorgane in den Tibien der Ameisen als mutmaßliche Gehörorgane. Janet entdeckte 1894⁶⁾ an der Fühlerbasis ein „organe préantennaire“, welches er für das Gehörsvermögen in Anspruch nahm. Nach den oben mitgeteilten Versuchen scheint es mir wahrscheinlicher, daß der Sitz des Gehörsinnes an der von Janet angenommenen Stelle sich befindet, vielleicht auch in den Fühlern selbst, etwa in den schon von Hicks und Forel beschriebenen „flaschenförmigen Organen“ der Fühler Spitze, welche bereits Lubbock⁷⁾ für mikroskopische Stethoskope hielt. Hoffentlich gelingt es späteren Forschungen, hierüber völlige Klarheit zu bringen.

Fassen wir die Ergebnisse dieses Abschnittes kurz zusammen, so können wir sagen:

1. Es steht durch Beobachtung und Experiment fest, daß viele Ameisen Lautäußerungen erzeugen (Schrillaute oder Klopf-laute), welche als Kommunikationsmittel zwischen den Mitgliedern derselben Kolonie dienen und deshalb auch von den Ameisen selber wahrgenommen werden müssen.
2. Es steht durch Beobachtung und Experiment fest, daß namentlich die größeren *Formica*-Arten auch auf künstlich erzeugte hohe Schrillaute reagieren, und zwar in einer Weise,

¹⁾ Fourmis d. l. Suisse 1874, p. 121; Expériences & remarques critiques, *l'Insecte*, 1900, p. 59.

²⁾ A. M. Fielde und G. H. Parker, The reactions of ants to material vibrations. (Proc. Ac. Nat. Sc. Philad. 1904, p. 642—650.)

³⁾ Wheeler sagt daselbst: „Stridulation, at least among the Myrmicinae, Ponerinae and Dorylinae, is an important means of communication, which Bethe has completely ignored and even Forel and other myrmecologists have failed to appreciate.“ Er bringt dann eine Reihe von Beispielen für die biologische Bedeutung der Stridulationslaute bei Ameisen; für besonders wichtig hält er sie in den großen unterirdischen Nestern von *Atta ferox*. „Under such conditions stridulation and hearing must be of great service in maintaining the integrity of the colony and its excavations. The fact, that as yet no unquestionable auditory organs have been discovered in ants, is of secondary importance, when it can be so easily shown, that these insects really respond in an adaptive manner to the sounds produced by other members of the colony.“

⁴⁾ The Fungus growing ants of North-America (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXXI. 1907, p. 669—807) p. 740.

⁵⁾ Ants bees and wasps 16. Ed. 1904, p. 232.

⁶⁾ Sur les nerfs de l'antenne et les organes chordotonaux ches les fourmis (C. R. Ac. Sc. Paris, T. 118, 1894, p. 814—817).

⁷⁾ On the senses, instincts and intelligence of animals 1899, p. 57. Ants, bees and wasps, 1904, p. 226 ff.

welche sich nur durch ein Empfindungsvermögen für Luftschwingungen (Schallwellen) ungewungen erklären läßt.

3. Es ist also zum mindesten sehr wahrscheinlich, daß die Ameisen einen wirklichen Gehörssinn haben; als wahrscheinlicher Sitz desselben ist die Fühlerregion anzusehen, vielleicht auch die Tibialregion.

VIII. Kapitel.

Besitzen die Ameisen „Mitteilungsvermögen“?

Wir können mit Lloyd Morgan¹⁾ ein zweifaches Mitteilungsvermögen unterscheiden, ein bloß anzeigendes (indicative) und ein beschreibendes (descriptive). Ersteres setzt nur die sinnlichen Assoziationsgesetze voraus, nach denen bestimmten Gefühlszuständen bestimmte sinnlich wahrnehmbare Zeichen (Laute oder Gebärden) entsprechen. Durch Vermittlung der Sinneserfahrung kann dieses anzeigende Mitteilungsvermögen auch auf die Gegenstände sich erstrecken, welche die Erregungsursache jener Gefühlszustände sind. Beide Stufen dieses anzeigenden Mitteilungsvermögens finden sich bei den höheren Tieren²⁾, und wie wir hier sehen werden, auch bei den Ameisen. Sie bilden bei den gesellig lebenden Tieren ein wichtiges Kommunikationsmittel; auf ihnen beruht die sogen. instinktive Laut- oder Zeichensprache der Tiere. Das beschreibende Mitteilungsvermögen dagegen setzt die Erkenntnis der Beziehungen (relations) der Dinge zueinander und daher ein begriffliches Denken voraus, indem es bestimmte sinnliche Zeichen willkürlich wählt und zweckbewußt verbindet, um einem anderen intelligenten Wesen die Eigenschaften eines Dinges zu beschreiben. Auf diesem beschreibenden Mitteilungsvermögen beruht die Wort-, Schrift- und Zeichensprache des Menschen. Bei den Tieren dagegen fehlen alle tatsächlichen Beweise für die Existenz dieses zweiten Mitteilungsvermögens, und zwar auch bei den höchsten Affen.³⁾

Schon seit den klassischen Beobachtungen Peter Hubers „Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes“ (1810) ist es bekannt, daß die Ameisen einer Kolonie sich gegenseitig durch Fühlerschläge zu manchen Tätigkeiten anregen, bei denen eine gemeinsame Mitwirkung mehrerer Individuen erforderlich oder wenigstens ersprießlich ist. Forel's ausgezeichnete Beobachtungen in seinen „Fourmis de la Suisse“ (1874) und Lubbock's Versuche⁴⁾ haben dieses Mitteilungsvermögen bestätigt und überdies viele neue Details über dasselbe geboten. Auch ich fand in den 25 Jahren meiner Ameisenbeobachtungen das Mitteilungsvermögen der Ameisen bestätigt und habe in meinen bisherigen Publikationen (besonders 21, 58, 59) auch manches darüber mitgeteilt, was hier als bekannt vorausgesetzt werden darf. Ich erklärte jenes Mitteilungsvermögen nicht für eine intelligente, auf willkürlich gewählten Zeichen und auf gegenseitiger Konvention beruhende „Verständigung“, sondern für eine, der sogenannten Lautsprache mancher niederer und höherer Tiere analoge instinktive Zeichensprache. Wie bei jener einem bestimmten Gefühlszustande des Tieres ein bestimmter Laut, sei es nun ein Schrei oder ein Zirplaut, entspricht, durch den es diesen Zustand instinktiv äußert und dadurch auch zur Gehörswahrnehmung von anderen Tieren seinesgleichen bringt (Paarungslaut, Warnungslaut etc.), so dienen bei den Ameisen bestimmte Fühlerschläge zur Unterstützung der sozialen Instinkte, um den subjektiven

¹⁾ Introduction to comparative psychology 2. Ed. (1903) Chapt. XIV. p. 244 ff.

²⁾ Siehe hierüber Lloyd Morgan l. c.; ferner 58, 3. Aufl. S. 109 ff.

³⁾ Über Garners „Sprache der Affen“ sind die kritischen Urteile Lloyd Morgans u. s. w. zitiert in 58, 3. Aufl. S. 110.

⁴⁾ Ameisen, Bienen und Wespen 1883, 7. Kap. Ants, bees and wasps 1904, Chapt. VII.

Gefühlszustand der betreffenden Individuen oder auch die Wahrnehmung bestimmter Objekte jenes Gefühlszustandes auf andere ihresgleichen zu übertragen.¹⁾

An erster Stelle dienen namentlich bei den *Formica*-Arten die Fühlerschläge dazu, um die Aufmerksamkeit der Gefährtinnen zu erregen und auf den Gegenstand hinzulenken, auf welchen ihr eigenes sinnliches Streben gerichtet ist. Durch Fühlerschläge wird die Aufforderung zur Fütterung eingeleitet ebenso wie die Aufforderung zum Nestwechsel. Durch heftigere Fühlerschläge teilen die wachhaltenden Ameisen am Nesteingang ihre eigene Aufregung den übrigen ihnen begegnenden Ameisen mit, wenn sie einen eindringenden Feind wahrgenommen haben. Ich habe in dem auf Taf. I abgebildeten *sanguinea*-Beobachtungsneste sogar wiederholt folgendes beobachtet. Wenn ich an dem Oberneste eine der beiden Glasröhren, die dasselbe mit dem Fütterungsrohr oder mit dem Abfallrohr verbinden, herausgezogen und nun rasch mit einer Pinzette eine der dort als Wachtposten sitzenden Ameisen herausgeholt hatte, kam es vor, daß eine der am Loche befindlichen Ameisen auf eine andere, die soeben durch die entstandene Öffnung hinausstürzen wollte, zusprang, mit heftigen Fühlerschlägen ihren Kopf berührte und, wenn dies nicht half, sie manchmal sogar an einem Beine erfasste und sie von der verdächtigen Öffnung zurückzog. Manchmal war es eine *sanguinea*, die gegenüber einer anderen *sanguinea* oder einer der Sklavenarten des Nestes so verfuhr; manchmal war es auch eine *fusca* oder eine *rufibarbis*. Wer derartige Vorkommnisse wiederholt gesehen hat, wird es in der Tat schwer begreiflich finden, wie man das sinnliche Mitteilungsvermögen der Ameisen in Zweifel ziehen und dieselben zu bloßen Reflexmaschinen degradieren kann. Ich muß es daher im Interesse der biologischen Ameisenkunde bedauern, daß Bethe diesen unglücklichen Versuch gemacht hat. Bei Lesern, welche selbst noch weniger beobachtet haben als er, muß dadurch die irrtümliche Meinung entstehen, das Mitteilungsvermögen der Ameisen sei eine bislang unbewiesene bloße Behauptung, während es doch durch zuverlässige Beobachtungen längst feststeht. Durch eine Skepsis, welche alles bezweifelt, was sie nicht selber gesehen hat, wird die biologische Ameisenkunde nicht gefördert, sondern im Gegenteil um Jahrzehnte zurückgeschraubt. Ich will nun die von Bethe gegen das Mitteilungsvermögen der Ameisen erhobenen Zweifel näher prüfen.

B. hat bei seinen Experimenten über die Frage, wie gewisse Ameisen (*Lasius*) ihren Weg finden (vgl. oben S. 23), folgende Wahrnehmung gemacht: „Hat ein Tier auf einem Wege nichts gefunden, so habe ich nie auf dem Blatt (mit Ruß geschwärztes Glanzpapier) verzeichnet gesehen, daß ein zweites Tier denselben Weg gegangen ist. Ist jedoch ein Tier zum Zucker, Honig oder Fleisch gelangt, so folgen fast immer andere Tiere der Spur, die es gegangen ist, und zwar meist ganz unabhängig von dem Tiere, das den Vorrat zuerst

¹⁾ Ich betone nochmals diese Definition des instinktiven Mitteilungsvermögens der Ameisen, weil manche Kritiker geglaubt haben, es handle sich hierbei um einen bloßen Wortstreit zwischen mir und Bethe. B. will jedes psychische Element aus den betreffenden Vorgängen ausschließen und die Übertragung der Erregungszustände von einer Ameise auf die andere durch Fühlerschläge usw. rein reflektorisch erklären. Wenn eine Ameise, die eine Beute gefunden hat, durch Fühlerschläge eine Gefährtin anregt, ihr zu folgen, so soll der Geruchstoff, der den Fühlern der ersteren Ameise anhaftet, der „Mitteilende“ sein, nicht aber die Ameise! So versichert B. in seiner Antwort (Nochmals die psychischen Qualitäten 1900 S. 51). Weshalb aber bei dieser Gelegenheit die eine Ameise auf die andere zuspringt und mit ihr die Fühler kreuzt, bleibt bei dieser rein reflektorischen Erklärung unbegreiflich. Für eine Maschine, die selber keine subjektiven Gefühlszustände hat, besteht doch gar keine Veranlassung, dieselben auf andere Maschinen zu übertragen. Wir müssen offenbar bei der Ameise einen instinktiven Trieb voraussetzen, mit ihresgleichen durch Fühlerschläge zu verkehren; hierbei dienen dann sowohl die Fühlerschläge als die den Fühlern anhaftenden Gerüche als Mittel zur Übertragung der subjektiven Gefühlszustände von einem Individuum auf das andere und manchmal auch zugleich zur Erregung der Wahrnehmung des Objektes, das jene Gefühlszustände hervorgerufen hat. Das ist es, was ich „sinnliches Mitteilungsvermögen“ bei den Ameisen nannte.

Bethe behauptet (1900 S. 51) schlechthin, es sei „ein Anthropomorphismus oder — ein Sophismus“, aus jenen Tatsachen „auf Mitteilungsvermögen in psychischem Sinne zu schließen.“ Mir scheint vielmehr der „Sophismus“ darin zu liegen, daß B. hier das Mitteilungsvermögen in psychischem Sinne mit dem Mitteilungsvermögen in intelligentem (menschlichen Sinne) verwechselt, wie aus seinen Beispielen aus dem Menschenleben (S. 50 und 51) hervorgeht.

Über das Mitteilungsvermögen der Ameisen siehe auch K. Eschereich, Die Ameise (1906) S. 202 ff.

fand. Es folgt daraus, daß jedes Tier nicht bloß eine Spur hinterläßt, welche anderen und ihm selbst als Wegweiser dient, sondern daß dieser Spur auch etwas anhaftet, was dem nachfolgenden Individuum einen „Fingerzeig“ gibt, ob auf diesem Wege etwas zu finden ist oder nicht. Ich kann mit Bestimmtheit versichern, daß hierbei eine „Mitteilung“, wie sie von vielen Autoren als notwendig angenommen wird, nicht stattzufinden braucht. Ich sah nämlich mehrmals, daß, nachdem das erste Tier im Neste verschwunden war, ein Tier, von einem anderen Ort als dem Nest kommend, auf das Papier ging und der Spur des ersten, dem es nicht begegnet war, folgte.“ (Bethe 1898, S. 47). Derartiges habe ich bei meinen Beobachtungen ebenfalls manchmal gesehen; ich glaube daher auch, daß bei solchen Gelegenheiten eine Mitteilung nicht notwendig stattzufinden braucht. Dem Tiere, das z. B. beim Fleisch gewesen ist, kann ein Fleischgeruch anhaften, der auch der Fährte desselben sich mitteilt und dadurch andere Ameisen direkt auf die Spur des Fleisches leitet. Ich halte diese Annahme sogar für sehr wahrscheinlich. Andererseits jedoch drängt sich mir auf Grund meiner Beobachtungen an *Lasius niger*, *emarginatus* etc. die Frage auf: hat Herr Bethe denn nie gesehen, daß eine Ameise, welche einer zurückkehrenden begegnete, auf diese zusprang und unter lebhaften Fühlerschlägen mit ihr die Antennen kreuzte? Es ist dies eine so gewöhnliche und häufige Erscheinung auf den von *Lasius niger* und *emarginatus* begangenen Straßen, daß ich es für unmöglich halte, B. habe sie nicht ebenfalls oft gesehen. Er scheint demnach die biologische Bedeutung dieses Vorganges nicht erkannt zu haben. Die Fühler der Ameise dienen hier als Geruchswerkzeuge, um den der anderen Ameise anhaftenden Geruch wahrzunehmen; nimmt sie an ihr den Fleischgeruch wahr, so geht sie denselben Weg, um ebenfalls zum Fleisch zu gelangen. Die Fühlerschläge dienen hier ferner dazu, um den den eigenen Fühlern anhaftenden Geruchsstoff der anderen Ameise mitzuteilen; denn die Fühler der Ameise, die z. B. Fleisch gefunden hat, kommen bei der Untersuchung dieses Gegenstandes in besonders innige und andauernde Berührung mit demselben; den Fühlern müssen daher, zwischen den Haaren und in den Gruben dieser Organe, die flüchtigen Geruchsstoffe des betreffenden Gegenstandes vorzugsweise anhaften. Kreuzen nun zwei Ameisen mit lebhaften Schlägen ihre Fühler, so gelangt der Geruchsstoff, welcher den Fühlern der einen anhaftet, zur Wahrnehmung der anderen Ameise und teilt ihr dadurch mit, was jene gefunden hat. Das ist aber ein Fall eben jenes „Mitteilungsvermögens“, welches Herr Bethe bei den Ameisen nicht zu finden vermochte.“ (Siehe auch oben S. 77, Anm. 1.)

Weiterhin (S. 64) kommt Bethe auf die von Lubbock (Ameisen, Bienen und Wespen, 7. Kap.) zur Prüfung des Mitteilungsvermögens der Ameisen angestellten Versuche und sagt bereits bei Einleitung derselben: „Aus den vielen Versuchen, die Lubbock zur Prüfung des Mitteilungsvermögens angestellt hat, geht hervor, daß etwas derartiges nicht existiert.“ Diese Behauptung Bethes ist ein psychologisches Rätsel. Allerdings waren eine Reihe von Versuchen, welche Lubbock in dieser Richtung mit *Lasius niger*, *Formica fusca*, *Myrmica ruginodis* angestellt, negativ oder richtiger ergebnislos. Ferner ist zuzugeben, daß in einem der Fälle, wo Lubbock mit *Lasius niger* ein positives Resultat erzielte (Lubbock S. 144), indem zu dem Glase mit vielen Larven in 52 Stunden 304 Ameisen gingen, während zu dem Glase mit wenig Larven in 59½ Stunden nur 104 Ameisen gingen, dieses Ergebnis sich auch daraus befriedigend erklären läßt, daß der eine der beiden Ameisenwege weit stärker nach den Ameisenlarven roch als der andere. Wären diese Versuche wirklich sämtliche Versuche Lubbock's, so wäre Bethe's obige Behauptung begreiflich. Aber wer Lubbock's Buch gelesen hat, fragt sich: wo bleiben denn die übrigen Versuche Lubbock's? Woher kommt es, daß Bethe, ohne dieselben mit einem Worte zu erwähnen, hier abbricht und als Schlußresultat aus sämtlichen Versuchen Lubbock's den (gesperrt gedruckten) Satz aufstellt:

„Wir sehen also, daß die Ameisen, soweit es sich um die Besorgung von Futter und anderem handelt, nachweislich ein Mitteilungsvermögen nicht besitzen, sondern nur normalen physiologischen Reizen reflektorisch folgen?“

Bei Lubbock (S. 147—152) folgen nämlich noch eine Reihe anderer Versuche, mit *Lasius niger*, *Aphaenogaster testaceopilosa*, *Pheidole megacephala* und *Formica fusca*, welche ein positives Resultat ergaben

und zwar ein Resultat, welches mit großer Wahrscheinlichkeit dafür spricht, daß wirklich die betreffende Ameise, welche den Gegenstand (eine Fliege, eine Larve etc.) zuerst gefunden, bei ihrer Rückkehr zum Nest einige ihrer Gefährtinnen durch Fühlerschläge auf den Fund aufmerksam gemacht, und sie dadurch zur Begleitung bewogen hatte. Weshalb Bethe diese Versuche nicht erwähnt, ist mir unverständlich.

Obwohl ich mit den von Lubbock gezogenen Schlußfolgerungen nicht ganz einverstanden bin, liegt doch kein Grund vor, weshalb ich an der Richtigkeit der Beobachtungen Lubbocks und an dem positiven Resultate, das seine letzterwähnte Versuchsreihe ergab, zweifeln sollte; denn meine eigenen Beobachtungen, deren einige neue im folgenden noch erwähnt werden sollen, hatten ein ganz ähnliches Ergebnis: Die Ameisen besitzen ein unzweifelhaftes Vermögen der sinnlichen Mitteilung vermittelt gewisser Fühlerschläge und ähnlicher sinnlicher Zeichen,¹⁾ obwohl sie nicht gerade immer dann von diesem Vermögen Gebrauch machen, wenn der Experimentator bei seinen ad hoc angestellten Versuchen es gerne möchte.

Dafür, daß man bei jenem Mitteilungsvermögen der Ameisen eine gegenseitige „intelligente Verständigung“ unterlegen sollte, wie Lubbock zu tun geneigt scheint, ist meines Erachtens kein Grund vorhanden; denn die einschlägigen Tatsachen lassen sich durch das sinnliche Instinktleben der Ameisen, durch ihr sinnliches Erkenntnis- und Strebevermögen völlig befriedigend erklären, ebenso wie das auf bestimmten Lautäußerungen beruhende Mitteilungsvermögen höherer Tiere. Eine „Tierintelligenz“ brauchen wir deshalb nicht anzunehmen, wie ich bereits in früheren Schriften gezeigt habe (21, 58, 59). Nur jemand, der kein Mittelding kennt zwischen Intelligenz und Reflexmechanismus, wird durch derartige Tatsachen des Ameisenlebens in ernste Verlegenheit gesetzt werden.

Bethe will (S. 65) für das gemeinsame Vorgehen der Raubameisen beim Überfall eines Sklavennestes wenigstens die Möglichkeit eines Mitteilungsvermögens der Ameisen zugeben. Er gesteht zu, darüber keine eigenen Beobachtungen gemacht zu haben. Ich glaube, daß Forels und meine Beobachtungen auch für den Nachweis der Tatsächlichkeit dieser Erscheinung bereits völlig genügen.²⁾ Wer das Benehmen der Raubameisen, namentlich von *Polyergus*, bei einem solchen Beutezuge einmal gesehen, wird schwerlich daran zweifeln können, daß die Aufregung der aufeinander zuspringenden, mit den Antennen einander auf den Kopf schlagenden Ameisen mit einer sinnlichen Mitteilung verbunden sei, durch welche der Aufbruch und die Richtung des Zuges bestimmt wird. Daß hiebei die Ameisen den eigenen Erregungszustand durch die Fühlerschläge auch auf andere übertragen, ergibt sich aus der unmittelbaren Beobachtung; wie das geschieht, ist Gegenstand der Hypothese. Bethe glaubt, daß die Fühler der erregten Ameisen vielleicht einen besonderen Geruchsstoff produzieren, der durch die Fühlerschläge auf die Antennen der anderen Ameise übertragen werde. Ich halte das nicht für unmöglich, muß jedoch bemerken, daß die Hauptwirkung der Fühlerschläge hierin nicht bestehen kann; denn die Amazonen kreuzen nicht die Fühler, sondern schlagen mit denselben auf den Vorderkopf der anderen Ameise. Die erste und hauptsächlichste Wirkung der Fühlerschläge ist daher jedenfalls, die Aufmerksamkeit der anderen Ameise zu erregen, so daß diese derjenigen nachfolgt, welche sie mit den Fühlern geschlagen hat. Daß bei dieser Gelegenheit auch eigene Geruchsstoffe produziert und übertragen werden, ist eine bloße Vermutung; auch wenn dieselbe sich

¹⁾ Vgl. die Übersicht am Schluß dieses Abschnittes.

²⁾ Ich zitiere hier aus Forels „Fourmis d. l. Suisse“ p. 296 bloß folgende Zeilen aus einer seiner vortrefflichen Beobachtungen über die Expeditionen von *Polyergus*: „Tandis que l'armée entière indécise cherche de tout côté, on voit tout-à-coup à une place quelconque un mouvement très restreint, de quelques fourmis qui précipitent leur allure, se frappent de leur front, et s'élancent dans une direction, serrées les unes contre les autres en fendant la foule des indécises. Celles-ci ne les suivent point toutes à la fois, mais parmi ceux qui ont donné le signal, il y en a qui retournent continuellement en arrière et se jettent au milieu des indécises, les frappant l'une après l'autre de leur front; dès qu'une fourmi a reçu cet avertissement, elle suit le mouvement.“ Diese charakteristische Schilderung Forels über das Mitteilungsvermögen von *Polyergus* kann ich auf Grund meiner eigenen Beobachtungen über eine Anzahl *Polyergus*-Expeditionen bei Wien und bei Luxemburg nur bestätigen.

bestätigen sollte — was man wohl niemals wird experimentell nachweisen können — ist die Geruchsstoffübertragung nur von sekundärer Bedeutung im Vergleich zu der ebenerwähnten primären Wirkung der Fühlerschläge.

Bethe bezweifelt also das sinnliche Mitteilungsvermögen der Ameisen, obwohl er die Tatsache der gegenseitigen Fühlerschläge bei den Raubameisen zugibt und sogar eine neue Hypothese zur Erklärung ihrer physiologischen Wirkung aufstellt. Seine Bemerkung, daß es sich auch hierbei wohl nur um einen bloßen reflektorischen Vorgang handle, ist eine jener Behauptungen, durch welche er seine Reflextheorie trotz ihres Widerspruches mit den Tatsachen zu retten versucht. Empfindungslose Reflexmaschinen, die sich nicht angetrieben fühlen, den eigenen Erregungszustand, den sie selber nicht fühlen, auf andere ebenso empfindungslose Reflexmaschinen zu übertragen, es aber trotzdem rein reflektorisch dennoch tun — das ist die philosophische Erklärung, welche jene Theorie für den obigen Vorgang bietet.

Handelte es sich im vorliegenden Falle um „höhere Tiere“, so würde man keine Bedenken tragen zu sagen: diese Erklärung ist unannehmbar. Ich sehe aber wahrlich nicht ein, weshalb bei den Ameisen, die doch auch ein relativ hochentwickeltes nervöses Zentralorgan besitzen und ihre Sinneswerkzeuge und Bewegungsorgane in ganz analoger Weise gebrauchen wie die höheren Tiere, dieselbe Erklärung nicht ebenso unannehmbar sein sollte.

Ich will nun noch einige neue Versuche über das Mitteilungsvermögen der Ameisen hier beifügen. Aus dem ziemlich umfangreichen Material, das meine Notizbücher hierfür bieten, wähle ich nur zwei Beobachtungen aus, die besonders instruktiv für die vorliegende Frage zu sein scheinen. Die eine bezieht sich auf das gemeinschaftliche Abholen eines echten Gastes durch *Formica rufa*, die andere auf das gemeinschaftliche Abholen von Sklavenkokons durch *Formica sanguinea*, beides infolge vorhergegangener Mitteilung durch einzelne Ameisen. Die erstere der beiden Beobachtungen bildet zugleich einen Nachtrag zu den internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa* (24).

Während vieler Jahre, besonders 1894—99, setzte ich häufig neue Exemplare von *Lomechusa* (Taf. V, Fig. 1 und 1a), die ich in *sanguinea*-Kolonien gefangen, zu Hause in das Obernest des auf Taf. I abgebildeten Beobachtungsnestes von *F. sanguinea* mit ihren vier Sklavenarten. Die im Oberneste befindlichen *sanguinea* schenken der neuankommenden *Lomechusa* meist nur geringe Aufmerksamkeit; sie sprangen auf sie zu, berührten sie mit den Fühlern, beleckten sie oberflächlich und gingen dann meist ruhig weiter; die *Lomechusa* war für sie eine völlig bekannte Erscheinung, trotz des Geruches der fremden *sanguinea*, der dem aus einer fremden Kolonie kommenden, von den fremden *sanguinea* beleckten Gaste anhaften mußte. Wenn sie allein im Oberneste waren, besorgten sie auch häufig selber das Hinabtragen der neuen *Lomechusa*; gewöhnlich wurde dies jedoch von den im Oberneste anwesenden *rufa* und *pratensis* besorgt. *F. fusca* und *rufibarbis* verhielten sich im Oberneste gewöhnlich ebenso gegen die neu ankommenden *Lomechusa*, wie die *sanguinea* es taten. Obwohl sie selber in ihren eigenen Nestern die *Lomechusa strumosa* nicht als Gast haben und dieselbe erst durch Erfahrung kennen lernen müssen (vgl. 24 S. 641—645), verhielten sie sich als Hilfsameisen von *sanguinea* sogar gegen die neu erscheinenden *Lomechusen* meist sofort ebenso „bekannt“ wie die *sanguinea*. Durch die Erfahrungen an den früheren, in diesem Neste bereits vorhandenen *Lomechusa*¹⁾ ist es erklärlich, daß auch sie gegen den fremden Nestgeruch der fremden *Lomechusa* nicht mehr „feindlich reagierten“; sie nahmen eben bei Begegnung mit dem neuen Gaste sofort wahr, daß der fremdartige Geruch von einem Wesen ausging, das sie bereits durch ihre früheren Geschmackserfahrungen als

¹⁾ Teilweise ist diese Erscheinung wohl auch aus dem Nachahmungstrieb der Ameisen zu erklären, durch den die Hilfsameisen von *F. sanguinea* in manchen Punkten von ihren Herren zu lernen vermögen. Vgl. den Abschnitt „Die verschiedenen Formen des Lernens“; ferner „Über Instinktregulationen bei den Ameisen.“

einen angenehmen Gast kennen gelernt hatten. Es ist dies einer der Beweise dafür, daß die Ameisen durch sinnliche Erfahrung l e r n e n, d. h. infolge der durch Erfahrung gebildeten neuen Assoziationen ihre ursprüngliche instinktive Handlungsweise modifizieren können.

Ich komme nun zu dem Verhalten von *rufa* und *pratensis* gegenüber den in das Obernest gesetzten neuen *Lomechusen*. Obwohl *L. strumosa* in den eigenen Kolonien dieser beiden Ameisen nur selten vorkommt (vgl. 38 S. 62; 83 S. 2), nehmen sie doch, wie ich auch früher (24 S. 596, 638) bereits berichtet, die von *sanguinea* zu ihnen kommenden *Lomechusen* meist freundschaftlich auf, aber nicht so u n m i t t e l b a r wie *sanguinea* es zu tun pflegt. Der sinnliche Eindruck, den die erste Erscheinung dieses Gastes auf sie macht, ist zwar kein unangenehmer, aber doch ein unbekannter; daher die sorgfältige Fühlerprüfung desselben, die anfangs oft noch durch drohend geöffnete Kiefer oder sogar durch Zwicken in die Hinterleibsseiten des Käfers begleitet wird. Aber in wenigen Sekunden beginnen sie meist schon mit der Beleckung der gelben Haarbüschel des Gastes, und dann suchen sie ihn an den Haarbüscheln aufzuheben und in das Nest zu tragen, wenn der Käfer noch nicht im eigentlichen Nestinnern ist. Dieses Benehmen gegenüber *Lomechusa strumosa* behielten die *rufa* und *pratensis* auch als Hilfsameisen von *sanguinea* in meinem großen Beobachtungsneste wenigstens so weit bei, daß eine im Oberneste neu ankommende *Lomechusa* regelmäßig ihre Aufmerksamkeit in hohem Grade erregte; sie wurde sofort von *rufa* oder *pratensis* genau untersucht und beleckt, und dann begannen die komischen Transportversuche. Die *Lomechusa* besitzt ein besonderes Geschick, auf ihrer Unterlage sich mit gespreizten Beinen festzustemmen und festzuhalten; selbst eine große, starke *sanguinea*, *rufa* oder *pratensis* muß oft lange arbeiten, bis es ihr gelingt, den passiven Widerstand der *Lomechusa* zu überwinden und sie aufzuheben. Sobald die Beine des Käfers in der Luft sind, zieht dieser Fühler und Beine an sich und läßt sich ruhig hintragen, wohin es der Ameise beliebt; aber manche Ameise läßt wegen des Widerstandes der *Lomechusa* von ihrem Transportversuche ab, bevor es ihr gelungen ist, den Käfer aufzuheben. Bei einer solchen Gelegenheit machte ich die folgende Beobachtung über das Mitteilungsvermögen der Ameisen.

Am 13. März 1896 hatte ich in der *sanguinea*-Kolonie No. 36 (Exaten) 2 *Lomechusa* gefunden. Sie wurden mitgenommen und in das Obernest meines großen Beobachtungsnestes (Taf. I.) gesetzt, wo gerade nur 3 *rufa* sich befanden. Eine derselben näherte sich alsbald einer *Lomechusa*, prüfte sie mit den Fühlerspitzen, packte sie dann an den Haarbüscheln der Hinterleibsseiten und versuchte sie aufzuheben; dazwischen beleckte sie den Käfer, aber nur kurz und oberflächlich. Ich nahm nun mit einer Pinzette diese und eine zweite *rufa*, welche es mit der anderen *Lomechusa* ebenso machte, heraus und sperrte die beiden Ameisen in den Glaskolben des Fütterungsrohrs, wo sie durch den unter ihnen aufgehäuften Zucker von der Rückkehr in das Obernest abgeschnitten waren. Eben wollte ich auch die beiden *Lomechusa* mit der Pinzette aus dem Oberneste herausnehmen, um sie unmittelbar durch eine der Öffnungen des Hauptnestes in das letztere zu setzen, weil ich befürchtete, die plumpen *rufa* möchten bei ihren Transportversuchen zu gewaltsam mit den Gästen verfahren, da sah ich, wie die allein noch im Oberneste befindliche *rufa* eine der beiden *Lomechusen* an einem der gelben Haarbüschel glücklich aufgehoben hatte und mit ihr zu dem Loche ging, das in das Obernest hinabführt.¹⁾ Da ich gerade in demselben Augenblicke das Obernest vom Vorneste abgehoben hatte, um die *Lomechusen* herauszunehmen, kehrte die *rufa* an dem Loche wieder um und setzte den Käfer nieder. Rasch befestigte ich das Obernest wieder auf dem Vorneste, um zu sehen, was jetzt geschehen würde. 2 *fusca*, die auf Fourage im Fütterungsrohre gewesen waren, kamen von dort zurück in das Obernest, prüften die *Lomechusen* mit den Fühlern, beleckten sie dann kurz und gingen weiter, in das Vornest hinab. Die zurückgebliebene *rufa* näherte sich abermals einer *Lomechusa* und versuchte fünf Minuten lang vergeblich, sie aufzuheben. Unterdessen war keine einzige Ameise in das Obernest heraufgekommen. Da ließ die *rufa*

¹⁾ Man vergleiche hierzu die Taf. I. Das Vornest ist oben durch einen dicken Korkpfropfen verschlossen, dessen Mitte von einer Glasröhre durchbohrt wird, welche durch den Korkboden des Obernestes geht und beide Nestteile verbindet. Durch diese Vorrichtung ist es möglich, das Obernest durch eine leichte Drehung vom Vorneste abzuheben, ohne daß die im letzteren befindlichen Ameisen davon die geringste Notiz nehmen.

plötzlich von der *Lomechusa* ab, lief durch die Öffnung des Obernestes in das Vornest hinunter, wo eine Anzahl *rufa* (unter dem Korkpfropfen des Vornestes) beisammen saßen und schlug diese mit den Fühlern. Kaum 3 Sekunden waren seit dem Fortgehen der einen *rufa* aus dem Oberneste verflissen, da erschienen 5 *rufa* zugleich in der Öffnung des Obernestes und gingen, mit ihren Fühlern vorsichtig suchend, auf die *Lomechusen* zu. Daß diese 5 *rufa* (oder wenigstens 4 derselben, da die fortgegangene wahrscheinlich auch dabei war) von der einen *rufa* geholt worden waren, halte ich für zweifellos. Die *Lomechusen* wurden nun von mehreren *rufa* gleichzeitig aufzuheben versucht; bei einem der beiden Käfer gelang es bereits nach wenigen Minuten, und eine der betreffenden *rufa* ging dann mit dem sich regungslos verhaltenden Gaste sofort zum Eingange des Vornestes, während die anderen *rufa* im Oberneste zurückblieben. Nachdem die Trägerin mit ihrer Last einige Sekunden nach dem Eingangslöche gesucht hatte, fand sie es, stieg dann mit der *Lomechusa* im Maule die Holzbrücke des Vornestes hinab und suchte mit ihr in die Verbindungsröhre zu gelangen, welche in das Hauptnest führt. 5 Minuten lang fand sie jedoch das Loch nicht, sondern stieß immer mit der sich regungslos verhaltenden *Lomechusa* an der betreffenden Stelle oder an der Glaswand unmittelbar neben dem Loche an. Endlich setzte sie ihre Last nieder; die *Lomechusa* nahm sofort ihre gewöhnliche Haltung wieder an¹⁾ und blieb, mit den Fühlern trillernd, vor dem Eingang der Verbindungsröhre sitzen. Unterdessen hatte eine zweite *rufa* endlich auch die zweite *Lomechusa* aufgehoben, kam mit ihr aus dem Oberneste über die Holzbrücke des Vornestes herabgestiegen und ging ebenfalls direkt auf die Öffnung zu, die in das Hauptnest führte. Aber auch sie konnte nicht in die Verbindungsröhre gelangen und suchte 10 Minuten lang nach dem Loche, während sie die regungslose *Lomechusa* quer im Maule hielt. Sie hatte zwar die rechte Richtung, stieß aber immer mit ihrer Last an und drückte dieselbe gegen die Glaswand. Schließlich setzte auch sie die *Lomechusa* hin und untersuchte das zum Hauptneste führende Loch der Verbindungsröhre. Jetzt erst bemerkte auch ich, weshalb die beiden *rufa* sich so lange vergeblich bemüht hatten, in die Verbindungsröhre zu gelangen: der Hinterleib einer dicken Schmeißfliege war bei einem früheren Transporte in der Mündung der Röhre stecken geblieben und verstopfte das Loch. Die Ameisen zogen nun mit vieler Anstrengung das Hindernis heraus; dann wurden die *Lomechusen* von den *rufa* in das Hauptnest hinübergetragen.

Daß die belasteten *rufa* die Verstopfung des Loches nicht rascher bemerkten, bietet keinen Beweis gegen das sinnliche Wahrnehmungsvermögen der Ameisen; denn die belasteten Ameisen sind im freien Gebrauche ihrer Fühler gehindert, namentlich wenn sie eine so breite Last wie eine *Lomechusa* im Maule tragen. Sehen konnten die beiden *rufa* das im Loche steckende Hindernis schon deshalb nicht, weil die Mündung der Verbindungsröhre in einem Korkpfropfen stak und dunkel war. Wenn die Ameisen bloße Reflexmaschinen wären, so würden sie auch nach Ablegung ihrer Last das Hindernis nicht wahrgenommen und entfernt haben; sie hätten dann ruhig gewartet, bis dasselbe durch die von der anderen Seite (vom Hauptneste) herkommenden Ameisen zufällig herausgestoßen würde.

In dem eben berichteten Falle handelte es sich offenbar um eine Betätigung des anzeigenden Mitteilungsvermögens (siehe oben S. 76), und zwar um mehrere Stufen desselben. Durch die

¹⁾ Das tut die *Lomechusa* stets, sobald sie wieder festen Boden unter den Füßen hat. Ihre vorhergehende regungslose Haltung während des Transportes ist somit kein „Starrkrampfreflex“, wie Bethe für das „Sichtotstellen“ der Tiere sagen möchte (S. 35). Beide Ausdrücke sind schief; die Wahrheit liegt auch hier in der Mitte: es handelt sich weder um eine absichtliche Versteifung von Seite des Tieres noch um einen Starrkrampf, sondern um die instinktive Einrollung des Körpers und Anziehung der Extremitäten, die durch bestimmte Sinneswahrnehmungen des Tieres veranlaßt wird. Hier zeigt sich wiederum, wie verfehlt es von Bethe war, den Instinkt mit Reflex-tätigkeit zu verwechseln. Wenn beim Nestwechsel eine *Formica* oder eine *Myrmica* ihre Gefährtin im Maule trägt, so hält letztere sich in aufgerollter (*Formica*) oder schwach gebogener Stellung (*Myrmica*) regungslos: daß sie jedoch von einem „Starrkrampf“ befallen sein soll, ist falsch, da sie sofort weiterläuft, sobald sie von der Trägerin niedergesetzt wird. Wir haben für diese instinktive, eingezogene, regungslose Haltung kein passendes Wort; daher wird die alte Bezeichnung „Sichtotstellen“ kaum zu vermeiden sein.

Fühlerschläge der *rufa*, welche ihre Gefährtinnen herbeiholte, wurde hier dreierlei bewirkt: 1. die letzteren wurden zum sofortigen *Nachfolgen* veranlaßt, indem der Erregungszustand der ersten Ameise sich auf sie fortpflanzte. 2. Sie wurden zum *Nachahmen einer bestimmten Tätigkeit* der ersten Ameise veranlaßt, nämlich zum *Suchen* nach einem Gegenstand mittelst ihrer Fühler. 3. *Welches dieser Gegenstand sei*, war ihnen durch die den Fühlern der ersten Ameise anhaftenden Geruchsstoffe ebenfalls angezeigt worden; sie suchten offenbar nichts anderes als die *Lomechusen*, da sie sofort ihr Suchen einstellten, als sie den Käfern begegnet waren, und nun mit dem Transport derselben begannen. Jede andere Deutung dieses ganzen Vorganges müßte als eine durchaus gezwungene, unnatürliche erscheinen. Wir halten uns mit dieser Erklärung in der richtigen Mitte zwischen den beiden Extremen, nämlich zwischen der einseitig reflektorischen Deutung, welche gar keine psychischen Faktoren im Ameisenleben annehmen will, und der ebenso einseitigen anthropomorphistischen Deutung, welche den suchenden Ameisen „intelligente Absichten“ unterschiebt.

Ich hatte bei der soeben mitgeteilten Beobachtung über das Mitteilungsvermögen von *F. rufa* gar nicht die Absicht gehabt, ein Experiment über diesen Gegenstand anzustellen. Daß sich alle Umstände vereinten, welche das günstige Resultat jener Beobachtung ergaben, wäre wahrscheinlich bei einem ad hoc eigens angestellten Versuche kaum gelungen. Das Ergebnis ist jedoch deshalb nicht weniger wertvoll; es beweist mehr für das Mitteilungsvermögen der Ameisen als 100 negativ verlaufende künstliche Versuche *dagegen* zu beweisen imstande sind.

Wenn die Ameisen bloße Reflexmaschinen wären, wenn sie gleich blechernen Enten wären, denen man nur den Magneten vorzuhalten braucht, um sie zu einer bestimmten Bewegung zu veranlassen (Bethe S. 50), dann würde es allerdings leichter sein, mit ihnen zu experimentieren. Aber diese Vorstellung entspricht nicht der Wirklichkeit. Die Ameisen sind weder intelligente Miniaturmenschen noch bloße Reflexmaschinen. Sie sind mit dem Vermögen der sinnlichen Empfindung und willkürlichen Bewegung ausgestattete Wesen, deren sinnliche Triebe (Instinkte) durch sinnliche Wahrnehmung und Empfindung in ihrer Ausführung geleitet werden und je nach der Verschiedenheit der augenblicklichen Wahrnehmungen und Empfindungszustände, sowie zum Teile auch durch den Einfluß früher gemachter Erfahrungen in mannigfaltiger Weise modifiziert werden können. Das ist eine Auffassung des Ameisenlebens, die mit den Tatsachen übereinstimmt und den Tieren weder zu viel noch zu wenig zuerkennt. Diese Auffassung hat auch den großen Vorzug, daß sie auf die höheren Tiere ebenfalls anwendbar ist und daher eine *einheitliche Tierpsychologie* bietet; man braucht dann nicht die psychischen Lebensäußerungen der Ameisen und der höheren Tiere mit einem a priori verschiedenen Maßstab zu messen, eine Inkonsequenz, welche wegen der Ähnlichkeit jener Erscheinungen bei den Ameisen und den höheren Tieren völlig unhaltbar ist.

Ich gebe hier noch einige von mir angestellte Versuche über das Verhalten der Ameisen — *F. sanguinea* und ihrer Hilfsameisen — *beim Abholen von fremden Ameisenkokons*.

Obwohl auch bei den Raubzügen von *F. sanguinea* in freier Natur das gegenseitige Mitteilungsvermögen der Ameisen in unzweifelhafter Weise durch die Fühlerschläge und deren Wirkung sich äußert, so hat doch hier, wie auch bereits durch Forel konstatiert ist, das Mitteilungsvermögen der Ameisen eine weit geringere biologische Wichtigkeit als bei *Polyergus rufescens*. Bei letzterer sind die durch die wechselseitigen Fühlerschläge vermittelten Anregungen viel häufiger und lebhafter und erzielen eine viel größere Einheit des Vorangehens als bei *F. sanguinea*. Wie die *sanguinea* truppweise und nicht in geschlossenen volkreichen Armeen (*Polyergus*) auf ihre Sklavenjagden ausziehen, so handelt auch innerhalb jener losen Trupps die einzelne Ameise viel selbständiger als es bei *Polyergus* zu geschehen pflegt. Hieraus ist es begreiflich, daß es in künstlichen, im Zimmer gehaltenen Beobachtungsnestern keine leichte Sache ist, einen „programmmäßigen“ Beutezug von *F. sanguinea* zu veranlassen, bei welchem das Mitteilungsvermögen der Ameisen in durchaus zweifelloser Weise sich äußert. Ich habe bei den zahlreichen Experimenten, die ich

in dieser Beziehung insbesondere mit dem großen, auf Taf. I abgebildeten Beobachtungsneste angestellt, indem ich in den als „Abfallnest“ bezeichneten Glaszylinder Kokons von Arbeiterpuppen fremder Arten gab, zwar häufig die Fühlerschläge einzelner *sanguinea* gesehen, welche, aus dem Abfallneste kommend, anderen *sanguinea* begegneten und die letzteren dadurch veranlaßten, ebenfalls dorthin zu laufen; aber daß eine einzelne *sanguinea* von den durch sie entdeckten Kokons direkt in das Hauptnest zurücklief und dort ein „Signal“ für eine ganze Schar gleichzeitig hervorbreehender *sanguinea* gab, konnte ich nur ein einziges mal mit Sicherheit beobachten.

Vorher sollen noch einige andere Fälle zum besseren Vergleiche berichtet werden. Daß die *sanguinea* nicht immer zu einem Beutezug aufgelegt sind, zeigt folgende Beobachtung. Am 13. August 1893 hatte ich meiner gemischten Kolonie eine kleine Anzahl Kokons von *rufibarbis* ♀ und eine sehr große Menge von ♀-Kokons des *Lasius niger* zum Abholen gegeben. Obwohl *sanguinea* auch die letzteren häufig raubt (als Beute zum Verzehren), wurden diesmal doch sämtliche Kokons fast nur von den *fusca*-Skaven der gemischten Kolonie abgeholt, während die *sanguinea* sich kaum daran beteiligten. Am 23. August 1893 gab ich ihnen eine größere Anzahl von *rufibarbis*-♀-Kokons: diesmal wurden die Kokons hauptsächlich von *sanguinea* abgeholt, während die *fusca* nur in geringer Zahl sich daran beteiligten. Bei später mit demselben Beobachtungsneste angestellten Versuchen waren es meist bloß die *sanguinea*, welche die Kokons abholten, obwohl die Zahl der Hilfsameisen in jener Kolonie nicht abgenommen hatte.

Daß die zum Abholen der Kokons aus dem Neste kommenden Ameisen hiebei nicht etwa bloß einer „Kokongeruchsfährte“ reflektorisch folgen, die von den aus dem Abfallneste kommenden Ameisen zurückgelassen wurde, geht aus folgender Wahrnehmung hervor. In das Dach des Obernestes (vgl. Taf. I) münden zwei Glasröhren, von denen die eine in das Abfallnest, die andere in das Fütterungsrohr führt. Bei einem am 18. Juni 1895 angestellten Versuche (mit Kokons von *rufibarbis* ♀ und *L. niger* ♀) kam es nun häufig vor, daß die aus dem Hauptneste zum Abholen der Kokons herkommenden *sanguinea* zuerst in die falsche Röhre hineinliefen und, nachdem sie ein beträchtliches Stück in derselben zurückgelegt hatten, wieder umkehrten und den anderen, richtigen Weg einschlugen. Das Abfallnest war damals dem Beobachtungsapparate erst vor kurzem neu angefügt worden, und die Ameisen kannten daher diesen Weg noch nicht so gut wie den anderen, in das Fütterungsrohr führenden. Der ganze Verlauf des am 18. Juni 1895 gemachten Experimentes war überhaupt ein derartiger, daß fast nur die gegenseitige Unabhängigkeit und individuelle Regellosigkeit des Vorangehens von *F. sanguinea* zu Tage trat, während von einem einheitlichen Verfahren kaum eine Spur zu sehen war.

Ganz verschieden verlief ein 8 Tage später mit derselben Kolonie angestellter Versuch. Da derselbe einen besonders zuverlässigen Beweis für das Mitteilungsvermögen der *sanguinea* beim Abholen von fremden Kokons bietet, will ich ihn hier eingehender (nach den damals aufgezeichneten stenographischen Notizen) wiedergeben. Ohne daß ich es vorher zu hoffen gewagt hätte, konnte ich diesmal einen „fulminanten“ Beutezug meiner Raubameisen beobachten.

Am Nachmittag des 25. Juni 1895 hatte ich eine Anzahl Arbeiterkokons von *F. fusca* und *rufibarbis* in das „Abfallnest“ getan. Es waren zur Zeit gar keine Ameisen meiner gemischten Kolonie in diesem Nestteile anwesend. Noch nach 1½ Stunden hatten die *sanguinea* und ihre Hilfsameisen nichts von den Kokons bemerkt, da gerade nur wenige Ameisen im Oberneste sich befanden und keine derselben während dieser ganzen Zeit zufällig in das Abfallnest hinübergegangen war. Ich nahm nun mit der Pinzette eine *sanguinea* vorsichtig aus dem Oberneste und setzte sie in das Abfallnest. Dort wurde sie von mehreren der feindlichen *rufibarbis* nacheinander angegriffen, verteidigte sich aber wacker, befreite sich endlich und lief nun in das Nest zurück, wo sie an der Biegungsstelle der langen Glasröhre, welche das Abfallnest mit dem Oberneste verbindet, dreimal wieder umkehrte und eine kurze Strecke zurücklief. Dann lief sie in das Obernest und von dort unmittelbar ohne Aufenthalt durch das Vornest in das Hauptnest, in welchem sie verschwand. Kaum 10 Sekunden später kam eine ganze Flut von *sanguinea* durch die Verbindungsröhre des Hauptnestes

in das Vornest gelaufen: von dort ging es direkt in das Obernest, wo sie die Glaswand zu erklettern suchten.¹⁾ Da ihnen dies wegen der Feuchtigkeit, mit welcher die Glaswand beschlagen war, nicht gelang, setzte ich rasch eine Papierbrücke hinein. Nun ging die Expedition direkt, nach einem Zögern von nur wenigen Sekunden (an der Biegungsstelle des Ansatzrohres, wo die ersten Ameisen ein- oder zweimal wieder kurz umkehrten), durch die Verbindungsröhre in das Abfallnest hinab; sofort begann der Transport der geraubten Kokons, der den ganzen Nachmittag hindurch währte.

Daraus, daß vorher über eine Stunde lang keine einzige *sanguinea* oder Hilfsameise im Abfallneste gewesen war, sofort aber eine ganze Schar *sanguinea* aus dem Hauptneste herauskam und direkt in das Abfallnest eilte, geht offenbar hervor, daß die e i n e, dorthin unmittelbar vor dem Auszug der Schar zurückgelaufene *sanguinea*, die ich zu den Kokons gesetzt hatte, den *sanguinea* des Hauptnestes ein F ü h l e r s i g n a l gegeben haben mußte. Der bloße Geruch der aus dem Abfallneste kommenden einen Ameise konnte nicht diese plötzliche Massenwirkung gehabt haben; denn ich habe oft bei ähnlichen Versuchen gesehen, wie eine bei den Kokons im Abfallneste gewesene, ja sogar mit den feindlichen Ameisen daselbst in Kampf geratene Ameise unter die im Oberneste oder Vorneste versammelten Ameisen zurückkehrte, ohne daß diese dadurch zum Besuche des Abfallnestes veranlaßt wurden; es fehlte eben das F ü h l e r s i g n a l, die durch die Fühlerschläge vermittelte Anregung, d. h. „die s i n n l i c h e M i t t e i l u n g“.

Es ist ferner bemerkenswert, daß bei diesem am 25. Juni angestellten Versuche die *sanguinea* sich beim Abholen der Kokons nicht verirrt und anfangs nicht etwa in die falsche, zum Fütterungskolben führende Glasröhre liefen. Obwohl die beiden Röhren unmittelbar nebeneinander in das Korkdach des Obernestes mündeten, ging diesmal keine der von der einen *sanguinea* herbeigeholten Gefährtinnen zuerst in das falsche Loch, sondern alle in das richtige. Es ist dies wohl daraus zu erklären, daß die erstere Ameise an der Spitze des Zuges sich befand und durch ihr Vorangehen und ihre Fühlerschläge auch die Richtung des Zuges leitete. Die bloße Wahrnehmung der Geruchsfährte vermochte, wie sich bereits aus dem am 18. Juni angestellten Versuche ergibt, nicht mit einer derartigen Sicherheit die richtige Glasröhre sofort anzuzeigen.

Bei jenem Experimente vom 25. Juni 1895 habe ich noch folgende Beobachtung notiert: „Die *sanguinea* lassen sich nicht durch den Geruchssinn in entscheidender Weise bei der Verfolgung eines ihnen bereits bekannten Weges leiten.“ Da nämlich das rechtwinklig gebogene Glasrohr, welches das Abfallnest mit dem Oberneste verband,²⁾ für den raschen Transport der Kokons sich als etwas eng erwies und wiederholte Stauungen verursachte, nahm ich es in einer Pause, wo gerade keine Ameisen hin oder zurück dasselbe passierten, fort und ersetzte es durch ein anderes weiteres, rechtwinklig gebogenes Glasrohr von 15 cm Länge, das seit Jahren unbenutzt in einem Schranke gelegen hatte. Die *sanguinea*, welche gleich darauf mit Kokons aus dem Abfallneste heraufkamen, schienen diese Änderung ebensowenig auffallend zu finden als die unbelastet vom Hauptneste zurückkehrenden. Die Ameisen gingen von beiden Seiten ohne Zögern durch die neue Röhre hindurch, ja sie untersuchten dieselbe nicht einmal mit den Fühlern! Der ganze Unterschied bestand bloß darin, daß der Verkehr in der neuen, weiteren Röhre flotter von statten ging als in der alten, engeren; und doch war die „alte Geruchsfährte“ auf 15 cm Länge vollkommen aufgehoben! Schon damals fügte ich jener Beobachtung die Bemerkung bei: „worauf es den *sanguinea* ankommt, ist offenbar nur, daß es eine Verbindungsröhre ist, welche in der R i c h t u n g zu ihrem Neste hinget, und zwar in d e r s e l b e n Richtung, in welcher sie von demselben gekommen sind.“ Durch Herrn Bethe's später entdeckte Chemo-reflextheorie des Ameisenlebens wurde ich auf diese und ähnliche frühere Notizen wiederum aufmerksam

¹⁾ Damals war noch keine Holzbrücke im Oberneste, die von der Basis bis zur Decke reicht und den Ameisen das Erklettern der Glaswand erspart.

²⁾ Auf der Abbildung Taf. I bezeichnet die schraffierte Stelle des zum Abfallneste führenden Glasrohres das Kautschukrohr, durch welches die betreffenden Glasröhren verbunden sind: ebenso auf der anderen Seite die schraffierte Stelle des zum Fütterungskolben führenden Glasrohres.

gemacht und habe dieselbe bereits oben (S. 36) zusammengefaßt und durch neu angestellte Versuche vervollständigt. Das Ergebnis derselben, das für jene neue Theorie wenig günstig ist, wurde an jener Stelle mitgeteilt.

Aus den Beobachtungen und Versuchen, die ich mit meinen im Zimmer gehaltenen Ameisennestern seit 1899 anstellte, sei hier nur eine erwähnt, die ebenfalls für das Mitteilungsvermögen der Ameisen spricht, wenngleich nicht in so bestimmter Weise wie die ebenerwähnten Fälle.

Anfang Juni 1902 (Luxemburg) waren 7 *F. fusca*, die zu den Sklaven des obenerwähnten großen Beobachtungsnestes von *sanguinea* (Taf. I) gehörten, durch einen klaffenden, schmalen Sprung in einer Ecke der oberen Glasscheibe des Hauptnestes hinausgeschlüpft und liefen einzeln im Zimmer umher. Unterdessen hatte ich jenen Sprung verschlossen und die *fusca* konnten bei ihrer Rückkehr nicht mehr in ihr Nest hinein. Nachdem sie vergeblich versucht hatten, eine andere Eingangsstelle zu finden, sammelten sie sich am 6. Juni an einer Spalte zwischen Glasscheibe und Holzrahmen eines fremden kleinen Lubbocknestes von *sanguinea* (aus Kolonie 240 von Exaten) und bemühten sich dort, in das Nest einzudringen, obwohl mehrere *sanguinea* der fremden Kolonie sich daselbst an der Innenseite der Glasscheibe postiert hatten und durch das Glas hindurch die fremden *fusca* mit geöffneten Kiefern bedrohten.

Daß alle sieben *fusca* gerade an dieser Stelle des fremden Nestes sich zusammengefunden hatten und daselbst gemeinschaftlich Einlaß suchten, ist ohne ein Mitteilungsvermögen dieser Ameisen untereinander schwer begreiflich. Jedenfalls spricht diese Wahrnehmung für die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Wären jene *fusca* bloße „Reflexmaschinen“ gewesen, so hätten sie wohl ewig vor der verschlossenen Spalte ihres eigenen Nestes sitzen bleiben müssen, wo sie von ihrem eigenen Nestgeruchsstoff „reflektorisch angezogen wurden“. Es lag für sie dann gar kein Grund vor, nach den erfolglosen Bemühungen, in ihr eigenes Nest zurückzukehren, eine ähnliche Spalte an einem fremden *sanguinea*-Neste aufzusuchen und dort trotz des fremden Kolonieruches nach Einlaß zu streben.

Zum Schlusse dieses Abschnittes will ich die Resultate meiner Beobachtungen über das Mitteilungsvermögen der Ameisen kurz zusammenzustellen versuchen.

I. Die Fühlerschläge, mit denen eine Ameise Kopf und Fühler der anderen berührt, bewirken:

1. die Anregung der Aufmerksamkeit der anderen Ameise, wodurch dieselbe auf einen bestimmten Gegenstand oder eine bestimmte Tätigkeit hingelenkt wird;
 - a) Fühlerschläge bewirken vor allem die Anregung des Nachahmungstriebes, durch den das Zusammenwirken der verschiedenen Individuen einer Kolonie ermöglicht wird.
 - b) Durch Fühlerschläge wird die Aufforderung zur Fütterung gewöhnlich eingeleitet, indem die „bettelnde“ Ameise den Kopf der anderen Ameise leise schlägt und streichelt.
 - c) Durch Fühlerschläge wird die Aufforderung zum Nestwechsel eingeleitet, indem die eine Ameise den Kopf der anderen mit den Fühlern schlägt und dann in der betreffenden Richtung sich entfernt. Bei den *Formica*-Arten folgt auf die Fühlerschläge dann meist noch ein weiterer, dem Transportzwecke ausschließlich dienender Gestus: die Ameise, welche die andere mitnehmen will, ergreift dieselbe bei den Oberkiefern: ist letztere geneigt zu folgen, so rollt sie sich ein und läßt sich von der anderen tragen.¹⁾ In den gemischten Kolonien von *F. sanguinea* sind es meist die Herren, oft aber auch irgend eine der Sklavenarten, welche den Nestwechsel anregen und die übrigen ohne Unterschied der Art tragen; in den gemischten Kolonien von *Polyergus* sind es fast immer (mit nur seltenen Ausnahmen) die Sklaven, welche den Nestwechsel anregen und ausführen.
 - d) Durch Fühlerschläge gibt eine Ameise anderen oft die Anregung, ihr zu folgen, wenn sie etwas gefunden hat, was ihre Aufmerksamkeit in besonders lebhafter, angenehmer Weise erregt (Futter, echte Gäste, Kokons etc.).

¹⁾ Ähnlich auch bei *Myrmica*, *Leptothorax*, *Formicoxenus* etc., wo jedoch die Stellung der getragenen Ameise eine verschiedene ist.

- e) Durch heftige Fühlerschläge gibt eine Ameise ihren Gefährtinnen die Anregung zum Angriff auf einen Feind, den sie zuerst bemerkt hat.
- f) Durch heftige Fühlerschläge gibt eine Ameise den anderen die Anregung zur Flucht, wenn sie selber vor einem von ihr zuerst bemerkten Feinde flieht.
- g) Durch Fühlerschläge sucht eine *Formica* nicht selten eine ihrer Gefährtinnen vor einer Gefahr zu warnen, die von einer bestimmten, von ihr bemerkten Richtung herkommt; geht die andere Ameise trotzdem hin, so zieht sie dieselbe oft noch an einem Beine von der betreffenden Stelle gewaltsam zurück.¹⁾ In den gemischten Kolonien von *F. sanguinea* mit irgend welchen anderen *Formica*-Arten kommen derartige Warnungsversuche gegenseitig vor, ohne Unterschied der Ameisenart.
- h) Durch Fühlerschläge beschwichtigt ein *Formica* manchmal eine in heftiger Aufregung befindliche Gefährtin, indem sie ihr leise und andauernd mit den Fühlern auf den Kopf schlägt und sie dabei manchmal überdies an einem Vorderbeine festhält. Auch Forel hat dies bereits beobachtet und berichtet.
- i) Durch Fühlerschläge sucht eine vereinzelte *Formica*, die von fremden Ameisen derselben Art oder einer fremden *Formica*-Art angegriffen und festgehalten wird, oft die angreifenden Ameisen anfangs zu beschwichtigen; dann erst, wenn ihr dies nicht gelingt, verhält sie sich regungslos passiv.
- k) Durch Fühlerschläge wird insbesondere bei den Raubameisen der Gattung *Polyergus* und bei *F. sanguinea* ²⁾ die Anregung zum Aufbruch der Expedition gegeben und auch die Richtung des Zuges bestimmt, indem jene Ameisen, welche den richtigen Weg gefunden haben, die anderen durch Fühlerschläge anregen, ihnen auf demselben zu folgen.
2. Durch Fühlerschläge wird ferner den Ameisen die Wahrnehmung des Geruchsstoffes vermittelt, welcher einer anderen Ameise anhaftet, und zwar in intensiverer Weise, als es bei bloßer leiser Berührung mit den Fühlern geschehen würde. Infolgedessen dienen die Fühlerschläge:
- a) Zur raschen Unterscheidung von „Freund“ und „Feind“.
- b) Wahrscheinlich ist es, daß hierbei auch die den Fühlern der berührten Ameise zufällig anhaftenden Geruchsstoffe in besonders lebhafter Weise wahrgenommen werden und daß dadurch
- α. Die Wahrnehmung einer von der berührten Ameise vorher gefundenen Beute an die Gefährtinnen vermittelt wird. Vgl. das obige Beispiel vom Abholen der *Lomechusa* S. 82.
- β. Daß die von den Fühlern der berührten Ameise produzierten, den bestimmten Erregungszuständen (Furcht, Kampflust etc.) entsprechenden Geruchsstoffe, dem Geruchssinn der anderen Ameise hierbei zugänglich werden und dadurch den Erregungszustand der berührten Ameise auch auf die berührende übertragen können. Die Produktion derartiger, den verschiedenen subjektiven Gefühlszuständen einer Ameise entsprechenden Geruchsstoffe gehört jedoch einstweilen bloß dem Gebiete der Vermutung an, während die unter I. 1 und I. 2 a, b, α verzeichneten Wirkungen der Fühlerschläge der direkten Beobachtung zugänglich sind.
- II. An zweiter Stelle dienen dem sinnlichen Mitteilungsvermögen der Ameisen außer den Fühlerschlägen auch noch andere sinnliche Zeichen, die ebenfalls in bestimmten willkürlichen Bewegungen³⁾ bestehen. Es sind vorzüglich folgende:
1. Eine um Nahrung bittende Ameise beleckt häufig nach den Fühlerschlägen (I. 1 b) zudringlich die Mundgegend derjenigen, von welcher sie gefüttert werden soll.

¹⁾ Siehe oben Seite 77.

²⁾ Sowie bei deren nordamerikanischen Verwandten, die gleichfalls Sklaven rauben.

³⁾ „Willkürliche Bewegung“ steht im Gegensatz zur bloßen Reflexbewegung und bezeichnet, wie es bisher allgemein üblich war und wahrscheinlich auch künftig üblich sein wird, die vom sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögen der Tiere geleiteten Tätigkeiten.

2. Erhebt sie sehr oft auch vor oder während der Fütterung ihre Vorderfüße und streichelt mit raschen, leisen Schlägen die Kopfseiten der fütternden Ameise.
 3. Beim Nestwechsel der *Formica*-Arten ergreift die eine Ameise nach den einleitenden Fühlerschlägen (l. I c) meist die Oberkiefer der Gefährtin, welche sie forttragen möchte; ist diese geneigt zu folgen, so rollt sie sich ein und läßt sich tragen.
 4. Manchmal ergreift auch eine Ameise die Gefährtin an einem Beine, seltener an einem Fühler, und zieht sie in der gewünschten Richtung eine Strecke weit mit sich fort. (Vgl. auch l. I g).
 5. In dieser Weise ziehen einzelne Arbeiterinnen bei Störung des Nestes, z. B. bei plötzlicher Erhellung desselben, ihre Königinnen, die sie dabei meist an den Oberkiefern fassen, sowie ihre geflügelten ♂ und ♀ sowie andere ihrer Nestgenossen z. B. *Lomechusa*, in einen anderen Nestteil mit sich fort. No. 5 leitet offenbar bereits zu jener Transportform über, wo die transportierten Subjekte, z. B. die Larven und Puppen der Ameisen, oder die *Claviger*, *Hetaerius* und andere echte Gäste rein passiv fortgetragen werden, während bei No. 3 und 4 noch eine aktive Beteiligung der Transportierten stattfindet.
- III. An dritter Stelle dienen als instinktives Kommunikationsmittel zwischen den Ameisen derselben Kolonie auch akustische Zeichen (Lautäußerungen), nämlich die oben (im VII. Kap. S. 74) erwähnten Zirplaute und Klopplaute, die bei vielen Ameisen als Alarm signale usw. dienen und wahrscheinlich auf das Gehörsvermögen der Koloniegenossen wirken.

Diese Zusammenstellung dürfte ein ziemlich vollständiges Bild von den sinnlichen Zeichen geben, welche bei den Ameisen zur gegenseitigen Anregung des Nachahmungstriebes und zur gegenseitigen Mitteilung bestimmter sinnlicher Wahrnehmungen oder Empfindungszustände zur Verwendung kommen.

Man wird in diesen Tatsachen zwar keine „intelligente Verständigung“ der Ameisen untereinander sehen dürfen, da die genannten Erscheinungen aus dem sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögen der Tiere befriedigend erklärlich sind. Aber zu bloßen Reflexmaschinen wird man die Ameisen nur dann machen können, wenn man die Tatsachen in eine künstliche Schablone gewaltsam hinein zu zwängen versucht.

Ich halte es kaum für nötig, hier eine eingehende Parallele zwischen dem sinnlichen Mitteilungsvermögen der Ameisen und der höheren Tiere, z. B. der in Horden lebenden Affen, zu ziehen. Das den Ameisen in ihren mannigfaltigen Fühlerschlägen zu Gebote stehende Mitteilungsvermögen besitzt eine solche Universalität und eine so zweckmäßige Hinordnung auf die verschiedensten Bedürfnisse ihres Gesellschaftslebens, daß die unartikulierten Laute und die handgreiflichen Gesten bei den in Herden lebenden höheren Tieren demselben schwerlich gleichkommen dürften. Die Mittel des Zusammenwirkens sind verschiedene, indem bei den Ameisen hauptsächlich oder ausschließlich Tast- und Geruchswahrnehmungen, bei den höheren Tieren dagegen hauptsächlich Gehörswahrnehmungen die dem Zusammenwirken dienenden sinnlichen Zeichen dem Individuum vermitteln. Aber die Art und Weise, wie diese sinnlichen Zeichen für die Bedürfnisse des sozialen Lebens von einem Individuum gegeben und vom anderen verwertet werden, ist eine völlig analoge bei den Ameisen und bei den höheren Tieren, ja sie ist bei ersteren in mehrfacher Beziehung sogar noch eine vollkommener als bei letzteren.

Auf die instinktive Nachahmung des Fühlerverkehrs der Ameisen durch gewisse Ameisengäste aus der Ordnung der Coleopteren, die namentlich bei den doppelwirtigen Arten der Gattung *Atemeles* (siehe Taf. IV, Fig. I) sehr hoch entwickelt ist, will ich hier nicht näher eingehen, da ich mich in vorliegender Studie bloß mit den psychischen Fähigkeiten der Ameisen zu beschäftigen vorhatte. Jene aktive Mimiery gehört jedenfalls zu den interessantesten biologischen Problemen und zugleich zu den drolligsten Schauspielern des gesamten Tierlebens.

Als ich vor 24 Jahren zum erstenmal sah, wie ein *Atemeles emarginatus* eine *Myrmica* nach Ameisenart zur Fütterung aufforderte und dabei nicht bloß den Kopf der Ameise mit seinen Fühlern betrillerte, sondern

sogar die Vorderfüße nach Ameisensitte erhob und die Kopfseiten der Ameise mit raschen, leisen Bewegungen streichelte, glaubte ich meinen Augen nicht mehr trauen zu dürfen; so fremdartig erschien mir dieses Benehmen. Seither ist es jedoch für mich durch Hunderte von Beobachtungen ein ganz gewöhnliches Schauspiel geworden. Über die Art und Weise, wie fremde Ameisenarten sich diesem ameisenähnlichen Benehmen der Käfer gegenüber verhalten, wird bei den „internationalen Beziehungen der *Atemeles*“ eingehend die Rede sein. Hier nur eine Bemerkung über die sonderbare Art und Weise, wie sich *Formica sanguinea* benimmt, wenn ein von ihr bereits vollkommen aufgenommener kleiner *Atemeles* (*emarginatus* oder *paradoxus*) sie zum erstenmal nach Ameisenart zur Fütterung auffordert, indem er ihren Kopf mit den Fühlern schlägt, ihre Mundgegend beleckt und dann mit erhobenen Vorderfüßen ihre Kopfseiten streichelt. Die Ameise reagiert nicht etwa reflektorisch auf diesen „Fütterungsreiz“, sondern springt wie erschreckt zurück, untersucht den sonderbaren Gast mit den Fühlerspitzen, nahm ihn sogar manchmal an einem Vorderbeine auf und hielt ihn, mit den Fühlerspitzen ihn sorgfältig prüfend, längere Zeit in der Luft, bevor sie ihn wieder niedersetzte. Erst wenn der Käfer zum zweiten oder dritten Mal seine Aufforderung wiederholt hatte, ließ sie sich endlich dazu herbei, ihn zu füttern. Aber sie fütterte ihn nicht wie sie eine Ameise füttert (und wie die *Atemeles* bei allen anderen Ameisen gefüttert werden), sondern wie eine hilflose Ameisenlarve, gerade so wie sie die weit größere *Lomechusa strumosa* zu füttern pflegt, von welcher sie nicht durch Streicheln der Kopfseiten zur Fütterung aufgefordert wird! Ein noch so skeptischer Beobachter kann sich hier dem Eindrücke nicht verschließen, daß *F. sanguinea* den *Atemeles* trotz seiner vollendeten Ameisensitte bei der Aufforderung zur Fütterung nicht mit einer Ameise verwechselt, sondern seine Ähnlichkeit mit *Lomechusa*, die sich ganz anders zu benehmen pflegt, hinreichend wahrnimmt. Daher ihr anfängliches Erschrecken, wenn ein *Atemeles* sie ganz wie eine Ameise zur Fütterung auffordert; daher auch die nicht minder merkwürdige Tatsache, daß sie den *Atemeles* trotz seines Ameisenbenehmens nicht gleich einer Ameise füttert, sondern gleich einem hilflosen, von einer Ameise verschiedenen Wesen.

Wer derartige Beobachtungen viele Jahre hindurch gemacht hat, wird sich selbstverständlich nicht zu der Ansicht bekennen können, daß die Ameisen bloße „Reflexmaschinen“ seien.

Bekanntlich hat Darwin in seiner „Abstammung des Menschen“ (Deutsche Ausgabe, 1871, Bd. I, S. 36) aus der von Brehm mitgeteilten Beobachtung, daß Affen vor unschuldigen Eidechsen und Fröschen eine sonderbare instinktive Furcht zeigen, den Schluß gezogen, daß die Affen „irgend eine Vorstellung von zoologischer Verwandtschaft hätten.“¹⁾ Da jene harmlosen Lurche und Echsen manche sinnlich wahrnehmbare Eigenschaften, z. B. die glänzende, glatte, meist bunte Haut, die mit Warzen bezw. Schuppen besetzt ist, mit den Schlangen gemein haben, vor denen die Affen sich durch einen angeborenen Instinkt fürchten, so ist es leicht erklärlich, wenn die Ähnlichkeit des sinnlichen Eindruckes beim Anblicke von Eidechsen und Fröschen in den Affen Regungen der Furcht erweckt. Daß die Affen irgend eine abstrakte Vorstellung von zoologischer Verwandtschaft besitzen, wird dadurch selbstverständlich nicht im geringsten erwiesen und müßte daher als grundlose Vermenschlichung der Affen bezeichnet werden. Wer jedoch bei den höheren Tieren dies nicht zugeben will und die Affen auf Grund solcher Tatsachen für „intelligente Wesen“ ausgibt, der muß dasselbe a fortiori auch bei den Ameisen tun. Vergleichen wir das erwähnte Benehmen der Affen gegenüber Fröschen und Eidechsen mit dem Benehmen der *Formica sanguinea* gegenüber den kleinen *Atemeles*-Arten, so müssen wir, falls wir vorurteilslos die Tatsachen erwägen, zugestehen, daß jene Ameise ein noch vollkommeneres „Unterscheidungsvermögen für zoologische Verwandtschaft“ besitze als die Brehm'schen Affen. Sie läßt sich durch das vollendet ameisenähnliche Benehmen des *Atemeles* nicht täuschen; sie reagiert nicht durch Fütterung, sondern gibt Zeichen der Überraschung, wenn ein Käfer sich ihr gegenüber zum erstenmal so benimmt, wie es sonst nur eine um Nahrung bittende Ameise tut. Und wenn sie dann den Käfer nach wiederholter Aufforderung doch schließlich füttert, so füttert sie ihn

¹⁾ Siehe hierüber auch 58, 3. Aufl. S. 88 ff.

nicht so, wie sie eine Ameise füttern würde, sondern sie füttert ihn wie einen kleinen Verwandten von *Lomechusa strumosa*, obwohl letztere viermal so groß ist und den Ameisen gegenüber niemals die Aufforderung zur Fütterung durch Streicheln der Kopfseiten der Ameise vornimmt!

Man darf daher nicht die offenbare Inkonsequenz begehen, das psychische Leben der Ameisen und der höheren Tiere mit einem a priori verschiedenen Maßstabe zu messen. Der von mir bereits früher (58, 59) eingehend bewiesene Schluß: „wir brauchen keine Ameisenintelligenz, also brauchen wir auch überhaupt keine Tierintelligenz“ — hat zwar in gewissen Kreisen einen leicht begreiflichen Widerspruch gefunden. Wenn sich jedoch aus einem unbefangenen Vergleiche des Seelenlebens der Ameisen und der höheren Tiere Schlußfolgerungen ergeben, welche für irgend eine moderne Lieblingshypothese, z. B. für die geistige Entwicklung des Menschen aus dem Tierreich, unbequem sind, so darf dies unsere Beurteilung der Beobachtungstatsachen nicht beeinflussen.

IX. Kapitel.

Welche Beweise lassen sich gegen die Annahme psychischer Qualitäten bei den Ameisen erbringen?¹⁾

Der entsprechende Abschnitt in der Studie Bethe's trägt die Überschrift „Weisen andere Verrichtungen der Ameisen auf den Besitz psychischer Qualitäten hin?“ Da Bethe auf den 4 Seiten dieses Abschnittes sämtliche von anderen früher erbrachten Beweise für das psychische Leben der Ameisen widerlegt zu haben glaubt, halte ich es für nützlich, die betreffende Frage einer sorgfältigen Prüfung auf Grund der Tatsachen zu unterwerfen.

Bethe beginnt mit den von Lubbock²⁾ und mir³⁾ über die Intelligenz der Ameisen angestellten Versuchen, deren einen er selbst in veränderter Form erneuert hat. An ein Nest von *Lasius niger* wurde neben eine Ameisenstraße Honig auf einen über der Straße befindlichen Blechstreifen getan, so daß die Ameisen leicht zum Honig gelangen konnten. Nachdem der Honigbesuch drei Wochen gedauert hatte, wurde der Blechstreifen allmählich höher geschraubt, bis die Ameisen ihn nicht mehr von ihrer Straße aus besteigen konnten. Für ein intelligentes Wesen, das eine so große Fertigkeit im Erdbau besitzt wie *Lasius niger*, wäre es sehr leicht gewesen, wieder zum Honig zu gelangen; man brauchte nur ein wenig Erde unter dem Blechstreifen aufzutürmen, und die Verbindung war wiederhergestellt. Trotzdem machten die *Lasius niger* keinen Versuch dazu, obwohl sie sich auf die Hinterbeine stellten und die Fühler zum Honig emporstreckten. Bethe hat hier die früheren, von Lubbock und mir bei analogen Experimenten erhaltenen Resultate völlig bestätigt und zwar durch einen neuen, in origineller Weise angestellten Versuch. Bezüglich der Schlußfolgerung, die er aus demselben zieht, kann ich ihm jedoch nicht beistimmen. Dieselbe lautet: die Ameisen besitzen gar keine psychischen Qualitäten, sie sind empfindungslose Reflexmaschinen. Meines Erachtens geht diese Folgerung viel weiter, als die Tatsachen erlauben. Aus demselben folgt bloß, daß den Ameisen das Vermögen fehlt, aus früheren sinnlichen Wahrnehmungen einen intelligenten Schluß auf neue Verhältnisse zu ziehen. Dieses Schlußvermögen setzt eine Einsicht der Beziehung zwischen Mittel und Zweck voraus, somit eine „Intelligenz“ im wirklichen, logischen Sinne dieses Wortes. Es wäre daher bereits zu weitgehend, wenn man aus diesen Tatsachen folgern wollte, die Ameisen besäßen gar kein Vermögen, durch früher gemachte sinnliche Wahrnehmungen ihre Handlungsweise zu modifizieren; nur soweit für diese Modifikation ein Schlußvermögen

¹⁾ Dieses Kapitel ist in der neuen Auflage wesentlich unverändert geblieben. Die weitere Entwicklung der tierpsychologischen Kontroverse seit 1899 wird in einem eigenen Kapitel (Kap. XII.) kurz behandelt werden.

²⁾ Ameisen, Bienen und Wespen. S. 201 ff.

³⁾ 59 S. 84 ff.; 3. Aufl. S. 98 ff.

erforderlich ist, dürfen wir ihnen dasselbe absprechen, nicht jedoch, insoweit bloß ein sinnliches Assoziationsvermögen hierzu erforderlich ist. Daß die Ameisen letzteres besitzen, wissen wir aus anderen Tatsachen des Ameisenlebens, z. B. aus der Art und Weise, wie sie neue echte Gäste kennen lernen. Daher darf man nicht die Intelligenz und das sinnliche Assoziationsvermögen verwechseln, geschweige denn die Intelligenz und die psychischen Qualitäten der einfachen Sinneswahrnehmung. Wir kommen ohne diese Unterscheidungen nicht aus.

So ungerne ich auf alles, was einer „Polemik“ ähnlich sieht, mich einlasse, so bin ich doch verpflichtet, die Gründe zu prüfen, welche Bethe weiterhin gegen das von mir in früheren Schriften nachgewiesene „sinnliche Erkenntnis- und Strebevermögen“ der Ameisen anführt. Er erklärt, er halte meine Gründe für „absolut nicht zwingend“ und er sei „überzeugt, daß man diese Plastizität (des psychischen Lebens der Ameisen) ebensogut auf einfache physiologische Reflexe zurückführen kann, wie das hier von anderen Lebenserscheinungen der Ameisen geschehen ist.“ (S. 69). Sein ganzer Beweis dafür lautet: „Die Plastizität, soweit sie sich auf den Wohnungsbau bezieht, ist angeboren, und die Korrelation in der Zahl der „Herren“ und „Skaven“ wird man ebensowenig auf psychische Prozesse zurückführen dürfen wie die Korrelation in der Zahl der Mäuse zu der der Bussarde, oder der Nonnen zu der der Kuckucke.“

Prüfen wir den Wert dieser beiden Beweise Bethe's. Was heißt das: „die Plastizität des Wohnungsbauens ist den Ameisen angeboren?“ Der wirkliche Sinn dieses Satzes ist: die verschiedenen Ameisenarten besitzen ein verschiedenes erbliches Vermögen, ihren Bautrieb mannigfaltigen Verhältnissen in zweckmäßiger Weise anzupassen, indem sie je nach der Verschiedenheit der Sinneseindrücke, welche auf sie wirken, ihr angeborenes Bauschema modifizieren. Es handelt sich also um die individuellen Modifikationen eines angeborenen Instinktes infolge der Sinneswahrnehmungen, welche die Ausübung jenes Instinktes leiten. Sind das etwa „einfache physiologische Reflexe“? Was den Ameisen angeboren ist, ist bloß die Neigung zu einer bestimmten Bauart; diese Neigung nannte ich eine plastische, weil sie durch die aktuellen Sinneswahrnehmungen in mannigfaltiger Weise modifiziert werden kann. Die Plastizität des Bauvermögens ist also den Ameisen nur potentiell angeboren, nicht in ihrer aktuellen Ausübung. Dem Menschen ist auch die Plastizität seiner Vernunfttätigkeit potentiell angeboren. Wer wird aber daraus folgern wollen: also beruht die aktuelle Ausübung der Vernunfttätigkeit auf „einfachen physiologischen Reflexen“? Bethe hat also falsch geschlossen, indem er aus dem Angeborensein der Plastizität des Bauvermögens der Ameisen die Folgerung zog: also beruht die Betätigung jener Plastizität auf einfachen physiologischen Reflexen.

Noch minder gelungen ist sein zweiter „Beweis“, welcher die Behauptung enthielt, die Korrelation in der Zahl der Herren und Skaven in den gemischten Kolonien der Ameisen sei ebenso ohne psychische Prozesse zu erklären, wie die Korrelation in der Zahl der Mäuse und Bussarde, der Nonnen und Kuckucke. Für die gemischten Kolonien von *Polyergus* enthält jener Vergleich wenigstens keinen Widerspruch, da hier die Zahl der Skaven zur Zahl der Herren in geradem Verhältnisse steht; einen Beweis, daß dieses Verhältnis durch bloße Reflexe erklärlich sei, hat Bethe allerdings nicht erbracht, was er doch hätte tun müssen, falls er für seine Behauptung Glauben verlangt. Aber für die gemischten Kolonien von *F. sanguinea* enthält derselbe Vergleich sogar einen offenbaren Widerspruch; denn in diesen Kolonien treffen wir ja gerade die auffallende Erscheinung, daß die Zahl der Skaven zur Zahl der Herren nicht in geradem, sondern vielmehr in umgekehrtem Verhältnisse steht: die stärksten Kolonien haben die relativ geringste, die schwächsten die relativ größte Skavenzahl. Ich hatte hieraus geschlossen, daß *F. sanguinea* ihren eigenen Arbeitermangel durch Raub fremder Skavenpuppen zu ersetzen suche, was ohne irgend eine Wahrnehmung dieses Bedürfnisses unmöglich ist. Als Gegenbeweis führt Bethe das Zahlenverhältnis zwischen den Mäusen und Bussarden, den Nonnen und den Kuckucken an, wobei er sich selber widerlegt; denn: je mehr Mäuse, um so mehr Bussarde; je mehr Nonnen, um so mehr Kuckucke; aber je mehr Herren, um so weniger Skaven.

Bethe verweist ferner zur Stütze seiner Reflextheorie und zur Widerlegung meiner früheren Beweise für das sinnliche Erkenntnis- und Strebevermögen der Ameisen auf die „anderen Lebenserscheinungen der Ameisen“, die er in den vorigen Kapiteln seiner Studie als bloße Reflexfähigkeiten erklärt habe. Halten wir nochmals einen Rückblick über diese „Beweise“. Der erste und hauptsächlichste derselben, das Fundament seiner ganzen Argumentation, hatte gelautet „nicht erlernt, also reflex.“ Dieser angebliche Beweis hat sich als ein Fehlschluß herausgestellt. Mit den übrigen steht es nicht viel besser. Es wurde in den vorigen Kapiteln dieser Studie im einzelnen nachgewiesen, daß Bethe's Reflextheorie nicht einmal die einfachsten Erscheinungen des Ameisenlebens auch nur einigermaßen befriedigend erklärt. Man möge die dort gegebene Kritik seiner Erklärungsversuche über das gegenseitige „Erkennen“ der Ameisen durch „bloße Chemoreflexe“, über das Finden des Weges durch „den reflektorischen Reiz einer polarisierten chemischen Spur“, über das Hin- und Zurückgehen der Ameisen durch die „reflektorische Wirkung der Belastung oder der Nichtbelastung“ usw. nochmals vergleichen und dann darüber entscheiden, in wie weit Herrn Bethe „hier“ sein Beweis geglückt oder mißglückt ist. Die allzu leichte Weise, wie er mit den Versuchen Lubbocks und anderen längst bekannten tatsächlichen Belegen für das Mitteilungsvermögen der Ameisen verfuhr, sei hier ebenfalls in Erinnerung gebracht. Die stets wiederholte Behauptung, es existiere nichts derartiges, was über eine bloße Reflexfähigkeit hinausgehe, wird man wohl nicht an Beweisstelle annehmen können.

Ich bedauere, daß Herr Bethe seine hübschen Experimente mit derartigen Schlußfolgerungen verbunden hat. Wäre er ebenso skeptisch gewesen gegen seine eigenen Schlüsse wie er gegen diejenigen anderer Beobachter war, so würde er wohl weniger neue und weniger weittragende, dafür aber richtigere Sätze als Ergebnis seiner Versuche aufgestellt haben.

Bethe hat es versucht, auf dem tierpsychologischen Gebiete die neuen Bahnen der Reflextheorie zu wandeln. Wo das Neue durch gute Gründe gestützt wird, nehme ich es ebenfalls gerne an; ich bin kein Freund des Alten, weil es alt ist, sondern nur soweit es wahr ist und den Fortschritten der modernen Forschung entspricht. Daher bin auch ich in der Erklärung des psychischen Lebens der Tiere, speziell in der näheren Begriffsbestimmung des Instinktes (58, Kap. 2 und 3), in einer selbständigen Weise vorgegangen; aber ich hielt es auch für nötig, meine von früheren Ansichten abweichende Meinung scharf und klar logisch zu begründen. Dies ist es eben, was ich bei Herrn Bethe's neuer Theorie vermisste.

Bethe hat durch den Fehlschluß „nicht erlernt, also reflex“ das ganze Gebiet des ehemaligen Instinktes willkürlich in bloße Reflexfähigkeit verwandelt (vgl. oben S. 6 ff.). Er sagt dies auch direkt auf S. 24 seiner Studie, wo er den bisherigen „Instinkt“ für „nichts anderes als Reflex“ erklärt und gegenüber Ziegler meint, es sei viel besser, für das Wort Instinkt „das nicht gut mißzuverstehende Wort „komplizierter oder zusammengesetzter Reflex“ zu gebrauchen.“ Bereits Romanes¹⁾ hatte gegenüber dem Spencerschen Versuche, den Instinkt für bloße Reflexfähigkeit zu erklären, die treffende Bemerkung gemacht: „Einen Spaten eine Keule zu nennen und dann zu schließen, daß, weil er eine Keule ist, er kein Spaten sein kann, ist ein nichtiges Beginnen; die Hauptsache liegt in dem Werte der Definition.“

Die Art und Weise, wie Bethe (S. 24) die von mir in meiner Schrift „Instinkt und Intelligenz im Tierreich“ (58) gegebenen Begriffsbestimmungen von Instinkt und Intelligenz zu widerlegen gesucht hat, darf ich hier ebenfalls nicht mit Stillschweigen übergehen, so gerne ich es im Interesse meines geschätzten Herrn Kollegen tun möchte. Er hat nämlich meine Darstellung in einer fast unbegreiflichen Weise mißverstanden. Ich hatte als „Instinkt im engeren Sinne“ dasjenige bezeichnet, was man bisher auch in der modernen Zoologie als Instinkt bezeichnet hatte. Ferner hatte ich die Modifizierung der erblichen Instinkte, die auf Grund der Sinneserfahrung des Individuums erfolgt, wegen ihres innigen Zusammenhanges mit den erblichen Instinkten als „Instinkt im weiteren Sinne“ bezeichnet. Von dieser Unterscheidung sagt Bethe nichts, sondern er behauptet bloß, ich hätte „zwei ganz verschiedene

¹⁾ Die geistige Entwicklung im Tierreich. Leipzig 1885, S. 283.

Dinge durcheinandergeworfen“ und meine Begriffsbestimmung sei „unklar“. Etwas ausführlicher wendet er sich sodann gegen meine Definition der Intelligenz, die ich als „formelles Schlußvermögen“, als „formelles Zweckbewußtsein“ klar entwickelt hatte. Was Bethe hiegegen vorbringt, lautet wörtlich:

„Wenn man lediglich den Maßstab Wasmann's anlegt, so kommt man auch bei den Menschen zu dem Resultat, daß das Gros dem Instinkt folgt, während nur wenige Bevorzugte Intelligenz besitzen. Der einfache Mann ißt, wie der Hund und das Pferd, instinktiv, weil er dem Trieb des Hungers folgt, weil es ihm gut schmeckt und er eventuell sagt: das ist notwendig, um das Leben zu erhalten. Das ist aber noch kein Zweckbewußtsein. Nur der physiologische Chemiker ißt mit Intelligenz; denn er allein gibt sich Antwort auf die Frage, warum er Nahrung zu sich nimmt. Der einfache Zimmermann schlägt seine Balken in bestimmter Weise zusammen, weil es erfahrungsgemäß so und so gemacht werden muß, rein instinktiv (nach Wasmann), ohne Zweckbewußtsein. Nur der studierte Baumeister, der die Regeln der Mechanik kennt, baut mit Intelligenz; denn er allein ist sich bewußt, warum er Balken von bestimmtem Querschnitt benutzen muß, warum er sie in dieser Weise und nicht anders zusammensetzt.“

Wenn das Gesagte wirklich aus meiner Definition der Intelligenz folgte, so würde ich es allerdings niemandem verargen, daß er sie unhaltbar findet. Aber es dürfte nicht schwer sein, zu erkennen, daß hier ein Irrtum von Seite Bethe's vorliegt. Er verwechselt zwei ganz verschiedene Begriffe: wirkliches (formelles) Zweckbewußtsein und vollkommenes (adaequates) Zweckbewußtsein. Ersteres ist nach meiner Darlegung erforderlich zum Begriffe der Intelligenz, letzteres hat Herr Bethe statt dessen untergeschoben. Auch der gewöhnliche Mann ißt mit Intelligenz, weil er, wie B. selber zugibt, sich dabei des Zweckes bewußt ist, seinen Hunger zu stillen und sein Leben zu erhalten. Auch der einfache Zimmermann arbeitet mit Intelligenz, weil er die Absicht hat, diese oder jene bestimmte Balkenverbindung herzustellen. Daß zu einer intelligenten Handlung eine erschöpfende, vollständige Erkenntnis der in denselben enthaltenen Zweckbeziehungen erforderlich sei, ist ganz neu, und bisher meines Wissens nur von Herrn Albrecht Bethe aufgestellt worden.

Es ist ferner unrichtig, wenn B. angibt, der Mensch esse rein instinktiv wie der Hund und das Pferd; denn er fügt ja selber bei, ersterer sage eventuell „das ist notwendig um das Leben zu erhalten“. Darin zeigt sich gerade der Unterschied zwischen dem bloßen Instinkt des Tieres und dem mit Intelligenz verbundenen Instinkte des Menschen. Bethe, der mit „voller Skepsis“ den psychischen Erscheinungen des Tierlebens gegenübersteht, wird nicht behaupten wollen, auch der Hund und das Pferd äßen eventuell in der intelligenten Absicht, ihr Leben zu erhalten: denn dadurch würde er sich zu den Grundsätzen der vulgären Psychologie bekennen, welche das Tierleben willkürlich vermenschlicht.

Ich kann daher das Urteil darüber, in wie weit es Herrn B. gelungen ist, meine Begriffsbestimmungen von Instinkt und Intelligenz zu widerlegen, anderen überlassen.

Ferner macht Bethe die Bemerkung (S. 24), daß ich mich bei Erörterung der Begriffe von Instinkt und Intelligenz „auf allerhand Autoritäten, hauptsächlich Kirchenväter“ berufen habe. Daß er die namhaften Vertreter der scholastischen Philosophie, die ich bei jener Gelegenheit nebenbei zitiert hatte, hauptsächlich für „Kirchenväter“ ansieht, ist allerdings ein historischer Irrtum; denn die Periode der Kirchenväter endet bereits mit dem siebenten oder achten Jahrhundert, die von mir daselbst zitierten Philosophen gehörten dagegen mit Ausnahme von Aristoteles, der wohl kein „Kirchenvater“ war, und von Thomas v. Aquino († 1274), der kein Kirchenvater, sondern bloß ein Kirchenlehrer war, sämtlich der Neuzeit (nach 1500) an. Jenen Irrtum bezüglich der „Kirchenväter“ darf man Herrn Bethe wohl nicht zu sehr verargen, da das betreffende Wissensgebiet ihm völlig fremd ist. Daher wäre es aber auch besser gewesen, wenn er dasselbe gar nicht berührt hätte.

Ich hielt es stets für meine Pflicht, das Gute, das sich in der Psychologie der alten philosophischen Schulen findet, anzuerkennen und jene Punkte, in denen ich mit denselben übereinstimme, nicht für neue eigene Entdeckung auszugeben. Ich ging dabei von dem Grundsatz aus, daß man auch eine alte Wahrheit anerkennen müsse, wenn sie sich als Wahrheit erweist, während das Bestreben, absolut neue philosophische Theorien in die Welt zu setzen, sehr leicht zu falschen Theorien führt. Daß ich den alten Begriff des Instinktes in neuer Weise, den Ergebnissen der modernen Forschung entsprechend, weitergebildet und teilweise umgestaltet habe, wofür ich zugleich meine Beweise eingehend entwickelte, das ist Herrn Bethe völlig verborgen geblieben.

Während Bethe dasjenige, was man bisher Instinkt nannte, und was ich als „Instinkt im engeren Sinne“ bezeichnet hatte, willkürlich für bloße Reflexfähigkeit erklärt, lautet seine eigene neue Definition des Instinktes (S. 25) folgendermaßen: „Das Wort Instinkt bedeutet eine bestimmte Art von Handlungen, welche nicht rein reflektorisch, aber auch nicht rein psychisch sind und für die wir notwendigerweise eine Bezeichnung haben müssen.“ Diese Definition enthält aber gar nichts neues, sondern besagt dasselbe, was bereits der alte, auch von mir akzeptierte Instinktbegriff enthalten hatte: der Instinkt steht zwar in inniger Beziehung zur Reflexfähigkeit, geht aber über dieselbe dadurch hinaus, daß er auch ein psychisches Element enthält. Wenn Bethe mit dieser angeblich neuen Definition etwas leisten wollte, mußte er, wie ich es bei meiner Erörterung des Instinktes getan hatte, näher darlegen, worin denn das eigentümliche psychische Element der Instinktaktivität bestehe. Das hat er gänzlich unterlassen; daher kann man seiner neuen Definition keine weitere Bedeutung beimessen. Wahrscheinlich wäre er bei näherer Erklärung derselben in einen unlösbaren Widerspruch mit seiner Reflextheorie geraten. Denn das psychische Element des Instinktes ist entweder etwas dem Tiere angeborenes oder etwas erlerntes; ist es etwas angeborenes, so ist es nach Bethe's Theorie nichts weiter als bloße Reflexfähigkeit; ist es dagegen etwas erlerntes, so darf er es ebenfalls nicht als instinktiv bezeichnen; denn sonst müßte Bethe den von mir aufgestellten Begriff des „Instinktes im weiteren Sinne“ als berechtigt anerkennen.

Am Schlusse seiner Studie über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen (S. 69) äußert sich Bethe folgendermaßen:

„Im Grunde stimmen Wasmann und ich, soweit ich sehe, ziemlich überein, daß nämlich eigentlich keine Tatsache vorhanden ist, welche klar erweist, daß die Ameisen über psychische Qualitäten verfügen. Er hält seine eigentümliche und nach meiner Meinung falsche Auffassung vom Instinkt aufrecht und wird sie auch weiterhin aufrecht erhalten, und weiterhin leugnen, daß wir es bei den Ameisen mit reinen Reflexhandlungen zu tun haben, weil er zeigen muß, daß die Ameisen sich in ihren Lebenserscheinungen nicht wesentlich von den höheren Säugern unterscheiden, damit sich nicht am Ende eine progressive Entwicklung der psychischen Qualitäten herausstelle, die den Menschen nicht im Gegensatz zu den Tieren, sondern nur als höchstes Glied einer langen Entwicklungsreihe erscheinen ließe.“

Inwieweit ich mit Herrn Bethe übereinstimme oder nicht, ist nunmehr klar genug dargelegt worden. Darin dürfte Bethe wohl Recht haben, daß er meint, ich würde auf die von ihm bisher vorgebrachten Gründe hin meine frühere Ansicht über den Instinkt der Tiere und über das psychische Leben der Ameisen nicht ändern. Ich werde wahrscheinlich fortfahren müssen zu leugnen, daß die Ameisen bloße Reflexmaschinen seien, so lange man mir keine besseren Beweise dafür erbringt. Bezüglich des Beweggrundes, den er mir hiefür unterlegt, obwaltet jedoch ein Irrtum. Er sucht denselben viel zu weit, nämlich in meiner Weltanschauung, die von der seinigen verschieden sei. Der wirkliche Grund liegt viel näher: Bethe hat ohne ausreichende Kenntnis der Beobachtungstatsachen und ohne die erforderliche Vorsicht der philosophischen Schlußfolgerungen seine neue „Reflextheorie des Ameisenlebens“ allzu kühn konstruiert; dieselbe ist unannehmbar wegen ihrer inneren Unhaltbarkeit, nicht wegen irgend einer Weltanschauung.

Bethe macht mir Mangel an Unbefangenheit in Beurteilung des Ameisenlebens zum Vorwurf, die aus aprioristischen Vorurteilen entspringe.¹⁾ Anderen scheint vielleicht Bethe's Beweisverfahren den Eindruck zu machen, als ob die extreme Skepsis, die er dem psychischen Leben der Ameisen entgegenbringt, aus dem Bestreben hervorgehe, dieselben in Reflexmaschinen zu verwandeln. Wer das Tierleben „vorurteilsfreier“ auffaßt, lasse ich dahingestellt. Nur soweit die Absicht des Verfassers in seiner Beweisführung sich äußert, kann sie Gegenstand der Diskussion werden. In dieser Beziehung glaube ich, daß die Art und Weise, wie Bethe wiederholt die seiner neuen Theorie entgegenstehenden Tatsachen durch kühne Vergleiche oder durch die kühne Behauptung, daß etwas derartiges gar nicht existiere, zu entkräften versucht hat, nicht ganz objektiv war. Auch darin muß ich einen Mangel an Objektivität finden, daß er einerseits sämtliche Wirbellose für empfindungslose Reflexmaschinen hält,²⁾ während er andererseits nicht einmal den Versuch macht, seine Reflextheorie auch auf die Wirbeltiere anzuwenden. Daß dies leicht möglich gewesen wäre und auch bezüglich der Wirbeltiere zu ähnlichen Schlußfolgerungen geführt hätte wie bezüglich der Wirbellosen, wird in den folgenden Abschnitten noch näher gezeigt werden.

Auch von anderen Kollegen ist neuerdings wieder der Versuch gemacht worden, meine Auffassung des psychischen Lebens der Tiere durch Gründe zu widerlegen, die aus anderen Gebieten hergenommen sind. Herr Professor Dr. H. E. Ziegler hat in einer Besprechung meiner beiden vergleichend psychologischen Schriften (58 und 59) im „Zoologischen Zentralblatt“ (1897 No. 26) die in denselben enthaltenen Beobachtungen zum großen Teil mit einer Objektivität und sachlichen Sorgfalt referiert, für welche ich ihm meine aufrichtige Anerkennung ausspreche. Dagegen hat er jene Punkte in seiner Besprechung umgangen, in denen ich eine Parallele zwischen dem Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere gezogen und dadurch seine Beweise für die psychische Entwicklung der menschlichen Gesellschaftsformen aus denjenigen der höheren Tiere³⁾ widerlegt hatte.

Er erklärt bloß: „Ich werde Wasmann weder hier noch an anderer Stelle antworten denn seine Einwendungen entspringen lediglich daraus, daß er an der alten scholastischen Psychologie festhält. Wasmann wird stets die Handlungen des Menschen von denen der Tiere prinzipiell unterscheiden, da die ersteren stets bewußt seien und auf dem freien Willen beruhen. Dagegen bin ich (wie andere Naturforscher) der Ansicht, daß man gar nicht wissen kann, wie viel Bewußtsein oder Selbstbewußtsein die Handlungen der Tiere begleitet, und daß der sogenannte freie Wille des Menschen nur das Spiel stärkerer und schwächerer Motive ist.“ Ich will hier nicht mit Herrn Ziegler über die berühmte Frage der menschlichen Willensfreiheit mich auseinandersetzen, die man jedenfalls nicht durch die allzu billige Behauptung lösen kann, es handle sich dabei bloß um „das Spiel stärkerer oder schwächerer Motive.“ Dagegen bemerke ich zur Richtigstellung seiner obigen Beweisführung folgendes. Ob man den Tieren Intelligenz im eigentlichen Sinne zugestehen will, ist nicht von der „scholastischen Psychologie“ abhängig. Professor Wilhelm Wundt, welchen Ziegler sicherlich nicht zu den Vertretern dieser Psychologie rechnen darf, ist bezüglich der Frage, ob die Tiere, auch die höheren, ein wirkliches Denkvermögen besitzen, schon in der zweiten Auflage seiner „Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele“ (1892) zu denselben Ergebnissen gelangt wie ich.⁴⁾ Es ist ferner irrtümlich, daß Ziegler mir unterschiebt, ich hätte behauptet, sämtliche Handlungen des Menschen seien von Selbstbewußtsein und freiem Willen geleitet; eine derartige offenbar falsche Behauptung habe ich niemals aufgestellt. Wenn er sich ferner auf sämtliche übrigen Naturforscher dafür beruft, daß man

¹⁾ Vgl. auch die Einleitung seiner Schrift (S. 16): „Wasmann, der mit so scharfem Verstande die Lebenserscheinungen der Ameisen zergliedert und unbarmherzig die Tatsachen von anthropomorphistischen Vorurteilen befreit, kann nicht zur vollkommen unbefangenen Betrachtung der Verhältnisse gelangen, da ihn die vorgefaßte Meinung von der Existenz eines Schöpfers daran verhindert.“

²⁾ Vgl. hierzu S. 98 seiner Schrift.

³⁾ H. E. Ziegler, Die Naturwissenschaft und die sozialdemokratische Theorie. Stuttgart 1893.

⁴⁾ Ebenso auch Lloyd Morgan in der 2. Aufl. seiner „Introduction to comparative psychology“ (1903) p. 307—308; siehe 58, 3. Aufl. (1905) S. 226—228.

„nicht wissen könne“, ob die Tiere mit Selbstbewußtsein handeln oder nicht, so muß ich, ebenfalls im Namen derselben Naturforscher, hiegegen Einspruch erheben. Die Beobachtung der biologischen Tatsachen kann uns hierüber allerdings keinen *direkten* Aufschluß geben, da man das Selbstbewußtsein der Tiere nicht sehen, fühlen, hören oder riechen kann, wohl aber einen *indirekten*, indem wir unseren Verstand gebrauchen und aus den Erscheinungen auf ihre Ursachen schließen. Zeigen die Tiere keinerlei Tätigkeiten, welche bloß durch die Annahme eines Selbstbewußtseins erklärlich sind, so dürfen wir ihnen auch kein Selbstbewußtsein zuschreiben; steht die Annahme eines Selbstbewußtseins der Tiere überdies im Widerspruch mit vielen anderen ihrer Tätigkeiten, so müssen wir als denkende Naturforscher überdies sagen: die Tiere haben kein Selbstbewußtsein. Verzichtet man darauf, aus den sichtbaren Äußerungen des tierischen Seelenlebens auf die psychischen Fähigkeiten der Tiere zu schließen, so leistet man *eo ipso* auf eine vergleichende Tierpsychologie Verzicht und macht dieselbe zu einer bloßen vergleichenden Nerven-anatomie und Nervenphysiologie. Das Prinzip, ein Naturforscher könne nicht wissen, ob eine Ameise oder ein Pferd mit Selbstbewußtsein handle oder nicht, müßte folgerichtig auch auf sämtliche übrigen psychischen Qualitäten der Tiere ausgedehnt werden, die wir ebensowenig *direkt* sehen können wie das Selbstbewußtsein. Hieraus würde folgen, daß der Naturforscher den Tieren auch keine sinnliche Wahrnehmung und sinnliche Empfindung zuschreiben dürfe. Daher ergibt sich aus jenem Prinzip die unabwiesbare Schlußfolgerung, daß es für den Naturforscher gar keine Tierpsychologie geben könne!¹⁾ Ich zweifle deshalb sehr daran, ob Herr Ziegler sich im Namen sämtlicher Naturforscher auf ein derartiges Prinzip berufen darf.

Auch mein Freund Emery hat, nachdem er früher die Kontroverse über das psychische Leben der Tiere in so schöner, sachgemäßer Weise begonnen hatte, sich in seiner letzten Entgegnung²⁾ auf die Weltanschauung zurückgezogen und aus diesem Grunde ein „Weiterführen des Streites“ abgelehnt. Er meint, meine Auffassung des Tierlebens komme daher, daß ich dem Menschen einen „mysteriösen Geist“ zuerkennen wolle, der den Tieren natürlich fehlen müsse. Ich erwidere hierauf folgendes. Allerdings halte ich die Geistigkeit der menschlichen Seele für eine richtige Folgerung aus den Tatsachen des menschlichen Seelenlebens. Aber aus dieser Folgerung erkläre ich nicht die Tatsachen, sondern die Prüfung der Tatsachen führt mich erst zu jener Folgerung. Daher kann ich auch die psychischen Äußerungen der Tiere mit jenen des Menschen vorurteilsfrei vergleichen, ganz abgesehen von den Folgerungen, die sich aus jenem Vergleiche ergeben. Zudem sind ja Wundt und Lloyd Morgan, die dem Menschen keinen „mysteriösen Geist“ zuerkennen, trotzdem bezüglich der Frage, ob die Tiere ein wirkliches Denkvermögen besitzen oder nicht, zu demselben negativen Ergebnisse gekommen wie ich. Es ist somit nicht zutreffend, für dieses Ergebnis die „Weltanschauung“ verantwortlich machen zu wollen, wie Emery und späterhin auch noch andere meiner Kritiker es getan haben.

Ich sage daher nochmals: die Fragen, ob die Tiere bloße Reflexmaschinen sind, oder ob wir ihnen ein sinnliches Erkenntnis- und Strebevermögen zuschreiben müssen; ob die Tiere bloß durch ihren Instinkt (den ich als die erbliche zweckmäßige Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögens näher erklärte) und durch die auf dieser Basis beruhenden Wahrnehmungen und Gedächtnisvorstellungen geleitet

¹⁾ Diese Schlußfolgerung ist seither von Uexküll, Bethé usw. tatsächlich gezogen worden. Siehe hierüber das XII. Kapitel.

²⁾ Instinkt, Intelligenz und Sprache. *Biolog. Zentralbl.* XVIII. 1898. n. 1. Was die übrigen Punkte seiner Entgegnung anlangt, brauche ich nur auf meine von Emery besprochene Schrift „Instinkt und Intelligenz im Tierreich“ (58, Kap. 5 u. 6) zu verweisen, wo die betreffenden Fragen (Unterschied zwischen wirklichen Abstraktionen und zusammengesetzten Sinnesvorstellungen, Verhältnis der Intelligenz zur Sprache) eingehend behandelt worden sind. Daß ich den Ameisen einfachhin einen höheren Grad von psychischer Plastizität zugeschrieben, als den höheren Wirbeltieren, wie Emery in seiner letzten Entgegnung (S. 19. Anm. 1) vorgibt, ist ein Mißverständnis. In der folgenden, ihm ebenfalls zugegangenen Schrift „Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere“ (59), hätte er S. 119 das gerade Gegenteil dieser mir zugeschriebenen Behauptung klar ausgesprochen finden können.

werden, oder ob sie überdies eine wirkliche Intelligenz, das Vermögen der Einsicht in das Verhältnis zwischen Ursache und Wirkung, zwischen Mittel und Zweck, besitzen, diese Fragen sind von jeder Weltanschauung an sich unabhängig. Zum Beweise hiefür diene noch folgendes.

Descartes war Theist und ein Anhänger der christlichen Welt- und Naturanschauung; trotzdem glaubte er, alle Tiere in Maschinen ohne Empfindung und Gefühl verwandeln zu dürfen, gerade so wie Bethe es mit den Ameisen und mit sämtlichen wirbellosen Tieren macht, obwohl Bethe die Annahme eines persönlichen Schöpfers infolge eines modernen Modevorurteils¹⁾ für unwissenschaftlich hält. Wundt ist kein Theist, sondern eher voluntaristischer Monist; trotzdem kommt er zu dem nämlichen Resultate wie ich, daß man nämlich auch den höheren Tieren kein Denkvermögen zuschreiben dürfe; andererseits ist er ebenso weit wie ich davon entfernt, die Tiere zu bloßen Reflexmaschinen zu machen. Unter den Vertretern der theistischen Weltanschauung gibt es ferner manche, welche wie Altum in seinem vortrefflichen, bereits in vielen Auflagen erschienenen Buche „Der Vogel und sein Leben“, die psychischen Fähigkeiten der Tiere weit niedriger taxieren als ich. Andererseits sind wieder manche andere Vertreter der theistischen Weltauffassung, insbesondere manche scholastische Psychologen, der Ansicht, ich hätte das psychische Leben der Tiere zu niedrig taxiert. Sie wollen nämlich den Tieren, wenigstens denjenigen, welche wie die Ameisen und die höheren Tiere eine nicht unbedeutende psychische Begabung zeigen, außer den erblichen Instinkten, die ich als „Instinkte im engeren Sinne“ bezeichnet hatte, und außer den vom Individuum auf Grund seiner Sinneserfahrung erworbenen Modifikationen dieser erblichen Instinkte, welche Modifikationen ich wegen ihres naturgemäßen Zusammenhanges mit den erblichen Instinkten als „instinktiv im weiteren Sinne“ bezeichnet hatte, noch ein besonders intelligenzähnliches Vermögen zuschreiben. Ich hielt diese letztere Annahme jedoch für überflüssig. Indem ich den Instinkt als die mit dem Nervensystem wesentlich verknüpfte und durch dasselbe vererbte spezifische Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögens im Tiere näher entwickelte, vermochte ich aus dieser Anlage und aus der Betätigung derselben durch die das Individuum treffenden sinnlichen Eindrücke eine befriedigende Erklärung der tierpsychologischen Tatsachen zu bieten und hatte zudem den Vorteil einer einheitlichen, leicht verständlichen Auffassung, während jenes besondere intelligenzähnliche Vermögen der Tiere von seinen Vertretern nicht weiter erklärt werden konnte. Die Weltanschauung hat mit dieser meiner Auffassung des Tierlebens gar nichts zu tun; es handelt sich um ein philosophisches Spezialproblem, das allerdings, wie überhaupt alle philosophischen Spezialprobleme, einen entfernten Zusammenhang mit sehr vielen anderen philosophischen Problemen und daher auch schließlich mit der philosophischen Weltanschauung hat. Aber ich muß dagegen Verwahrung einlegen, daß es wegen dieses Zusammenhanges unmöglich sein solle, jenes philosophische Spezialproblem wirklich vorurteilslos und objektiv zu behandeln.²⁾ Wenn diese Behauptung meiner Kritiker richtig wäre, dann könnte man schließlich kein einziges biologisches Problem „vorurteilslos und objektiv“ behandeln. Auch die von mir vor mehreren Jahren (1895) zuerst angeregte Frage, ob ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Entwicklung der pseudogynen Arbeiterform von

¹⁾ Vgl. hierüber bereits meine Erklärung im Biologischen Zentralblatt 1895, S. 645. Ferner „Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin“ (Freiburg i. B. 1907) S. 18 ff.

²⁾ Man vergleiche hierüber auch das zweifellos unparteiische Urteil von Prof. Hans Gudden im „Archiv für Psychiatrie“ Bd. 44, Heft 1, 1908, (Separ. S. 5), wo er sagt: „Die Definitionen Wasmanns (von Instinkt und Intelligenz) verlieren dadurch, daß W. als Theologe (?) eine strenge Scheidung zwischen Mensch und Tier errichtet, nichts von ihrem Wert, umsoweniger als die rein naturwissenschaftlichen Forschungen Wasmanns sich durchaus mit denjenigen eines Forel, Lloyd Morgan, Thorndike, Schönichen u. a. decken und alle zu dem Ergebnis gekommen sind, daß Intelligenz im Sinne der oben angeführten Definition einzig und allein der Mensch besitzt. Denn wenn z. B. Morgan unter „intelligence“ der Tiere nichts weiter versteht als die Fähigkeit der Sinneserfahrung, d. h. das Vermögen des Tieres, durch sein sinnliches Bewußtsein die instinktiven Tätigkeiten zu kontrollieren und durch Erfahrung zu vervollkommen, während er mit „reason“ das Vermögen des begrifflichen Denkens (conceptual thought) bezeichnet, so handelt es sich hier offenbar nur um eine Abweichung in der Auslegung des Wortes, nicht aber um sachliche Differenzen.“

Formica sanguinea und der Erziehung von *Lomechusa strumosa* bestehe, und wie dieser Zusammenhang zu erklären sei (46, 130), ist ein philosophisches Spezialproblem, das mit vielen anderen philosophischen Problemen zusammenhängt, mit der vergleichenden Tierpsychologie, der Entwicklungstheorie und ihren verschiedenen Formen usw. Daß es deshalb unmöglich sein solle, dieses Problem vorurteilslos zu behandeln, das muß ich entschieden bestreiten.

Bringt man von irgendwelcher Seite sachliche Gründe vor, welche gegen meine Auffassung des Tierlebens und gegen meine Erklärung des Instinktes sprechen, so werde ich dieselben anerkennen und meine tierpsychologischen Ansichten, der Beweiskraft jener Argumente entsprechend, umgestalten. Es ist mir dabei völlig gleichgültig, ob diese wissenschaftlichen Gegner scholastische Philosophen oder moderne Naturforscher, ob sie Theisten oder Monisten oder Agnostiker sind. Beruft man sich jedoch auf die Verschiedenheit unserer Weltanschauungen, so kann ich das nur für einen Versuch ansehen, einer sachlichen Behandlung der Frage sich zu entziehen. Sogar die Entwicklungstheorie, die doch viel weiter in die Weltanschauung eingreift, kann man annehmen oder verwerfen auf Grund der tatsächlichen Beweise, welche für oder gegen jene Theorie sprechen, unabhängig von der monistischen oder theistischen, der materialistischen oder spiritualistischen oder einer anderen Weltanschauung. A priori kann ein Theist ebensogut eine allmähliche oder stufenweise Entwicklung der Arten annehmbar finden wie ein Monist. Die Frage, ob und inwieweit eine Entwicklung der Arten stattgefunden hat, ist a posteriori zu entscheiden.¹⁾ Dasselbe gilt auch bezüglich der psychischen Fähigkeiten der Tiere.

X. Kapitel.

Die verschiedenen Formen des „Lernens“ bei dem Menschen und den Tieren.²⁾

Die Parallele, welche Bethe zwischen dem psychischen Leben der Ameisen und der höheren Tiere gezogen hat, verdient eine besondere Berücksichtigung. Wenn wir dieselbe aufmerksam verfolgen, ergibt sich manches, was nicht bloß für das psychische Leben der Ameisen, sondern auch für die gesamte Tierpsychologie von Interesse ist.

Forel³⁾ hatte berichtet, daß es ihm gelungen sei, einen Wasserkäfer zu zähmen, und ich hatte mitgeteilt (59 S. 38; 2. Aufl. S. 43), daß es mir gelungen sei, ein wilde Ameise (*Formica rufibarbis*) so weit zu zähmen, daß sie mir beim Öffnen des Korkpfropfens am Fütterungskolben meines *sanguinea*-Beobachtungsnestes (vgl. die Abbildung Taf. I) bereits entgegenkam, auf den vorgehaltenen Finger zuging, denselben bestieg und ruhig den Honig ableckte, den sie dort fand, worauf sie entweder in die Öffnung des Fütterungskolbens zurückkehrte oder sich sogar von mir mit einer Pinzette am Hinterbein aufheben und ohne Zeichen der Aufregung in das Nest zurücksetzen ließ. Bethe zieht nun (S. 23) eine Parallele zwischen einem bösen Hunde, den man in wenigen Tagen durch freundliches Benehmen und Darreichung von Futter zu zähmen vermag, und zwischen diesen beiden Beispielen und sagt dann bezüglich der letzteren: „solche Fälle beweisen gar nichts“ für das psychische Leben der Insekten. Der Grund, den er hierfür angibt, ist folgender. B. behauptet einfach, man brauche „Wochen und Monate“ zum Gelingen eines solchen Versuches bei den Insekten, bei dem Hunde aber nur wenige Tage. Woher er diese Überzeugung von den „Wochen und Monaten“ geschöpft, ist mir unbekannt. Wie lange Forel brauchte, um den Schwimmkäfer zu zähmen, weiß ich nicht.

¹⁾ Vgl. hierüber auch 60, 118, 145, 154; ferner: Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie (143: 157 [3. Aufl.] S. 276 ff.); Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin (Freiburg i. B. 1907) S. 11 ff.

²⁾ Dieses Kapitel ist in der vorliegenden neuen Auflage übersichtlicher eingeteilt und durch neue Belege, teils aus meinen eigenen Beobachtungen, teils aus denjenigen von Thorndike, Lloyd Morgan, Pfungst usw. erweitert worden.

³⁾ Gehirn und Seele, Bonn 1894 S. 28.

Ich habe zwar selber wiederholt in früheren Jahren *Dytiscus marginalis* in Aquarien gehalten und kann Forel's Angabe bestätigen, daß man diese scheuen Käfer daran gewöhnen kann, herbeizukommen und Nahrung entgegenzunehmen, wenn man ihnen nur den Finger in das Wasser hält. Wie lange dazu nötig ist, habe ich damals leider nicht notiert. Bezüglich der Ameisen kann ich jedoch bestimmte Auskunft geben. Bei jener *F. rufibarbis*, von welcher in meinem, von Bethe angezogenen Berichte die Rede war, hatte ich bereits in wenigen, rasch nacheinander wiederholten Versuchen das Resultat erzielt, daß sie durch den Geruch meines Fingers sich nicht mehr in Furcht setzen ließ, sondern den Honig ruhig ableckte. Die „Wochen und Monate“ sind daher von Herrn Bethe irrtümlich hinzugesetzt worden. Ähnliche Versuche mit demselben Beobachtungsneste habe ich auch anderemal mit anderen Individuen angestellt, und mit demselben Erfolge und in derselben Zähmungszeit von bloß einigen Tagen. Bei *F. fusca* und *rufibarbis* gelingen diese Versuche am leichtesten und schnellsten, weil diese Ameisen sehr „findig“¹⁾ und zugleich sehr naschhaft sind. Die Vorbedingung für das Gelingen des Experimentes war, daß ich mir ein bestimmtes Individuum merkte, welches besonders häufig in den Fütterungsapparat kam und dort auf den Honig wartete; verfuhr ich dann in meinen Bewegungen sehr vorsichtig und langsam, um die Ameise nicht zu erschrecken, so gelang es bereits in ein paar Tagen, das Tier in der angegebenen Weise zu zähmen. Mit dem Gegenbeweis des Herren Bethe hat es somit wenig auf sich. Im Gegenteil, es besteht in diesem Punkte eine ganz auffallende Ähnlichkeit zwischen der Zähmung des bösen Hundes und der bösen Ameise. Vielleicht erwidert Bethe hierauf, die Zähmung der betreffenden Ameise sei bereits durch die Gewohnheit derselben, in den Fütterungsapparat zu kommen und dort auf den Honig zu warten, seit längerer Zeit vorbereitet worden; man müsse daher die Gesamtdauer der Zähmungszeit von dem Zeitpunkte an bemessen, wo die betreffende Ameise zuerst in das Beobachtungsnest gebracht worden sei. Dann muß aber auch die Zähmungsdauer des bösen Hundes von dem Augenblicke an bemessen werden, wo er aus seiner wilden Existenz eingebracht wurde. Herr Bethe muß daher keinen „canis familiaris“ zu seinem Versuche wählen, sondern irgend ein Individuum einer wilden Hundart; dann wollen wir ausrechnen, wer länger gebraucht habe zu seinem Zähmungsversuche, ob er mit seinem wilden Hunde oder ich mit meiner wilden Ameise!

Weiterhin sagt Bethe am Schlusse seiner Ameisenstudie (S. 69) folgendes: „Wie Wasmann im Ernst behaupten kann, daß keine Unterschiede zwischen den Lebenstätigkeiten der Ameisen, Bienen usw. und denen der höheren Säuger und der Vögel beständen, ist mir ganz unverständlich. Die Ameise bringt alles, was sie im Leben tut, als angeboren mit zur Welt, der Hund und der Affe müssen alles erst lernen, genau wie der Mensch. Sie lernen gehen, sie lernen fressen, und sie lernen unter Anleitung des Menschen oft die kompliziertesten Handlungen. Was aber von allem am wichtigsten ist, sie vermögen selbständig und ohne Belehrung aus unzweifelhaften Erfahrungen heraus ihr Handeln zu modifizieren. Dies soll Wasmann von den Ameisen nachweisen, es wird ihm nicht gelingen!“

Ich habe hierauf folgendes zu erwidern. Erstens. Die mir zugeschriebene Behauptung, daß zwischen den Lebenstätigkeiten der Ameisen und der höheren Säugetiere keine Unterschiede beständen, beruht auf einem Irrtum. B. zitiert zwar meine diesbezüglichen früheren Schriften (58 und 59)

¹⁾ Für die Findigkeit von *F. fusca* sei hier noch folgende neue Beobachtung (Mai und Juni 1898) erwähnt. Ich hatte das Beobachtungsnest 86 H. von *F. sanguinea* als Vornest mit einem Glaszylinder versehen, welcher eine kleine Öffnung besaß, durch die eine *F. fusca* oder eine kleinere *sanguinea* durchschlüpfen konnte. Während die *sanguinea* meist auf der Fensterbank umherliefen und auch durch das Fenster hinausliefen und dabei vielfach in den Garten hinabfielen, untersuchten die *fusca* hauptsächlich das Zimmer; eine von ihnen hatte bald auf einem Tisch am anderen Ende des Zimmers die Stelle gefunden, wo gewöhnlich ein Glas mit Zuckerwasser stand; dort füllte sie sich ihr Kröpfchen und kehrte dann zum Neste zurück; mehrmals fiel sie auch in das Zuckerwasser hinein und wurde dann mit einer Pinzette herausgeholt und in das Nest zurückgesetzt, ohne sich dadurch von der Wiederholung ihrer Besuche des Zuckerwassers abhalten zu lassen.

in seinem Literaturverzeichnis; er scheint sie jedoch nur flüchtig durchblättert zu haben. Ich brauche hierfür nur folgende Stelle (59, 1. Aufl. S. 119; 2. Aufl. S. 137) anzuführen, wo meine Ansicht über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere vergleichend zusammengefaßt wurde: „In den unteren Tierkreisen überwiegt im allgemeinen die automatische Seite des Instinktes ganz bedeutend, während bei den höheren Tieren die plastische Seite durchschnittlich mehr in den Vordergrund tritt. Auch bei den Ameisen geht die erbliche Determination zu bestimmten Tätigkeiten weiter als bei den Hunden und Affen; der variierende Einfluß, den die individuelle Sinneserkenntnis auf die Betätigung der erblichen Instinkte ausübt, ist bei den letzten größer und mannigfaltiger als bei den ersteren: insofern gleicht das Seelenleben der Ameisen mehr einem „Automatismus“ als dasjenige der Säugetiere. Andererseits ist jedoch auch bei den Ameisen die plastische Seite des Instinktes vielfach hoch entwickelt, und sie äußert sich nicht selten in einer intelligenzähnlicheren Form als selbst bei den höchsten Wirbeltieren.“ — Diese Parallele zwischen den psychischen Fähigkeiten der Ameisen und der höheren Tiere halte ich auch heute noch (1908) als vollkommen richtig aufrecht.

Zweitens. Die Behauptung Bethe's, daß die Ameise durch sinnliche Erfahrung nichts zu lernen vermöge, sondern alles, was sie im Leben tut, angeboren mit zur Welt bringe, steht mit zahlreichen Tatsachen des Ameisenlebens im Widerspruch und muß daher als unrichtig bezeichnet werden. Die betreffenden Tatsachen hätten Bethe wenigstens zum Teile bereits aus früheren Publikationen über die Ameisen von Forel, Lubbock und mir bekannt sein können. Eine spezielle Behandlung derselben hatte ich in einer früheren, Herrn Bethe bekannten Schrift (59) in einem eigenen Abschnitte „der vorgebliche Automatismus im Seelenleben der Ameisen“ geliefert. Ich hatte damals noch keine Ahnung davon, daß es jemandem, der selber das Ameisenleben beobachtet hat, einfallen könne, die Ameisen zu bloßen Reflexmaschinen ohne Empfindung und Wahrnehmung zu machen. Meine damaligen Ausführungen waren somit nicht gegen die neue Theorie Bethe's gerichtet, die noch nicht existierte. Unter anderen, von Bethe völlig übersehenen Tatsachen ist daselbst auch bereits die folgende mitgeteilt. Einigen *sanguinea* meines Beobachtungsnestes¹⁾ war es nach vielen vergeblichen Versuchen endlich gelungen, einige Exemplare von *Dinarda Märkeli*, die ich ihnen hineingesetzt hatte, trotz der fast unangreifbaren Trutzgestalt dieser Käfer zu fangen; die Gefangenen wurden getötet und aufgefressen. Diese an *Dinarda Märkeli* gemachte Erfahrung hatte nun die merkwürdige Folge, daß dieselben Ameisen ihre Fangversuche auch auf die ein wenig kleinere und daher noch schwerer zu fangende *Dinarda dentata* ausdehnten, welche bisher in diesem Neste (wie in allen *sanguinea*-Nestern) als indifferent geduldeter Gast behandelt worden war. In ein paar Wochen hatten die *Dinarda*-Jägerinnen ihre Geschicklichkeit im Fange so weit vervollkommenet, daß sie auch die *D. dentata* zu fangen vermochten und eine nach der anderen auffraßen, bis keine einzige *Dinarda* mehr im Neste war.

Zur psychologischen Erklärung dieser Tatsache ist folgendes zu berücksichtigen. Die instinktive Duldung der *D. dentata* bei *F. sanguinea* beruht zwar in letzter Instanz auf der habituellen Unangreifbarkeit dieser Käfer; sie ist ein im Laufe vieler Jahrtausende erworbener Instinkt, der jedoch gegenwärtig allen jungen *F. sanguinea* wirklich angeboren ist. Herr Bethe würde somit sagen „es ist ein erblicher Reflex.“ Das gewöhnliche Benehmen der *Formica*-Arten gegenüber der ihnen angepaßten *Dinarda*-Art (resp. *Dinarda*-Rasse) ist ein völlig friedliches. Nur hier und da springt eine Ameise, wenn sie eine *Dinarda* vorüberlaufen sieht, mit geöffneten Kiefern auf sie los und berührt sie mit den Fühlerspitzen, worauf der Käfer seine Hinterleibsspitze erhebt und dieselbe dem Munde der Ameise nähert: die Ameise zieht sich dann gleich wieder ruhig zurück. Dieses Benehmen der Ameisen gegen ihre *Dinarda* ist so wenig ein feindliches, daß Grim, welcher es 1845 zum ersten Mal (zwischen *F. rufa* und *D. Märkeli*) beobachtete, glaubte, die Ameise belücke die Hinterleibsspitze der *Dinarda*. Das war allerdings ein Irrtum: die gegenseitige Berührung

¹⁾ Es ist dies das auf Taf. I abgebildete Beobachtungsnest der gemischten Kolonie von *F. sanguinea* mit mehreren Hilfsameisenarten.

zwischen der Hinterleibsspitze des Käfers und dem Munde der Ameise ist nur eine ganz flüchtige, momentane; ich habe sie unzähligmal sogar unter der Lupe beobachtet und niemals dabei eine Leckbewegung an der Unterlippe der Ameise bemerkt. Jene Berührung scheint vielmehr auf den Geruchssinn der Ameise bloß einen beruhigenden Eindruck zu machen, so daß sie den Käfer nicht weiter verfolgt. Daß ein derartiger erblicher Instinkt, wie die indifferente Duldung der entsprechenden *Dinarda*-Rasse, durch die individuelle Erfahrung, welche die Ameisen (*F. sanguinea*) an einer anderen, ein wenig größeren *Dinarda*-Form gemacht, in kurzer Zeit in eine heftige Neigung zur feindlichen Verfolgung ihrer eigenen *Dinarda*-Rasse sich verwandeln kann, ist schon eine sehr merkwürdige Tatsache. Noch merkwürdiger ist es, daß überdies in derselben Zeit von wenigen Wochen auch die individuelle Geschicklichkeit der Ameisen im Fange der *Dinarda* sich durch Erfahrung und Übung so weit vervollkommnete, daß *F. sanguinea* die sonst für sie unangreifbare *Dinarda dentata* zu erwischen vermochte. Während sie anfangs auf die Hinterleibsspitze des Käfers, die derselbe ihnen sofort entgegenhielt, losstürzten und dieselbe vergeblich zu erfassen suchten, lernten sie allmählich, mit einem plötzlichen Sprunge von der Seite her einen Fühler oder ein Bein des Käfers zu ergreifen und ihn so festzuhalten; dann kamen andere Ameisen hinzu, faßten andere Extremitäten der gefangenen *Dinarda* und rissen sie als Beute in Stücke.

Hier liegen Tatsachen vor, welche klar beweisen, daß auch Ameisen fähig sind, „selbständig, aus unzweifelhaften Erfahrungen heraus, ihr Handeln zu modifizieren.“ Ein vorurteilsfreier Beobachter wird hieran schwerlich zweifeln können.

Auch die Tatsache, daß Ameisen ganz fremde echte Gäste, auf deren Geruchsstoff sie bei der ersten Begegnung in entschieden feindlicher Weise reagierten, durch individuelle Erfahrung als angenehme Wesen kennen lernen können und sie bald sogar wie ihresgleichen oder wie ihre eigene Brut pflegen, hätte Herr Bethe bereits aus den „Internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa*“ (24) einigermaßen bekannt sein können. Auch aus diesen Tatsachen ging bereits klar hervor, daß die Ameisen „selbständig und ohne Belehrung aus unzweifelhaften Erfahrungen heraus ihr Handeln zu modifizieren vermögen.“ Es scheint daher, daß die 1898 an mich gerichtete Aufforderung „Dies soll Wasmann von den Ameisen nachweisen, es wird ihm nicht gelingen“ — ein wenig zu spät erschienen ist.

In vorliegender Arbeit wurde noch eine Reihe von neuen Beobachtungen mitgeteilt, welche den früher geführten Beweis bekräftigen, daß die Ameisen durch die sinnliche Erfahrung des Individuums wirklich manches zu „lernen“ vermögen, was ihnen keineswegs „angeboren“ war. Ich glaube nicht, daß Herr B. auch jetzt noch erklären wird, etwas derartiges existiere nicht; denn er sagt am Schlusse seiner Schrift (S. 98): „Ich will mich gern überzeugen lassen, daß auch die Wirbellosen, speziell die Hymenopteren, über psychische Qualitäten verfügen, wenn mir jemand vollgültige Beweise vorführt.“¹⁾

Drittens. Bethe hat ebendasselbe den Satz aufgestellt, die Hunde und Affen müßten alles erst lernen, genau wie der Mensch, selbst das Gehen und Fressen. Wer mit voller Unbefangenheit den psychischen Lebenserscheinungen in der Tierwelt gegenübertritt und das Tier nicht willkürlich zu vermenschlichen geneigt ist, wird zugeben müssen, daß jener Satz eine offenbare Übertreibung enthalte und wegen dieser Übertreibung unrichtig sei.²⁾ Auch bei den höchsten Säugetieren

¹⁾ In seiner Antwort auf die erste Aufl. dieser Schrift (Nochmals die psychischen Qualitäten, 1900, S. 52) erklärt Bethe, noch nicht überzeugt zu sein durch jene Beweise: „Denn etwas strikt Beweisendes sehe ich in keinem Beispiel, weder in den früheren noch in den neuen. Sie wirken durch die große Masse, aber nicht, was allein wünschenswert ist, durch die Wucht des Einzelnen. Sie sind alle mehr oder minder zweifelhaft, können so oder so gedeutet werden. Immerhin mag zugestanden werden, daß in einigen Fällen das Vorliegen einer Reizremanenz und von Modifikationsvermögen nicht unwahrscheinlich ist.“ Dieses Zugeständnis ist allerdings erfreulich, obwohl es die Beweiskraft jener Beispiele viel zu niedrig einschätzt. Das Urteil hierüber kann ich ruhig den psychologisch geschulten Lesern überlassen.

²⁾ Bethe hat 1900 (Nochmals die psych. Qualitäten) S. 52 selbst zugegeben, daß jener Satz „willkürlich übertrieben“ war.

geht die erbliche Determination zu bestimmten Tätigkeiten noch bedeutend weiter als beim Menschen. Was insbesondere das Gehen und Fressen der Hunde und Affen anlangt, hätte sich hier eine schöne Gelegenheit geboten, die Reflextheorie auch auf die höheren Tiere anzuwenden; denn gerade das sogenannte „Lernen“ dieser Tätigkeiten untersteht nicht bloß bei den Ameisen, sondern auch bei den Hunden und Affen viel weniger dem psychischen Einfluß als die meisten übrigen ihrer instinktiven Handlungen. Wie eine frisch entwickelte Ameise anfangs nur langsam, unsicher und wackelnd ihre Beine beim Gehen zu bewegen vermag, so auch ein junger Hund oder ein junger Affe; ja auch das junge Menschenkind vermag sich anfangs, und zwar noch viel längere Zeit, nur wackelnd und unsicher zu bewegen — wenn die Mama es nicht bei der Hand führt, was man bisher bei den Hunden und Affen noch ebensowenig gesehen hat wie bei den Ameisen. Die Fertigkeit im Gehen wird allerdings bei den höheren Tieren weit langsamer erworben als bei den Gliedertieren; aber das ist *organisch*, nicht *psychisch* zu erklären. Bei der Imago eines Insekts mit vollkommener Verwandlung wie die Ameise ist das organische Wachstum des Individuums bereits fertig, wenn das Tier die Puppenhülle verläßt, während das junge Säugetier nach seiner Geburt noch Wochen, Monate oder Jahre lang *weiterwachsen* muß; daher ist es selbstverständlich, daß die Fertigkeit im Gebrauch der Bewegungsorgane bei einer jungen Ameise sich viel rascher entwickelt als bei einem jungen Hunde oder Affen. Das junge Menschenkind braucht noch weit länger als ein junger Affe, bis es allein gehen kann. Hier kommt bereits ein Unterschied hinzu, der zwischen den Ameisen und den Affen nicht besteht: das Menschenkind muß durch *fremde Anleitung* gehen lernen, wenn es diese Fertigkeit nicht unendlich langsam erwerben soll; bei den Affen ist eine derartige Notwendigkeit bisher ebensowenig konstatiert als bei den Ameisen. Aber auch beim „Gehen lernen“ des Kindes ist dieses „Lernen“ nur zum geringsten Teil ein psychischer Vorgang: der *Hauptsache nach* ist es auch hier eine *bloße Einübung von Reflexbewegungen*.

Ähnlich verhält es sich mit dem „Fressen lernen.“ Auch hier ist der Unterschied zwischen den Ameisen und den Säugetieren ein weit geringerer als zwischen den höchsten Säugetieren und dem Menschen, soweit psychische Elemente hiebei in Betracht kommen. Der junge Hund oder Affe erkennt wie die junge Ameise durch den Geruchssinn unmittelbar seine ihm zusagende Nahrung infolge eines erblichen Instinktes, oder wie B. sagen würde, „eines erblichen Chemoreflexes“; das junge Menschenkind dagegen wäre schlimm daran, wenn es für seine Nahrungsaufnahme auf diesen Faktor angewiesen wäre. Es müßte, wenn es die Mutterbrust nicht mehr erhält, *wirklich erst durch eigene sinnliche Erfahrung* lernen, welche Nahrung ihm zusagt, welche nicht, da sein Instinkt hierin viel unvollkommener ist als jener des jungen Säugetieres. Wenn die Eltern des Kindes ihm den Lernprozeß nicht erleichterten, indem sie ihm die passende Nahrung reichen, würde das Kind in einer sehr fatalen Lage sich befinden bei seinem „Fressen lernen“, während der junge Hund oder der junge Affe sich bereits selber zu helfen vermögen. Allerdings wird auch bei den jungen Säugetieren der erbliche Instinkt, durch den sie ihre Nahrung am Geruche usw. unmittelbar erkennen, noch überdies durch die sinnliche Erfahrung des Individuums vervollkommenet. Aber dasselbe ist, wengleich in geringerem Grade, auch bei den Ameisen der Fall. Eine junge Ameise kann durch Lecken an einem trockenen Zuckerkrümchen, oder an einem andern Gegenstande, dessen Geruch sie durch keinen ererbten Instinkt kennt, die Erfahrung machen, daß der betreffende Gegenstand gut schmeckt, und sie kann dadurch ihre Naschhaftigkeit einem neuen, ihr völlig unbekanntem Gegenstande zuwenden. Es scheint mir daher, daß jene beiden Beispiele vom „Lernen“ des Gehens und Fressens etwas ganz anderes beweisen, als sie nach der Absicht Bethe's beweisen sollten. Bei näherer Prüfung zeigt sich klar, daß gerade in diesen Punkten eine weit größere Ähnlichkeit zwischen den Ameisen und den höheren Säugetieren besteht, als zwischen den höheren Säugetieren und dem Menschen.

Bethe hat ebenso wie H. E. Ziegler und andere moderne Tierpsychologen unter dem Begriff des „Lernens“ eine Reihe ganz verschiedenartiger Dinge vermengt, welche man im Interesse einer kritischen Psychologie genau voneinander unterscheiden muß. Nicht jede vom Individuum „erlernte“ Tätigkeit

beruht auf einem intelligenten Lernen. Daher ist es völlig unzulässig, das Lernen schlechthin zum Kriterium der „Intelligenz“ zu machen, wie die moderne Tierpsychologie es tut, oder zum Kriterium der psychischen Qualitäten, wie Bethe es versucht hat. Vielleicht können die folgenden Ausführungen dazu dienen, diesen Irrtum aufzuklären. Ich bitte, dieselben vorurteilslos zu prüfen, ohne Rücksicht auf irgend ein „philosophisches System.“

Man muß meines Erachtens ein sechsfaches „Lernen“ auf Grund der biologischen Tatsachen unterscheiden:

1. Erste Form des Lernens.

Die erste und einfachste Form desselben zeigt sich bei jenen Fertigkeiten, welche vom Individuum durch bloße Einübung von Reflexbewegungen erworben werden. Sie beruht auf einem ererbten Reflexmechanismus und hat mit „Intelligenz“ gar nichts zu schaffen.

Hierher gehört z. B. die ebenerwähnte Art und Weise, wie die Ameisen und die höheren Tiere „Gehen lernen“. Die Gehbewegungen, an sich betrachtet, sind Reflexbewegungen. Daß der ererbte Mechanismus, welcher ihnen zugrunde liegt, infolge der Übung vollkommener und rascher funktioniert, ist nicht eine Folge der sinnlichen Erfahrung des Tieres, sondern eine Folge der durch die Tätigkeit des betreffenden Reflexmechanismus (Nerven- und Muskelmechanismus) erhöhten mechanischen und physiologischen Funktionsfähigkeit desselben. Hiezu kommt allerdings ein psychisches Element. Das Tier,¹⁾ ja auch der Mensch, hat den instinktiven Trieb, seine Bewegungsorgane zu gebrauchen. Dieser Trieb umschließt das psychische Element der sogenannten Muskelgefühle; der Vorgang ist daher nicht ein rein reflektorischer zu nennen, weil der Trieb zur Bewegung durch jene Muskelgefühle ausgelöst wird. Falls die Bewegung durch die sinnliche Wahrnehmung irgend eines äußeren Objektes veranlaßt wird, welchem das Tier sich nähert oder vor welchem es flieht, so kommen selbstverständlich noch die psychischen Elemente des sinnlichen Wahrnehmungs- und Strebevermögens hinzu. Beim Menschen tritt, wie die Erfahrung an uns selber beweist, häufig noch irgend eine intelligente Erkenntnis, eine intelligente Absicht zur Leitung seiner Bewegungen als neues psychisches Element zu den ebengenannten hinzu. Den Tieren dürfen wir dieses letztere Element erst dann zuschreiben, wenn die sinnliche Wahrnehmung und Vorstellungsverbindung nicht mehr ausreicht zur Erklärung der betreffenden Tatsachen. Solche Tatsachen sind jedoch meines Wissens bisher nicht erbracht worden.

Die einfachste und ursprünglichste Form des „Lernens“ ist somit ihrem Wesen nach eine bloße Einübung von Reflexbewegungen, welche durch einen instinktiven Trieb verursacht und durch die Muskelgefühle des Individuums ausgelöst wird. Das psychische Element ist hier noch ein relativ sehr unbedeutendes. Die jungen Lämmchen springen, weil ihre Muskelgefühle sie dazu reizen, und weil das Nichtspringen eine unangenehme Hemmung des unklar empfundenen Springbedürfnisses wäre. Durch diese instinktive Übung ihres reflektorischen Springvermögens lernen sie immer besser und sicherer zu springen. Ebenso ist auch das „Spielen“ der jungen Hunde und Katzen am natürlichsten zu erklären,²⁾ sowie die „Spiele“, welche die *Formica*-Arten ausführen, wenn sie in den ersten Strahlen der warmen Frühlingssonne klumpenweise auf der Nestoberfläche sich sammeln. Ich habe diese Spiele der Ameisen

¹⁾ Selbstverständlich kann hier nur von jenen Tieren die Rede sein, welche ein Zentralnervensystem und querstreifte Muskelfasern besitzen.

²⁾ G r o o s, „Die Spiele der Tiere“ (Jena, 1896, 2. Aufl. 1907) hat den sogenannten Spielen bei den höheren Tieren zum Teil eine Erklärung untergelegt, welche in der Vermenschlichung des Tieres zu weit zu gehen scheint. Bezüglich der Spiele der Ameisen (1. Aufl. S. 125 u. 135), die er mit Büchner als Jagdspiele und Kampfspiele deutet, wird man wohl ebenfalls zugeben müssen, daß diese Deutung einer absichtlichen Vorbereitung auf spätere erste Gelegenheiten in den betreffenden Tatsachen nicht begründet ist. Vgl. auch das Referat von Max Ettlinger über die 2. Aufl. jenes Buches in der „Zeitschrift f. angewandte Psychologie“, Bd. 1, Heft 4—5, 1907.

sowohl im Freien als auch in meinen Beobachtungsnestern von *F. rufa*, *pratensis* und *sanguinea* häufig beobachtet. Mehr dahinter zu suchen, als eine instinktive Betätigung und Einübung reflektorischer Bewegungen, ausgelöst durch einen in Muskelgefühlen sich kundgebenden physiologischen Reiz, das halte ich nicht für begründet, weder bei den Ameisen noch bei den höheren Tieren.

2. Zweite Form des Lernens.

Eine zweite Form des „Lernens“ ist jene, wo die neue individuelle Handlungsweise durch die selbständige sinnliche Erfahrung des Tieres erworben wird. Sie beruht hauptsächlich auf dem Gesetze der Berührungsassoziation: wenn in der Erfahrung mehrere Eindrücke tatsächlich aufeinanderfolgen, so erweckt später die Wiederkehr des ersten Eindruckes auch die Vorstellung des zweiten, der mit ihm verbunden war. Dieses Lernen durch Sinneserfahrung (by sense-experience, wie Lloyd Morgan es nennt) muß als die hauptsächlichste und wichtigste Form des Lernens beim Tiere bezeichnet werden. Sie bildet zugleich auch die Grundlage für die fünfte Form des tierischen Lernens (Lernen durch Abrichtung). Alle tatsächlichen Beweise für die Annahme einer sogenannten Tierintelligenz sind entweder direkt oder indirekt auf das Lernen durch Sinneserfahrung zurückzuführen. Aber auch beim Menschen ist sie von großer Bedeutung und bildet den Ausgangspunkt für die höheren, ihm eigentümlichen Formen des Lernens (für die dritte und sechste Form). Wir werden daher die psychischen Faktoren der zweiten Form des Lernens besonders sorgfältig zu prüfen haben, um ihren wahren psychologischen Wert zu erkennen.

Daß diese Form des Lernens beim Menschen sich findet, ist jedem bekannt. Aber auch bei den Tieren, sowohl bei den Wirbeltieren wie bei den Insekten, ist sie weit verbreitet. Auf diese Weise lernen z. B. die Ameisen neue echte Gäste (*Claviger*, *Atemeles*, *Lomechusa*, *Hetaerius* usw.) kennen, deren Geruch sie anfangs zum feindlichen Angriff reizte. Indem sie jedoch durch zufällige Berührung ihres Mundes mit den gelben Haarbüscheln des Käfers die angenehme Erfahrung machen, daß es hier etwas zu lecken gibt, verwandelt sich oft schon innerhalb weniger Minuten ihr feindseliges Verfahren in ein friedliches. Sie reagieren fortan auf die Geruchs- und Gesichtswahrnehmung des neuen Gastes nicht mehr feindlich, sondern pflegen und füttern ihn sogar. Selbst andere, später hinzugesetzte Individuen derselben Käferart werden dann vielfach unmittelbar aufgenommen, selbst wenn sie mit einem fremden Ameisengeruch in ihr Nest kommen. Es ist diese Erscheinung nur daraus erklärlich, daß sich infolge der an dem ersten Individuum gemachten angenehmen Erfahrungen eine neue sinnliche Assoziation gebildet hat, vermöge welcher bereits der erste Eindruck, den der zweite Käfer auf sie macht, ein ganz verschiedener ist von demjenigen, welchen der erste Käfer bei der ersten Begegnung auf sie gemacht hatte. Nach der modernen Definition der Tierintelligenz müßte man sonach den Ameisen unbedingt „Intelligenz“ zuerkennen, allerdings nur durch einen Mißbrauch dieses Wortes.

Weiterhin gehört in dieselbe zweite Klasse von biologischen Erscheinungen auch die obenerwähnte Tatsache, daß die *Formica sanguinea* meines Beobachtungsnestes ihren früher in normaler Weise indifferent geduldeten Gast *Dinarda dentata* feindlich anzugreifen, zu fangen und zu töten lernte infolge der Erfahrungen, welche sie an einer nahe verwandten, ein wenig größeren Rasse von *Dinarda* (*D. Märkeli*) gemacht hatten.¹⁾ Hier kommt jedoch zu dem völlig selbständigen Lernen des Individuums noch ein einflußreiches neues psychisches Element hinzu, nämlich die Anregung des Nachahmungstriebes, welche von einer oder wenigen einzelnen Ameisen ausgehend auf andere Individuen derselben Kolonie sich ausdehnt und sie zu demselben Benehmen gegenüber dem betreffenden Gaste veranlaßt. Das „Lernen“ infolge der instinktiven Nachahmung des Verhaltens anderer Wesen wird in einem eigenen Abschnitte als vierte Form des Lernens behandelt werden. Daher sei hier nur bemerkt, daß wir bei dem Vorgange, wie die

¹⁾ Vgl. oben S. 41 u. 100 ff.

Ameisen jenes Nestes „lernten“, die *Dinarda* zu verfolgen, ein doppeltes psychisches Element unterscheiden müssen:

- a) Die selbständige individuelle Erfahrung der einzelnen Ameise.
- b) Die sinnliche Wahrnehmung des Benehmens anderer Gefährtinnen und die instinktive Nachahmung desselben.

Die nämlichen zwei Elemente finden wir auch in den psychischen Lebensäußerungen mancher höheren Tiere, z. B. der Hunde wieder. Ein Jagdhund kann durch seine eigene sinnliche Erfahrung ein neues Wild „kennen lernen“ und verfolgt dasselbe später mit besonderem Eifer, sobald er nur auf die Geruchsfährte dieses Wildes stößt. Ein anderer Jagdhund, der das Benehmen des ersteren bemerkt und instinktiv nachahmt, kann dadurch auf die Verfolgung desselben Wildes gelenkt werden, das er sonst vielleicht nicht verfolgt hätte.

Für die individuelle Geschicklichkeit, welche manche Ameisen jener gemischten Kolonie bei ihrem *Dinarda*-Fang sich erwerben, ist **a** das maßgebende Element, während **b** hier zurücktritt. Die einzelnen Ameisen mußten selber die wiederholte zufällige Erfahrung machen, daß eine *Dinarda* von hinten nicht erwischt werden könne, wohl aber von der Seite oder von vorne, indem sie mit einem plötzlichen Sprunge einen Fühler oder ein Bein des Käfers zu erhaschen suchen. Durch diese Erfahrungen ist es erklärlich, daß eine Ameise, wie ich wiederholt beobachtete, zu einem Sprunge auf den Käfer sich einige Sekunden lang gleichsam duckte und dann in der angegebenen Weise plötzlich auf ihn losfuhr. In ähnlicher Weise vermögen auch die Katzen und andere höhere Raubtiere ihre instinktive Geschicklichkeit im Fange der Beute durch sinnliche Erfahrung zu vervollkommen. Wie bei den Ameisen so wird auch bei ihnen ohne Zweifel überdies eine reflektorische Vervollkommnung der Fangbewegungen durch die wiederholte Übung erworben; aber bei den Ameisen wie bei jenen höheren Tieren steht diese Vervollkommnung unter der Leitung des sinnlichen Wahrnehmungsvermögens des Tieres und wird durch die früher gemachten sinnlichen Erfahrungen wesentlich unterstützt.

Die zweite Form des „Lernens“ der Tiere ist befriedigend erklärlich aus ihrem sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögen: es handelt sich hier bloß um eine durch wiederholte sinnliche Erfahrung gebildete neue Assoziation sinnlicher Vorstellungen und Triebe. Dieses Assoziationsvermögen bezeichnete man früher als sinnliches Gedächtnis (*memoria sensitiva*). Man kann daher den Tieren ein sinnliches Gedächtnis zuschreiben, ohne ihnen Intelligenz zuzuschreiben. Durch die Vernachlässigung dieser wichtigen Unterscheidung ist die moderne Tierpsychologie zu ihrer Annahme einer „Tierintelligenz“ gelangt. Ein wirkliches Schlußvermögen, also eine Intelligenz im eigentlichen Sinne des Wortes, brauchen wir zur Erklärung dieser Erscheinungen nicht anzunehmen; daher dürfen wir es auch nicht. Denn wir müssen streng festhalten an dem folgenden Fundamentalsatz einer kritischen Naturforschung: man darf keine höheren Faktoren zur Erklärung der betreffenden Tatsachen herbeiziehen, wenn einfachere, niedere Faktoren genügen. Sonst sind wir der kritiklosen Vermenschlichung des Tierlebens unrettbar ausgeliefert.

Daß wir den Ameisen ein assoziatives Gedächtnis zuschreiben müssen, welches auf der Summierung einer Reihe von Sinneserfahrungen beruht, wurde bereits oben (im Kap. IV, S. 34 ff.) beim Orientierungsvermögen von *Formica sanguinea* und *rufibarbis* erwähnt. Aus meinen zahlreichen Beobachtungen, die bei anderen Erscheinungen des Ameisenlebens ebenfalls die Annahme eines Gedächtnisses dieser Tiere fordern, seien hier nur folgende erwähnt, die sich auf die Bewachung der Puppenwiegen von *Lomechusa* und *Atemeles* beziehen.

Wenn ich die Ameisen aus einem Beobachtungsneste (z. B. einem Lubbockneste) in ein anderes unziehen lassen wollte, gab ich in das neue Nest feuchte Erde, streute Zucker in die Gänge desselben, bedeckte die obere Glasscheibe mit einem schwarzen Tuch und verband das neue Nest durch eine Glasröhre mit dem alten; letzteres wurde erhellt, und die Ameisen durch Klopfen auf die Glasscheibe etc. gestört. In wenigen

Stunden wanderte dann die ganze Kolonie mit „Kind und Kegel“ aus dem alten Neste von selber in das neue hinüber. Dieses Auswanderungsexperiment gelang jedoch nicht oder nur sehr schwer, nach mehrtägigem Widerstande der Ameisen, wenn dieselben im alten Neste Larven oder Puppen von *Lomechusa* oder *Atemeles* in der Erde eingebettet hatten. Zwei besonders charakteristische Fälle dieser Art beobachtete ich Ende Juni und Anfang Juli 1904 an einem *sanguinea*-Neste und einem *rufibarbis*-Neste; ich gehe nur auf den letzteren Fall hier näher ein.

In einem Lubbockneste von *F. rufibarbis* waren zahlreiche Larven von *Atemeles paradoxus* erzogen worden; die Einbettung der letzten dieser Larven hatte schon vor vierzehn Tagen stattgefunden. Durch die untere Glasscheibe des Nestes konnte ich in die meisten Puppenwiegen hineinschauen und die Entwicklung der Larven, Puppen und Käfer verfolgen; von oben war nur hier und da eine kleine kuppelförmige Erhöhung der Erdschicht zu bemerken.¹⁾ Ich wollte nun, um die Entwicklungsstadien der Käfer für mikroskopische Zwecke zu erhalten, die Ameisen zum Umzug in ein neues Lubbocknest bewegen (nach der oben beschriebenen Methode). Aber während die Ameisen vorher sich gar nicht weiter um die eingebetteten Käferlarven gekümmert hatten, hielten sie jetzt, nachdem das alte Nest erhellt worden war, konstant Wache über den Puppenwiegen und waren selbst durch grobe Störungen (Klopfen auf die Glasscheibe, Schütteln des Nestes usw.) nicht von den betreffenden Stellen zu vertreiben. Mehrere Tage lang waren meine Versuche, sie zur Auswanderung zu bewegen, vergeblich; ich mußte schließlich das Nest öffnen und die letzten der wachhaltenden Ameisen mit der Pinzette abfangen.

Daß diese Ameisen durch ihr Gedächtnis die Stellen, wo die Larven eingebettet worden waren, genau kannten, scheint mir aus dieser Beobachtung zuverlässig hervorzugehen. An einer frisch geöffneten, leeren Puppenwiege hielten sie nicht mehr Wache, sondern nur an jenen Stellen, wo noch Puppen (oder Käfer) in der Erde lagen. Es kann also nicht ein bloßer „Chemoreflex“ gewesen sein, der sie an den betreffenden Stellen „festhielt“, sondern wir müssen hier einen assoziativen Gedächtnisvorgang annehmen.

Ein das Tierleben willkürlich vermenschlichender Beobachter könnte allerdings leicht geneigt sein, der Ameise, welche einen neuen, ihr früher unbekanntem echten Gast (z. B. *Atemeles*) aufnimmt, folgendes logische Schlußverfahren unterzulegen: Dieser von mir anfangs für ein bloßes Beutetier gehaltene Käfer ist ja ganz angenehm zu belecken; zudem benimmt er sich in anständiger Weise wie eine freundliche Ameise und betriefft mich mit seinen Fühlern; deshalb will ich ihn als ein angenehmes Haustier behandeln und in meine Gesellschaft aufnehmen. Ebenso könnte ein oberflächlicher Beobachter den Ameisen bei ihrem *Dinarda*-Fang den intelligenten Schluß unterschieben: Diese Kerle, die ich bisher ruhig geduldet habe, lassen sich also doch erwischen, wenn man es nur geschickt anzustellen weiß; zudem schmeckt ihr Fleisch ganz vorzüglich; deshalb ziehe ich es vor, sie zu fangen und zu fressen, anstatt sie zu dulden wie ich bisher getan. Ferner würde ein Anhänger der „Vulgärpsychologie“ den Ameisen, die über den Puppenwiegen von *Atemeles* oder *Lomechusa* hartnäckig Wache halten, das Schlußverfahren unterlegen: Hier liegt ein Schatz verborgen, den man mir rauben will; deshalb weiche ich nicht von der Stelle, von der man mich zu vertreiben sucht; gerade weil ich diese Absicht merke, darum bleibe ich da! — Das wären in der Tat ganz lächerliche Vermenschlichungen des Tierlebens, weil eine derartige Erklärung in den betreffenden Tatsachen keine Begründung findet. Wenn man dagegen auf Grund derselben Tatsachen den Ameisen das Vermögen zuschreibt, durch selbständige sinnliche Erfahrung neue Assoziationen zu bilden und dadurch zu lernen, so vermenschlicht man das Tierleben nicht; denn diese Erklärung wird eben von den Tatsachen gefordert. Wir nehmen die psychischen Faktoren nur so weit zu Hilfe als es nötig ist, weiter nicht.

Sowohl die Ameisen wie die höheren Tiere besitzen also das Vermögen, durch selbständige sinnliche Erfahrung auf dem Wege der Berührungsassoziation manches zu „lernen“, was über ihre angeborenen

¹⁾ Die Puppengehäuse der Larven von *Lomechusa* und *Atemeles* gleichen einer größeren oder kleineren Erbse und sind innen mit einem sehr feinen Seidengespinnt ausgekleidet.

Instinkte hinausgeht. Ich gebe auch gerne zu, daß dieses Vermögen bei den höchsten Säugetieren ein weiteres und allseitigeres ist als bei den Ameisen. Aber sie deshalb zu intelligenten Wesen zu erheben und ihr Lernen als einen Beweis einer wirklichen, menschenähnlichen Intelligenz auszugeben, das wäre auch bei den höheren Tieren eine willkürliche Vermenschlichung des Tierlebens. Auch das selbständige, auf sinnlicher Erfahrung beruhende Lernen der höheren Tiere läßt sich aus derselben Basis der sinnlichen Vorstellungsassoziation erklären wie bei den Ameisen. Daß die betreffenden Sinneswahrnehmungen, auf denen bei den höheren Tieren die sinnliche Erfahrung des Individuums beruht, größtenteils durch andere, höchstens analoge Sinnesorgane vermittelt werden als bei den Gliedertieren, berechtigt nicht dazu, das „Lernen“ der höheren Tiere auf einen wesentlich höheren psychischen Faktor zurückzuführen als das „Lernen“ der Ameisen. Daher dürfen wir auch bei den höheren Tieren die durch individuelle Sinneserfahrung erworbenen Tätigkeiten so lange nicht auf ein wirkliches Denkvermögen, auf eine wirkliche Intelligenz des Tieres beziehen, solange einfachere Faktoren zur Erklärung der Erscheinungen genügen.

Zu dem nämlichen Ergebnisse kamen auch Thorndike und Lloyd Morgan bei ihren Versuchen mit höheren Wirbeltieren. Was Thorndike als „Lernen durch Zufall“ (by accidental success) und Lloyd Morgan als „Die Methode des Versuchs und Irrens“ (Method of trial and error) bezeichnet, ist nämlich mit dieser zweiten Form des Lernens (Lernen durch Sinneserfahrung) identisch. Einige der betreffenden Versuche sollen dies hier kurz erläutern.

Edw. Thorndike¹⁾ machte eine Reihe von Experimenten mit Hunden und Katzen, um zu prüfen, ob die Behauptung von Romanes richtig sei, daß diese Tiere „durch eigene Überlegung“ das Öffnen einer Tür lernen könnten. Er schloß die Versuchstiere in einen Käfig ein, dessen Tür nur durch Aufdrücken einer Klinke geöffnet werden konnte. Das Ergebnis war, daß jedes dieser Tiere tatsächlich stets durch bloßen Zufall zum erstenmal die Bewegung machte, die mit dem Öffnen der Tür zusammenhing. Durch diese sinnliche Erfahrung bildete sich bei ihm dann allmählich eine feste Assoziation aus zwischen jener Bewegung und dem Triebe, hinauszukommen. Thorndike beantwortet daher die Frage, ob Hunde und Katzen das Öffnen einer Tür bloß durch Zufall lernen, ganz entschieden bejahend: certainly they do (p. 40). Dagegen konnte er bei allen seinen Versuchen auch nicht die geringste Spur eines Schlußverfahrens (inference) von seite des Tiers wahrnehmen. Eines derselben mochte dem anderen noch so oft zugesehen haben beim erfolgreichen Öffnen der Tür, es kam nicht auf den „Gedanken“ das Manöver nachzumachen, weil es den Zusammenhang zwischen Ursache und Wirkung nicht begriff!

Auch die Affen, mit denen Thorndike²⁾ später experimentierte, mußten den Handgriff, der zum Öffnen der Tür ihres Käfigs führte, stets durch eigene, anfangs rein zufällige Erfahrung lernen. Auch sie vermochten sich über diese zweite Form des Lernens nicht zu erheben. Es nutzte nichts, wenn er ihnen den betreffenden Handgriff noch so oft vormachte; ebenso wenig, wenn er den einen Affen zusehen ließ, wie der andere das Experiment ausführte; ja nicht einmal, wenn Thorndike die Hand des Affen nahm und dieselbe bei Ausführung des Experimentes leitete, vermochte

¹⁾ Animal Intelligence. An experimental study of the associative processes in animals. New-York 1898. (Psychological Review, Monograph Supplement No. 8.)

²⁾ The mental life of the monkeys, 1901 (Psychological Review, Monograph supplement No. 15). (Siehe auch 59, 3. Aufl. 1905, S. 197 ff). — Er unterscheidet daselbst (p. 2) drei Methoden des Lernens: 1. learning by trial and accidental success; 2. learning by imitation; 3. learning by ideas. Die erste entspricht unter den 1899 (95) von mir aufgestellten Formen des Lernens meiner zweiten Form, die zweite meiner vierten Form, die dritte meiner dritten und sechsten Form. Der Einfluß der Unterweisung (influence of tuition p. 31 ff.) wird bei Thorndike auf die zweite und dritte seiner Formen des Lernens verteilt. Tatsächlich konnte er bei seinen Versuchstieren, sowohl bei Hunden und Katzen (1898) als auch bei Affen (1901) nur die erste seiner Formen des Lernens nachweisen. Von einem Lernen durch „free ideas“ (durch freie Vorstellungen, d. h. durch Begriffsbildung) fand sich keine Spur. Siehe auch unten (bei der dritten Form des Lernens) Thorndikes Urteil über den Mangel des Denkvermögens bei den Tieren.

das Tier jenes einfache Experiment nachher auch selber auszuführen. Thorndike hatte daher völlig recht darin, daß er mit dem populären Vorurteil, das Lernen der Tiere beruhe auf „Denken“, reine Bahn machte! Auf seine Schlußfolgerungen werden wir bei der dritten Form des Lernens noch zurückkommen.

Auch die Hunde, mit denen Lloyd Morgan¹⁾ seine Versuche anstellte, vermochten sich in ihrem selbständigen Lernen nur bis zur zweiten Stufe desselben zu erheben, nämlich so weit, als sie durch wiederholte direkte Sinneserfahrung mittelst der sinnlichen Assoziationsgesetze geleitet wurden. Wie sie dabei der „Methode des Versuchens und Irrrens“ folgten, zeigt unter anderen Beispielen die Art und Weise, in welcher ein Foxterrier Morgans lernen mußte, die Türklinke eines Hoftores zu öffnen (p. 291 ff.). Er lief anfangs aufs Geratewohl zu dem vergitterten Tore und steckte seinen Kopf zwischen die Gitterstäbe, um hinauszusehen; dabei berührte er manchmal zufällig mit seinem Kopfe die Türklinke von unten, so daß dieselbe sich hob und das Tor aufging. Aber es dauerte beinahe drei Wochen, bis sich zwischen der richtigen Stelle des Tores und den Versuchen des Hundes, hinauszukommen, eine feste Assoziation in dem Hundehirn gebildet hatte. Aus diesen und ähnlichen zahlreichen Beobachtungen schließt Lloyd Morgan (p. 259): „Was die Beobachtungen zeigen, soweit die erwähnten Hunde in Frage kommen, ist, daß ihre Methode, die Schwierigkeiten zu überwinden, diejenige des Versuchens und Irrrens, d. h. die Methode der Sinneserfahrung ist. Mit anderen Worten, die beobachteten Tatsachen können vollständig erklärt werden in der Voraussetzung, daß nur die Sinneserfahrung sie leitet.“ Wie wir bei der dritten Form des Lernens sehen werden, spricht sich daher Lloyd Morgan entschieden gegen die Annahme eines Denkvermögens auch bei den höheren Tieren aus.²⁾

Zwischen der ersten und zweiten Form des Lernens gibt es selbstverständlich manche Übergänge. Ein Beispiel hierfür bietet der Prozeß, wie die jungen Ameisen „lernen“, auf den Geruchsstoff jener Gefährtinnen, in deren Gesellschaft sie die ersten Tage ihres Imagolebens zubringen, friedlich zu reagieren, selbst wenn diese einer fremden Art angehören, während sie auf den Geruchsstoff anderer Ameisen, ja sogar auf denjenigen ihrer eigenen Schwestern, aus deren Kolonie sie als Puppen geraubt wurden, feindlich zu reagieren „lernen“. Es handelt sich hierbei um die nachhaltige Wirkung der ersten sinnlichen Eindrücke, denen das Individuum in jener Phase seiner individuellen Entwicklung ausgesetzt ist, in welcher das Unterscheidungsvermögen der Ameisen für verschiedene Geruchsstoffe sich ausbildet und in welcher auch der Eigengeruch der betreffenden jungen Ameise selbst einen bleibenden, individuellen Charakter erhält (vgl. oben S. 19 und 20). Dieser Vorgang ist zwar minder reflektorisch als die instinktive Einübung eines Bewegungsmechanismus, aber doch andererseits in geringerem Grade von psychischen Elementen beeinflußt, als z. B. das Kennenlernen neuer echten Gäste durch die erwachsenen Ameisen.

3. Dritte Form des Lernens.

Eine dritte Form des Lernens ist jene, wo die neue Handlungsweise des Individuums nur daraus erklärlich ist, daß es aus früheren Erfahrungen auf neue Verhältnisse selbständig schließt. Ein derartiges Lernen bietet einen wirklichen

¹⁾ Introduction to comparative Psychology, 2. Ed. 1903, pp. 241 ff., 253 ff., 291 ff., 305 ff. Über die zweite Form des Lernens bei manchen niederen Tieren siehe H. Jennings, Contributions to the study of the behavior of lower organisms (Carnegie Institution 1904) pp. 237 ff. (The method of trial and error in the behavior of lower organisms) ferner: Modifiability in behavior (Journal Experiment. Zoology, II. No. 4, 1905, pp. 447—494; Behavior of the starfish *Asterias Forreri* (Univ. Calif. Publications, Zool. IV. No. 2, 1907, pp. 53—185).

²⁾ Obwohl er den Tieren die Fähigkeit, Relationen zu erkennen und begrifflich zu denken, nicht zuerkennen will, spricht er ihnen wegen der zweiten Form des Lernens dennoch „Intelligenz“ zu; aber er versteht eben unter Intelligenz nur das sinnliche Assoziationsvermögen, insofern es die Handlungen des Tieres zweckmäßig leitet. In dieser Begriffsbestimmung der Intelligenz kann ich ihm natürlich nicht beistimmen, da Intelligenz die Einsicht in die Beziehungen der Dinge bedeutet. Siehe 58, 3. Auf., S. 207.

Beweis für die Intelligenz des betreffenden Wesens; denn hier genügen nicht mehr die durch sinnliche Erfahrung unmittelbar gebildeten neuen Vorstellungsassoziationen (die zweite Form des Lernens), sondern es kommt noch ein wesentlich höheres psychisches Element hinzu: Das intelligente Vergleichen früherer Verhältnisse mit den neuen, und die aus diesem Vergleiche gezogenen Schlüsse. Ein solches „Lernen“ ist unerklärlich ohne das Vermögen einer wirklichen intelligenten Einsicht in die Beziehungen zwischen Ursache und Wirkung, zwischen Mittel und Zweck. Es setzt somit bei dem Individuum, welches in dieser Weise zu „lernen“ vermag, eine Intelligenz im wirklichen und eigentlichen Sinne des Wortes voraus. Wir müssen jetzt genau zusehen, ob ein Lernen, das auf diese psychischen Faktoren mit Sicherheit hinweist, bei den Ameisen oder bei den höheren Tieren vorhanden ist. Davon wird die Entscheidung abhängen, ob wir den Ameisen oder den höheren Tieren Intelligenz zuschreiben dürfen oder nicht.

Bei den Ameisen sind keine Tatsachen bekannt, welche eine derartige Erklärung fordern.¹⁾ Bethe hat, wie wir oben (S. 90) gesehen, durch seinen über einer Straße von *Lasius niger* angebrachten, allmählich höher geschraubten Honigapparat die früheren Ergebnisse von Lubbock und mir durchaus bestätigt, daß es den Ameisen unmöglich ist, in diesem Sinne durch frühere Erfahrungen zu „lernen“. So einfach und naheliegend es auch für einen noch so beschränkten Ameisenverstand gewesen wäre, bei der allmählich sich vergrößernden Distanz zwischen dem Honig und ihrer Straße den Schluß zu bilden: „um zu dem Honig zu gelangen, müssen wir etwas Erde aufhäufen“ — so wurde dieser Schluß trotzdem von den Ameisen nicht gemacht. Ein scheinbar für die wirkliche Intelligenz von *Formica sanguinea* sprechendes Beispiel ist von mir bereits früher (59 S. 85; 2. Aufl. S. 98) berichtet und erklärt worden. Auf die Mitte der Nestoberfläche eines Nestes von *F. sanguinea*, das in einer großen Kristallisationschale sich befand, wurde ein weites, mit Wasser gefülltes Uhrglas gesetzt, in dessen Mitte eine kleine Insel errichtet war, auf welcher Ameisenkokons sich befanden, die ich den Ameisen aus ihrem eigenen Neste vorher genommen hatte. Die herzukommenden Ameisen streckten ihre Fühler nach den Kokons aus und versuchten anfangs vergeblich, zu ihnen zu gelangen; sobald sie mit den Vorderfüßen in das Wasser gerieten, kehrten sie um, wiederholten jedoch den vergeblichen Versuch immer wieder. Plötzlich begann eine *sanguinea* ein ganz anderes Verfahren. Sie trug Erdklümpchen, Holzstücke, Ameisenleichen und andere feste Gegenstände herbei und warf dieselben in das Wasser. Andere Ameisen folgten ihrem Beispiele und bald hatten sie einen Weg über das Wasser hergestellt. Nach Verlauf einer Stunde seit Beginn meines Experimentes hatten sie bereits sämtliche Kokons mittelst dieser „schwimmenden Brücke“ von der Insel abgeholt. Als Kontrollversuch hatte ich später dasselbe Uhrglas, bloß mit Wasser gefüllt, wiederum auf dieselbe Stelle der Nestoberfläche gesetzt. Jetzt lag kein Grund für die Ameisen vor, eine „schwimmende Brücke“ zu bauen, da es nichts abzuholen gab, und die Ameisen deshalb auch keine besonderen Versuche machten, in das Schälchen hineinzugelangen. Sie holten sich nur zufällig nasse Füße, während sie das neue Objekt an den Rändern untersuchten. Diese unangenehme Erfahrung bewog sie dazu, auch diesmal nach und nach das Wasser mit Erde und anderen festen Stoffen zu bedecken. Ein ähnliches Verfahren befolgen sie auch sonst, wenn eindringendes Wasser oder klebrige Gegenstände in ihrem Neste ihnen einen unangenehmen Eindruck bei Begegnung mit denselben machen. Diese Erscheinung gehört unter die bei der zweiten Klasse des Lernens erwähnten biologischen Tatsachen und bietet deshalb keinen Beweis für eine „intelligente Absicht“ der Tiere, weil es durch die unmittelbaren sinnlichen Erfahrungen derselben befriedigend erklärlich ist.

Aus diesem Kontrollversuche hatte ich geschlossen, daß auch im ersteren Falle, wo die Ameisen eine „schwimmende Brücke“ scheinbar zu dem intelligent beabsichtigten Zwecke gebaut hatten, um zu den Kokons zu gelangen, man eine solche intelligente Absicht ihnen nicht unterlegen dürfe. Allerdings war in jenem Falle die sinnliche Aufmerksamkeit der Ameisen auf ein bestimmtes

¹⁾ Siehe hierüber auch 21, 3. Abschnitt: 58, 3. Aufl. 1905; 59, 2. Aufl. 1900, bes. S. 91 ff., 109 ff.

Ziel gerichtet, welches in der Mitte des betreffenden Wasserbassins sich befand; sie strebten unleugbar darnach, zu den Kokons zu gelangen. Aber daß sie um das Ziel dieses Strebens zu erreichen, den intelligenten Schluß gezogen haben „also müssen wir eine Brücke bauen, um dort hin zu gelangen“ — das ist meines Erachtens durchaus unbewiesen. Deshalb dürfen wir diese Erklärung nicht anwenden, weil eine einfachere genügt. Diese einfachere Erklärung ergibt sich aus dem Kontrollversuche. Die Ameisen legten den Weg, welcher sie zu den Kokons führte, deshalb trocken, weil die Feuchtigkeit, die sie an dem Beschreiten des Weges hinderte, ihnen unangenehm war. Diese psychologische Erklärung ist völlig genügend. Daher dürfen wir selbst der *Formica sanguinea*, welche mit Recht von Forel und mir als die „intelligenteste“ aller einheimischen Ameisen bezeichnet wurde, trotzdem keine Intelligenz im wirklichen und eigentlichen Sinne zuschreiben.

Diese Darlegung löst den scheinbaren Widerspruch, der sich zwischen verschiedenen Beobachtungstatsachen des Ameisenlebens findet. Einerseits gibt es nicht wenige Beweise dafür, daß die Ameisen durch sinnliche Erfahrung wirklich zu lernen vermögen; andererseits gibt es auch wiederum ebenso sichere Tatsachen, welche beweisen, daß die Ameisen durch sinnliche Erfahrung nicht zu lernen vermögen. Dieser Widerspruch kann nur dann befriedigend gelöst werden, wenn man zwischen den verschiedenen Formen des „Lernens“ nach den Gesetzen einer kritischen Psychologie sorgfältig unterscheidet. Wer diese Unterscheidung ablehnt unter dem Vorwande, ein Naturforscher könne über die inneren psychischen Vorgänge „nichts wissen“, der verschließt sich selber die Möglichkeit, die Tatsachen vernünftig zu erklären.

Denselben scheinbaren Widerspruch finden wir ebenfalls in der Handlungsweise der höheren Tiere: einerseits vermögen sie durch selbständige sinnliche Erfahrung zu lernen, andererseits nicht. Auch hier läßt sich dieser Widerspruch in ähnlicher Weise lösen wie bei den Ameisen. Die höheren Tiere können ebenfalls, und zwar in noch allseitigerer Weise als die Ameisen, durch ihre sinnliche Erfahrung insoweit lernen, als bloße sinnliche Vorstellungsassoziation (sinnliches Gedächtnis) hierzu erforderlich ist; weiter geht jedoch bei ihnen die Fähigkeit des „selbständigen Lernens“ nicht.¹⁾ Ein Hund mag noch so oft gesehen haben, daß Kinder einen Schemel herbeiholen, um auf demselben zu einer Türklinke zu gelangen, die sie sonst nicht erreichen können; er mag ferner noch so oft die Erfahrung gemacht haben, daß er sonst die Türklinke, welche er öffnen möchte, nicht zu erreichen imstande ist: trotzdem wird er nie dazukommen, aus eigenem Antriebe einen Schemel herbeizuholen, um leichter zur Klinke der Türe zu gelangen. Es fehlt ihm das Vermögen, diesen so einfachen Schluß zu bilden, weil ihm die Einsicht in die Beziehung von Ursache und Wirkung, d. h. die Intelligenz fehlt.

Ebenso verhält es sich auch mit dem Gebrauche von Werkzeugen bei den freilebenden höheren Tieren. Während Ameisen der Gattungen *Oecophylla*, *Polyrhachis* und *Camponotus* ihre eigenen Larven als „Webschiffchen“ gebrauchen,²⁾ um ihre Gespinnstnester zu verfertigen, ist selbst bei den höchsten Säugetieren ein Gebrauch von Werkzeugen in freier Natur nicht zu finden. Reisende haben zwar vielfach berichtet, die Affen brächen zur Verteidigung manchmal Baumäste ab, oder sie rollten Steine absichtlich auf ihre Verfolger hinab. Pechuel-Loesche, sicher ein unverdächtiger Zeuge, hat diese Angaben auf Grund seiner sorgfältigen Beobachtungen für irrtümlich erklärt.³⁾ Von einer auf den Bäumen fliehenden Affenschar werden oft zufällig Baumäste oder Früchte abgebrochen und fallen dabei auf die Verfolger; ebenso löst eine Herde Paviane beim stürmischen Angriff oder bei der Flucht vor einem Feinde häufig Steine los, welche den Abhang hinabrollen. Aus derartigen Vorkommnissen hat sich nach Pechuel-Loesche die populäre Ansicht gebildet, daß die Affen Baumäste oder Steine als Werkzeuge zur Verteidigung benützten. Tatsachen, welche dies wirklich beweisen, existieren nicht. Und doch läge für hochorganisierte Säugetiere, wenn sie neben dem sinnlichen Erkenntnisvermögen auch ein bisschen wirkliche Intelligenz besäßen, nichts näher, als aus ihren sinnlichen Erfahrungen selbständig den Schluß zu ziehen: „Baumäste und Steine können mir

¹⁾ Siehe hierüber auch 58, 3. Aufl. 1905, 10. Kap.: „Verstandesproben einiger höheren Tiere.“

²⁾ Wir werden auf diesen interessanten Instinkt weiter unten (in XI. Kapitel) zurückkommen.

³⁾ Brehms Tierleben, 3. Auflage, I. Band S. 50.

zur Verteidigung als Werkzeuge dienen.“ Daß die Affen trotzdem bisher diesen Schluß nicht gezogen haben, dürfte einen sicheren Beweis gegen die Intelligenz der höheren Tiere bieten. Nur dadurch, daß man mit dem Worte „Intelligenz“ durchaus unklare Begriffe verbindet und deshalb jede auf sinnlicher Erfahrung des Tieres beruhende Modifikation der instinktiven Handlungsweise des Tieres für *i n t e l l i g e n t* ausgibt, läßt sich die Annahme einer „Tierintelligenz“ begründen. Ich vermag mich dieser Begriffsverwechslung nicht anzuschließen, weder bezüglich der Ameisen noch bezüglich der höheren Tiere.

Wir müssen also genau unterscheiden zwischen den unter **2** und **3** erwähnten Formen des auf selbständiger sinnlicher Erfahrung beruhenden „Lernens“. Soweit die durch jene Erfahrungen *u n m i t t e l b a r* gebildeten neuen sinnlichen Vorstellungsassoziationen zur Modifizierung der Handlungsweise des Tieres genügen, *s o w e i t v e r m a g e s s e l b s t ä n d i g z u l e r n e n*; soweit jedoch *i n t e l l i g e n t e* Schlüsse von früheren auf neue Verhältnisse zur Modifizierung der Handlungsweise erforderlich sind, *s o w e i t v e r m a g d a s T i e r s e l b s t ä n d i g n i c h t s z u l e r n e n*. Nur durch diese wohlbegründete Unterscheidung dürfte es möglich sein, den scheinbaren Widerspruch zu lösen, der uns zwischen dem „Lernenkönnen“ und „Nicht-Lernenkönnen“ der Tiere entgegentritt.

Daß wir den Ameisen kein formelles Schlußvermögen zuerkennen dürfen, wird — wenigstens von wissenschaftlicher Seite — jetzt fast allgemein zugegeben.¹⁾ Es liegen nicht bloß keine Tatsachen vor, welche ohne ein formelles Schlußvermögen dieser Tiere unerklärlich sind, sondern es gibt auch nicht wenige Tatsachen, die mit einer derartigen Annahme unvereinbar erscheinen. Die unverbrüchliche Anhänglichkeit der aus geraubten Puppen stammenden „Skaven“ an ihre Räuber; die Unfähigkeit der Ameisen, ihre Baukunst für wirklich neue Zwecke intelligent zu verwerten, z. B. um eine Brücke zum Honig zu bauen; die eifrige Erziehung der *Lomechusa*- und *Atemeles*-Larven durch die *Formica*-Arten, trotz des großen Schadens, den ihnen diese Kuckucksbrut zufügt, und trotz des Umstandes, daß bei der Erziehung der *Atemeles*-Larven die *Formica* davon keinen Vorteil haben, sondern die fremde Ameisengattung *Myrmica*, zu welcher die Käfer dann übergehen — diese und noch viele andere Erscheinungen sprechen *g e g e n* die Annahme eines intelligenten Schlußvermögens der Ameisen. Lord Avebury (Sir John Lubbock) hat sich allerdings noch 1906²⁾ dahin geäußert, daß er wenigstens „some vestiges and glimmerings of intelligence“ den Ameisen auch heute noch wie vor 30 Jahren zuschreiben möchte. Aber unter der Lupe einer kritischen Psychologie lösen sich diese scheinbaren Intelligenztätigkeiten in einfachere Assoziationsprozesse auf, die zur Sinneserfahrung, nicht zum begrifflichen Schlußvermögen gehören. Wenigstens wird man *m i r* nicht den Vorwurf machen können, daß ich das Seelenleben der Ameisen ungebührnd vermenschliche. Aber *e b e n s o w e n i g* will ich auch das Seelenleben der „höheren Tiere“ vermenschlichen.

Da mir von Seite mancher Kritiker stets entgegengehalten wird, ich stände mit meiner Leugnung der Denkfähigkeit der höheren Wirbeltiere völlig isoliert, so weise ich hier nochmals auf die Ergebnisse von Thorndike, Hobhouse, Kinnaman, Watson und Lloyd Morgan hin, denen man nicht den Vorwurf der „theologischen Voreingenommenheit“ wird machen können. Auch sie stimmen mit mir darin überein, daß selbst bei den höheren Wirbeltieren die dritte Form des selbständigen Lernens fehlt. Auf die Versuche von Stumpf und Pfungst, die beim „klugen Hans“ zu dem nämlichen Resultate führten, wird bei der sechsten Form des Lernens eingegangen werden.

Edw. Thorndike³⁾, über dessen Versuche bereits oben (S. 107) berichtet wurde, faßt die Ergebnisse seiner Experimente über das Lernvermögen von Hunden, Katzen und Küchlein in die Worte zusammen

¹⁾ Man vergleiche z. B., was Escherich in seinem Buche „Die Ameise“ (1906, S. 205 ff.) hierüber sagt. Auch Wheeler hat schon 1901 (The compound and mixed nests of American ants p. 808) anerkannt, daß meine Studien über das Ameisenleben zu einer richtigen psychologischen Auffassung desselben viel beigetragen haben, obwohl er ganz andere philosophische Ansichten vertritt als ich.

²⁾ In einer sehr dankenswerten Besprechung meiner „Comparative studies in the psychology of ants and of higher animals“ (1905) in „Nature“ Febr. 1. 1906, p. 315—316.

³⁾ Siehe Anmerkung ¹⁾ auf p. 112.

(p. 46): „Meine Beobachtungen über das Benehmen aller dieser Tiere während der Monate, die ich mit ihnen zubrachte, ergaben nicht einen einzigen Fall, der einer Denktätigkeit auch nur ähnlich sah.“ Zu demselben Resultate kam er später ²⁾ auch bezüglich der Affen (*Cebus*). Auch sie zeigten bei ihren Versuchen, die Türklinke ihres Käfigs zu öffnen, keinerlei Verständnis für den Zusammenhang von Ursache und Wirkung, sondern waren ganz auf das „Lernen durch Zufall“ angewiesen. Auf bestimmte sichtbare Signale, die mit Darreichung oder Nichtdarreichung der Nahrung verknüpft wurden, lernten sie durch wiederholte Sinneserfahrung allmählich richtig reagieren; aber auch hier zeigte sich ihr Unvermögen, die Signalpaare untereinander zu vergleichen und selbständig weiter zu schließen. Thorndike faßt das Ergebnis in die Worte zusammen (p. 14): „Auch bei den Affen ebenso wie bei den übrigen Säugetieren haben wir positive Evidenz für das Fehlen irgendwelcher allgemeinen Denkfähigkeit“, und (p. 15): „Eine negative Antwort auf die Frage, ziehen die Affen Schlußfolgerungen (do the monkeys reason), scheint daher unvermeidlich.“ Die psychischen Fähigkeiten der Affen mit jenen anderer Säugetiere vergleichend (p. 56) sagt er sodann: „In ihrer Lernmethode gehen die Affen nicht weit über den allgemeinen Säugetiertypus hinaus, wohl aber in ihrer Leistungsfähigkeit in jener Methode. Sie scheinen wenigstens Assoziationen viel rascher zu bilden und sie bilden deren auch viel mehr. Sie scheinen auch in der Feinheit und Verwickeltheit der gebildeten Assoziationen den anderen Tieren überlegen zu sein und die einmal geformten Verbindungen scheinen dauernder zu sein“ — aber trotzdem von selbständigem Schlußvermögen keine Spur!

A. J. Kinnaman ³⁾, der mit *Macacus rhesus* experimentierte, kam zu ähnlichen Ergebnissen wie Thorndike, nur formulierte er sie etwas anders. Er zeigte nämlich, daß hier kein anderes Problem vorliege als die Verbindung von Assoziationen zu sogen. „praktischen Analogieschlüssen.“ In diesen ist aber ebenso wie in den „instinktiven Analogieschlüssen“, welche Forel ⁴⁾ den Ameisen und Bienen zuerkennt, und in den „praktischen Schlüssen“, welche C. H. Turner ⁵⁾ den Ameisen zuschreibt, kein logisches Schlußverfahren enthalten, sondern bloße Assoziationsvorgänge (Berührungs- und Ähnlichkeits-Assoziationen). Daß den Affen „Denkvermögen im höheren Sinne“, d. h. begriffliches Abstraktionsvermögen fehle, gibt auch Kinnaman selber zu. Die vorgeblichen praktischen Analogieschlüsse beruhen also ganz auf der zweiten Form des Lernens, auf dem Lernen durch unmittelbare Sinneserfahrung. Dies hat auch Lloyd Morgan ⁶⁾ gegen Kinnaman schon hervorgehoben; zwischen bloßer Sinneswahrnehmung von Ähnlichkeiten, die dann auch ähnliche Vorstellungen im Gefolge haben, und zwischen einer Erkenntnis der Ähnlichkeitsbeziehungen sei noch ein großer Unterschied. Nur bei letzterer dürfe man von wirklichen Analogieschlüssen sprechen, nicht aber bei ersterer. Daher kann bei Kinnamans Versuchen von einem wirklichen Schlußvermögen der Affen keine Rede sein.

L. T. Hobbouse ⁷⁾ stellte mit verschiedenen höheren Säugetieren, darunter auch mit einem *Macacus rhesus* und einem Schimpansen seine Versuche an. Im Gegensatz zu den übrigen Säugetieren glaubt er den Affen „bestimmtere Vorstellungen“ (more articulate ideas) zuschreiben zu müssen. Aber dieselben sind nach ihm keine durch Abstraktion gewonnenen Begriffe: „Wenn wir den Tieren Vorstellungen zuschreiben, muß darunter verstanden werden, daß dies keine Vorstellungen sind, die irgend einem Prozeß der Analyse entspringen.“ Gegenüber der vulgär-psychologischen Auffassung des Affenlebens macht er ferner die kritische Bemerkung: „Die Vorsicht, die Klugheit und die Schlaueit von jener Sorte, von der

¹⁾ Animal Intelligence 1898.

²⁾ Mental life of the monkeys 1901.

³⁾ The mental life of two *Macacus rhesus* in captivity (Amer. Journ. Psychology XIII, 1902).

⁴⁾ Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen usw., 1901, S. 30 und 32. Vgl. hierüber auch oben Kap. I. S. 4.

⁵⁾ Do ants form practical judgments? (Biol. Bullet, XIH, 1907, S. 333—343.)

⁶⁾ Introduction to comparative Psychology, 2. Ed. p. 303.

⁷⁾ Mind in evolution (1901); siehe besonders pp. 234 und 362 ff.

die Tiergeschichten so voll sind, bedeutet allgemein nichts mehr und nichts weniger als die konkrete Sinneserfahrung, die wir hier beschrieben haben.“

Auch J. B. Watson¹⁾ kam bei seinen Versuchen über das Nachahmungsvermögen der Affen zu dem Ergebnis, daß dieselben keine Spur von Erkenntnis der Beziehungen und von überlegender Nachahmung (inferential imitation) zeigten.

Der Genfer Psychologe Ed. Claparède²⁾ gab kürzlich einen Überblick über die experimentellen Methoden der neuen Tierpsychologie. Sein Urteil lautete (S. 537): „Die Resultate, die sich aus den Einübungsexperimenten entwickeln lassen, laufen alle darauf hinaus, daß bei den Tieren keine Intelligenz und keine Überlegung vorhanden ist.“

Daß der hervorragende englische Tierpsychologe Lloyd Morgan in der 1903 erschienenen 2. Aufl. seiner „Introduction to comparative psychology“ gegen die Annahme eines begrifflichen Denkvermögens auch bei den höchsten Säugetieren, einschließlich der Affen, sich ausgesprochen hat (besonders pp. 307 bis 308), muß hier ebenfalls betont werden. Das „Zählvermögen“ eines Schimpansen (Sally, im zoologischen Garten in London) wurde von ihm (p. 253) des anthropomorphen Charakters entkleidet und auf das „Vermögen der Sinneserfahrung“ zurückgeführt.³⁾ Wenn ich also die dritte Form des Lernens, welche ein logisches Schlußverfahren, d. h. ein begriffliches Denken, beim Lernenden voraussetzt, auch den höheren Tieren nicht zuschreiben zu dürfen glaube, so wird man dies nicht als „theologisches Vorurteil“ erklären können.

Die drei bisher angeführten Formen des Lernens bezogen sich auf das selbständige Lernen des Individuums, erstens durch die instinktive Einübung eines erblichen Reflexmechanismus; zweitens durch die sinnliche Erfahrung infolge der hierbei unmittelbar sich bildenden neuen Vorstellungsassoziationen; drittens durch sinnliche Erfahrung und intelligente Schlußfolgerung von früheren Erfahrungen auf neue Verhältnisse. Die nun folgenden drei Formen des Lernens beziehen sich auf das Lernen durch den Einfluß anderer Individuen.

4. Vierte Form des Lernens.

Die vierte Form des Lernens ist das Lernen durch instinktive Nachahmung des Benehmens anderer Wesen, mit denen der Lernende verkehrt. Diese Form des Lernens ist zugleich die unterste Stufe des Lernens durch den Einfluß anderer Individuen. Wie die erste Form des selbständigen Lernens sich innig anschließt an reflektorische Vorgänge und von denselben zu den eigentlichen psychischen Tätigkeiten überleitet, so auch hier bei der untersten Form des Lernens durch andere. Sogar beim Menschen kann man dies sehen. Wenn in einer Gesellschaft einer gähnt, gähnen auch andere, die es sehen, „unwillkürlich“, man darf wohl sagen „reflektorisch“ mit. Die Gesichtswahrnehmung der Gähnbewegungen des ersten Individuums löst bei den anderen unmittelbar, ohne weitere Beteiligung psychischer Faktoren, einen Gähnreflex aus. Ähnlich dürfte es sich auch bei den Tieren verhalten mit der einfachen, durch sinnliche Wahrnehmung angeregten instinktiven Nachahmung des Benehmens ihrer Genossen. Das psychische Element der Sinneswahrnehmung ist hier gleichsam nur das auslösende Moment für die Nachahmung der betreffenden Tätigkeit, ohne daß man dieser Nachahmung irgend eine „Absicht“ unterschieben dürfte. Je weniger die betreffende Tätigkeit, welche nachgeahmt wird, in sich selber rein reflektorisch (wie z. B. das Gähnen) ist, in umso umfangreicherem Maße

¹⁾ Imitation in monkeys (Psycholog. Bullet. V. No. 6, 1908, S. 169—178). Vgl. auch das Referat über „Mammalian behavior“ in demselben Heft S. 195 ff.

²⁾ Über die verschiedenen Formen des Experimentes in der Tierpsychologie (Umschau, 1908, No. 26 u. 27).

³⁾ Über das „Zählvermögen“ der Ameisen siehe 162 (Biol. Zentralbl. 1908) S. 295—297. Über das Zählen der Tiere siehe auch Killemann, können die Tiere, insbesond. die Vögel zählen? (Naturw. Wochenschr. 1906, No. 24 S. 373—377.)

treten die psychischen Elemente in die Nachahmung ein, so daß man erst dann mit Recht von einem „Lernen durch Nachahmung“ sprechen darf.

Hierher gehören bei den Ameisen eine ganze Reihe von biologischen Tatsachen. Bei der *Dinarda*-Verfolgung in meinen Beobachtungsnestern habe ich den Einfluß der Nachahmung häufig konstatieren können,¹⁾ namentlich in der obenerwähnten, in einem großen Beobachtungsneste (Taf. I) gehaltenen gemischten Kolonie von *Formica sanguinea* mit vier Sklavenarten. (Siehe oben S. 100 u. 104.) Manchmal war es eine der als Hilfsameisen anwesenden *rufibarbis*, die auf eine neu erschienene *Dinarda* zuerst aufmerksam wurde, sie zu verfolgen begann und dadurch auch andere Individuen derselben Kolonie, Herren oder Sklaven, veranlaßte, in derselben Weise nach der *Dinarda* suchend umherzuspringen, bevor diese ihnen noch selber begegnet war. In anderen Fällen war es wiederum eine kleine *sanguinea*,²⁾ welche die neue *Dinarda* zuerst bemerkte und die Jagd eröffnete, wodurch sie auch andere, ihr begegnende Ameisen zur Verfolgung des Käfers verleitete. Eine Mitteilung durch Fühlerschläge zwischen den sich begegnenden Ameisen war meist nicht zu beobachten; es genügte, daß die verfolgende Ameise an einer anderen nahe vorüberlief oder zufällig an sie anrannte, um auch letztere zur Nachahmung anzuregen, während wiederum andere Gefährtinnen bei demselben Zusammenstoß gleichgültig blieben, weil dadurch ihre Aufmerksamkeit nicht angeregt worden war. Der Einfluß des Nachahmungstriebes bei der *Dinarda*-Jagd zeigte sich nicht bloß zwischen *F. sanguinea* und ihren normalen Hilfsameisen (*fusca* und *rufibarbis*), sondern auch zwischen *sanguinea* und ihren anormalen Hilfsameisen (*rufa* und *pratensis*). Die beiden letzteren, insbesondere *rufa* i. sp., haben als normalen, indifferent geduldeten Gast *Dinarda Märkeli* in ihren Nestern. Dieser Käfer wird von ihnen noch friedlicher behandelt als *D. dentata* bei *F. sanguinea*; sein Verhältnis zu *rufa* bildet fast einen Übergang von der indifferenten Duldung (Metoekie) zum echten Gastverhältnisse (Sympathie).³⁾ Um so bemerkenswerter ist es, daß auch *rufa* und *pratensis* als Hilfsameisen von *sanguinea* in dem obenerwähnten großen Beobachtungsneste manchmal (obwohl im Vergleich zu *sanguinea* nur selten) an der Verfolgung einer *Dinarda Märkeli* sich beteiligten. Es war hier sicherlich der Einfluß des Beispiels, das ihnen von *sanguinea* gegeben wurde und das sie veranlaßte, ihr erbliches instinktives Verhalten gegen jene *Dinarda* in das entgegengesetzte zu verwandeln. Da *F. rufa* und *pratensis* im übrigen weit weniger zu „lernen“ vermögen als *sanguinea* und sich gleichmäßiger, automatischer benehmen als diese, glaube ich um so mehr, daß es hier hauptsächlich der Nachahmungstrieb war, der sie zur Modifizierung ihres Instinktes bewog; denn dieser Trieb ist gerade bei *rufa* und *pratensis* stärker entwickelt als bei *sanguinea*, *fusca* und *rufibarbis*, wo die einzelnen Individuen selbständiger voranzugehen pflegen und daher auch durch eigene sinnliche Erfahrung (zweite Form des Lernens) mehr zu lernen vermögen als jene.

Ein anderes Gebiet, wo sich der Einfluß des Nachahmungstriebes auf die instinktiven Tätigkeiten der Ameisen erweisen läßt, ist die Blattlauszucht von *F. sanguinea*. Wie bereits Forel in seinen „Fourmis de la Suisse“ vortrefflich dargelegt hat, beschäftigt sich diese Ameise unter gewöhnlichen Verhältnissen fast ausschließlich mit dem Insektenraub als Nahrungserwerb; den Blattlausbesuch überläßt sie ihren Hilfsameisen (*fusca* oder *rufibarbis*). Letztere sind besonders naschhaft auf Blattlaus- und Blumenhonig. Auf Wiesen habe ich mit dem Streifnetze sehr häufig *F. rufibarbis*, seltener *fusca*, von den verschiedenen Blumen abgefangen, dagegen nie andere *Formica*-Arten. Forel hat nun in seinen „Études myrmécologiques en 1875“ (p. 58) über eine natürliche Kolonie von *F. sanguinea*, welche *rufa* als Hilfsameisen hatte und daher zu den anormal gemischten Kolonien dieser Art gehörte, folgende Beobachtung mitgeteilt. Die *rufa*-Sklaven dieser Kolonie hatten ein Gebüsch mit Blattläusen entdeckt, die früheren Blattlauszüchter (*Lasius niger*)

¹⁾ Vgl. hierzu auch die bereits früher (59 S. 38, 2. Aufl. S. 41 ff.; ferner 162 S. 269) mitgeteilten Beobachtungen.

²⁾ Die kleinsten Individuen waren gewöhnlich die eifrigsten und geschicktesten *Dinarda*-Jäger, da sie wegen ihrer Kleinheit den Käfer erfolgreicher an den Extremitäten erwischen konnten.

³⁾ In meinen Mitteilungen aus dem Jahre 1889 „Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte von *Dinarda*“ (9) war dieser Unterschied zwischen *D. Märkeli* und *dentata* noch nicht erwähnt worden.

von demselben vertrieben und drei oder vier Tage hindurch allein den Blattlausbesuch besorgt. Dann kamen jedoch bereits einige *sanguinea* mit, und von da an wurden die Blattläuse von *sanguinea* und *rufa* in ungefähr gleicher Anzahl besucht. Das Vorgehen der *rufa* hatte hier für die *sanguinea* die Anregung zu dem neuen Nahrungserwerb gegeben. Die angenehmen Erfahrungen, welche sie mit dem Blattlaushonig machten, bewogen sie wahrscheinlich auch dazu, diesem neuen Erwerbszweige um so eifriger nachzugehen.

Schon aus dieser Beobachtung Forels ergibt sich, daß im vorliegenden Falle der Einfluß des Nachahmungstriebes es war, der von den *rufa* ausging und von den individuellen Erfahrungen der *sanguinea* unterstützt wurde. Letzteres Moment muß jedenfalls auch berücksichtigt werden, weil die *sanguinea* manchmal sogar dann Blattlauszucht treiben, wenn sie keine *rufa* als Hilfsameisen haben. Einen solchen Fall hat der schwedische Ameisenforscher Adlerz 1896 berichtet.¹⁾ Er sah eine *sanguinea*-Kolonie, welche *fusca* als Sklaven hatte, auf Blattlausbesuch gehen; anfangs waren hierbei die *fusca* zahlreicher vertreten, später dagegen die *sanguinea*.

Ich füge aus meinen Notizbüchern noch einige neue Beobachtungen über Blattlausbesuch von *F. sanguinea* bei. Am 26. Mai 1884 traf ich bei Blijenbeck (im nördlichen Teile von Holländisch Limburg) eine größere Anzahl *sanguinea* mit dem „Melken“ grauschwarzer Blattläuse auf mehreren nahe beisammenstehenden niedrigen Büschen von *Pinus silvestris* beschäftigt. Hilfsameisen waren bei diesem Blattlausbesuche gar nicht zu sehen. Am 13. August 1889 fand ich am Laacher See (Rheinische Vordereifel) eine kleine Kolonie von *F. sanguinea* am Fuß einer Rottanne, auf welcher diese Ameisen mit dem Besuch von Blattläusen sich abgaben. Ich sah mehrere *sanguinea* hintereinander mit von Blattlaushonig strotzendem Hinterleib den Stamm herabkommen, während andere leer hinaufgingen. Auch diesmal sah ich keine Sklaven bei dem Blattlausbesuche. Am 6. August 1896 fand ich auf dem „hohen Malberg“ bei Ems eine starke *sanguinea*-Kolonie von großer Rasse der ♀, mit nur sehr wenigen *fusca*-Sklaven und einer Anzahl *Dinarda dentata*. Es waren vier Nester, 4—8 m von einander entfernt, darunter eines verlassen, eines neu begonnen und zwei volkreich; alle lagen unmittelbar oder nahe bei sehr dicken alten Föhrenstrünken. In einem der zwei letzteren Nester waren unter einem Rindenstück über einem Nesteingange zahlreiche ♀-Kokons von *Lasius niger* aufgespeichert sowie eine Menge u n b e d e c k t e r (kokonloser) ♀-Puppen von *sanguinea*; auch ziemlich viele frisch entwickelte ♀ von *sanguinea* befanden sich dort. Die *sanguinea* dieser Kolonie gingen in großer Anzahl zum Besuch von Blattläusen auf eine benachbarte hohe Lärche (*Larix europaea*), die hinaufgehenden mit dünnem Hinterleib, die herabkommenden mit einem von Honig geschwellten Hinterleib. Unter diesen Blattlausbesuchern sah ich keine einzige der Hilfsameisen (*fusca*). Am 2. September 1896 beobachtete ich bei Kolonie 220 meiner statistischen Karte der *sanguinea*-Kolonien von Exaten folgendes. Der Nestplatz dieser Kolonie war mit einer in der Nähe stehenden Kiefer (*Pinus silvestris*) durch einen Zug von *sanguinea* verbunden, die zum Besuch von Blatt- oder Schildläusen den Stamm hinaufgingen und mit dick gefülltem Kropfe wieder herabkamen. Auch an diesem Blattlausbesuche sah ich keine einzige der Hilfsameisen sich beteiligen. Aus den anderen über Kolonie 220 aufgezeichneten Notizen entnehme ich noch die folgenden Bemerkungen. Diese Kolonie war sehr volkreich und bewohnte sieben benachbarte größere und kleinere Haufen. Die Zahl der *fusca*-Sklaven betrug in den betreffenden Jahren (1896 und 1897), entsprechend der Stärke jener Kolonie, bloß $\frac{1}{2}$ —1 Prozent,

Aus diesen Beobachtungen folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß *F. sanguinea* auch manchmal selbständig Blattlauszucht treibt, obwohl sie für gewöhnlich von Insektenraub lebt. Namentlich in dem Gebiete, welchem Kolonie 220 angehört, fand ich im Sommer 1896—98 ziemlich regelmäßig eine bedeutende Menge von nackten, grünen Spannerraupe aufgespeichert, welche durch die *sanguinea*-Kolonien dieses Distriktes als Beute von den Kiefern eingetragen worden waren. Durch den gelegentlichen selbständigen Blattlausbesuch von *sanguinea* ist es selbstverständlich nicht ausgeschlossen, daß, wie Forel's ersterwähnte Beobachtung zeigt, in anderen Fällen die Hilfsameisen den Blattlausbesuch beginnen und durch ihr Beispiel auch die *sanguinea* zu demselben anregen.

¹⁾ Myrmecologiska Notiser (Entom. Tidskr. Årg. 17, H. 2, 1896), S. 134.

Eine größere Bedeutung hat der Nachahmungstrieb der Ameisen und das Lernen durch Nachahmung für die „internationalen Beziehungen der Ameisengäste“. Auf die betreffenden Erscheinungen in dem Verhalten verschiedener *Formica*-Arten zu eigenen oder fremden *Dinarda*-Rassen wurde bereits oben (S. 114) hingewiesen. Vielleicht noch schöner zeigt sich der Einfluß jenes psychischen Faktors bei den internationalen Beziehungen der echten Ameisengäste (Symphilen). Schon in den „Internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa*“ (24 S. 641 ff.) wurde erwähnt, daß *F. fusca* und *rufibarbis* in ihren selbständigen Kolonien die *Lomechusa* nicht unmittelbar aufnehmen, sondern sie anfangs feindlich angreifen wie ein völlig fremdes Wesen; sie müssen erst durch eigene individuelle Erfahrung die Annehmlichkeit dieses Gastes kennen lernen. Dagegen benehmen sich dieselben beiden Ameisenarten als Sklaven von *F. sanguinea*, die jenen Käfer als normalen echten Gast zu halten pflegt, ganz anders. Sogar in solchen Kolonien, welche aktuell keine *Lomechusa* hatten, wurde dieser Gast, wenn ich ihn in das Nest setzte, nicht bloß von den *sanguinea*, sondern gewöhnlich auch von den *fusca* oder *rufibarbis* unmittelbar aufgenommen. Dieses Verhalten der letzteren ist daraus erklärlich, daß die *sanguinea* sich dem neuen Ankömmling gegenüber freundschaftlich benahmen und ihn zu belecken angingen. Die herzukommenden Hilfsameisen taten sofort desgleichen, nachdem sie den Käfer nur mit den Fühlern berührt hatten; das betreffende fremde Wesen war für ihre Herren offenbar kein fremdes Wesen, und dadurch wurde es auch den Hilfsameisen erspart, dasselbe erst durch individuelle Erfahrung als angenehmen Gast kennen zu lernen. Bei den „Instinktregulationen“ der Ameisen (im XI. Kapitel) werden wir hierauf noch zurückkommen.

Viele ähnliche Beobachtungen wären noch aus den internationalen Beziehungen der *Atemeles*-Arten zu berichten. Ich erwähne hier nur einiges, was für die vorliegende psychologische Frage von besonderer Bedeutung ist. *Atemeles emarginatus* wird in den Kolonien von *F. sanguinea* niemals aufgenommen, wenn nicht eine der beiden folgenden Bedingungen verwirklicht ist:

a) Daß die betreffende Kolonie einen bedeutenden Prozentsatz (mindestens 15—20 %) *fusca* als Hilfsameisen enthält. *F. fusca* ist nämlich der normale sekundäre Wirt jenes Käfers, bei welchem er regelmäßig seine Larven erziehen lassen muß. Daher nehmen die *fusca* auch als Hilfsameisen von *sanguinea* diesen *Atemeles* auf und führen ihn dadurch in die Gesellschaft der *sanguinea* ein. Ist die Zahl der *fusca* im Vergleich zu jener der *sanguinea* nur verschwindend klein, so besteht jene Möglichkeit rein theoretisch, indem dann die *sanguinea* den Gast angreifen und töten, bevor eine Dazwischenkunft der *fusca* erfolgt. Hieraus ist es begreiflich, daß ich während 14 Jahren bei Exaten in freier Natur den *Atemeles emarginatus* nur in solchen *sanguinea*-Kolonien lebend gefunden habe, welche relativ sehr viele *fusca* besaßen. Nur einmal (am 8. Mai 1889) traf ich auch in einer *sanguinea*-Kolonie (No. 4 meiner statistischen Karte), welche wenig *fusca* enthielt, einen *Atemeles emarginatus*, aber nicht lebendig, sondern tot; der Käfer war so zerbissen worden, daß sein Halsschild mit der Oberseite nach der Bauchseite des Körpers gekehrt war.

b) Die zweite Möglichkeit, wie die Aufnahme eines *Atemeles emarginatus* in einer *sanguinea*-Kolonie bewirkt werden kann, besteht darin, daß man eine kleine Anzahl *sanguinea*, am besten nur 3—6 Individuen, aus dem Neste nimmt und sie mit dem *Atemeles* zusammen in ein Gläschen setzt, um dort mit ihm „Quarantaine zu halten.“ In freier Natur kommt dieser Fall wohl kaum jemals vor; er ist jedoch sehr instruktiv für die Psychologie von *F. sanguinea*. Die wenigen, mit dem Käfer isolierten Ameisen sind minder kampflustig, gestatten die Annäherung des sie mit den Fühlern betrillernden Käfers und beginnen meist schon nach einigen Stunden, ihn wie ihresgleichen zu behandeln. Die Ameisenähnlichkeit seines Benehmens bewirkt, daß sie mit ihm, wie sie es unter denselben Umständen auch mit erwachsenen Ameisen fremder *Formica*-Arten tun würden, sich gleichsam assoziieren.¹⁾ Aus der anfänglich widerwilligen Nachbarschaft,

¹⁾ Daß *F. sanguinea* trotz der Ameisenähnlichkeit des Benehmens dieses Käfers ihn dennoch von einer wirklichen Ameise wohl unterscheidet, wurde bereits oben (S. 89) erwähnt; denn sie füttert ihn nicht wie eine Ameise, sondern wie einen kleinen Verwandten von *Lomechusa*.

die in gegenseitigem Ausweichen und drohendem Öffnen der Kiefer sich kundgibt, entsteht zwischen den fremden Ameisen rasch eine indifferente Duldung und aus dieser eine freundschaftliche Annäherung. Letztere wird dem *Atemeles* durch die Zudringlichkeit seines Benehmens gegenüber den Ameisen bedeutend erleichtert und besiegt bald ihren Widerstand. Sie finden ihn angenehm und beginnen ihn zu belecken. Hat dieses neue Verhältnis zwischen den isolierten *sanguinea* und dem *Atemeles* einige Tage gedauert, so darf man es wagen, ihn mit jenen Ameisen in das betreffende *sanguinea*-Nest zu setzen. Er wird dann auch dort aufgenommen.

Ein großer Teil des Erfolges der unter a und b erwähnten Aufnahmeversuche ist ohne Zweifel dem Umstande zuzuschreiben, daß der Käfer durch die Beleckung von seite einer Ameise der Kolonie, infolge des Geruches der ihm anhaftenden Speicheldrüsensekrete, auch auf die übrigen Ameisen derselben Kolonie keinen so fremdartigen Eindruck mehr macht. Aber der ganze Erfolg jener Experimente ist hieraus keineswegs erklärlich; denn ein *Atemeles*, den man un mittelbar in eine *sanguinea*-Kolonie gesetzt hat, wird von den *sanguinea*, die ihn feindlich anfallen, bei dieser Gelegenheit auch naschhaft beleckt, wie sie es mit jedem anderen Beutetier ebenfalls tun; aber durch diese Beleckung wird aus dem „Beutetier *Atemeles*“ kein „echter Gast *Atemeles*“, sondern er wird einfachhin zerrissen und gefressen! Wir müssen daher außer dem Geruch der Speicheldrüsensekrete noch zwei andere, zweifellos psychische Elemente zu Hilfe nehmen, um die Aufnahme des *Atemeles emarginatus* zu erklären: erstens die Wirkung des Nachahmungstriebes auf das Verhalten der *sanguinea* in der Versuchsreihe a wie in der Versuchsreihe b; zweitens die individuelle Erfahrung der einzelnen *sanguinea*, sowohl der isolierten bei b, die den Gast selbständig kennen lernen mußten, als der übrigen bei a und b, deren Nachahmungstrieb durch die eigene individuelle Erfahrung unterstützt wurde.

Daß der Geruch der Speicheldrüsensekrete der Ameisen, welcher einem *Atemeles* anhaftet, nicht seine unmittelbare Aufnahme in der betreffenden Kolonie von *F. sanguinea* bewirkt, ergibt sich auch aus folgendem Versuche (vom 8. Mai 1898). Ein völlig gesundes Individuum von *Atemeles emarginatus* (No. 1) wurde aus einem Beobachtungsneste von *Lasius mixto-umbratus* genommen und in Alkohol 30% gebadet, damit es den *Lasius*-Geruch verliere. Dann schnitt ich einer großen Arbeiterin von *sanguinea* des auf Taf. I abgebildeten Beobachtungsnestes (1898: *sanguinea—rufa—pratensis*)¹⁾ den Kopf ab, ließ an dem noch lebenden Kopfe durch einen Druck mit der Pinzette die Zunge vortreten, die sich dabei mit Flüssigkeit füllte, und bestrich nun leise aber andauernd die Ober- und Unterseite des *Atemeles* mit der Ameisenzunge. Dann ließ ich ihn in das kleine Fütterungsgläschen (f) des Nebennestes hineinlaufen, wo er ruhig sitzen blieb. Nach wenigen Sekunden kam eine *sanguinea* in das Gläschen; der Käfer lief nun in das Nebennest hinein, mitten durch die dort versammelten Ameisen. Sein Benehmen war kein aufgeregtes, sondern ein ganz normales; er schien vor den fremden Ameisen keine Furcht zu haben. Die ersten *pratensis*, denen er begegnete, schienen ihn nicht zu bemerken; ebenso die ersten *sanguinea*. Aber schon nach 20 Sekunden war eine Anzahl *sanguinea* auf ihn aufmerksam geworden. Einige berührten ihn nur flüchtig mit den Fühlern, während andere mit geöffneten Kiefern auf ihn losgingen und ihn zu beißen versuchten; sie hatten ihn trotz des Geruches der eigenen Speicheldrüsensekrete, der ihm anhaftete, dennoch als Fremdling erkannt. Eine *sanguinea* packte ihn mit plötzlichem

¹⁾ Die letzten *fusca* und *rufibarbis*, die sich als Hilfsameisen in jenem Neste in den früheren Jahren befunden hatten, waren im Winter 1897—98 gestorben. Das individuelle Alter, welches die ♀ der *Formica*-Arten erreichen, beträgt nach meinen Beobachtungen an jener gemischten Kolonie zwei bis drei Jahre. Dasselbe Resultat ergab sich auch bezüglich der Lebensdauer von *rufa* ♀, welche ich verschiedenen freilebenden Kolonien von *F. sanguinea* (Kol. 39 und 58 meiner statistischen Karte zu Exaten) als Puppen gegeben hatte (siehe 146, S. 210 ff.). Einzelne *sanguinea*-♀ scheinen jedoch manchmal noch älter zu werden, bis 4 Jahre. Von den in dem auf Taf. I abgebildeten Beobachtungsneste von *F. sanguinea* befindlichen 2 Königinnen erreichte eine ein Alter von 13, die andere von 11 Jahren (146, S. 127, Anm. 1); sie waren 1893 in jenes Nest als Königinnen gesetzt worden und produzierten bis zu ihrem Tode eine Menge von Eiern, aus denen ♀♀ erzogen wurden.

Sprunge an einem Mittelbein, krümmte sich heftig ein und zerzte dann den Käfer mit sich fort wie eine feindliche Ameise. Immerhin behandelten sie den Käfer nicht so feindlich wie es ohne die vorhergegangene künstliche Beleckung mittelst einer *sanguinea*-Zunge der Fall gewesen sein würde. Die Mißhandlungen von Seite der *sanguinea* hörten allmählich auf, und am 10. Mai (nach zwei Tagen) sah ich ihn ganz munter und unverseht im Neste umherlaufen; von keiner Ameise wurde er bei Begegnung angegriffen.

Nun nahm ich am Nachmittag des 10. Mai einen zweiten *Atemeles emarginatus* (No. 2) aus demselben Neste von *Lasius mixto-umbratus* und behandelte ihn nach derselben Methode wie den ersten. Er wurde in Alkohol 30 % gebadet, dann, nachdem er trocken geworden, mit der Zunge des frisch abgeschnittenen Kopfes einer *pratensis*-♀ der genannten gemischten Kolonie sorgfältig bestrichen; dann ließ ich ihn in dasselbe kleine Fütterungsgläschen des Nebennestes hineinlaufen. Diesmal dauerte es viel länger, bis er in das Nest überging, mehr als 1/2 Stunde. Als er dort endlich erschien, wurde er nicht heftig angegriffen, aber auch nicht unmittelbar aufgenommen; die *sanguinea* und *pratensis*, die ihm begegneten, berührten ihn mit den Fühlern, wobei sie ihre Kiefer als Zeichen des „Mißtrauens“ (d. h. eines gemischten halb friedlichen, halb feindlichen Eindrucks) öffneten. Plötzlich packt ihn eine *pratensis* und hält ihn fest, läßt ihn aber gleich wieder los. Der Käfer lief in das Fütterungsgläschen zurück. Eine *pratensis* folgte ihm, packte ihn von hinten am Kopfe und holte ihn heraus; dabei hielt sie den Käfer unter ihrem Körper. Nun begann eine komische Szene. Die *sanguinea*, die zu dem festgehaltenen *Atemeles* kamen, berührten ihn mit den Fühlern und gingen dann meist gleichgültig weiter; einige dagegen griffen ihn vorübergehend an, andere beleckten ihn. Ganz anders die *pratensis*. Diese behandelten den mit den *pratensis*-Speicheldrüsensekreten behafteten Käfer wie ein von ihnen gefangenes Beutetier, das sie langsam, wie eine mit einer Maus spielende Katze, umbrachten. Während sie doch die *Lomechusa*, die in dieser gemischten Kolonie sich befanden, nach dem Beispiele der *sanguinea* als echte Gäste behandelten, schien es ihnen unmöglich zu sein, dieses Verhalten auch gegenüber dem *Atemeles* anzuwenden, während die *sanguinea* sich gegen den *Atemeles* No. 1 bereits wie gegen einen aufgenommenen Gast verhielten.

Das Schönste kam aber jetzt. Plötzlich sah ich eine andere *pratensis* mit dem *Atemeles* No. 1 im Maule herankommen; sie hatte ihn gefangen und hielt ihn an einer Seitenecke des Prothorax mit ihren Kiefern fest. Vor der Ankunft des *Atemeles* No. 2 hatten sie auch No. 1 bereits ruhig geduldet. Der *Atemeles* No. 1 wurde von der betreffenden *pratensis* eine halbe Stunde lang festgehalten; eine Reihe *sanguinea*, die herzukamen, beleckten sämtlich den gefangenen Käfer sanft und andauernd wie einen aufgenommenen Gast; keine einzige zerzte an ihm. Auch eine *rufa* kam und leckte vorübergehend an ihm. 2 *pratensis*, die herbeikamen, beleckten ihn sanft und andauernd, ähnlich wie die *sanguinea* es alle taten; aber das Benehmen der *pratensis* war durchaus inkonstant. Während die erste, die ihn gefangen hatte, ihn immer noch am Halsschild festhielt, kam eine andere *pratensis* und beleckte ihn sanft; eine dritte dagegen begann an einem Hinterbein des Käfers heftig zu zerren; dann hielt sie ihn an dem Beine lange Zeit fest, so daß jetzt 2 *pratensis* ihn hielten. Dabei schwebte der Körper des Käfers in der Luft, ohne den Boden zu berühren.

Am Morgen des 11. Mai lag die verstümmelte Leiche eines der beiden *Atemeles* im Nebenneste; der Kopf war abgebissen, ebenso wie die Mehrzahl der Beine. Eine *sanguinea* trug bei Erhellung des Nestes den Rumpf des Käfers sofort weg. Ein anderer *Atemeles* (ob No. 1 oder 2 ließ sich nicht bestimmen) war von 3 *pratensis* umgeben, deren eine ihn am Halsschild festhielt, die zweite seinen Hinterleib beleckte, während die dritte ihn heftig an den Hinterleibsseiten zerzte und dabei sogar die Hinterleibsspitze gegen den Käfer mehrmals einkrümmte; jedesmal begann der Käfer heftig zu zucken. 5 Minuten später hielt eine *pratensis* den *Atemeles* am Hinterbein fest, während eine *sanguinea* ihn sanft und anhaltend beleckte. 5 Minuten später hält die eine *pratensis* ihn noch am Hinterbein fest; 2 andere *pratensis* sitzen dabei, von denen eine ihn sanft beleckt, während die andere sich einkrümmt und mit heftiger Anstrengung ihrer Kiefer die Flügeldecken des Käfers aufreißt und unterhalb derselben Stücke des Muskelfleisches loszureißen sucht; die Flügel waren ihm schon teilweise ausgerissen. Als die erste der 3 *pratensis* den Käfer weitertrug, sah ich,

daß seine Beine bereits steif und zum Teil in verdrehter Stellung vom Körper abstanden; der Hinterleib war eingezogen; nur die Fühlerspitzen zuckten noch leise. Der Käfer war von den *pratensis* umgebracht worden.

Diese Beobachtungen dürften wohl beweisen, daß der Geruch der Speicheldrüsen-sekrete von *sanguinea* keineswegs die unmittelbare Aufnahme eines *Atemeles emarginatus* in der betreffenden *sanguinea*-Kolonie verursacht. Dadurch, daß *pratensis* als Hilfsameisen in jenem Neste sich befanden, wurde sogar die endgültige Aufnahme des *Atemeles* No. I vereitelt. Ich hatte bei den obigen Versuchen absichtlich den einen der beiden Käfer mit der Zunge einer *sanguinea*, den andern mit derjenigen einer *pratensis* eingerieben, um den Unterschied des Benehmens der Ameisen in beiden Fällen konstatieren zu können. *Atemeles* No. I wäre wahrscheinlich wirklich aufgenommen worden, wenn nicht der nach *pratensis* riechende No. 2 dazu gekommen wäre, welcher die *pratensis* dazu verleitete, beide Käfer zu fangen, festzuhalten und mit ihnen zu spielen wie die Katze mit der Maus. Die *sanguinea*, welche den ersten *Atemeles* bereits kennen gelernt hatten, würden vielleicht auch den zweiten, nach dem Speichel ihrer Hilfsameise riechenden, schließlich aufgenommen haben, wenn die *pratensis* nicht so ungeschickt dazwischen getreten wären.

Von besonderem Interesse ist ferner die Aufnahme eines *Atemeles emarginatus* (am 4. Dez. 1887) in einer natürlichen, anormal gemischten Kolonie (Adoptionskolonie) von *F. pratensis*, welche *fusca* als Hilfsameisen hatte.¹⁾ *At. emarginatus* und *paradoxus*²⁾ werden nämlich von *rufa* oder *pratensis* allein (d. h. in ihren selbständigen, ungemischten Kolonien) nie mal und unter keiner Bedingung wirklich aufgenommen. Alle noch so fein ausgedachten Versuche, diese Käfer durch „Quarantaine“ oder durch Anwendung des Bethé'schen Doppelbades oder auf anderem Wege aufnehmen zu lassen, schlugen ausnahmslos fehl. Auch nützte es nichts, den Ameisen mit Maskenlack die Netzaugen zu bestreichen, damit diese weitsichtigsten *Formica*-Arten den Käfer nicht durch das Gesicht als Fremdling erkennen könnten. Sogar der Versuch, ihn mit den Speicheldrüsen von *rufa* oder *pratensis* künstlich einzureiben und dadurch „hoffähig“ zu machen, hatte keinen Erfolg. Die Ameisen griffen ihn zwar nicht so rasch an, sondern ignorierten ihn anfangs; bald jedoch begannen sie ihn zu verfolgen und töteten ihn. Sogar in einer *pratensis*-Kolonie, welche den großen *Atemeles pratensoides* gastlich beherbergte und pflegte (1903), wurde *Atemeles emarginatus* nicht aufgenommen sondern getötet (149, S. 37 ff.). Um so wichtiger ist es, daß *Atemeles emarginatus* in der Kolonie *pratensis* — *fusca* (1887) auch von den *pratensis* ohne Schwierigkeit aufgenommen wurde. Um 9 Uhr vormittags war er (unmittelbar aus einem Neste von *Myrmica ruginodis*) in das betreffende Nest gesetzt worden, wo er sich im Nestmaterial wie gewöhnlich anfangs zu verstecken suchte. Um 2 Uhr nachmittags saß er bereits friedlich mitten unter den Ameisen und betrillerte sie mit den Fühlern. Die *pratensis* griffen ihn nicht einmal feindlich an, als ich, um sie zu reizen, mit einer Pinzette unter sie fuhr und dadurch einen heftigen Aufruhr verursachte. Am 22. Dez. 1887 und am 4. Jan. 1888 beobachtete ich wiederholt die sanfte Beleckung des *Atemeles* durch eine *pratensis*. Die Weise, den kleinen Käfer zu behandeln, mußte sie durch das Beispiel der *fusca* „g e l e r n t“ haben, da sie ihn sonst bei ihrer überlegenen Größe und Kraft verwundet haben würde durch zu heftiges Zerren an den gelben Haarbüscheln. Bei derselben Anzahl *pratensis* oder *rufa* würde der Käfer, wenn sie allein gewesen wären, in wenigen Stunden tödlich verletzt worden sein;

¹⁾ Über diese Kolonie sind nähere Mitteilungen bereits in den „Zusammengesetzten Nestern und gemischten Kolonien der Ameisen“ (21, 1891) S. 173 ff. gegeben worden; siehe auch 146, S. 199 ff.

²⁾ *Atemeles paradoxus* darf nicht verwechselt werden mit dem viel größeren *pubicollis* Bris., welcher *rufa* als normalen sekundären Wirt besitzt. Alle älteren Berichte über das Vorkommen von *paradoxus* bei *rufa* beziehen sich auf *pubicollis*. Vgl. 5 (1888) S. 6 und 20; 38 (1894) S. 63—65. — Der eigentliche biologische Grund, weshalb die *Atemeles*-Arten, die den Herbst und Winter bei ihren primären Wirten der Gattung *Myrmica* zubringen, zur Fortpflanzungszeit in *Formica*-Nester gehen müssen, liegt darin, daß die *Myrmica* unbedeckte (kokonlose) Puppen haben und deshalb ihre eigenen Larven nicht vor der Verpuppung mit einem Gehäuse von Erde bedecken (einbetten). Da die *Atemeles*-Larven in Erdgehäusen sich verpuppen und zur Einbettung der Unterstützung durch die Ameisen bedürfen, deshalb müssen die *Atemeles* ihre Larven bei *Formica*-Arten erziehen lassen (*At. emarginatus* bei *F. fusca*, *At. paradoxus* bei *F. rufibarbis*, *At. pubicollis* bei *F. rufa*, *At. pubicollis* Var. *Foreli* bei *F. sanguinea*, *At. pratensoides* bei *F. pratensis*). Siehe besonders 149.

in dieser *pratensis* — *fusca*-Kolonie lebte er jedoch vom 4. Dez. 1887 bis zum 3. März 1888, blieb völlig unverseht und gedieh unter der Pflege beider Ameisenarten vortrefflich. Am 3. März wurde er bei Erhellung des Nestes sofort von einer *pratensis* aufzuheben und fortzutragen gesucht, wie es die Ameisen mit ihren Larven und Puppen bei Erhellung des Nestes tun. An diesem Tage nahm ich den *Atemeles* aus jenem Beobachtungsneste fort und verwandte ihn zu weiteren Experimenten über die internationalen Beziehungen der Ameisengäste.

Auch bei *F. rufa*, welche in ihren alten selbständigen Kolonien sich gegen die kleinen *Atemeles*-Arten durchaus feindlich und ungastlich verhält, gelang mir die Aufnahme von *At. emarginatus* (und *paradoxus*) nur in einer mit *fusca* gemischten natürlichen Adoptionskolonie *rufa*—*fusca* (1906). Über diesen interessanten Fall habe ich kürzlich im Biologischen Zentralblatt (1908 No. 8) näher berichtet (162, S. 260—265). Die mit *fusca* zusammenlebenden *rufa* verhielten sich hier durchaus freundlich gegenüber den kleinen *Atemeles*. In dem einen der beiden Lubbocknester (*rf* I) wurden die *Atemeles* von den *fusca* (nicht von den *rufa*) getötet, nachdem die *rufa*-Königin der Kolonie in dieses Nest gesetzt worden war; auf diese „Instinktregulation“ werde ich weiter unten (Kap. XI) zurückkommen. In dem anderen Lubbockneste (*rf* II), welches nur ♀ ♀ beider Arten aus jener Kolonie enthielt, war die gastliche Pflege von *Atemeles emarginatus* durch beide Ameisenarten eine andauernde, und auch die Larven dieses Käfers wurden von ihnen erzogen. Die *rufa* hatten somit hier infolge ihres Zusammenlebens mit *fusca* ihr sonstiges feindliches Verhalten gegenüber *At. emarginatus* vollständig umgewandelt; sie beleckten und fütterten ihn hier, als ob er ihr eigener Stammgast (*At. pubicollis*) wäre.

Daß die Ameisen durch den Einfluß anderer Ameisen ihre Instinkte in wesentlichen Punkten zu modifizieren vermögen, und daß dieser Einfluß großenteils auf dem Nachahmungstrieb der Ameisen beruht, dürfte hiemit erwiesen sein.

Die Bedeutung des Nachahmungstriebes der Ameisen für ihr sinnliches Mitteilungsvermögen wurde bereits in einem früheren Abschnitte (S. 77, 86 ff.) dargelegt. Die psychische Wirkung des Nachahmungstriebes auf die Anregung und Modifizierung der individuellen Handlungsweise dieser Tiere ist die notwendige Voraussetzung für die tatsächliche Wirksamkeit der sogenannten Fühlersprache der Ameisen; denn die Hauptwirkung der Fühlerschläge, mit denen eine Ameise den Kopf einer andern berührt, besteht ja gerade darin, daß hiedurch die Aufmerksamkeit der einen Ameise auf die Tätigkeit der anderen hingelenkt wird und sie dadurch veranlaßt, der anderen zu folgen.

Die psychologische Bedeutung des Nachahmungstriebes bei höheren Tieren ist so bekannt, daß ich hierauf nicht weitläufig einzugehen brauche. Wenn ein Hund auf einem Hofe zu bellen anfängt, weil er einen Bettler gesehen hat, so fallen meist auch die übrigen Hunde des Hofes von selber in das Gebell ein, bevor sie noch den Bettler gesehen haben; ja ein einziger bellender Hund vermag zur Nachtzeit nicht selten das ganze „Hundepersonal“ der Nachbarschaft zu einer allgemeinen Bellerei zu verleiten. Ferner kann ein junger Jagdhund von einem alten Jagdhund, in dessen Begleitung er sich befindet, auf Grund seines Nachahmungstriebes manches lernen, was er durch eigene sinnliche Erfahrung sich viel langsamer oder vielleicht gar nicht angeeignet haben würde. Ferner wird bei den Jungen der höheren Tiere, welche in Familien oder Herden leben, die instinktive Einübung der angeborenen Reflexmechanismen, die wir oben als die erste Form des selbständigen Lernens bezeichneten, nicht bloß durch die unabhängigen Muskelgefühle des Individuums ausgelöst, sondern in hervorragendem Maße auch durch den Nachahmungstrieb; indem die Jungen das Benehmen der Alten durch ihre äußeren Sinne wahrnehmen, werden in ihnen eben jene Muskelgefühle mittelbar angeregt, welche die instinktive Ausführung der betreffenden Tätigkeiten leiten. Der sogenannte Unterrichts, den die alten Vögel ihren Jungen und die alten Raubtiere den ihrigen erteilen, reduziert sich psychologisch darauf, daß sie Vergnügen daran finden, mit ihren Jungen zu spielen und ihnen bei Gelegenheit dieser Spiele vieles instinktiv vormachen, was jene instinktiv nachahmen und dadurch „lernen“. So lernen z. B. die jungen Hunde, Katzen und Affen durch die

Anregung, welche der Nachahmungstrieb ihnen bietet, rascher laufen als es sonst der Fall sein würde; so lernen auch die Kätzchen rascher den Mäusefang, indem die Alte ihnen eine noch lebende Maus bringt, welche dann, oft gemeinschaftlich mit der Alten, als Gegenstand für ihre „Jagdspiele“ dient. So lernen auch die jungen Vögel rascher fliegen und singen, indem der Nachahmungstrieb die von ihnen selber zu bewirkende instinktive Einübung der Flieg- und Singreflexe unterstützt und beschleunigt. Selbstverständlich machen auch die Jungen der höheren Tiere unter dem Einflusse des Nachahmungstriebes manche eigene Erfahrungen rascher, als es ohne das Beispiel der Alten geschehen würde. Das „Lernen“ durch Nachahmung kommt hier auch der zweiten Form des selbständigen Lernens zugute.

Wir brauchen daher zur Erklärung dieser biologischen Tatsachen keine höheren psychischen Elemente herbeizuziehen als jene, ohne welche wir auch bei den Ameisen das „Lernen durch Nachahmung“ nicht zu erklären vermöchten.

Der Nachahmungstrieb der Affen gilt als so stark entwickelt, daß er sprichwörtlich geworden ist.¹⁾ Aber gerade das bezeichnende Wort „Nachäffen“, welches man auf diese Form der Nachahmung anwendet, bestätigt, daß wir auch bei den Affen keine „individuelle Intelligenz“ annehmen dürfen, wenn wir die Betätigung ihres Nachahmungstriebes richtig erklären wollen. Das Nachahmungsvermögen der Affen ist allerdings ein vielseitigeres als bei den Ameisen, zumal wegen der größeren Vollkommenheit und Mannigfaltigkeit der Gesichtswahrnehmungen der ersteren. Aber daß es einen Beweis für ein wirkliches Denkvermögen, also für eine „Intelligenz“ im eigentlichen Sinne des Wortes biete, davon kann bei den Affen ebensowenig die Rede sein als bei den Ameisen.

Es könnte nahe liegen, hier auch auf die „Ameisenaffen“ einzugehen und die instinktive Nachahmung des Benehmens der Ameisen durch andere myrmekophile Insekten, namentlich durch gewisse echte Gäste aus den Ordnungen der Coleopteren und Hymenopteren, als „Lernen durch Nachahmung“ zu deuten. Der Grad der aktiven Mimicry, den z. B. das Verhalten eines *Atemeles* (Taf. IV, Fig. 1) gegenüber den Ameisen aufweist, ist in der Tat ein sehr hoher; er macht nicht nur die Fühlerschläge der Ameisen nach, sondern erhebt bei der Aufforderung zur Fütterung sogar seine Vorderfüße und streichelt mit denselben nach vollendeter Ameisensitte die Kopfseiten der fütternden Ameise. Trotzdem kann ich in diesen Erscheinungen keine Nachahmung im psychologischen Sinne des Wortes erkennen. Eine solche ist nur dort vorhanden, wo ein Wesen die Ausübung seiner eigenen erblichen Instinkte dadurch individuell modifiziert, daß es das Benehmen anderer Wesen nachahmt; so war es der Fall in den oben erbrachten Beispielen aus dem Ameisenleben und aus dem Leben der höheren Tiere. Bei den Ameisengästen dagegen, welche das Benehmen ihrer Wirte nachahmen, ist diese Nachahmung bis in ihre Einzelheiten bereits bestimmt durch die erbten Instinkte des nachahmenden Tieres. Keinem gründlichen Beobachter des Ameisenlebens wird es in den Sinn kommen, zu behaupten, ein junger *Atemeles* müsse seine aktive Mimicry erst erlernen, bevor er sie übt; denn er übt sie tatsächlich bereits vollkommen aus, sobald sein Chitinskelett erhärtet ist. Zwar darf man wohl auch bei den Käfern, welche das Benehmen der Ameisen nachahmen, diesen Vorgang nicht rein reflektorisch erklären; denn er wird auch hier augenscheinlich durch bestimmte Sinneswahrnehmungen des Tieres ausgelöst, und er hängt mit den subjektiven Empfindungszuständen des Individuums ebenfalls als seinen auslösenden Faktoren zusammen. Ein *Atemeles* fordert nur dann eine Ameise zur Fütterung

¹⁾ Nach Thorndike (1901) ist übrigens das Nachahmungsvermögen der Affen überschätzt worden. Er glaubt, daß die Affen wegen ihrer großen Beweglichkeit leicht alle möglichen Stellungen annehmen und hiebei manchmal auch die Nachahmung menschlicher Handlungen bloß vortauschen (p. 34). Während der mehrmonatlichen Versuche mit drei *Cebus* konnte er keinen Fall beobachten, in welchem seine Affen ihm oder einer anderen Person wirklich etwas nachmachten, was ihnen vorgemacht worden war (p. 35 ff.). Ebenso negativ verliefen auch seine Versuche darüber, ob jene Affen untereinander etwas nachmachten, z. B. das Öffnen der Türklinke ihres Käfigs (p. 40 ff.). Er konnte keinerlei „Lernen durch Nachahmung“ bei ihnen konstatieren. Watson, *Imitation in monkeys* (1908), gesteht den Affen nur die niederen Formen der Nachahmung zu, nicht die höheren, die auf Begriffsbildung beruhen (siehe oben S. 113).

auf, wenn er Hunger fühlt, und er beginnt seine Fühlerschläge und sein Streicheln der Kopfseiten erst dann, wenn er durch seinen Geruchs-, Tast- oder Gesichtssinn eine Ameise oder einen *Atemeles* oder ein ähnliches lebendiges Wesen wahrnimmt, das ihn zu füttern vermag. Die *Lomechusa* sind, der höheren passiven Stufe ihres einwirtigen Gastverhältnisses entsprechend, allerdings viel „dünnere“ als die *Atemeles*. Sehr oft sah ich Männchen von *Lomechusa* andauernde Paarungsversuche anstellen mit den Kadavern von Schmeißfliegen oder mit anderen tierischen Abfällen im Ameisenneste; bei den *Atemeles* habe ich jedoch eine derartige, rein reflektorisch erklärbare Handlungsweise fast nie beobachtet. Sie sind psychisch höher begabt, weil sie doppelwirtig sind und daher zweimal im Leben bei neuen Wirten sich Aufnahme verschaffen müssen. Trotzdem glaube ich die vollendete aktive Mimiery der *Atemeles* in psychologischer Beziehung nicht besonders hoch anschlagen zu dürfen. Einfache Empfindungen und Sinneswahrnehmungen, welche für erbliche instinktive Tätigkeiten, die ihrem tiefsten Wesen nach mit einem erblichen Reflexmechanismus zusammenhängen, zur Auslösung dienen, scheinen mir zur Erklärung ihres psychischen Lebens zu genügen, während man bei den Ameisen mit diesen Faktoren allein nicht mehr auskommen kann.

Eine andere Frage ist, wie die Instinkte der aktiven Mimiery der echten Ameisengäste ursprünglich entstanden sind. Man wird nicht im Ernste annehmen wollen, die *Atemeles* seien durch ihre „eigene Intelligenz“ auf den klugen Einfall geraten, das Benehmen der Ameisen immer kunstgerechter nachzuahmen, und diese durch intelligente Überlegung erworbenen individuellen Eigentümlichkeiten hätten sich dann vererbt.¹⁾ Man würde hiemit den Vorfahren jener Insekten einen Grad von psychischer Begabung zuschreiben, von welchem ihre heutigen Nachkommen keine Spur mehr aufweisen. Eine derartige Erklärung könnte daher, auch abgesehen von der theoretischen Schwierigkeit, wie solche individuell erworbene Eigenschaften sich vererben sollen, keinen gegründeten Anspruch auf den Namen einer naturwissenschaftlichen Hypothese erheben. Andererseits ist es jedoch ebenso undenkbar, daß die Entstehung jener Nachahmungsinstinkte bloß darauf beruhen solle, daß nur jene Individuen im Kampfe um das Dasein übrig blieben und zur Fortpflanzung gelangten, in deren Keimesanlage jene merkwürdigen Instinkte zufällig enthalten waren. Das erste Auftreten solcher Instinkte einem glücklichen Zufalle zuschreiben zu wollen, hieße auf eine vernünftige Erklärung einfach Verzicht leisten. Es scheint mir daher, daß wir hier wie anderswo bei der Entwicklung der Instinkte²⁾ als eigentliche innere Grundlage für jene Entwicklung bestimmt gerichtete, organisch-psychische Entwicklungsgesetze annehmen müssen. Die Naturzüchtung hat dann noch immerhin ein weites Feld für die Auslese und Weiterentwicklung des Passendsten; aber das Auslesematerial muß ihr bereits geboten werden durch innere Ursachen, die nicht von bloß zufälligen Variationen abhängen.

Die ebenbesprochene vierte Form des Lernens, das Lernen durch Nachahmung, kann sich erstrecken auf Bewegungen oder Laute, die entweder von anderen Tieren oder vom Menschen ausgehen. Im letzteren Falle, wenn die betreffenden Bewegungen oder Laute vom Menschen einem Tiere vorgemacht werden, um es zur Nachahmung derselben zu bewegen, verbindet sich die vierte Form des Lernens mit der nun folgenden fünften Form und wird zu einem Lernen durch Abrihtung.

5. Fünfte Form des Lernens.

Eine fünfte Form des Lernens ist das Lernen der Tiere durch Dressur (Abrihtung). Es ist kein selbständiges Lernen, und hiedurch steht es im Gegensatze zu den drei ersten Formen.

¹⁾ Carus Sterne (Ernst Krause) hat allerdings in der „Vossischen Zeitung“ 1897 No. 524 den Versuch gemacht, die Brutpflegeinstinkte der Raubwespen (*Sphagidae*, *Crabronidae* etc.) in folgender Weise zu erklären: „Dieser ebenso grausame wie sinnreiche Instinkt war sicher auch einmal wie das Lochfressen der Räuberhumme von einer sinnreichen Ahnfrau zufällig entdeckt und „ausbaldowert“ worden, und wurde dann durch ofte Wiederholung erblich.“ Durch derartige Erklärungsversuche wird man dem Ansehen der Entwicklungstheorie auch in weiteren Kreisen nur schaden.

²⁾ Vgl. hierzu auch 21, III. Abschn. 2 Kap.: 58, 3. Aufl. S. 63 ff.; 60, S. 173 ff.; 157, S. 393 ff., 432 ff.

Es ist ein Lernen durch fremden Einfluß; hierin stimmt es mit der vierten Form des Lernens, dem Lernen durch Nachahmung, überein. Aber es unterscheidet sich von der letzteren dadurch, daß der modifizierende Einfluß von einem intelligenten Wesen ausgeht, welches durch denselben die ursprüngliche instinktive Handlungsweise des Tieres abändert. Dieses Lernen der Tiere durch Dressur setzt sich aus zwei wesentlich verschiedenen Elementen zusammen: a) Aus dem sinnlichen Erkenntnisvermögen der Tiere, durch welches sie (wie bei der zweiten Form dargelegt wurde) neue zusammengesetzte Sinnesvorstellungen durch Sinneserfahrung bilden können, und b) Aus der Intelligenz des Menschen, welcher dieses Vermögen der Tiere benutzt, um nach seinem Plane bestimmte sinnliche Eindrücke in regelmäßig wiederholter Folge auf das Tier wirken zu lassen und dadurch beim Tiere jene Vorstellungsverbindungen herzustellen, welche er bei seiner Dressur beabsichtigt. Das „Lernen“ der Tiere durch die menschliche Dressur ist somit bloß ein Beweis für die Intelligenz des Menschen, nicht aber für die Intelligenz des Tieres.¹⁾

Hiemit soll nicht gesagt sein, daß stets ein bestimmt gerichteter Plan der vom Menschen ausgeübten Dressur zugrunde liegen müsse. Manchmal wird ein Tier vom Menschen gleichsam zufällig nach und nach zu bestimmten Tätigkeiten dressiert; so wurden z. B. die Ameisen meines Beobachtungsnetzes von mir unabsichtlich zum *Dinarda*-Fang gleichsam dressiert. Wenngleich als typische Dressur gewöhnlich nur die eigentliche methodische „Abrichtung“ gilt, so gibt es doch auch Formen der Dressur, bei denen die intelligente Absicht des menschlichen Experimentators auf ein anderes Ziel gerichtet ist als auf dasjenige der Dressur. Ferner gibt es neben der bekannten rohen mechanischen Dressur höherer Tiere durch Hunger und Peitsche auch feinere Formen desselben, welche äußerlich mehr demjenigen gleichen, was wir „Erziehung“ oder „Unterricht“ nennen. So dressierte z. B. Thorndike seine Affen, auf bestimmte farbige Futtersignale zu reagieren (siehe oben S. 112). So erzog auch Herr v. Osten seinen berühmten „klugen Hans“, wie wir unten bei der sechsten Form des Lernens zeigen werden. Der wesentliche Unterschied der „Abrichtung“ gegenüber dem „Unterrichte“ liegt darin, daß bei ersterer der Anknüpfungspunkt auf Seite des Lernenden bloß durch dessen Sinneswahrnehmung und Sinneserfahrung gegeben wird, während bei letzterer das eigene intelligente Schlußvermögen des Lernenden hinzutritt!

Bis zu einem gewissen Grade können auch die Ameisen durch Dressur manches lernen, wodurch ihre instinktive Handlungsweise modifiziert wird. Dies wurde bereits oben gezeigt (S. 98 ff.) bei Besprechung der Zähmbarkeit von *F. rufibarbis* und anderer Ameisen. Auch in einigen anderen Punkten vermochte ich die in meinem obenerwähnten großen Beobachtungsnetze von *F. sanguinea* lebenden verschiedenen *Formica*-Arten zur Abänderung ihrer ursprünglichen Handlungsweise zu „dressieren.“

Jedem, der Ameisen in künstlichen Beobachtungsnestern gehalten hat, ist die leidige Gewohnheit dieser Tiere bekannt, den Fütterungsapparat, in welchen man ihnen Zucker, Honig usw. zu geben pflegt, dadurch zu verunreinigen, daß sie Ameisenleichen und andere Abfälle in jenen Apparat schleppen. Diese Unart habe ich meiner obenerwähnten gemischten Kolonie völlig abgewöhnt. Die Dressur meinerseits bestand bloß darin, daß ich mit dem Korkdache des Obernestes (vgl. die Abbildung Taf. I) zwei verschiedene Apparate in Verbindung setzte, von denen der eine als „Fütterungsrohr“, der andere als „Abfallnest“ dienen sollte. Die Ameisen tragen nämlich ihre Leichen und Nestabfälle allmählich immer weiter aus dem eigentlichen Neste heraus, wo dieselben für ihren Reinlichkeitstrieb, wahrscheinlich infolge einer Geruchswahrnehmung, unangenehm sind. Ich lehrte nun die Ameisen durch Anfügung jener beiden, getrennten Apparate, durch ihre eigene sinnliche Erfahrung den einen derselben als Abfallstätte, den anderen als Fourageplatz zu gebrauchen. Einigemal nahm ich auch die im Oberneste oder Vorneste angehäuften Abfälle selber heraus und tat sie in das „Abfallnest“; wenn dagegen Ameisenleichen in das Fütterungsrohr getragen worden waren, entfernte ich dieselben. In kurzer Zeit gelangten nun meine Ameisen dazu, von selber in das Fütterungsrohr keine Abfälle mehr zu tragen, sondern dieselben regelmäßig in das Abfallnest zu schaffen; ersteres

¹⁾ Vgl. hiezu auch „Instinkt und Intelligenz im Tierreich“ (58) S. 43 u. 71; 3. Aufl. S. 53, 100 u. 179 ff.

behandelten sie fortan ausschließlich als Fütterungsapparat. Waren neue Hilfsameisen in dem Neste aufgezogen worden, so kam es manchmal vor, daß dieselben anfangs einige Abfälle in das Fütterungsrohr schleppten; aber bald wurden dieselben von anderen wieder fortgeschafft und in das Abfallnest hinüberbefördert. Nur wenn ich den Glaskolben des Fütterungsrohres einige Zeit völlig leer gelassen hatte, brachten sie gelegentlich auch in das betreffende Glasrohr einige Abfälle; sobald aber wieder Honig oder Zucker in dem Glaskolben erschienen war, wurden die Abfälle aus der Röhre wieder entfernt, obwohl dieselbe weit genug war und der Verkehr durch jene vereinzeltten Ameisenköpfe oder Rumpfe nicht gehindert worden wäre.

Ich hatte somit den angeborenen Reinlichkeitstrieb der Ameisen dazu benützt, um sie dazu anzuleiten, daß sie mittelst ihrer sinnlichen Wahrnehmungen den Unterschied zwischen dem Abfallnest und dem Fütterungsrohr selber kennen lernten und das Fütterungsrohr nur als Fütterungsrohr benutzten, so lange dasselbe sich tatsächlich als solches erwies.

Ein anderer Punkt, worin namentlich die *sanguinea* jenes Beobachtungsnestes ihr ursprüngliches Verhalten modifiziert haben, ist die Verminderung ihrer Wildheit mir gegenüber.¹⁾ Obwohl ich mit den *sanguinea* dieses Nestes keine eigentliche Zählungsversuche, wie mit mehreren Individuen der Sklavenarten desselben angestellt hatte, so scheinen doch auch die *sanguinea* allmählich den Geruch meines Fingers so weit kennen gelernt zu haben, daß sie durch denselben nicht mehr zum feindlichen Angriff gereizt werden. Wenn ich eine der beiden Glasröhren, welche das Obernest mit dem Fütterungsrohr oder dem Abfallneste verbinden, aus dem Dache des Obernestes herausziehe, wobei meist eine Fliege oder ein anderes Beutetier von mir in das Obernest geworfen wird, stürzen oft einige *sanguinea* sofort heraus, welche gerade als „Schildwachen“ an dem betreffenden Eingange gesessen hatten. Halte ich ihnen nun meinen Finger vor, so gehen sie nicht auf ihn los, um wütend hineinzubeißen, wie *sanguinea* sonst zu tun pflegt, sondern sie laufen an ihm vorüber und suchen etwas anderes, wo sie hineinbeißen. Meist spritzen sie nicht einmal Gift aus, wenn ich sie mit einer Pinzette am Beine nehme und in das Nest zurücksetze; ihr Widerstand gegen diese Behandlung ist ein viel geringerer als er es ursprünglich war. Die *rufa* und *pratensis* desselben Beobachtungsnestes benehmen sich derselben Behandlung gegenüber noch jetzt gewöhnlich viel gereizter und beißen und spritzen wütend; in der freien Natur ist gerade das Umgekehrte der Fall: dort wehrt sich eine *sanguinea* mit größerer Heftigkeit als eine *rufa* oder *pratensis*. Die verminderte Angriffslust der *sanguinea* meines großen Beobachtungsnestes bezieht sich bloß auf ihr Benehmen mir gegenüber; sie haben im übrigen nichts von ihrer Kampfeskraft durch die „Gefangenschaft“ eingebüßt; wenn ich ihnen durch jene Öffnung des Obernestes eine Fliege oder ein anderes Beutetier oder eine fremde Ameise hineinsetze, so wird das Objekt sofort mit derselben Heftigkeit angegriffen wie es bei einer freilebenden, starken *sanguinea*-Kolonie zu geschehen pflegt. Zum Vergleiche mit jenem 1898 schon sechs Jahre im Zimmer gehaltenen Beobachtungsneste kann auch ein anderes Beobachtungsneste von *F. sanguinea* (aus Kolonie 86 I) dienen, das erst Ende März 1898 eingerichtet wurde. Obwohl dieses Nest viel weniger volkreich als das obenerwähnte ist, und demgemäß auch die Kampflust der Ameisen eine geringere, so benehmen sich doch diese *sanguinea*, wenn ich einige aus dem Neste herauslaufen lasse, meinem Finger gegenüber noch sehr reizbar, beißen und bespritzen denselben meist sofort, wenn ich ihnen den Finger vorhalte. Da dieses Nest erst seit einigen Wochen eingebracht wurde und zudem keinen eigens eingerichteten Fütterungsapparat besitzt, hatten die Ameisen desselben noch keine Gelegenheit, den Geruch meines Fingers kennen zu lernen. Ich glaube nämlich, daß das veränderte Benehmen der *sanguinea* des großen, älteren Beobachtungsnestes gegenüber meinem Finger hauptsächlich dem Umstande zuzuschreiben ist, daß ich die Nahrung, die ich den Ameisen in den Fütterungsapparat gab, sowie den Korkpfropfen, welcher den Glaskolben desselben verschließt, häufig mit den Fingern berührte, wodurch sie die feindliche Reaktion gegen den Geruchsstoff derselben verlernten: indem die Wahr-

¹⁾ Die allmähliche Modifizierung des Verhaltens dieser Ameisen und ihrer Sklaven gegenüber Gesichtseindrücken wurde bereits oben (S. 38 ff.) erwähnt. — Die hier gegebene Schilderung des Benehmens von *F. sanguinea* wurde im Frühling 1898 niedergeschrieben und auch in dieser neuen Auflage (1908) unverändert beibehalten.

nehmung dieses Geruchsstoffes sich sehr häufig mit den angenehmen Erfahrungen verband, die sie im Fütterungsapparat zu machen pflegten, bildete sich eine neue sinnliche Assoziation, infolge deren sie ihre ursprüngliche instinktive Handlungsweise gegen jenen Geruchsstoff modifizierten. Diese Form des „Lernens“ gehört offenbar in die zweite der hier aufgeführten Abteilungen, in das „Lernen durch selbständige sinnliche Erfahrung“. Die „Dressur“ hatte nur den Anlaß zu der betreffenden Vorstellungsverbindung¹⁾ geboten. In ganz ähnlicher Weise scheint mir auch die Ersehung erklärbar zu sein, daß höhere Raubtiere ihren Wärter am Geruche kennen lernen und sich ihm gegenüber ganz anders benehmen als gegen Fremde. Hier kommt allerdings noch die Gesichtswahrnehmung zu der Geruchswahrnehmung als Mittel für jenes „Kennlernen“ hinzu. Ferner darf man von Ameisen schwerlich erwarten, daß sie die individuellen Gerüche verschiedener Menschen scharf zu unterscheiden lernen. Ein derartiges Vermögen liegt zu weit außerhalb des Bereiches ihrer natürlichen Lebensverhältnisse, weil die Geruchsstoffe, zu deren Wahrnehmung die Ameisenfühler dienen, vorwiegend anderer Art sind als die Geruchsstoffe, die auf das Geruchsorgan der höheren Tiere zu wirken pflegen.

Es sei hier noch bemerkt, daß auch die individuell erworbene Neigung der *F. sanguinea* meines großen Beobachtungsnestes, sogar ihren normalerweise geduldeten Gast *Dinarda dentata* zu verfolgen,²⁾ ebenso wie die individuell erworbene Geschicklichkeit im Fange der *Dinarda*, als eine indirekte Wirkung der Dressur bezeichnet werden muß. Indem dieses Nest sehr häufig für Experimente über die „internationalen Beziehungen“ der verschiedenen *Dinarda*-Rassen benützt wurde, war den Ameisen die Gelegenheit geboten, hier neue sinnliche Erfahrungen zu machen, die sie in freier Natur nie gemacht haben würden. Daher ist auch die durch jene Erfahrungen bewirkte Modifizierung ihrer ursprünglichen instinktiven Handlungsweise eine mittelbare Wirkung der „Dressur“. Ich hatte diese Ameisen, allerdings ohne es zu beabsichtigen, gleichsam zur Jagd auf *Dinarda* dressiert.

Es steht somit außer Zweifel, daß auch die Ameisen einer Dressur durch den Menschen bis zu einem gewissen Grade fähig sind. Die Zähmung einer wilden *F. rufibarbis* (oben S. 98) sowie die übrigen hier erwähnten Beobachtungen bieten einen vollgültigen Beweis hierfür. Trotzdem ist der Grad und namentlich der Umfang der Dressierbarkeit bei den Ameisen ein viel geringerer als bei den höheren Tieren. Die Ursachen dieser Verschiedenheit dürften hauptsächlich folgende sein.

Jede Dressur, welche der Mensch bei einem Tiere vornehmen will, muß ihren Anknüpfungspunkt auf Seite des Tieres haben; denn nur dadurch, daß der Mensch nach seinem Plane bestimmte sinnliche Eindrücke in regelmäßiger Folge auf das Tier wirken läßt, ist es ermöglicht, das Tier zu der betreffenden Handlungsweise zu dressieren. Die Anknüpfungspunkte aber, die uns für die Dressur einer Ameise zu Gebote stehen, sind viel spärlicher und schwächer als jene, die wir für die Dressur höherer Tiere haben. Es besteht nämlich erstens zwischen Mensch und Ameise ein ganz ungeheurer Unterschied in der Körpergröße. Daher kommt es, daß der sinnliche Eindruck, den ein Mensch auf eine Ameise macht, stets ein durchaus fremdartiger, gewaltsamer bleiben wird. Wenn es mir trotzdem tatsächlich gelungen ist, eine kampflustige Ameise so weit zu zähmen, daß sie den Honig von meiner Fingerspitze ruhig ableckte und sich dann ohne Widerstreben in das Nest zurücksetzen ließ, so ist das schon ein sehr großer Erfolg in Anbetracht der Schwierigkeiten, die wegen der Verschiedenheit der Körpergröße von Mensch und Ameise jenem Zähmungsversuche sich entgegenstellen. Zweitens besteht zwischen dem Menschen (bezw. den höheren Tieren) und einer Ameise ein großer Unterschied in der Beschaffenheit der Sinnesorgane, durch welche die sinnlichen Eindrücke vermittelt werden. Die Ameisen sind vorwiegend Geruchs-, Tast- und Geschmackstiere. Der Gesichtssinn hat für die Leitung und Modi-

¹⁾ Es sei hier nochmals bemerkt, daß man sich hierunter nicht „Vorstellungsbilder“ im menschlichen Sinne denken darf; denn das sinnliche Gedächtnis der Ameisen ist, der Natur ihrer leitenden Sinneswahrnehmungen entsprechend, hauptsächlich ein „Geruchsgedächtnis“. Vgl. hiezu auch 58, S. 54 ff.; 3. Aufl. S. 78 ff.

²⁾ Siehe oben S. 104 ff. und 114 ff.

fizierung ihrer Lebenstätigkeiten eine geringere Bedeutung als bei den höheren Tieren; zudem könnte eine Ameise den Menschen schon deshalb durch ihren Gesichtssinn niemals kennen lernen, weil der Mensch ihr gegenüber ein unübersehbarer, bergähnlicher Kolob ist, von dem sie unmöglich eine einheitliche Gestaltswahrnehmung haben kann. Der Gehörssinn der Ameisen bietet endlich so gut wie gar keine Anknüpfungspunkte für eine Dressur; die Laute, welche die Ameisen mit einiger Wahrscheinlichkeit als Laute wahrzunehmen vermögen, sind feine, hohe Zirplaute, die das menschliche Sprachorgan gar nicht hervorzubringen vermag. Bei den höheren Tieren liegen die Verhältnisse für eine Dressur viel günstiger. Ihre Körpergröße nähert sich weit mehr derjenigen des Menschen, und ihre Sinnesorgane sind, namentlich bei den höchsten Säugetieren, in ähnlicher Weise entwickelt wie beim Menschen. Außer dem Geruchs-, Geschmacks- und Tastsinn stehen dem Menschen insbesondere das Gesicht und Gehör der höheren Tiere zum Zwecke der Abrichtung derselben zu Gebote. Ein Hund kann seinen Herren nicht bloß am Geruche, sondern auch an seiner Gestalt und Kleidung und namentlich an der Stimme erkennen. Daher vermag der Mensch auch in viel wirksamerer und mannigfaltigerer Weise die Dressur eines Hundes zu bewerkstelligen als diejenige einer Ameise. Schon ein großer Naturforscher und Denker des Altertums, Aristoteles, hat gesagt,¹⁾ nur jene Tiere seien einer eigentlichen Abrichtung fähig (*docilia*), welche Gehör besitzen, und zwar ein Gehör für jene Laute, die der Mensch durch sein Sprachorgan hervorbringen kann. Diese Bemerkung wird man als nicht unberechtigt erkennen, wenn man die allbekannte Methode erwägt, wie die höheren Tiere vom Menschen tatsächlich dressiert werden und seinen Befehlen gehorchen lernen. Darauf werde ich weiter unten zurückkommen.

Nehmen wir einmal an, der Mensch wäre ein Wesen von der Größe und Gestalt einer Ameise und mit den entsprechenden Sinnesorganen, insbesondere mit einem Paar echter Ameisenfühler ausgestattet; aber er besäße überdies eine wirkliche Intelligenz, während die Ameise bloß sinnliche Erkenntnis- und Strebefähigkeiten habe. Dann wäre es für den Ameisenminiaturmenschen ohne Zweifel leichter, sich mit einer Ameise in Verbindung zu setzen und dieselbe zu seinen Zwecken zu „dressieren“. Wenn man bedenkt, wie die wirklichen Ameisen trotz ihres Mangels einer eigentlichen Intelligenz dennoch gewisse Käferarten (*Atemeles*, *Lomechusa*, *Claviger* etc.) als „echte Gäste“ und angenehme Gesellschafter durch ihre selbständige sinnliche Erfahrung kennen lernen können, obwohl die Coleopteren einer ganz anderen Insektenordnung angehören als sie selber, so wird man zugeben müssen, daß bei der allerdings rein poetischen Voraussetzung, der Mensch wäre in seiner Gestalt, seinen Sinnes- und Verkehrsorganen ein intelligentes ameisenähnliches Wesen, eine Dressur der Ameise durch den Menschen in weit vollkommenerem Grade möglich sein würde als es in der Tat der Fall ist. Man wird aus dieser dichterischen Fiktion wenigstens so viel ersehen, daß die vollkommener Dressierbarkeit der höheren Tiere nicht auf eine überlegene psychische Begabung derselben als auf ihre Hauptursache zurückgeführt werden darf. Die wirkliche Hauptursache liegt vielmehr darin, daß erstens der Unterschied in der Körpergröße zwischen dem Menschen und den höheren Tieren ein weit geringerer ist als zwischen dem Menschen und der Ameise, und daß zweitens eine viel größere Ähnlichkeit der Sinnesorgane und der entsprechenden sinnlichen Verkehrsmittel zwischen dem Menschen und den höheren Tieren vorliegt als zwischen dem Menschen und der Ameise. Deshalb stehen dem Menschen zur Dressur eines Säugetieres weit wirksamere und weit umfassendere Mittel zu Gebote als zur Dressur einer Ameise.

Vor einer Überschätzung des psychologischen Wertes der Dressierbarkeit höherer Tiere wird uns auch eine sorgfältige Prüfung der Methode bewahren, wie diese Tiere gewöhnlich vom Menschen dressiert werden.²⁾ Die Auskunft, welche ein geschulter Tierbändiger in einem Zirkus hierüber zu geben vermöchte, dürfte die populären Anschauungen von der „hohen Intelligenz“ der

¹⁾ *Methaphys.* lib. 1, c. 1: „Φρόσιμα μὲν (τὰ ζῷα) ἄνευ τοῦ μανθάνειν, ὅσα μὴ δύνανται τῶν ἡρώων ἀκούειν, οἷον μέλιττα, καὶ εἴ τι τοιοῦτον ἄλλο γένος ζῷων ἐστίν· μανθάνει δ' ὅσα πρὸς τῇ μνήμῃ καὶ ταύτην ἔχει τὴν αἰσθησιν.“

²⁾ Zum Wesen der Abrichtung gehört diese rohe Methode nicht, wie bereits oben (S. 123) bemerkt wurde.

Pferde, Hunde usw. wohl bedeutend herabstimmen und auf ihr richtiges Maß zurückführen. Es ist nicht selten ein geradezu grausames Verfahren, das bei jener Dressur zur Anwendung kommen muß; die Furcht des Tieres vor der Peitsche und der Hunger sind meist die hauptsächlichsten „Bildungsmittel“. Der Mensch kann seine Dressur überhaupt nur bewerkstelligen auf der Basis, welche die sinnliche Wahrnehmung und die sinnlichen Triebe des Tieres ihm darbieten. Auf diese Faktoren muß er nach einem geschickt erdachten Plane einwirken, indem er durch intelligente Anordnung bestimmter sinnlicher Eindrücke jene Assoziationen in dem Gehirn des Tieres hervorruft, welche er haben will; durch gesetzmäßige Wiederholung dieser sinnlichen Eindrücke werden dann nach und nach die betreffenden Assoziationen dem Tiere gleichsam mechanisch eingepägt. Dies zeigt sich auch in der Methode, wie L u b b o c k ¹⁾ seinem klugen Pudel Van das „Lesen“ beibrachte, indem er ihn dazu abrichtete, z. B. die mit „food“ beschriebene Tafel herbeizubringen, wenn Van Hunger fühlte. Die erste Stufe des Verfahrens bestand darin, daß dem bereits an seinen Herrn gewöhnten Hunde die entsprechende Tafel vorgehalten wurde, wenn er Futter erhielt. Später wurde auf dieselbe Tafel hingezigt, wenn der Hund gefüttert werden sollte, und er erhielt das Futter erst dann, wenn er die richtige Tafel apportiert hatte, auf welcher das Wort „food“ in großen Lettern geschrieben stand. Da der Hund hierbei wahrscheinlich auch durch den Geruch die verschiedenen Tafeln unterscheiden lernte, wurde die sinnliche Unterscheidung derselben durch zwei Sinne vermittelt. Die durch die Intelligenz des Lehrmeisters in dem Gehirn des Hundes bewerkstelligte Vorstellungsverbindung umfaßte somit folgende Punkte: Das Gefühl des Nahrungsbedürfnisses, die sinnliche Wahrnehmung der so und so aussehenden, so und so riechenden Tafel und endlich die wiederholte sinnliche Erfahrung, daß das Nahrungsbedürfnis erst dann befriedigt wurde, wenn die betreffende Tafel von ihm apportiert worden war. Diese letztere sinnliche Erfahrung beruhte auf dem sinnlichen Gedächtnisse des Tieres oder, wie Wundt es nennt, auf einer „Berührungsassoziation“. Sie hatte nichts weiter zu bewirken, als daß dem Hunde beim erneuten Auftreten des Hungergefühles auch jene konkreten Umstände wieder vorgestellt wurden, welche früher regelmäßig der Stillung jenes Bedürfnisses vorhergegangen waren. Die Dressur sollte erreichen, daß durch die wiederholte Erfahrung des Tieres jene Umstände gleichsam ein festes Ganze mit dem Gefühl des Nahrungsbedürfnisses bildeten. Daher führt sich dieser ganze Prozeß, soweit es sich um die psychische Tätigkeit des Tieres handelt, bloß auf die oben erwähnte zweite Form des Lernens zurück, auf das „Lernen durch selbständige sinnliche Erfahrung infolge unmittelbarer Bildung neuer Vorstellungsassoziationen“. Hiezu kommt bei der gewöhnlichen Dressur auch noch die erste Form des Lernens (instinktive Einübung von Reflexbewegungen unter der Leitung des Dresseurs) und die vierte Form (Anregung des Nachahmungstriebes des Tieres durch den Dresseur).²⁾ Deshalb müssen wir nach den Gesetzen einer kritischen Psychologie schließen:

Die Dressierbarkeit der höheren Tiere bietet keinen Beweis für die Intelligenz der Tiere, sondern bloß für das sinnliche Erkenntnisvermögen der Tiere und für die Intelligenz des Menschen. Dafür daß ein Tier durch die Dressur des Menschen gelernt hätte, selbständig neue Schlüsse zu bilden, existiert kein einziger Beweis.

6. Sechste Form des Lernens.

Die sechste Form des Lernens ist das Lernen durch intelligente Belehrung. Der Lernende muß hier nicht bloß, wie es bei der fünften Form der Fall war, jene sinnlichen Vorstellungsassoziationen bewahren, welche der Lehrer durch die von ihm angeordnete Folge bestimmter sinnlicher Eindrücke in ihm hervorgerufen hat, sondern er muß selbständig weiterschließen. Dieses „Lernen“ faßt somit die vorige Form als Grundlage und Vorbedingung in sich, geht aber noch weit über

¹⁾ On the senses, instincts and intelligence of animals. Lond. 1889. Chapt. XIV., p. 277 ff.; siehe auch 58, 3. Aufl. S. 100 ff.

²⁾ Siehe hierüber 58, 3. Aufl. S. 181.

dieselbe hinaus. Sie umschließt ferner auch die vierte Form des Lernens, das Lernen durch instinktive Nachahmung. Überdies basiert sie auf den drei ersten Formen des Lernens, besonders auf der zweiten und dritten Form des selbständigen Lernens. Sie setzt nämlich als notwendige Bedingung voraus, daß der Lernende imstande sei, neue sinnliche Assoziationen durch Erfahrung zu bilden (zweite Form), und überdies aus früheren Erfahrungen auf neue Verhältnisse zu schließen (dritte Form). Gerade durch ihre Beziehung zur dritten Form des selbständigen Lernens unterscheidet sich die sechste Form wesentlich von der fünften, von dem Lernen durch Dressur. Wie das selbständige Lernen der dritten Form unmöglich ist ohne ein wirkliches Schlußvermögen, also ohne eine Intelligenz im eigentlichen Sinne des Wortes, so ist auch das Lernen durch Belehrung unmöglich, wenn der Lernende keine Intelligenz besitzt. Fehlt ihm das Schlußvermögen, so muß er bei den Vorstellungsverbindungen, die durch seine eigene Sinneserfahrung oder durch den Einfluß des Lehrers in ihm unmittelbar bewirkt worden sind, stehen bleiben; er vermag nicht höher zu steigen auf der psychischen Stufenleiter, er kann nicht durch den Einfluß des Lehrers lernen, selbständig weiter zu schließen: kurz: er kann nicht denken lernen, weil ihm das Denkvermögen fehlt!

Daß der Mensch, und zwar sogar das Kind des rohesten Wilden, die Fähigkeit besitzt, durch fremde Belehrung neue Wahrheiten zu erkennen und in dieselben allmählich tiefer einzudringen, bedarf keines Beweises. Es ist eine Tatsache, die durch die Kulturgeschichte der Menschheit, namentlich auch durch die Missionsgeschichte der Neuzeit, völlig feststeht. Es kann sich daher hier nur darum handeln, ob auch den Tieren ein solches Vermögen zukomme oder nicht. Die Antwort hierauf ergibt sich eigentlich schon aus unserer Untersuchung über die dritte Form des selbständigen Lernens: das Tier vermag nicht aus früheren Erfahrungen auf neue Verhältnisse zu schließen; daher vermag es auch nicht, durch Belehrung zu lernen. Es fehlt in der psychischen Anlage des Tieres die notwendige Voraussetzung hierfür: die eigene Intelligenz.

Ich will dies noch durch einige tatsächliche Belege hier näher erläutern. Der berühmte Pudel Van konnte durch die von Lubbock ihm erteilte Dressur im „Lesen lernen“ nicht dazu gelangen, selbständig weiter zu schließen. Es fehlte ihm die intelligente Einsicht in die Beziehung, welche zwischen den betreffenden Schriftzeichen der Tafel und ihrer Bedeutung bestand. Daher holte er auch nach langer Dressur noch oft die falsche Tafel, wenn er Hunger hatte. Es kam ihm auch gar nicht in den Sinn, die von ihm durch sinnliche Erfahrung infolge der Dressur erworbene konkrete Verbindung der Vorstellung der betreffenden Tafel mit der Stillung seines Nahrungsbedürfnisses dazu zu verwerten, um seine Gefährtin, das Schoßhündchen Patience, „im Lesen zu unterrichten“. Patience selber „begriff“ jenen Zusammenhang zwischen Tafel und Futter ebensowenig. Obwohl sie oft gesehen hatte, daß Van gefüttert wurde, wenn er eine Tafel brachte, so kam sie doch nie auf den Einfall, es ebenfalls zu tun, wenn sie Hunger hatte. Sie vermochte nicht, die Erfahrungen Van's sich zunutze zu machen, weil sie nicht imstande war, aus denselben auf ihre eigenen Verhältnisse einen selbständigen Schluß zu ziehen.

Man hat zwar vielfach von einer intelligenten Belehrung geredet, welche manche höhere Tiere ihren Jungen zuteil werden ließen. Die betreffenden Tatsachen erklären sich jedoch bei näherer Betrachtung viel einfacher.¹⁾ Der ganze vorgeliebte „Unterricht“, den die Tiere ihren Jungen im Gehen, Fliegen, Fressen, Jagen usw. geben sollen, entpuppt sich als eine von den Alten ausgehende instinktive Anregung des Nachahmungstriebes der Jungen, wodurch letztere in der Einübung ihrer angeborenen Reflexmechanismen unterstützt werden und überdies manche eigene sinnliche Erfahrungen machen können, die sie allein nicht so rasch gemacht haben würden. Diese Erscheinungen gehören daher zur vierten Form des Lernens, mit Einschluß der ersten und zweiten. Da für einen weitgehenden „Unterricht“ bei den Tieren keine Beweise vorhanden sind, und da die eben genannten drei psychischen Faktoren zur Erklärung der Tatsachen

¹⁾ Vgl. hiezu auch die treffenden Ausführungen bei Aitum, „Der Vogel und sein Leben“, 6. Aufl. S. 208.

völlig ausreichen, darf man jene „Unterrichtung“ der Jungen durch ihre Alten auch nicht als *Belehrung* im menschlichen Sinne des Wortes deuten. Selbst das Wort „Unterricht“ kann auf jene Erscheinungen höchstens im *analogen* Sinne angewandt werden; denn es schließt in seiner *eigentlichen* Bedeutung bereits eine *intelligente* Belehrung in sich, d. h. nicht bloß eine *zweckbewußte* Absicht von Seite des Lehrers, sondern auch ein *wirkliches* Verständnis von Seite des Lernenden. Es ist daher eigentlich ein *Anthropomorphismus*, von „Unterricht“ eines Tieres durch ein anderes Tier zu reden.

Es gibt ferner viele schöne Anekdoten über Papageien, Stare und andere Vögel, welche durch den Einfluß des Menschen das Sprechen lernten. Untersucht man jedoch die betreffenden Tatsachen genauer, so stellt sich heraus, daß auch diese Vorgänge mit einem *intelligenten Lernen* von Seite des Tieres gar nichts zu tun haben. Der Nachahmungstrieb des Tieres wird von der menschlichen Dressur dazu benützt, daß es bestimmte Laute in bestimmter Reihenfolge hervorbringen lernt. Dafür jedoch, daß ein Vogel den intelligenten Zusammenhang jener Laute untereinander *wirklich* verstanden habe, liegt kein einziger Beweis vor. Man kann einen Papagei zwar durch geduldige Abrichtung dahin bringen, daß er von selber „guten Morgen“ oder „guten Abend“ ruft, sobald sein Herr erscheint, oder daß er andere ihm durch Dressur beigebrachte Worte oder kurze Sätze bei ähnlichen Gelegenheiten zum besten gibt. Dies geschieht jedoch in einer schablonenmäßigen Weise, ohne Spur eines wirklichen Verständnisses für die Bedeutung jener Lautzeichen: gerade die verkehrte Anwendung, welche das Tier von seinem eingepaukten „Sprachschatze“ zu machen pflegt, bildet einen Hauptreiz für den Menschen, der das Ungereimte erheiternd findet.

Ein Kollege (O. Pfülf S. J.) hatte die Güte, mir folgende eigene Beobachtungen hierüber mitzuteilen: „Mit einem gut abgerichteten grünen Papagei, der viele Sprüche konnte und recht deutlich sprach, hatte ich 1872 in dem Hause einer befreundeten Familie oft zu tun. Wiederholt kam es vor, daß Leute vom Land an der Haustüre sich meldeten, weil „Jakob“ ihnen unerkant durch das halbgeöffnete Fenster zugerufen hatte: „Bauer komm' herein!“ Auch Beschwerden wurden erhoben, weil er Vorübergehenden nachgerufen: „Judenbub!“ Setzte man sich zu Tisch, so wünschte Jakob, der im Speisezimmer, nahe beim Fenster seinen Platz hatte, freundlich: „Guten Appetit!“, und einige Zeit nachher pflegte er sich der Aufmerksamkeit zu empfehlen durch die Bemerkung: „Jakob will auch“. Er wurde dann regelmäßig belohnt. Trotzdem kam es oft vor, daß er bei Tisch entweder beharrlich schwieg, oder Sprüche vorbrachte, die ganz und gar nicht paßten. Dagegen rief er zu andern Zeiten den Leuten auf die Straße hinaus, was er während des Tisches hätte sagen sollen. Nur mit Mühe und durch wiederholtes Vorsagen konnte man ihn manchmal dazu bewegen, jene Sprüche zu sagen, von denen seine Teilnahme an den Bissen der Mittagstafel abhängig gemacht war. War er dagegen bei guter Laune, so pflegte er sein ganzes Repertorium zu erschöpfen, indem er kunterbunt alle seine Sprüche durcheinander mischte und dieselben aufs sinnloseste wiederholte.“ Ähnliches beobachtete ich selber an einem vortrefflich abgerichteten grünen Papagei des Oberförsters Melsheimer (Linz a. Rh.). War „Lora“ in guter Stimmung, so fielen die eingelernten Antworten oft überraschend richtig aus. Komisch wirkte es, wenn Lora manchmal die Gegenfrage stellte: „Wat?“ Hörte sie sprechen, während man mit ihr sich nicht beschäftigte, so fing sie oft laut zu schreien an. Wurde dann ein Sack über ihren Käfig gezogen, so vernahm man nach einigen Minuten die kleinlauten Worte: „Lora brav“. Mit dem Vorsprechen dieser Worte: Ist Lora brav? war nämlich die Wiedererhellung ihres Käfigs gewöhnlich verbunden.

Die hier wirklich vorliegenden Tatsachen erklären sich völlig befriedigend durch das *sinnliche Erkennnisvermögen* des Tieres, durch sein Vermögen, neue sinnliche Vorstellungsassoziationen zu bilden (zweite Form des Lernens); dieselben entsprechen der intelligenten Anordnung, in welcher der Mensch bei der Abrichtung des Tieres bestimmte sinnliche Eindrücke auf dasselbe in regelmäßiger Folge so lange wirken ließ, bis die neue Vorstellungsverbindung, die er dadurch erzielen wollte, befestigt war (fünfte Form des Lernens). Als wichtigstes Hilfsmittel bei dieser Abrichtungsmethode dient dem Menschen

das Lernen der Tiere durch Nachahmung (vierte Form des Lernens), wodurch sie eben zum „Sprechenlernen“ angeleitet werden. Die Intelligenz, die diesem psychischen Vorgange zugrunde liegt, ist daher bloß auf Seite des Menschen, nicht auf Seite des Tieres. Letzteres übt bloß instinktiv auf Grund seines Nachahmungstriebes und seiner sinnlichen Empfindung und Erfahrung bestimmte Schreireflexe ein, deren Verbindung schließlich eine gewisse Nachahmung der menschlichen Sprache ergibt.¹⁾ Aber die angeblichen „Witze“, welche sprechende Papageien selbständig und aus eigener Erfindung gemacht haben sollen, gehören in den Bereich der Tierfabeln, an denen vielleicht ein dichterisches Gemüt oder ein sentimentaler Tierliebhaber Gefallen finden mag, die jedoch für einen ernsten Naturforscher gar keinen Wert besitzen.

Wir können uns überhaupt nur dann ein richtiges Urteil über eine sogenannte Intelligenzleistung des Tieres bilden, wenn wir die Genesis, die Entstehungsgeschichte, derselben kennen. Nur dann vermögen wir sie auf ihren wahren psychologischen Wert einzuschätzen; hierauf hat auch Lloyd Morgan wiederholt nachdrücklich aufmerksam gemacht (z. B. pp. 251 u. 293). Wenn ein Menschenkind lesen und schreiben lernt, so zeigt die psychologische Analyse des Vorgangs, wie es sich nach und nach zu immer höheren Stufen des Lernens erhebt: es lernt nicht bloß bestimmte Wort- und Schriftzeichen mechanisch nachahmen und infolge der ihm vom Lehrer eingepprägten Vorstellungsassoziationen schablonenmäßig verbinden, sondern es lernt auch die Bedeutung jener Symbole verstehen; daher vermag es dann auch seinen eigenen Gedanken durch Wort und Schrift einen selbständigen Ausdruck zu verleihen. Hierdurch erhebt es sich wesentlich über die fünfte Form des Lernens, über das Lernen durch „Abrichtung“, wo die psychische Tätigkeit auf Seite des Lernenden in der Bildung und Einübung neuer Vorstellungsverbindungen gipfelt, deren Kombination bloß durch die Intelligenz des Lehrers geleitet wird.

Worin besteht also der wesentliche Unterschied zwischen der fünften und der sechsten Form des Lernens, zwischen dem Lernen durch „Abrichtung“ und dem Lernen durch „Unterrichtung?“ Er liegt in der Verschiedenheit des „psychischen Mechanismus“ dieser beiden Formen des Lernens, d. h. in der Verschiedenheit der psychischen Faktoren, die auf Seite des Lernenden sich als wirksam erweisen. Gemeinsam sind beiden Formen die Elemente des Lernens durch Einübung von Reflexbewegungen (erste Form), des Lernens durch Sinneserfahrung (zweite Form), des Lernens durch Nachahmung (vierte Form), des Lernens durch Einprägung neuer Vorstellungsassoziationen unter dem Einfluß der Intelligenz des Lehrers (fünfte Form). Unterscheidend ist für beide Formen, daß unter den psychischen Elementen des Lernens durch Abrichtung die dritte Form des selbständigen Lernens fehlt, die auf dem intelligenten Schlußvermögen des Lernenden beruht; denn letzteres allein befähigt den Lernenden, unter dem Einflusse des Lehrers auch selbständig weiter zu schließen und dadurch zur sechsten Form des Lernens sich zu erheben.

Es ist daher nicht wesentlich für die Unterscheidung der fünften und der sechsten Form des Lernens, ob die Absicht des Lehrers auf „Abrichtung“ oder auf „Unterrichtung“ des Lernenden hinausgeht. Es kann Fälle geben, in denen der Lehrer sich über die beim Lernvorgange seines Zöglings eigentlich wirksamen Faktoren vollständig täuscht: er kann irrtümlich glauben, ihn zu unterrichten, während er ihn tatsächlich bloß abrichtet.

Dies war der Fall bei dem vermeintlichen Unterrichte und der vermeintlichen Erziehung, welche Herr v. Osten seinem berühmt gewordenen Hengste, dem „klugen Hans“ erteilte.²⁾ Wir müssen hier auf

¹⁾ Ed. Hitzig (Welt und Gehirn, 1905, S. 57) erklärt dieses „Sprechenlernen“ der Tiere folgendermaßen: „Akustische Wortbilder in beschränkter Zahl werden auf dem Wege der Hörnerven der Anlage des sensorischen Sprachzentrums zugeleitet, dort aufbewahrt und der Anlage des motorischen Sprachzentrums übermittelt, welches sie wieder auf irgend eine assoziatorische Anregung hin in gesprochenen Worten nach außen projiziert. Unter diesen Anregungen fehlt aber die eine und wesentlichste, dem Menschen allein zukommende, die durch das abstrakte Denken...“

²⁾ Siehe Osk. Pfungst, Das Pferd des Herrn von Osten (Der kluge Hans). Ein Beitrag zur experimentellen Tier- und Menschenpsychologie. Mit einer Einleitung von Prof. C. Stumpf. Leipzig 1907.

diesen Fall etwas näher eingehen, da er ein klassisches Beispiel für die *Lernfähigkeit höherer Wirbeltiere* darstellt, und zugleich auch ein klassisches Beispiel dafür ist, wie nur eine sorgfältige kritische Untersuchung die bei einem solchen Lernvorgange *wirksamen Faktoren* manchmal aufzudecken vermag.

Es handelte sich scheinbar um ein wahres *Wunderpferd*, das nach der Angabe seines Herrn einen vierjährigen, methodischen Unterricht im Rechnen, Lesen und anderen Fächern nach dem Vorbilde des menschlichen Unterrichts erhalten hatte; grobe Dressurmittel sollen dabei gar nicht zur Anwendung gekommen sein. Die Rechen- und Leseaufgaben löste das Pferd durch Klopfen mit dem rechten Vorderhufe, andere Aufgaben durch Kopfbewegungen, durch Apportieren bestimmter Gegenstände usw. Die Resultate dieses Unterrichts waren erstaunlich; sie sind in zahlreichen Zeitungsartikeln aus dem Jahre 1904 in allen Einzelheiten geschildert. Der Afrikareisende C. G. Schillings, ein Freund des Herrn v. Osten, sandte sogar an den 6. internationalen Zoologenkongreß in Bern (August 1904) eine begeisterte Zusehrift,¹⁾ welche voll des Lobes über die geistige Begabung des klugen Hans war. Da hieß es beispielsweise: „Das Tier liest perfekt, rechnet ausgezeichnet, beherrscht die einfache Bruchrechnung und erhebt Zahlen bis zur dritten Potenz, unterscheidet eine große Reihe von Farben, kennt den Wert der deutschen Münzen, den Wert der Spielkarten, erkennt Personen nach Photographien . . . versteht die deutsche Sprache und hat sich überhaupt eine Summe von Begriffen und Vorstellungen angeeignet, die unseren bisherigen Ansichten über die Psyche der Equiden in keiner Weise entsprechen.“ Weiterhin berichtet Schillings daselbst über die Fähigkeit des Tieres, militärische Meldungen noch nach 24 Stunden fehlerlos zu wiederholen, über dessen musikalischen Kenntnisse usw. Er spricht sodann seine und einiger befreundeter Gelehrten Überzeugung dahin aus, „daß der Hengst selbständig denkt, kombiniert, Schlüsse zieht und darnach handelt.“

Diese Ansicht, welche selbstverständlich von der großen Mehrzahl des sogen. Publikums geteilt wurde, schien umso berechtigter, da selbst eine im September 1904 eigens zusammengetretene *Kommission*,²⁾ die auch hervorragende Autoritäten wie Zirkusdirektor P. Busch, Prof. Nagel, Geheimrat Stumpf usw. umfaßte, bestätigen zu müssen glaubte, daß die Anwendung von „Trieks nach Art der sonst üblichen Dressuren“ bei den Leistungen des klugen Hans ausgeschlossen sei. Die Kommission beschränkte sich jedoch in ihrem Gutachten auf diese negative Seite der Frage; über das wirkliche Zustandekommen jener Leistungen wollte sie vor einer näheren Untersuchung kein Urteil abgeben.

Letztere Untersuchung wurde hierauf durch Geheimrat Stumpf in Verbindung mit Dr. E. v. Hornbostel und O. Pfungst auf experimentellem Wege vorgenommen. Schon in seinem Gutachten vom 9. Dez. 1904³⁾ finden wir folgende Resultate, welche einen Nekrolog des „denkenden Pferdes“ bedeuten:

„Das Pferd versagt, wenn die Lösung der gestellten Aufgabe keinem der Anwesenden bekannt ist, beispielsweise, wenn ihm geschriebene Ziffern oder zu zählende Gegenstände so dargeboten werden, daß sie den Anwesenden, vornehmlich dem Fragesteller, unsichtbar bleiben. Es kann also nicht zählen, lesen und rechnen.“

„Es versagt ferner, wenn es durch genügend große Scheuklappen verhindert wird, die Personen, denen die Lösung der Aufgabe bekannt ist, vornehmlich den Fragesteller, zu sehen. Es bedarf also optischer Hilfen.“

¹⁾ In 58, 3. Aufl., S. 217 ff. ist dieselbe wörtlich mitgeteilt; sie war mir auf jenem Kongresse ebenfalls zugegangen.

²⁾ Das Gutachten der Septenberkommission siehe im Anhang der oben zitierten Schrift von Pfungst 1907, S. 180; den Auszug aus den Protokollen ebenda S. 181—185.

³⁾ Abgedruckt in der Schrift von Pfungst (1907) S. 185—187; ferner 58, 3. Aufl. (1905) S. 220—222. Die Sperrschrift in den Zitaten rührt von mir her.

„Diese Hilfen brauchen aber — und hierin besteht das Eigentümliche und Interessante des Falles — nicht absichtlich gegeben zu werden. Der Beweis liegt schon darin, daß das Pferd in Abwesenheit des Herrn v. Osten einer größeren Zahl von Personen richtige Antworten gegeben hat, daß speziell Herr Schillings und später Herr Pfungst, nachdem sie sich einige Zeit mit dem Pferde beschäftigt hatten, regelmäßig richtige Antworten erhielten, ohne sich irgend eines Zeichens bewußt zu sein.“

Hierauf geht Stumpf zur positiven Erklärung über: „Diesen Tatsachen entspricht, soviel ich sehe, nur folgende Vorstellung von der Sache: Das Pferd muß im Laufe des langen Rechenunterrichts gelernt haben, während seines Tretens immer genauer die kleinen Veränderungen der Körperhaltung, mit denen der Lehrer unbewußt¹⁾ die Ergebnisse seines eigenen Denkens begleitete, zu beachten und als Schlußzeichen zu benutzen. Die Triebfeder für diese Richtung und Anstrengung seiner Aufmerksamkeit war der regelmäßige Lohn in Gestalt von Mohrrüben und Brot.“

Stumpf berichtet dann weiter darüber, wie es Herrn Pfungst gelang, die minimalen Ausdrucksbewegungen, mit denen Herr v. Osten das Tier zu seinen Reaktionen veranlaßte, zu erkennen, daraufhin sein eigenes Verhalten zum Pferde zu kontrollieren und endlich diese seine früher unabsichtlichen in absichtliche Bewegungen zu verwandeln. „Er kann nunmehr die sämtlichen Äußerungsformen des Pferdes auch willkürlich durch entsprechende Bewegungen zur Erscheinung bringen, ohne überhaupt die bezügliche Frage oder den Befehl auszusprechen. Derselbe Erfolg tritt aber auch ein, wenn Herr Pfungst sich nicht vornimmt, die Bewegungen zu machen, sondern nur die gewollte Zahl so intensiv wie möglich sich vorstellt, weil eben die erforderliche Bewegung bei ihm dann von selbst auftritt.“ Er verweist sodann auf die (1907 endlich erschienene) Schrift von Pfungst, welche den Mechanismus der einzelnen Leistungen des klugen Hans sorgfältig analysiert und einen wichtigen Beitrag zum experimentellen Studium der Ausdrucksbewegungen enthält.

Schon in der dritten Auflage von „Instinkt und Intelligenz im Tierreich“ (58, S. 225) hatte ich aus den brieflichen Mitteilungen von Hrn. Dr. O. Pfungst (29. Mai 1905) folgendes über den weiteren Verlauf seiner Untersuchungen mit dessen Erlaubnis mitgeteilt: „Dies steht jedenfalls fest, daß das Pferd, dem Begriffe beizubringen ein äußerst geschickter Pädagoge (Herr v. Osten) seit vier Jahren bemüht war, auch nicht eine Spur von Begriffsbildung zeigt, sogar über einen sehr geringen Vorrat von Assoziationen verfügt und sich nur durch seine außerordentliche Beobachtungsgabe — die unbeabsichtigte Nebenwirkung der beabsichtigten Erziehung²⁾ — von anderen Tieren der gleichen Art unterscheidet. Aristoteles steht also in diesem Punkte unerschüttelt.“

Mit großer Ausdauer und großem Geschick hat Pfungst seine experimentellen Untersuchungen an dem klugen Hans weitergeführt und dieselben auch durch sorgfältige Laboratoriumsversuche ergänzt, welche sich auf das Studium der Ausdrucksbewegungen beim Menschen beziehen. Seine Resultate bestätigten vollkommen die oben bereits mitgeteilten Schlußfolgerungen. Auch die letzten Einwände, welche von den „Hansfreunden“ zugunsten der Intelligenz dieses Hengstes vorgebracht worden waren, wurden dadurch entkräftet. Ich verweise auf die 1907 erschienene Schrift von Pfungst und zitiere hier nur noch einige wenige Stellen.

Gegenüber der vorgeblichen Denkfähigkeit des Pferdes bemerkt er (S. 132): „Von dergleichen ist keine Rede. Durch die einfache, erfahrungsmäßig entstandene Verknüpfung (Assoziation) zwischen den Zeichen des Herrn und den Bewegungen des Tieres ist alles auf das befriedigendste zu erklären. Auch die besondere

¹⁾ Oder richtiger „unbemerkt“, d. h. ohne die eigene Aufmerksamkeit darauf zu richten. Siehe Pfungst S. 144, Anmerkung.

²⁾ Nicht „der beabsichtigten Dressur“, wie 58, S. 225 irrtümlich steht; denn v. Osten hatte, (nach seiner oft wiederholten Angabe) keine Dressur, sondern Erziehung (Unterricht) beabsichtigt.

Feinheit der gegebenen Zeichen ändert hieran natürlich nichts. Feine Zeichen zu beobachten erfordert eine hohe Sinnesschärfe ¹⁾ und angespannte Aufmerksamkeit, aber nicht einen unbegreiflich hohen Intellekt! Und S. 143 vergleicht er den klugen Hans sogar mit „einer Maschine, die immer erst in Gang gesetzt und durch häufige Zuführung von Heizmaterial (Brot und Mohrrüben) in Betrieb erhalten werden mußte. Hierbei brauchte die Begierde nach Futter allerdings nicht in jedem Einzelfalle mitzuwirken. Das Treten (das Zählen etc. mit dem rechten Vorderhufe) konnte infolge der einmal entstandenen Gewöhnung — Pferde sind ja in höchstem Maße Gewohnheitstiere — schließlich auch rein mechanisch erfolgen.“

Kurz die erstaunlichen „geistigen Leistungen“ des klugen Hans haben sich bei kritischer Prüfung als das gerade Gegenteil dessen erwiesen, was sie zu sein schienen: nicht als Leistungen eines begrifflichen Denkvermögens, sondern bloß als Leistungen einer assoziativen Sinneserfahrung!

Daß Pferde und Hunde durch Mittel einer feinen Dressur, unter denen die „Augendressur“ ²⁾ d. h. die Gewöhnung des Tieres, auf die feinsten Ausdrucksbewegungen seines Herrn mit den Augen zu achten, eine hervorragende Stelle einnimmt, zu wunderbaren Rechenleistungen und ähnlichen Produktionen dressiert worden sind, ist nichts Neues. Thordike ³⁾ berichtet über ein Pferd Maskot, das auf 1500 verschiedene Signale dressiert war. Beispiele von ähnlichen Dressurerfolgen bei Hunden erwähnt Pfungst (S. 126 ff.). Was in dem Falle des klugen Hans eigentlich neu war und daher so verblüffend intelligenzähnlich aussah, ist der Umstand, daß die optischen Zeichen, auf welche der Hengst reagierte, so minimale Ausdrucksbewegungen des Fragestellers waren, daß sie sowohl diesem selbst als den Umstehenden entgehen konnten. Dieses Rätsel endgültig aufgeklärt zu haben, ist ein hohes Verdienst des Herrn Dr. Pfungst, das er um die experimentelle Psychologie der Tiere und des Menschen sich erworben hat.

Wie sollen wir nun den Lernvorgang bezeichnen, durch welchen Herr v. Osten in vierjährigem Bemühen seinen Hengst zu jenen Leistungen erzog? Sollen wir ihn einen „Unterricht“ oder eine „Ausbildung“ nennen?

Sowohl Stumpf als Pfungst sprechen sich dahin aus, daß von Seite des Herrn von Osten keine absichtliche Täuschung über die von ihm angewandte „Lehrmethode“ vorgelegen habe; wenigstens sei eine solche nicht beweisbar. Sie nehmen daher eine „gigantische Selbsttäuschung“ ⁴⁾ des genannten Herrn an, der als „Fanatiker seiner Überzeugung“ ⁵⁾ fest glaubte, seine der menschlichen Pädagogik entlehnte Unterrichtsmethode des klugen Hans ⁶⁾ habe das Pferd zu seinen vielbewunderten psychischen Leistungen befähigt.

Betrachten wir den Lernvorgang dieses Tieres von seite seines Lehrers, so werden wir sie als „Unterricht“ bezeichnen müssen, nicht als Dressur; denn sowohl die Absicht des Lehrers als die nach seiner Angabe verwendeten Lehrmittel waren eben jene des Unterrichts.

Betrachten wir dagegen denselben Lernvorgang von seite des Lernenden, so zeigt sich ganz evident, daß die wirksamen Mittel, welche die psychischen Leistungen des Tieres tatsächlich zustande brachten, nicht diejenigen des Unterrichts, sondern jene der Dressur, namentlich der Augendressur, waren. An dieser Tatsache ändert der Umstand nichts, daß die wirksamen Dressurmittel

¹⁾ Weshalb die Netzhaut des Pferdes für die Auffassung kleinster Bewegungen besonders günstig ist, zeigt Pfungst S. 122 ff. Ihre Fläche ist mehr als dreimal so groß als jene der menschlichen Netzhaut, und ihre „Sehzellen“ übertreffen diejenigen der letzteren tatsächlich noch an Feinheit.

²⁾ Siehe hierüber Pfungst, S. 126 ff.

³⁾ Animal Intelligence, 1898, p. 72 und 95.

⁴⁾ Pfungst S. 167.

⁵⁾ So Stumpf bei Pfungst S. 15.

⁶⁾ Siehe bei Pfungst: Beilage I. Der Rechenunterricht des Herrn v. Osten. (Von C. Stumpf). Stumpf bemerkt über diese Methode S. 179 etwas sarkastisch: „Alles wohl ausgedacht, und vielleicht für den Unterricht von Hottentotten praktisch zu verwerten.“

(optische Anfangs- und Schlußzeichen des Tretens, Überreichung des Futters nach gelungenem Versuch, etc.) durch einen ganzen Ballast von überflüssigen und total unwirksamen Unterrichtsmitteln (Tafeln mit Zahlen für die Buchstaben des Alphabets usw.) gleichsam maskiert waren. Die Gewöhnung des Pferdes, auf die feinsten Ausdrucksbewegungen seines Herren zu achten und dadurch auf dem Wege der Sinneserfahrung die betreffenden Assoziationen zu bilden, war nur eine Wirkung der ersteren Mittel, nicht der letzteren. Der psychische Mechanismus des Lernvorganges des klugen Hans, den die Untersuchungen von Pfungst so schön enthüllt haben, enthielt bloß die Elemente der fünften Form des Lernens (Lernen durch Abriechung auf Grund der Sinneserfahrung des Tieres), während das wesentliche Element der sechsten Form des Lernens (Lernen durch eigene Begriffsbildung unter der Anleitung des Lehrers) ganz fehlte: „Von Geist nicht eine Spur, — Alles ist Dressur.“

Von diesem Standpunkte aus werden wir daher sagen müssen: Herr v. Osten beabsichtigte zwar den Unterricht des klugen Hans, bewirkte aber nur die Abriechung desselben! Es war somit eine „gigantische Selbsttäuschung“ jenes Herren, daß er seinen Hengst zu „unterrichten wähnte“, während er ihn tatsächlich bloß „abriechete“.¹⁾

Über die Bedeutung des „klugen Hans“ für die vergleichende Psychologie mögen hier noch die folgenden Worte von Geheimrat Stumpf Aufschluß geben, die schon in seinem Gutachten vom 9. Dezember 1904²⁾ sich finden und durch die Fortsetzung der Untersuchung jenes Falles vollauf bestätigt wurden:

„Was bleibt nun, von spezielleren Ergebnissen abgesehen, für die Wissenschaft, was für die allgemeine Weltanschauung? — Nun, die von vielen erhoffte, von anderen gefürchtete Umwälzung unserer Vorstellungen über die Tierseele dürfte ausbleiben. Aber ein Schluß in gegenteiliger Richtung liegt nahe: Wenn selbst ein so hervorragendes Lehrgeschick und eine so beispiellose Geduld wie die des Hrn. v. Osten in vierjähriger sätlicher Arbeit keine Spur begrifflichen Denkens hervorlocken konnte,³⁾ so ist die alte Behauptung der Philosophen, daß Tiere dazu unfähig seien, für das Tierreich bis zur Entwicklungsstufe der Huftiere durch ein Experiment größten Stils bekräftigt. Insofern ist trotz der schweren Selbsttäuschung des Hrn. v. Osten seine Mühe für die Wissenschaft nicht verloren. Hat aber einer den Mut, das Experiment mit Hunden und Affen zu wiederholen, so ist ihm durch die jetzt gewonnene Einsicht eine bis dahin nicht beachtete Klippe gezeigt, vor der er sich zu hüten hat.“

7. Zusammenfassung.

Fassen wir die Ergebnisse dieses Abschnittes nochmals kurz zusammen.

Man muß auf Grund der biologischen Tatsachen folgende Formen des „Lernens“ unterscheiden:

I. Selbständiges Lernen:

1. Durch instinktive Einübung angeborener Reflexmechanismen, welche durch die Muskelgefühle des Tieres ausgelöst werden.
2. Durch sinnliche Erfahrung, indem durch dieselbe neue Vorstellungs- und Triebassoziationen unmittelbar gebildet werden. (Sinnliches Gedächtnis).

¹⁾ Pfungst will (S. 159 ff.) die Entwicklung der psychischen Leistungen des kl. H. nicht auf „Dressur“, sondern auf „Unterricht“ oder „Erziehung“ zurückführen. Er definiert hiebei die „Dressur“ jedoch als absichtliche Dressierung durch mechanische Dressurmittel: eine solche war (wenigstens nach der Versicherung v. Ostens) allerdings nicht vorhanden. Ich kann mich dieser Definition der Dressur nicht anschließen. Das ausschlaggebende Moment für die Entwicklung der Leistungen jenes Pferdes war doch der tatsächliche Lernvorgang des Tieres, nicht der auf „Selbsttäuschung“ beruhende Lehrvorgang des Meisters. Übrigens besteht hier zwischen Pfungst und mir nur eine Verschiedenheit der Ausdrucksweise, nicht eine Verschiedenheit in der sachlichen Beurteilung des Vorgangs.

²⁾ Bei Pfungst S. 187; ferner 58, 3. Aufl. S. 222.

³⁾ Der Sperrdruck stammt von mir. E. W.

3. Durch sinnliche Erfahrung und intelligentes Schließen von früheren auf neue Verhältnisse. (Sinnliches Gedächtnis und wirkliche Intelligenz.)

II. Lernen durch fremden Einfluß:

4. Durch Anregung des Nachahmungstriebes, welche von dem Beispiele anderer ausgeht.

5. Durch Dressur (Abrichtung), durch welche der Mensch anderen sinnlichen Wesen neue Vorstellungs- und Empfindungsassoziationen nach seinem intelligenten Plane einprägt.

6. Durch intelligente Belehrung (Unterricht), durch welche ein intelligentes Wesen ein anderes lehrt, nicht bloß neue Vorstellungsassoziationen unmittelbar zu bilden, sondern auch neue Schlüsse zu ziehen aus früheren Erkenntnissen.

Die erste Form des Lernens setzt beim Lernenden bloß die psychische Fähigkeit der einfachen sinnlichen Empfindung voraus (Muskelgefühle). Die zweite und die vierte Form setzen beim Lernenden außer der Empfindung auch das Vermögen einfacher Sinneswahrnehmungen voraus. Die zweite und die fünfte Form setzen beim Lernenden überdies das Vermögen voraus, durch sinnliche Empfindung und Wahrnehmung neue Assoziationen zu bilden (sinnliches Gedächtnis). Dieselbe Voraussetzung ist auch für viele Erscheinungen, die in die vierte Form des Lernens gehören, notwendig. Die dritte und die sechste Form setzen beim Lernenden überdies das Vermögen voraus, neue Schlüsse aus früheren Erfahrungen zu bilden (Intelligenz).

Zwischen den drei Formen des Lernens durch fremden Einfluß (4—6) sind noch folgende Unterschiede hervorzuheben. Bei der vierten Form des Lernens braucht der Lehrer kein intelligentes Wesen zu sein, wohl aber bei der fünften und sechsten Form. Die vierte Form des Lernens findet hauptsächlich statt zwischen mit Sinneserkenntnis begabten Individuen derselben Art oder verwandter Arten, die sechste Form zwischen Wesen, welche außer dem sinnlichen Erkenntnisvermögen auch noch Intelligenz besitzen; bei der fünften Form besitzt bloß der Lehrer Intelligenz, der Lernende nicht. Daher besteht bei dieser (fünften) Form des Lernens ein wesentlicher Unterschied zwischen der psychischen Begabung des Lehrers und des Lernenden, während bei der vierten und sechsten Form ein gradueller Unterschied zwischen der psychischen Begabung des Lehrers und des Lernenden genügt.

Aus diesen Darlegungen ergeben sich die folgenden Schlüsse:

1. Nur beim Menschen allein finden sich sämtliche sechs Formen des Lernens vereint. Bei den Tieren dagegen finden sich je nach dem Grade ihrer psychischen Begabung entweder bloß die erste,¹⁾ oder die erste und vierte, oder die erste, zweite, vierte und fünfte zusammen.
2. Bei den Ameisen sind ebenso wie bei den höheren Tieren die erste, zweite, vierte und fünfte Form des Lernens tatsächlich nachweisbar. Die zweite und fünfte Form ist jedoch bei manchen höheren Tieren in höherem Grade vorhanden als bei den Ameisen.
3. Nur die dritte und die sechste Form des Lernens beweisen den Besitz einer wirklichen Intelligenz auf Seite des Lernenden; die übrigen Formen dagegen bieten keinen derartigen Beweis.

¹⁾ Hiermit will ich nicht behaupten, daß die Irritabilität des Protoplasmas bereits bei den niedersten Tieren (Protozoen) zu einer wirklichen Empfindung sich erhebe. Ich spreche von jenen Tieren, welche ein Nervensystem, und zwar ein wenigstens einigermaßen zentralisiertes Nervensystem besitzen.

4. Da die dritte und sechste Form des Lernens sich bei den Tieren nicht nachweisen lassen, existiert auch kein tatsächlicher Beweis für die Intelligenz der Tiere.
5. Der von der modernen Tierpsychologie (H. E. Ziegler etc.) aufgestellte Satz: „das Lernen durch individuelle Erfahrung ist ein positives Kriterium der Intelligenz“ muß daher als völlig unhaltbar bezeichnet werden.
6. Es ist ebenfalls unhaltbar, das „Lernen durch individuelle Sinneserfahrung“ als Kriterium der psychischen Qualitäten hinzustellen (Bethe); denn die erste und vierte Form des Lernens beruhen nicht auf der sinnlichen Erfahrung des Individuums, setzen aber trotzdem bereits das Vermögen der einfachen sinnlichen Empfindung und der einfachen Sinneswahrnehmung voraus.

Man möge diese Darlegungen, die von jedem „philosophischen System“ unabhängig sind, vorurteilslos prüfen. Falls man die Richtigkeit derselben nicht anerkennen kann, möge man eine sachliche Berichtigung geben. Die Entgegnung, meine Einwände gegen die moderne Tierpsychologie entsprängen lediglich daraus, daß ich „an der alten scholastischen Psychologie festhalte“, trifft hier jedenfalls nicht zu. Nicht im Interesse jener Psychologie, sondern im Interesse einer denkenden Naturbeobachtung ist es nötig, daß man zwischen den verschiedenen Formen des Lernens klar unterscheidet, weil man sonst zu keiner befriedigenden Erkenntnis der tierpsychologischen Erscheinungen gelangen kann. Man kann sie auch nicht mit August Forel¹⁾ als „künstliche Schnitte“ bezeichnen, „die in der Natur fehlen“; denn sowohl ihre Einteilung als ihre Anwendung beruht auf der Analyse der tatsächlichen Lernvorgänge bei Tier und Mensch. Allerdings wird das eigentliche Wesen der tierischen Lernvorgänge für den menschlichen Geist stets ein Rätsel bleiben; denn wir können die inneren Ursachen, welche die Handlungsweise des Tieres bestimmen, nicht unmittelbar erkennen, sondern nur aus ihren Wirkungen. Diese Wirkungen müssen wir dann mit den entsprechenden Erscheinungen beim Menschen vergleichen, die wir aus eigener unmittelbarer Erfahrung kennen. Bei uns finden wir sämtliche sechs Formen des Lernens vertreten, von der bloßen Einübung ererbter Reflexmechanismen bis zum intelligenten Lernen durch Unterricht. Falls man mir auf Grund der Tatsachen nachweisen kann, daß auch beim Tiere die dritte und die sechste Form des Lernens sich finden, welche allein zur Annahme einer Intelligenz des betreffenden Subjektes berechtigen, so werde ich mich gerne zur Annahme einer Tierintelligenz bekehren; wenn man dies jedoch nicht vermag, so wird man von mir nicht verlangen können, daß ich die Tiere für Wesen ansehen soll, die in psychischer Beziehung dem Menschen wesentlich gleichstehen; denn wir dürfen keine höheren Ursachen zur Erklärung der tierpsychologischen Vorgänge heranziehen als die Tatsachen erfordern. Verzichtet man dagegen darauf, durch Analogieschlüsse von den betreffenden Erscheinungen beim Menschen auf die Ursachen ähnlicher Erscheinungen beim Tiere zu schließen, so muß man auf eine vergleichende Psychologie überhaupt Verzicht leisten. Es bleibt dann nur noch die vergleichende Anatomie des Nervensystems als einzige Erkenntnisquelle für die Tierpsychologie übrig. Dieser verhängnisvolle Schluß ist denn auch von Uexküll, Bethe usw. seit 1900 gezogen worden.²⁾

¹⁾ Gehirn und Seele, 6. Aufl., 1899 S. 34 ff. Auf die daselbst von Forel erhobenen Einwendungen habe ich bereits 58, 3. Aufl. S. 187 ff. geantwortet. Daß die dritte und sechste der von mir aufgestellten Formen des Lernens bei niederen Völkern fehlen sollen, ist ebenso unrichtig, wie daß ihr Vorhandensein bei höheren Wirbeltieren bewiesen sein soll. Wenn Forel ferner glaubt, daß ich „die geistigen Fähigkeiten höherer Säugetiere, besonders der anthropomorphen Affen“ unterschätze, so brauche ich bloß auf die oben (S. 112 ff.) zitierten Urteile von Thorndike, Lloyd Morgan usw. zu verweisen, welche meine Auffassung bestätigen.

²⁾ Siehe hierüber im Schlußkapitel (Kap. XII) der vorliegenden neuen Auflage.

Bethe hatte früher in seiner auch in psychologischer Hinsicht bemerkenswerten Studie „Über das Nervensystem von *Carcinus moenas*“¹⁾ ebenfalls hervorgehoben, daß wir auf den Gebrauch der Analogieschlüsse auf diesem Gebiete nicht verzichten können. In der Anwendung dieses Schlußverfahrens gehen unsere Ansichten allerdings beträchtlich auseinander. Der von ihm daselbst vertretene Satz „nicht erlernt, also bloß reflex“ wurde bereits im zweiten Kapitel der vorliegenden Arbeit einer genauen Prüfung unterzogen;²⁾ er hat sich dort sowie auch bei der Untersuchung der verschiedenen Formen des Lernens im Tierreich als nicht haltbar erwiesen. Hier nur noch einige ergänzende Bemerkungen.

Wenn man konsequent alle nicht erlernten Tätigkeiten der Tiere auf bloße erbliche Reflexmechanismen zurückführen wollte, so würde es unvermeidlich sein, auch die höheren Tiere für bloße Reflexmaschinen zu erklären. Man müßte dann nämlich auch die erblichen Instinkte der höheren Säugetiere als bloße Reflexe ansehen, weil sie nicht erlernt sind. Ebenso könnte auch das Vermögen der sinnlichen Empfindung und der einfachen Sinneswahrnehmung bei den höheren Tieren nur auf erblichen Reflexen beruhen, weil es ebenfalls nicht erlernt ist. Das Vermögen, die sinnlichen Wahrnehmungen, welche durch äußere Objekte im Tiere angeregt werden, nach bestimmten psychologischen Gesetzen zu neuen Vorstellungsassoziationen zu verbinden (Ähnlichkeits- und Berührungsassoziationen Wundts), ist gleichfalls ein angeborenes Vermögen und deshalb nicht erlernt. Daher müßte nach Bethe's Prinzip auch die Betätigung des Assoziationsvermögens auf „zusammengesetzte Reflexe“ zurückgeführt werden. Dadurch wäre aber dann alles, was das Tier durch sinnliche Erfahrung erlernt, selbstverständlich auf eine „kombinierte Reflextätigkeit“ reduziert. Das selbständige wie das durch menschliche Dressur bewirkte Lernen der höheren Tiere, welches Bethe (1899) als sicheren Beweis für die psychischen Qualitäten derselben hinstellt, hätte hiemit seine ganze Beweiskraft verloren. Die unvermeidliche Konsequenz hieraus wäre, daß man, wie es ehemals Descartes und Malebranche getan, sämtliche Tiere zu bloßen empfindungslosen Reflexmaschinen machen müßte.³⁾ Aber gerade wegen dieses Schlusses, der sich meines Erachtens aus dem Prinzip „nicht erlernt, also reflex“ notwendig ergeben muß, ist es mir um so weniger möglich, die Berechtigung desselben Prinzips für die niederen Tiere zuzugeben, wie Bethe es verlangt. Ich sehe hiebei ganz davon ab, daß seine Reflextheorie des Ameisenlebens sich auch tatsächlich unhaltbar erwies, weil die Ameisen durch eigene sinnliche Erfahrung, durch Nachahmung und durch Dressur vieles wirklich zu lernen vermögen, wodurch sie die Ausübung ihrer erblichen Instinkte modifizieren.

Noch aus einem anderen Grunde ist es mir nicht möglich, mit Bethe darin übereinzustimmen, daß sämtliche Wirbellosen bloße „Reflexmaschinen“ seien, die höheren Wirbeltiere dagegen nicht. Er hat diese Ansicht allerdings (S. 98 seiner Schrift über die Ameisen und Bienen) nur als Meinung ausgesprochen; immerhin scheinen mir auch gegen die Aufstellung derselben als naturwissenschaftliche Hypothese wichtige Gründe vorzuliegen. Die niedersten Wirbeltiere weisen nämlich tatsächlich eine geringere psychische Begabung auf als die höchsten Gliedertiere. Die Fische und Lurche geben weit weniger Beweise von Modifizierung ihrer erblichen Instinkte durch eigene sinnliche Erfahrung, als dies bei den Ameisen der Fall ist. Wir haben hier gleichsam ein psychologisches Seitenstück zu dem bekannten Baer'schen Gesetze, nach welchem die niedersten Vertreter eines höheren Tierkreises eine niedrigere morphologische Organisationsstufe aufweisen als die höchsten Vertreter des nächstniederen Tierkreises. Daß aber in der Reihe der Wirbeltiere ganz neue psychische Faktoren auftreten, welche bei den höchsten Gliedertieren nicht vorhanden sind, läßt sich mit den Tatsachen nicht vereinbaren.

Ich glaube daher sowohl bezüglich der Ameisen als der höheren Tiere auch fürderhin jenen Mittleweg einhalten zu müssen, auf welchen die sorgfältige Prüfung ihrer Lebenserscheinungen uns hinweist:

¹⁾ Archiv für mikroskop. Anatomie, Band 50, 1897, besonders S. 486—493.

²⁾ Vergl. S. 6 ff.

³⁾ O. zur Strassen hat auch diese Konsequenz 1907 endlich gezogen und sogar auf den Menschen ausgedehnt. Siehe das Schlußkapitel dieser neuen Auflage.

Die Tiere besitzen zwar einerseits keine Intelligenz und stehen daher in psychischer Beziehung weit unter dem Menschen; aber sie sind andererseits ebensowenig bloße Reflexmaschinen, weil sie ein sinnliches Erkenntnis- und Begehrungsvermögen besitzen und durch sinnliche Erfahrung manches lernen können, wodurch sie ihre instinktive Handlungsweise modifizieren.¹⁾ Ob man letzteres Modifizierungsvermögen wegen seines innigen Zusammenhanges mit den erblichen Instinkten (dem Instinkt im engeren Sinne) als „instinktiv im weiteren Sinne“ bezeichnen will, wie ich es vorgeschlagen, ²⁾ oder ob man ihm einen anderen Namen geben will, etwa „Assoziationsvermögen“, das ist mir schließlich gleichgültig. Als „Intelligenz der Tiere“ darf man es jedenfalls nicht bezeichnen; denn es ist mit dem Instinkte viel näher verwandt als mit der Intelligenz, da es aus der erblichen Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögens im Tiere hervorgeht und nur eine Betätigungsweise dieser Anlage darstellt, welche durch die individuellen Sinneswahrnehmungen des Tieres veranlaßt wird. Indem ich den Instinkt des Tieres (und des Menschen) als die erbliche, eigenartige Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögens, die mit den erblichen Reflexmechanismen in wesentlichem Zusammenhange steht, näher erklärte und begründete (58. Kap. 2 und 3), war es vollkommen berechtigt, zwischen Instinkthandlungen im engeren und im weiteren Sinne zu unterscheiden, von denen die ersteren unmittelbar, die letzteren dagegen durch Vermittlung der individuellen Sinneserfahrung des Tieres aus jener Anlage hervorgehen.

Falls man die Alternative stellt, ob letztere Tätigkeiten dem „Instinkte“ oder der „Intelligenz“ zuzuweisen seien, kann es nicht zweifelhaft sein, daß ersteres das einzig richtige ist.

Im Schlußkapitel dieser neuen Auflage wird über die neueste Entwicklung der Tierpsychologie ein kurzer Überblick gegeben werden.

XI. Kapitel.

Giebt es noch andere Beweise für die psychischen Fähigkeiten der Ameisen?

Es dürfte eigentlich überflüssig scheinen, diese Frage hier noch zu stellen. Da ich mir jedoch wohl bewußt bin, die psychischen Lebensäußerungen der Ameisen im obigen bei weitem nicht erschöpfend behandelt zu haben, sollen wenigstens noch einige Andeutungen gegeben werden.

Zu einer vollständigen Erörterung dieses Problems würde es nötig sein, sämtliche Lebens-tätigkeiten der Ameisenarten durchzugehen: Ihren Nestbau, sowohl die verschiedenen spezifischen Formen wie die mannigfaltigen individuellen Modifikationen desselben, welche durch wechselnde äußere Verhältnisse veranlaßt und verschiedenen Bedürfnissen angepaßt werden; bei den Gespinnstnestern der Ameisen aus den Gattungen *Oecophylla*, *Polyrhachis* und *Camponotus* begegnet uns die psychologisch sehr interessante Tatsache, daß die Ameisen ihre eigenen Larven als Werkzeuge (als „Webeschiffchen“)

¹⁾ In ähnlicher Weise sagt auch W. A. Nagel (Lichtsinn augenloser Tiere, Jena 1896, S. 27): Man kann bei niederen Tieren von psychischen Prozessen reden, ohne ihnen einen Menscheng Geist zuzuschreiben . . . Für ebenso falsch und für praktisch verhängnisvoller halte ich es aber, die Sache so darzustellen, als ob alle Handlungen und Reaktionen niederer Tiere sich als einfache Reflexe auffassen ließen. Das ist nur richtig, wenn man den Begriff des Reflexes in einer ganz unstatthaften und unzweckmäßigen Weise verallgemeinert und verwässert.“ Vgl. hiezu auch meine obigen Ausführungen (S. 9 ff. und 38 ff.) über die Kriterien der Reflex-tätigkeit gegenüber dem Instinkte und der sinnlichen Wahrnehmung.

²⁾ 58. Kap. 2 und 3.

zum Herstellen dieser Gespinnste verwenden. Ferner wären zu untersuchen die verschiedenen Formen des Nahrungserwerbs, und die Abhängigkeit derselben einerseits von erblichen, organisch-psychischen Gesetzen, andererseits von der individuellen Sinneswahrnehmung und Sinneserfahrung der einzelnen Ameisen; hieher würde gehören die Zucht der Blatt-, Schild- und Wurzelläuse sowie gewisser exotischer Cercopiden, Membraciden und Fulgoriden, ferner gewisser teils einheimischer, teils exotischer „Honigraupen“, welche vornehmlich zur Lepidopterenfamilie der Lycaeniden gehören; diese Form des Nahrungserwerbes würde überleiten zur Pflege und Zucht gewisser echter Gäste, besonders aus der Ordnung der Coleopteren, deren Exsudatororgane flüchtige Stoffe absondern, die den Ameisen als angenehme Genußmittel dienen.¹⁾ Beim Nahrungserwerb der Ameisen wären ferner noch folgende Theinata zu behandeln: die lebendigen „Honigtöpfe“ bei *Myrmecocystus*-, *Melophorus*-, *Plagiolepis*-, *Prenolepis*-, *Leptomymex*- und *Camponotus*-Arten²⁾; die Benutzung der myrmekophilen Pflanzen mit ihren extranuptialen Nectarien; die Getreidevorräte der körnersammelnden Ameisen; die Pilzgärten der pilzzüchtenden Ameisen³⁾ der Gattungen *Atta*, *Moctlerius*, *Sericomyrmex*, *Trachymyrmex*, *Apterostigma* etc.; endlich die Jagden der Ameisen auf andere Tiere, die ihnen als Beute dienen. Besondere Berücksichtigung verdiente ferner die an letztere Erscheinung sich anschließende Sitte gewisser Raubameisen, die Arbeiterpuppen fremder Arten zu rauben und als Hilfsameisen zu erziehen (die „sklavenhaltenden“ Ameisen). Ferner wäre zu behandeln die ganze Brutpflege der Ameisen in ihren mannigfaltigen Phasen und Formen, sowie der Einfluß der Brutpflege auf die Erziehung sowohl der normalen Kasten in den Ameisenfamilien wie gewisser anormaler Zwischenformen (z. B. der Pseudogynen); hieran würden sich anschließen die Adoptionsinstinkte der Ameisen, durch welche sie ihre eigene Brutpflege auch auf die Brut fremder Arten ausdehnen, und zwar nicht bloß auf diejenige fremder Ameisen, sondern auch auf die Larven gewisser myrmekophiler Käfer (*Atemeles* und *Lomechusa*), auf die Eier von gewissen Aphiden, etc. Weiterhin wären zu behandeln die Beziehungen der erwachsenen Ameisen zu einander, innerhalb derselben Kolonie, zwischen verschiedenen Kolonien derselben Art, zwischen verschiedenen Arten, insbesondere die mannigfaltigen Formen der Symbiose zwischen Ameisen verschiedener Arten (die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien). Die Gründungsweise der gemischten Kolonien und das Verhältnis zwischen dem sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen (Wheeler, Wasmann, Santschi, Viehmeyer etc.)⁴⁾ wäre ebenfalls vom psychologischen Standpunkt aus zu untersuchen. Dann kämen die Beziehungen der Ameisen zu den verschiedenen biologischen Klassen ihrer gesetzmäßigen Gesellschafter („Gäste“) aus anderen Familien, Ordnungen und Klassen der Arthropoden⁵⁾, sowie der Anteil, welchen einerseits die erblichen Instinkte und andererseits die individuellen Sinneserfahrungen der Ameisen an diesen Verhältnissen haben. Endlich müßten noch die sämtlichen übrigen Beziehungen der Ameisen zur Tier- und Pflanzenwelt besprochen werden.

Eine den modernen Forschungsergebnissen entsprechende Behandlung der gesamten Ameisenbiologie gäbe selbstverständlich ein Werk von mehreren Bänden.⁶⁾ Zudem wäre mit einer bloßen Zusammenstellung der Tatsachen noch wenig gewonnen für die vergleichende Psychologie; man müßte näher auf die betreffenden Erscheinungen eingehen, wie es für viele derselben bereits in meinen „Vergleichenden Studien über das

¹⁾ Über die Exsudatororgane und Exsudatgewebe der echten Ameisengäste und Termitengäste siehe 134.

²⁾ Über die „Honigameisen“ siehe die zusammenfassende Arbeit von W. M. Wheeler: Honey ants, with a revision of the American Myrmecocysti (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. XXIV, 1908, 345—397).

³⁾ Eine zusammenfassende Darstellung der Pilzzucht bei Ameisen, Termiten und Ambrosia-Käfern (Scolytiden) gibt Wheeler 1907 in seiner vortrefflichen Studie: The fungus growing ants of North America (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. XXIII, pp. 669—807).

⁴⁾ Zur Entwicklung der Kontroverse über diese Frage siehe besonders 146 und 162.

⁵⁾ Siehe namentlich 38 und die Übersicht am Schlusse von 120.

⁶⁾ Eine gute Übersicht über die Ameisenbiologie mit Literaturangaben bei den einzelnen Kapiteln findet sich bei Eschrich, Die Ameise, 1906.

Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere“ (58, 2. Aufl. 1900 und engl. Ausgabe 1905) geschehen ist. Manchmal sind es gerade die unscheinbarsten Tätigkeiten, welche bei näherer Prüfung die besten Beweise dafür bieten, daß die Ameisen keine bloßen Reflexinaschinen sind, während andererseits oft gerade die auf den ersten Blick intelligenzähnlichsten ihrer Handlungen bei sorgfältiger Analyse sich zwanglos auf einfache Instinkte zurückführen lassen.

Es seien hier noch einige Beispiele für beides erbracht; dann wollen wir noch einen Blick auf die „Instinktregulationen“ bei den Ameisen werfen.

1. Das Abholen von Zucker durch *Formica*.

Aus den zahlreichen Versuchen, welche ich in den letzten 24 Jahren über die individuelle Art und Weise angestellt, wie die einzelnen Ameisen einer Kolonie beim Abholen von Kokons, von Futter usw. sich benehmen, erwähne ich hier nur folgende besonders charakteristische Beobachtung.

Am 26. April 1898 abends hatte ich in die Glaskugel des Fütterungsrohres meines großen Beobachtungsnestes von *F. sanguinea* (vgl. die Abbildung auf Taf. I), welches zur Zeit als Hilfsameisen nur *pratensis* (80—100) und *rufa* (15—20) enthielt, 10 gr. mittelmäßig fein gestoßenen Zucker getan. Während der darauffolgenden Nacht¹⁾ war bereits eine Anzahl Ameisen, hauptsächlich *sanguinea* und *pratensis*, damit beschäftigt, die Zuckerkrümchen einzeln aus dem Fütterungsrohr in das Obernest hinüberzutragen. Der Haupttransport fand auf diese Weise bereits in der Nacht statt. Am folgenden Mittag, 18 Stunden seit Beginn des Experimentes, war die ganze Arbeit vollendet und die Glaskugel des Fütterungsrohres geleert. Da die Zahl der Zuckerkrümchen auf mehrere Tausende sich belief, war dies ohne Zweifel eine erhebliche Arbeitsleistung. Um die Art und Weise, wie die einzelnen Individuen sich hiebei benehmen, genau festzustellen, wurde dieselbe am Morgen des 27. April während einer halben Stunde (mit Uhr und Lupe) beobachtet, und das Verhalten jeder Ameise stenographisch aufgezeichnet.

„Eine *pratensis* holt ein Zuckerkrümchen aus dem Glaskolben des Fütterungsrohres und trägt dasselbe dann selber bis auf den Boden des Obernestes hinab (über die Holzbrücke des Obernestes), ohne es vorher fallen zu lassen. Dann kommt eine *sanguinea* mit einem Zuckerkrümchen im Maule aus dem Fütterungsrohr heraufgestiegen;²⁾ sie legt ihr Klümpchen im obersten, wagrechten Teile der Verbindungsrohre (bei y) nieder und geht dann unbelastet weiter in das Vornest hinab (nicht zurück in das Fütterungsrohr). Fast unmittelbar darauf kommen zwei *pratensis* aus dem Fütterungsrohre, beide rückwärts gehend, mit je einem Zuckerkrümchen herauf. Sie tragen beide ihre Last bis auf den Boden des Obernestes hinab, ohne sie oben (im wagrechten Teil des Verbindungsrohres) niederzulegen oder in das Nest hinabzuwerfen; dann kehren sie um und geben in das Fütterungsrohr zurück. Gleich darauf kommen wieder zwei *pratensis* hintereinander von dort herauf, rückwärts gehend, jede mit einem Zuckerkrümchen im Maule. Die eine legt ihr Klümpchen im hintersten Teile des wagrechten Verbindungsrohres (bei y) nieder, die andere trägt das ihrige hinunter bis auf den Boden des Obernestes. Hinter ihnen kommt eine *sanguinea*, die sich vorher im Fütterungsrohr umgedreht hatte und mit dem Kopfe nach vorn hinaufgeht, aus dem Fütterungsrohre mit einem Zuckerkrümchen im Maule herauf. Während die *pratensis* bereits wieder fort sind, bleibt diese *sanguinea* bei x, an der Mündungsstelle des Verbindungsrohres in das Obernest, stehen, wirft das Klümpchen einfach hinab und kehrt dann um. Das Hinabwerfen war kein zufälliges „Fallenlassen“; denn die Ameise machte, im Korkdache des Obernestes angekommen, 5—6 Sekunden Halt, bewegte

¹⁾ Es sei hier beiläufig bemerkt, daß bereits Aristoteles über die Nacharbeit der Ameisen berichtet hat: „sie arbeiten auch nachts bei Vollmond.“ (De Hist. animal. l. 9. c. 38). Ich sah die Ameisen übrigens auch in völlig dunklen Nächten arbeiten.

²⁾ Dieser Aufstieg war keine leichte Sache, da der senkrechte Teil des weiten Glasrohres 15 cm lang und teilweise mit Feuchtigkeit beschlagen war.

ihre Fühler einigemal schwingend hin und her, öffnete dann weit die Kiefer, ließ das Klümpchen hinabfallen und kehrte um.

„Mehrere Minuten später kommt eine andere *sanguinea*, vorwärts gehend, mit einem Zuckerkrümchen aus dem Fütterungsrohr herauf. Diese legt ihr Klümpchen oben bei y nieder, und kehrt dann um, um ein neues zu holen. Eine *sanguinea*, dieselbe wie es scheint, trägt einige Minuten später wiederum ein Zuckerkrümchen herauf bis y, legt es hin und kehrt um. Eine *pratensis*, die gleich darauf mit einem Zuckerkrümchen heraufkommt, trägt diesmal ihr Klümpchen bis x (bis in die Mündung des Verbindungsrohres in das Obernest). Hier bleibt sie eine halbe Minute (ungefähr 35 Sekunden) stehen, mit dem Kopf gegen die Mündung gewendet, schwingt unterdessen ihre Fühler hin und her, wie die *sanguinea* vorhin getan hatte, öffnet dann endlich ihre Oberkiefer, läßt das Klümpchen in das Obernest hinabfallen, und kehrt dann um. Auch dieses Hinabwerfen war sicher kein „zufälliges Hinabfallenlassen“, sondern augenscheinlich ein von der Ameise angestrebtes, willkürliches.¹⁾

„Zusammenfassung: Die *pratensis* benehmen sich beim Transport der Zuckerkrümchen durchschnittlich einförmiger als die *sanguinea*; letztere benehmen sich mannigfaltiger und „intelligenter“. Beide verfügen jedoch über so viel psychische Begabung, daß sie wenigstens manchmal das Zuckerkrümchen einfach in das Nest hinabwerfen, anstatt es schablonenmäßig hinabzutragen.“

Daß jene beiden Ameisen ihre Zuckerkrümchen wirklich hinabgeworfen hatten, wird auch durch folgende Beobachtung (vom 20. Mai 1898, 9 $\frac{1}{2}$ Uhr vormittags) bestätigt. Eine *sanguinea* desselben Nestes trägt soeben, vorwärts gehend, eine mit Methylenblau gefärbte Zuckerkrume aus dem Fütterungsrohr herauf. Bei x angekommen geht sie auf die Unterseite des Korkdaches des Obernestes, bleibt hier stehen, biegt sich dann mit dem Vorderkörper weit hinab, bewegt einigemal ihre Fühler hin und her und öffnet dann weit ihre Oberkiefer. Da die Zuckerkrume von der Methylenblaulösung klebrig war und nicht sofort herunterfiel, bog die Ameise ihre Fühlerspitzen zusammen und schob mit denselben das Krümchen aus den Kiefern heraus. Sobald die winzige Last gefallen war, kehrte die Ameise in das Fütterungsrohr zurück, um eine neue zu holen.

Derartige Tatsachen, die keineswegs über die gewöhnlichen Vorkommnisse im Ameisenleben hinausgehen, sind mit einer Reflextheorie des Ameisenlebens unvereinbar. Wenn wir diesen Tieren nicht ein sinnliches Erkenntnis- und Begehrungsvermögen zuerkennen wollen, werden wir sie nimmermehr befriedigend erklären können. Diese Annahme ist daher nicht etwa ein bloßes Postulat irgend einer „philosophischen Theorie“, sondern eine notwendige Forderung, die aus einer vorurteilsfreien Prüfung der Tatsachen ganz von selber sich ergibt.

Andererseits gibt es aber auch viele, auf den ersten Blick sehr intelligenzähnliche Tätigkeiten der Ameisen, die bei derselben vorurteilsfreien Prüfung ohne Schwierigkeit auf einfachere Weise erklärt werden können. Hiefür diene folgendes Beispiel.

2. Die Anlage neuer Pilzgärten bei *Atta*.

Im „Zoologischen Anzeiger“ (1898 No. 556 S. 238—245) erschien eine sehr interessante Mitteilung v. Jherings aus S. Paulo (Brasilien) über die Anlage neuer Kolonien und Pilzgärten bei *Atta sexdens*. Der Verfasser derselben glaubte aus dem Umstande, daß die befruchteten Weibchen jener Ameise, wenn sie das

¹⁾ Richtiger „spontanes.“ Die spontanen Bewegungen werden nur im Gegensatz zu den Reflexbewegungen willkürliche Bewegungen genannt, nicht aber, als ob sie ein intelligentes Wahlvermögen beim handelnden Subjekte voraussetzten; letzteres ist nur bei den menschlichen Willenshandlungen anzunehmen in Übereinstimmung mit unseren obigen Ausführungen (X. Kap. Zusammenfassung S. 135). Die durch Sinneswahrnehmungen veranlaßten, vom sinnlichen Strebevermögen ausgehenden Bewegungsimpulse, auf welche die obenerwähnten Tätigkeiten der Ameisen zurückzuführen sind, dürfen dabei nicht mit den willkürlichen Bewegungen im intelligenten (menschlichen) Sinne verwechselt werden. Vgl. auch Lucas, Die Psychologie der niedersten Tiere (1905) S. 274.

Heimatnest zur Gründung neuer Kolonien verlassen, in der Mundhöhle einen Klumpen Pilzfäden des betreffenden *Rozites* mitnehmen, welcher später zur Anlage des Pilzgartens der künftigen Kolonie dienen soll, den folgenden Schluß ziehen zu müssen (S. 243):

„Die Attiden haben somit das volle Bewußtsein der Tatsache, daß es nicht genügt, Blätter zu schneiden, sondern daß für die Ausbildung des Pilzgartens auch ein Teil der Pilzmasse nötig ist, und sie wissen auch dafür zu sorgen, daß es stets dieselbe ihnen zusagende Pilzspezies ist, welche zur Verwendung kommt. Sie sind darin weit dem Menschen voraus, der in der Regel die Qualität der Pilze, welche die Gährung etc. einleiten sollen, dem Zufall überläßt, und der erst seit kurzem begonnen hat, z. B. in der Bierbrauerei, eine gleiche Sorgfalt der Auswahl geeigneter Gährungserreger zuzuwenden.“

Obwohl ich keineswegs geneigt bin, das psychische Leben der Ameisen zu unterschätzen, so scheint es mir doch, daß diese Schlußfolgerung auf einer bedeutenden Überschätzung der psychischen Fähigkeiten der Ameisen beruht. Tatsache ist bloß, daß die befruchteten *Atta*-Weibchen in der Mundhöhle einen Klumpen des betreffenden Pilzmaterials mitnehmen, wenn sie aus dem Heimatneste ausfliegen. Der objektive Zweck dieser Vorkehrung ist allerdings die Gründung neuer Pilzgärten. Eine kritische Psychologie darf jedoch nicht unmittelbar alle objektiven Zweckmäßigkeiten, welche in der Handlungsweise eines Tieres eingeschlossen sind, ohne weiteres zu subjektiven, vom Tiere mit vollem Bewußtsein erkannten Zwecken machen. Falls sie die betreffenden Tatsachen ohne die letztere Voraussetzung befriedigend erklären kann, muß sie die Annahme eines subjektiven Zweckbewußtseins des Tieres als Anthropomorphismus zurückweisen; denn sonst würden alle instinktiven, objektiv zweckmäßigen Handlungen des Tieres willkürlich zu eigentlichen Intelligenzhandlungen gestempelt,¹⁾ und zwar zu Intelligenzhandlungen, die eine Intelligenz erfordern, welche jene des Menschen weit übersteigt! Das ist offenbar ein unhaltbares Extrem. Wir müssen daher auch im vorliegenden Falle bei *Atta sexdens* zusehen, ob die betreffenden Erscheinungen sich nicht einfacher erklären lassen.

Dies ist in der Tat der Fall. Mögen nun die *Atta*-Weibchen vor ihrem Ausfluge selber einen Klumpen Pilzmaterial in der Mundhöhle aufspeichern oder mögen sie — was nach meiner Ansicht wahrscheinlicher sein dürfte — vorher von den Arbeiterinnen der Kolonie mit jenem Material besonders eifrig gefüttert werden, so dürfen wir doch keineswegs annehmen, daß die Ameisen den eigentlichen Zweck dieses Verfahrens „mit vollem Bewußtsein erkennen.“ Durch den physiologischen Zustand der befruchteten Weibchen braucht bloß ihr Hungergefühl in ungewöhnlichem Maße gesteigert oder der Fütterungstrieb der Arbeiterinnen gegenüber den ausfliegenden Weibchen besonders lebhaft angeregt zu werden — und die ganze Erscheinung ist auf jene Ursachen zurückgeführt, welche wir für ihre Erklärung wirklich annehmen müssen, welche dafür aber auch völlig genügen.

„Um noch mehr das Verständnis in das rechte Licht zu setzen, welches die Attini für die Bedeutung des *Rozites gongylophora* ²⁾ besitzen“, verweist v. Jhering ferner auf die von ihm in Rio Grande do Sul früher gemachte interessante Beobachtung, daß in Mitte der Ameisenklumpen von *Atta*-Arten, welche man bei Überschwemmungen auf dem Wasser treibend findet, nebst der Brut auch oft ein Teil des Pilzgartens geborgen ist. Man darf jedoch aus dieser Tatsache noch nicht schließen, daß die Ameisen das Pilzmaterial mitgenommen hätten, weil sie ein intelligentes Verständnis für den Zweck dieses Verfahrens besäßen. Die Sache scheint sich viel einfacher und besser ohne diese Annahme erklären zu lassen. Wenn eine Ameisenkolonie gestört wird, so schleppen die Arbeiterinnen alsbald ihre Brut fort und bringen sie in Sicherheit. Auf dieselbe Weise verfahren nach meinen Beobachtungen an *F. sanguinea* auch solche Ameisen, die man als noch weiße, ganz frisch entwickelte Individuen aus ihren Nestern genommen

¹⁾ Darin besteht ja gerade die willkürliche Vermenschlichung des Tierlebens, wie sie von Afr. Bretm, L. Büchner, W. Marshall usw. in keineswegs wissenschaftlicher Weise betrieben worden ist.

²⁾ Wheeler 1907 (p. 785) glaubt, es sei noch nicht sicher festgestellt, ob die Pilzart, welche von den südamerikanischen *Atta* gezüchtet wird, wirklich *Rozites gongylophora* sei, wie Moeller angegeben hatte.

hat, um mit ihnen eine Kolonie von „Autodidakten“ zu bilden.¹⁾ Gibt man ihnen später Eier, Larven oder Puppen der eigenen oder nahe verwandter fremder Arten, so pflegen und retten sie dieselben genau so, wie es andere Ameisen in normalen Kolonien zu tun pflegen. Bei den „autodidaktischen“ *sanguinea* fehlt aber in der individuellen Sinneserfahrung des Tieres jeglicher Anhaltspunkt für ein V e r s t ä n d n i s ihrer Brutpflege. Woher sollen diese Ameisen wissen, daß aus den Eiern, Larven und Puppen wiederum Ameisen kommen, die ihresgleichen sind? Sie haben es ja noch nie erfahren außer in ihrer eigenen Metamorphose; wer wird aber behaupten wollen, eine Ameise habe schon im Ei- oder Larven- oder Puppenstande ein K e n n t n i s davon, daß sie ein Ei, eine Larve oder eine Puppe sei? Wir haben es somit bei der psychischen Betätigung der Brutpflege der Ameisen mit e r b l i c h e n I n s t i n k t e n zu tun, deren Ausübung durch die äußeren Sinneswahrnehmungen und inneren Empfindungszustände des Individuums u n m i t t e l b a r angeregt wird. Daß die sinnliche Erfahrung später als s e k u n d ä r e s Element noch hinzutreten könne, stelle ich nicht in Abrede; allein auch diese sinnliche Erfahrung braucht absolut nicht mit einem intelligenten Schlußvermögen verbunden zu sein. Zudem sind und bleiben die erblichen Instinkte jedenfalls das H a u p t e l e m e n t, welches, wie die autodidaktischen Ameisen beweisen, für sich allein schon genügt, um zu erklären, weshalb diese Tiere bei Störung des Nestes ihre Brut in Sicherheit zu bringen suchen. Man möge einmal aus autodidaktischen *Atta* eine eigene Kolonie bilden; ich zweifle nicht daran, daß sie nicht bloß gegenüber ihrer Brut, sondern auch gegenüber ihrem Pilzgarten sich ebenso verhalten werden wie andere Individuen jener *Atta*-Arten. Auch die Zucht bestimmter Pilzarten durch bestimmte Ameisenarten mit allen hierzu erforderlichen Hilfstätigkeiten beruht auf e r b l i c h e n I n s t i n k t e n als auf ihren w e s e n t l i c h e n F a k t o r e n. Daher scheint es mir völlig unhaltbar zu sein, das „V e r s t ä n d n i s“ der Ameisen für ihre Pilzkultur daraus beweisen zu wollen, daß sie bei Überschwemmungen auch ein Stück ihres Pilzgartens zu retten suchen.

Wie die Ameisen bei Gefahren ihre Brut in Sicherheit bringen, so verfahren sie nämlich auch mit anderen Objekten, welche auf ihr sinnliches Wahrnehmungsvermögen einen besonders angenehmen Eindruck gemacht haben; auf diese Gegenstände ist daher ihr Rettungstrieb ebenfalls gerichtet. Wenn man ein Ameisennest aufdeckt, oder nur ein vorher dunkel gehaltenes Beobachtungsnest plötzlich erhellt, so schleppen die Ameisen nicht bloß ihre Brut sofort in einen dunklen Nestteil, sondern sie tragen oder ziehen häufig auch ihre Königinnen, ihre Männchen und Weibchen und viele ihrer eigenen Gefährtinnen mit sich fort, indem sie dieselben an den Oberkiefern oder manchmal selbst an den Beinen oder Fühlern ergreifen. Ebenso verfahren sie auch häufig mit ihren echten Gästen *Claviger*, *Atemeles*, *Lomechusa*, besonders aber mit den Larven der beiden letzteren Käfergattungen. Was *Claviger testaceus* anlangt, konnte ich sogar feststellen, daß er in Gegenden, wo er nur selten und in geringer Zahl in den Nestern von *Lasius flavus* zu finden ist (bei Valkenburg in holl. Limburg und bei Luxemburg) bei Erhellung des Nestes von diesen Ameisen fast immer noch vor den eigenen Larven fortgetragen wurde, während dies in anderen Gegenden, wo er sehr zahlreich bei *Lasius flavus* lebt (bei Prag in Böhmen und bei Linz am Rhein) nur selten geschah.²⁾ Die Seltenheit dieses Gastes scheint ihn für seine Wirte besonders anziehend zu machen; ohne Annahme eines sinnlichen Wahrnehmungs- und Strebevermögens der Ameisen sind solche Erscheinungen zwar unbegreiflich; aber ein intelligentes Verständnis für den „Wert“ eines *Claviger* braucht man ihnen deshalb noch nicht unterzuschreiben. Es sei hier noch erwähnt, daß nach den mir brieflich mitgeteilten Beobachtungen von Dr. Hans Brauns (Port Elizabeth, Kap-Kolonie) eine südafrikanische Ameise *Pheidole megacephala* n. subsp., die in ihrem Neste befindlichen Puppen eines kleinen Chaleidiens, der ohne Zweifel ein Parasit der Ameisenbrut ist, sofort gleich ihren eigenen Larven und Puppen fortträgt und in Sicherheit bringt, wenn man den Stein, der das Nest bedeckt, umwendet. Die in den Nestern von *Lasius*

¹⁾ Vgl. hierzu auch 24 S. 592 ff. und 59 S. 43, 2. Aufl. S. 50.

²⁾ Die betreffenden Beobachtungen werden bei Behandlung der „internationalen Beziehungen“ von *Claviger* eingehend berichtet werden. Vgl. auch 83, S. 13.

flavus bei uns lebenden Aphiden (namentlich *Forda formicaria* C. Heyd.), sowie die schwarzen Blattlausen, welche diese Ameisen in ihren Nestern aufbewahren, werden gleichfalls bei Erhellung des Nestes von den Ameisen sehr oft aufgenommen und fortgetragen. Dasselbe beobachtete ich auch bei *Lasius alienus* gegenüber einer kleinen Coccide, *Rippersia europaea* Newst., die in ihren Nestern als gesetzmäßiges Haustier lebt. Bei *Formica sanguinea* habe ich ferner wiederholt gesehen, wie die Ameisen bei Erhellung des Nestes sogar Leichen von Insekten, die sie getötet hatten und als Beute verzehrten, aufhoben und mit sich in einen dunklen Nestteil schlepten. Es steht daher außer Zweifel, daß die Ameisen den instinktiven Rettungstrieb, den sie gegen ihre Brut hauptsächlich betätigen, auch auf andere Gegenstände ausdehnen, die ihnen aus irgend welchem Grunde besonders angenehm sind.

Wir müssen daher die Erscheinung, daß Attinen oder andere pilzzüchtende Ameisen bei Überschwemmungen nebst ihrer Brut auch Stücke des Pilzmaterials mitnehmen, daraus erklären, daß dasselbe, (weil es ihr gewöhnlicher Nahrungsstoff ist), auf ihr sinnliches Wahrnehmungsvermögen instinktiv einen besonders angenehmen Eindruck macht und deshalb den Rettungstrieb der Ameisen auf sich lenkt. Daß in den schwimmenden Ameisenklumpen der Pilzgarten mit den Larven und der Königin in die Mitte zu liegen kommt, ist einfach daraus begreiflich, daß immer neue Ameisen von außen her an diejenigen sich anklammern, welche den ersten Knäuel gebildet haben. Die Kugelgestalt der manchmal kopfgroßen schwimmenden Ameisenklumpen beruht wohl hauptsächlich darauf, daß die Ameisen sich möglichst enge aneinander drängen; die Rotationsbewegung des Klumpens im Wasser muß zudem die Kugelgestalt desselben nach rein mechanischen Gesetzen herbeiführen, indem jene Teile der Ameisenmasse, welche nach irgend einer Seite vorstehen, bald fortgerissen werden. Ich glaube nicht, daß wir einer „Ameisenintelligenz“ bedürfen, um diese Vorgänge befriedigend zu erklären.

Ebensowenig bedürfen wir der Annahme einer Ameisenintelligenz zur Erklärung der Sorgfalt und Geschicklichkeit, welche die Königin von *Atta sexdens* bei der Kultur ihres jungen Pilzgartens nach den Beobachtungen von Emil Göldi und Jacob Huber entfaltet.¹⁾ Von einer rein reflektorischen Deutung jener Vorgänge kann allerdings keine Rede sein; aber ebenso wenig begründet ist auch die Beteiligung eines intelligenten Schlußvermögens auf Seite der Ameisen. Die Wahrheit liegt in der Mitte zwischen diesen beiden Extremen: es handelt sich bei der Pilzzucht der Attini — sowohl von Seite der Königinnen wie der Arbeiterinnen — um einen erblichen Instinkt, dessen Betätigung durch die individuelle Sinneswahrnehmung und Sinneserfahrung des Tieres geleitet wird. Wie dieser merkwürdige Instinkt phylogenetisch entstanden ist,²⁾ inwieweit insbesondere bei der Ausbildung desselben eine Vererbung erworbener Eigenschaften“ anzunehmen ist, darauf kann hier nicht weiter eingegangen werden.

3. Die „Spinnrädchen“ der Weberameisen.

Sehr interessante psychologische Probleme bietet auch die Sitte gewisser tropischer Ameisen aus den Gattungen *Oecophylla*, *Polyrhachis* und *Camponotus*, ihre eigenen Larven als „Spinnrocken“ und „Webeschiffchen“ beim Verfertigen ihrer Gespinnstnester zu benutzen. Es ist dies eines der merkwürdigsten Beispiele des Gebrauches von Werkzeugen im Tierreich und sieht äußerst intelligenzähnlich aus: weil diese Ameisen selber keine Spinnrüden haben, benutzen sie das Spinnvermögen ihrer Larven zur Verfertigung ihrer Nestgewebe, gebrauchen also Werkzeuge, die von ihrem eigenen Körper getrennt sind! Als vor fast zwanzig Jahren die ersten Beobachtungen hierüber aus Ostindien nach

¹⁾ Siehe A. Forel, Einige biologische Beobachtungen des Herrn Prof. Dr. Göldi an brasilianischen Ameisen (Biolog. Zentrabl. 1905, No. 6), S. 176 ff.; J. Huber, Über die Koloniegründung bei *Atta sexdens* (Biolog. Zentrabl. 1905, No. 18 und 19).

²⁾ Über diese Frage siehe auch Wheeler, Fungus growing ants, 1907, p. 794—799.

Europa gelangten, war man wohl berechtigt, noch einige Zweifel in die Richtigkeit derselben zu setzen; aber sie haben sich seither glänzend bestätigt.¹⁾ Für die ostasiatische *Oecophylla smaragdina* F. berichtete schon Ridley 1890 aus Singapore, daß sie ihre Blattnester mit Hilfe des Spinnvermögens der Larven verfertige; W. D. Hollands Beobachtungen auf Ceylon (Green 1906) bestätigten und erweiterten jene Angaben; nicht bloß die Blattnester werden von jener Ameise mittelst der Larven zusammengesponnen, sondern auch Schutzringe aus Spinnfäden gegen den Überfall feindlicher Ameisen angelegt. Besonders genaue Beobachtungen aus Ceylon über das Zusammenspinnen zerrissener Nester derselben Ameise verdanken wir Doflein 1905. Für eine australische *Oecophylla* (wahrscheinlich *virescens* F.) berichtete Dodd 1902, daß sie ihre Nester mittelst der spinnenden Larven repariere. Daß die afrikanische *Oecophylla longinoda* Latr. sich ebenfalls ihrer Larven zum Zusammenspinnen der Blattnester bediene, hatte Chun 1900 schon aus der anatomischen Beschaffenheit der Spinndrüsen der Larven geschlossen. H. Kohl (1906) gelang es, *Oecophylla longinoda* (und ihre dunklere Var. *fusca* Em.) am oberen Kongo beim Zusammenspinnen der Nester direkt zu beobachten. Daß der brasilianische *Camponotus senex* seine Larven ebenso verwende, wurde durch Göldi (bei Forel 1904) festgestellt. Auch die Gespinnstnester ostindischer *Polyrhachis*-Arten werden mittelst der Larven gesponnen, wie Edw. Jacobson 1905 aus Java für *Polyrhachis dives* Sm. und 1908 für *P. bicolor* Sm. berichtete. Wir dürfen daher jetzt mit Sicherheit annehmen, daß auch die übrigen Verwandten, welche Gespinnstnester verfertigen, (z. B. *Polyrhachis laboriosa* Sm. vom Kongo) sich hiezu des Spinnvermögens ihrer Larven bedienen.

Wir treffen also bei Arten aus drei verschiedenen Ameisengattungen die interessante Konvergenzerscheinung, daß sie ihre Larven als „Spinrocken“ und als „Webschiffchen“ benützen. Über die Arbeitsteilung der Ameisen bei der Ausbesserung eines zerrissenen Nestes von *Oecophylla smaragdina* hat besonders Doflein (1905) sorgfältig berichtet. Während ein Teil der Arbeiterinnen die auseinandergerissenen Blattränder wieder zusammenbiegt, kommen andere mit je einer Larve im Maul und fahren dann mit dem Munde der Larven so lange zwischen den Rändern der zu verbindenden Blätter hin und her, bis dieselben durch ein festes Gewebe von Spinnfäden zusammengehalten werden. Auch P. H. Kohl (1906, S. 166 ff.) beschreibt in ähnlicher Weise die interessanten Einzelheiten der Nestreparatur bei *Oecophylla longinoda*. Er fügt noch bei, daß das fertig ausgearbeitete Gewebe des Nestes das Aussehen einer weißen, membranartigen, homogenen Masse besitze, deren Fäden zwar von den Larven herkommen, während die Membran durch die Oberkieferdrüsen der Ameisen hergestellt zu sein scheine; er sah auch oft, wie die Ameisen ihren Mund über das Gewebe gleiten ließen, als ob sie die letzte Hand ans Werk legten, das sie mittelst ihrer Larven ausgeführt hatten.²⁾

Jedenfalls gehört die Herstellung der Gespinnstnester jener Ameisen mittelst des Spinnvermögens der eigenen Larven zu den interessantesten Tatsachen der Tierbiologie. Es kam

¹⁾ Zur Literatur siehe: H. N. Ridley in: Journal of the Straits Branch Roy. As. Soc., Singap. 1890 p. 345 f. (*Oecophylla smaragdina*); E. E. Green, On the habits of *Oecophylla smaragdina* (Proc. Ent. Soc. London 1896, p. IX; W. Hollands Beobachtungen); F. P. Dodd, Notes on the Queensland green tree ants (Victoria Natural. XVIII, 1902, pp. 136—142); C. Chun, Aus den Tiefen des Weltmeers, 1900 S. 117; 2. Aufl. 1903, S. 144 (Spinndrüsen der Larven von *Oecophylla longinoda*); Aug. Forel, Einige biologische Beobachtungen an brasil. Ameisen (Biol. Zentralbl. 1905 No. 6, S. 170—171; Gespinnstnester von *Camponotus senex* nach E. Göldi's Beobachtungen); F. Doflein, Beobachtungen an den Weberameisen (*Oecoph. smaragdina*) (Biol. Zentralbl. 1905, No. 15, S. 497—507); Edw. Jacobson und E. Wassmann, Beobachtungen über *Polyrhachis dives* auf Java, die ihre Larven zum Spinnen der Nester benutzt (Notes Leyden Mus. XXV, Note IX. [1905] S. 133—140); Zur Verfertigung der Gespinnstnester von *Polyrhachis bicolor* auf Java: mit einem Anhang über das Nest von *Polyrhachis laboriosa* vom Kongo (Notes Leyd. Mus. XXVIII, 1908, S. 63—67); W. Karawiew, Systematisch-Biologisches über drei Ameisen aus Buitenzorg (Ztschr. f. wissensch. In, sektenbiol. 1906, Heft 12, S. 369—376 (Spinndrüsen der *Polyrhachis*-Larven); H. Kohl, Zur Biologie der spinnenden Ameisen (*Oecophylla longinoda* Latr.) (Natur und Offenb. 1906, S. 166—169).

²⁾ Hierin läßt sich eine teilweise Bestätigung der von Forel (Nester der Ameisen 1892 S. 20) früher vertretenen Ansicht finden, daß die Oberkieferdrüsen der Ameisen den Stoff zur Herstellung der Gespinnstnester liefern.

nicht befremden, daß die sogen. Vulgarpsychologie in diesen Vorgängen offenbare „Intelligenzhandlungen“ erblickt, die auf der zweckbewußten Anwendung von Werkzeugen zu einem beabsichtigten Ziele beruht; ja, die Vulgarpsychologie wird auch die Erfindung jenes Verfahrens der „Intelligenz“ der Ameisen zuschreiben wollen. Die kritische Psychologie nimmt jedoch dieser Vermenschlichung des Tierlebens gegenüber eine ablehnende Haltung ein; denn daß die Ameisen bei jenem zweckmäßigen Verfahren auch die Beziehungen von Mittel und Zweck erkennen und deshalb „logisch denken“, ist eine völlig überflüssige und daher unwissenschaftliche Annahme. Es genügt zur Erklärung der Tatsachen, daß die sinnliche Wahrnehmung des zerrissenen Nestes in den Ameisen den Trieb erregt, das Nest wieder herzustellen, wie dies auch andere Ameisen mit den ihnen angeborenen Werkzeugen tun, wenn man ihr Nest beschädigt. Daß bei den genannten *Oecophylla*, *Polyrhachis* und *Camponotus* in der Reparatur des Nestes ein so eigenartig zweckmäßiges Verfahren stattfindet, welches die spinnenden Larven als Werkzeuge verwendet, muß durch die erblichen Instinkte jener Ameisen und durch die Betätigung derselben unter dem Einfluß der individuellen Sinneswahrnehmungen erklärt werden. Wegen der zweckmäßigen Verwendung der Larven als „Spinnrocken“ dürfen wir die Gattung *Oecophylla* keineswegs in psychischer Beziehung über die Gattung *Formica* stellen, welche in vielen Beziehungen eine größere Plastizität des Instinktes besitzt: auch dürfen wir aus jenem Grunde keineswegs denjenigen *Polyrhachis*-Arten, welche Gespinnstnester verfertigen, eine höhere psychische Begabung zuschreiben als jenen Arten derselben Gattung, welche Kartonnester mittelst ihrer eigenen Oberkieferdrüsen bauen; ebensowenig dürfen wir *Camponotus senex* wegen der Verwendung der Larven beim Weben des Nestes psychisch höher einschätzen als die zahlreichen übrigen *Camponotus*-Arten, welche Holznester, Kartonnester, Erdnester usw. bewohnen. Wir müssen also denselben psychischen Maßstab auch an die scheinbare Intelligenztätigkeit der ihre Larven als lebende Werkzeuge verwendenden Weberameisen legen: wir können in ihr nicht mehr sehen als eine bloße Instinktätigkeit.

Das experimentum crucis für diese Schlußfolgerung wäre mit jungen, soeben aus dem Kokon gezogenen Arbeiterinnen von *Oecophylla* anzustellen, die man von ihren Nestgenossen getrennt, zu einer „Autodidaktenkolonie“ vereinigt; dann gebe man ihnen Larven aus ihrem Neste und sehe zu, ob sie dieselben nicht gerade so als Werkzeuge beim Weben des Nestgespinnstes gebrauchen, wie ihre Artgenossen es tun; und doch konnten diese autodidaktischen *Oecophylla* noch gar keine „intelligente Kenntnis“ davon besitzen, daß ihre Larven überhaupt Spinnrüsen haben und wozu dieselben verwertbar sind.

Darin, daß die Sitte der „Weberameisen“ aus drei verschiedenen Gattungen, mittelst ihrer Larven die Nester zu spinnen, in ihrer gegenwärtigen Form auf einem erblichen Instinkte beruhe, glaube ich mich mit allen kritischen Myrmekologen und Zoologen einig. Doflein (1905 S. 507) berührt auch die Frage nach dem Ursprunge dieses merkwürdigen Instinktes und läßt dieselbe unentschieden. In der Tat ist die stammesgeschichtliche Entstehung und allmähliche Vervollkommnung des genannten Instinktes ein sehr schwieriges Problem. Ihn als eine „mechanisierte Verstandestätigkeit“ aufzufassen, wäre allerdings ein Widerspruch, da wir hiemit den Vorfahren der heutigen Weberameisen wesentlich höhere psychische Fähigkeiten zuschreiben würden als ihren Nachkommen. Aber wir stehen doch vor der Frage: Hatte die individuelle Lernfähigkeit und das sinnliche Gedächtnis der Ameisen einen wesentlichen Anteil an der Entwicklung dieses Instinktes oder nicht? Beruht die Ausbildung desselben auf „Vererbung erworbener Eigenschaften“ oder bloß auf „Auslese günstiger Keimvariationen?“ Vielleicht geben uns spätere Beobachtungen die Möglichkeit, diese Probleme einigermaßen zu beantworten. Für unsere gegenwärtige psychologische Beurteilung jenes Instinktes sind diese Fragen auch nur von untergeordneter Bedeutung. Es genügt uns, auch hier die richtige Mitte zwischen den zwei extremen psychologischen Auffassungen festzustellen: Bloße Reflexmaschinen können die Ameisen, welche ihre eigenen Larven als Werkzeuge gebrauchen, nicht sein. Für empfindungslose Maschinen läge überhaupt kein Grund vor, ihr beschädigtes Maschinenhaus wiederum zu reparieren, geschweige denn, eine

so sinnreiche Arbeitsteilung dabei zu verfolgen. Andererseits aber dürfen wir hier¹⁾ die Zweckmäßigkeit der instinktiven Tätigkeit der Weberameisen ebensowenig auf ein wirkliches Denkvermögen, auf „Intelligenz“ im eigentlichen Sinne des Wortes zurückführen, als es uns anderswo im Ameisenleben gestattet ist.

4. Die Instinktregulationen bei den Ameisen.

Hans Driesch¹⁾ hat als „Regulationsvermögen“ der Organismen deren Fähigkeit bezeichnet, „trotz anormaler auf sie einwirkender Umstände ihre normale Gestalt und Funktion zu wahren.“ Als eine der Äußerungen dieses Regulationsvermögens hat er ferner (S. 180) auch die regulatorische Modifikation der tierischen Bewegungen bezeichnet. Betrachten wir das letztere Regulationsvermögen von seiner psychischen Seite, so können wir von psychischen Regulationen zur Unterscheidung von den organischen Regulationen reden.

Das psychische Regulationsvermögen der Tiere ist sachlich gleichbedeutend mit dem psychischen Modifikationsvermögen. Es besagt die Fähigkeit der Tiere, ihre Tätigkeiten (die sich in Bewegungen äußern), den veränderten Umständen und Bedürfnissen anzupassen. Diese Anpassung erfolgt auf Grund der Sinneswahrnehmung und der Sinneserfahrung des Tieres. In dem X. Kapitel über die verschiedenen Formen des Lernens haben wir die betreffenden Erscheinungen bereits von ihrer psychologischen Seite betrachtet und auf ihre psychischen Faktoren zurückgeführt.

Wir wollen hier zur Ergänzung der Beweise für die psychischen Fähigkeiten der Ameisen noch einen Blick werfen auf die Instinktregulationen bei den Ameisen, d. h. auf die Modifikationen ihrer erblichen Instinkte unter dem Einfluß der Sinneswahrnehmung und der Sinneserfahrung des Individuums. Von einer erschöpfenden Übersicht der einschlägigen Tatsachen kann hier selbstverständlich keine Rede sein; wir müssen uns mit einigen Andeutungen begnügen.

Zahlreiche Instinktregulationen finden sich hauptsächlich in folgenden Gebieten des Ameisenlebens:

a) Im Nestbau der Ameisen. — Hieher gehört die zweckmäßige Anpassungsfähigkeit ein und derselben Ameisenart an verschiedene Bauarten, Nestplätze und Nestmaterialien. Ein klassisches Exempel hiefür bietet *Formica sanguinea*.²⁾ Ferner ist zu diesen Instinktregulationen zu rechnen die zweckmäßige Anpassung des Nestbaues der Ameisen an die verschiedenen Temperatur- und Witterungsverhältnisse; Beispiele hiefür bieten die „Saisonnester“ von *Formica sanguinea*, die je nach der Jahreszeit gewechselt werden; ferner die Modifikationen des Kuppelbaues der Nesthaufen von *F. rufa* usw. je nach der Trockenheit oder Feuchtigkeit des betreffenden Sommers, usw. Eine andere Quelle von Modifikation und Regulation des Nestbaues ist das Verhältnis der betreffenden Kolonie zu den sie umgebenden Feinden. Ein hübsches Beispiel hiefür berichtete Forel 1894;³⁾ eine von Algier nach Zürich gebrachte und dort ausgesetzte Kolonie von *Myrmecocystus altisquamis* verschloß ihre normaler Weise weiten Nestöffnungen infolge wiederholter Angriffe kleinerer Ameisen (*Lasius niger* etc.).

b) In der Brutpflege der Ameisen. — Aus diesem reichhaltigen Gebiete können nur wenige der hervorragendsten Beispiele von Instinktregulationen erwähnt werden. Hieher gehört die Nachzucht echter Weibchen aus jungen Larven, die sonst zu Arbeiterinnen erzogen worden wären. Die Veranlassung hiezu kann entweder durch den Tod der alten Königin gegeben werden: so in einem meiner Beobachtungsnester von *Formica truncicola* 1907;⁴⁾ oder durch eine vorübergegangene starke Sterblichkeit

¹⁾ Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre, Leipzig 1905, S. 177.

²⁾ Siehe hierüber 59, 2. Aufl. S. 74—81. Über eine unter Asphaltplatte sich ansiedelnde *truncicola*-Kolonie ebenda S. 78 ff.

³⁾ Les Formicides de la Province d'Oran p. 8; siehe auch 59, 2. Aufl. S. 80 ff.

⁴⁾ Vgl. 162 S. 328.

unter den Arbeiterinnen der Kolonie; so in einem meiner Beobachtungsnester von *F. sanguinea* 1898.¹⁾ Ferner rechne ich hierher die Heranzüchtung von bereits erwachsenen Arbeiterinnen zu eierlegenden Ersatzköniginnen in Beobachtungsnestern von *Polyergus rufescens* (mit *F. rufibarbis* als Sklaven) und von *F. rufibarbis* (selbständige Kolonie) in den Jahren 1904—5.²⁾ Ferner dürfen wir wohl zu diesen Instinktregulationen auch die Pseudogynenerziehung bei *Formica sanguinea* und anderen *Formica*-Arten rechnen, welche durch die Erziehung von Larven der *Lomechusini* in den betreffenden Ameisennestern veranlaßt wird (46, 131, 136). Daß die Entwicklung der Pseudogynen auf einer positiven Modifikation des Brutpflegeinstinktes der Ameisen beruht, nicht bloß auf einer Vernachlässigung (kümmerlichen Ernährung) von weiblichen Larven,³⁾ wird namentlich durch jene seltenen pseudogynenhaltigen Kolonien bestätigt, welche durch die Erziehung sehr großer Pseudogynen (Makropseudogynen) zur Erziehung echter geflügelter Weibchen von zweierlei Formen (schmalrückige, langflügelige Normalform und breitrückige, kurzflügelige anormale Form) zurückkehren. Hierher gehören z. B. die Kolonie No. 21 meiner *sanguinea*-Statistik von Exaten und die Kolonie No. 5 der *sanguinea*-Statistik von Luxemburg.⁴⁾ Während jene Modifikation des Brutpflegeinstinktes, welche zur Erziehung der gewöhnlichen Pseudogynen (der Mikro- und Mesopseudogynen) führt, eher eine Aberration (Verirrung) des normalen Brutpflegeinstinktes darstellt, ist jene Instinktmodifikation, welche auf dem Umwege der Makropseudogynenerziehung zur Erzeugung echter Weibchen zurückkehrt, als eine Regulation des Brutpflegeinstinktes aufzufassen.

c) In dem Verhalten der Ameisen gegenüber ihren „Gästen“. — Diese Beispiele sind sehr zahlreich und manche derselben wurden schon in früheren Kapiteln (namentlich bei den verschiedenen Formen des Lernens) erwähnt. Hierher gehören:

e¹. Jene Fälle unter den „internationalen Beziehungen“ der echten Ameisengäste, in denen die Ameisen einen anfangs feindlich behandelten fremden Gast infolge der angenehmen Sinneserfahrungen, die sie an ihm machen, als echten Gast kennen lernen und pflegen.

e². Jene Fälle, in denen ein für gewöhnlich indifferent geduldeter Gast von seinen eigenen normalen Wirten feindlich verfolgt wird infolge der Erfahrungen, die sie beim Fange einer verwandten Gastart gemacht haben (z. B. *Dinarda*-Verfolgung bei *Formica sanguinea*, oben S. 42, 101, 104, 113).

e³. Das friedliche und gastliche Verhalten der „Sklaven“ (Hilfsameisen) in den gemischten *Formica*-Kolonien gegenüber den echten Gästen ihrer „Herren“, während sie in ihren eigenen Kolonien diese Gäste nicht aufnehmen oder wenigstens nicht andauernd pflegen. Ein klassisches Beispiel hierfür ist die gastliche Behandlung von *Lomechusa strumosa* durch *F. fusca* oder *rufibarbis* in den *sanguinea*-Kolonien (24; 162 S. 269); hierher gehört auch die Pflege von *Lomechusa* durch *F. fusca* in den *rufa-fusca*-Kolonien (162 S. 270).

e⁴. Das friedliche und gastliche Verhalten der „Herren“ in den gemischten *Formica*-Kolonien gegenüber den echten Gästen ihrer „Sklaven“ (Hilfsameisen), während sie dieselben Gäste sonst töten und auffressen würden. Hierher gehört die Aufnahme von *Atemeles emarginatus* in den *sanguinea-fusca*-Kolonien (oben S. 116), besonders aber in den *pratensis-fusca*- und *rufa-fusca*-Kolonien, wo seine Aufnahme nur der Anwesenheit der Hilfsameisen zuzuschreiben ist (oben S. 119 ff. und 162 S. 260 ff.). Wie in e³ das instinktive Verhalten der Hilfsameisen demjenigen ihrer Herren sich „akkommodiert“, so hier umgekehrt das instinktive Verhalten der Herren demjenigen ihrer Hilfsameisen.

¹⁾ 59, 2. Aufl. S. 53.

²⁾ 147 S. 67 ff. Nähere Details werden gegeben werden im III. Teil der Arbeit „Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg“ (Arch. Imestr. Instit. Gr. Ducal Luxembourg 1909).

³⁾ Wheeler hat letztere Vermutung 1907 aufgestellt (The Polymorphism of ants, p. 34). Vgl. auch biolog. Zentralblatt 1908 S. 71 Anm. und 162 S. 329. Wheeler (p. 90) bemerkt, daß meine Hypothese der Pseudogynenerziehung „a splendid example of regulation“ bilden würde. Ferner spricht er sich daselbst für die Existenz psychischer Regulationen in der Brutpflege der sozialen Insekten aus.

⁴⁾ Die näheren Belege werden gegeben werden im III. Teil der „Ameisen von Luxemburg.“

e⁵. Die Verwandlung der freundschaftlichen Behandlung eines echten Gastes in eine feindliche nach Ankuft der Königin im betreffenden Neste. Ein klassisches Beispiel einer solchen Instinktregulation bei *F. fusca* zeigte sich in einer natürlichen Adoptionskolonie *ruja-fusca* 1906. Hier wurden die eigenen echten Gäste der Sklavenart (*Atemeles emarginatus*) nach Ankuft der *ruja*-Königin durch die *fusca* verfolgt und getötet, während sie in einem Kontrollneste aus derselben Kolonie, das keine Königin enthielt, mehrere Monate lang gepflegt wurden (162, S. 263 ff.).

Diese Beispiele von „Instinktregulationen“ bei den Ameisen bestätigen unsere schon früher gezogene Schlußfolgerung, daß die Ameisen keine Reflexmaschinen sind, sondern ihre angeborenen Instinkte unter dem Einflusse der Sinneswahrnehmung und der Sinneserfahrung in mannigfacher Weise zu modifizieren und zu regulieren vermögen. Diese Erscheinungen mit der Vulgarpsychologie als Äußerungen einer „Ameisenintelligenz“ zu deuten, wäre dagegen eine willkürliche, kritiklose Vermenschlichung des Tierlebens.

Die Annahme eines sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögens der Tiere, das sich nicht zu einer intelligenten Überlegung zu erheben vermag, erklärt die Tatsachen des Ameisenlebens nicht bloß einfacher, sondern auch zutreffender, während die Voraussetzung eines intelligenten Schlußvermögens der Tiere gerade bei manchen hierher gehörigen Erscheinungen zu unlösbaren Widersprüchen führt.¹⁾ Die psychisch hochbegabten *Formica*-Arten retten, wie bereits oben erwähnt wurde, bei Störung ihrer Kolonie auch die Larven von *Atemeles* und *Lomechusa*, und zwar, wie ich durch viele Beobachtungen festgestellt habe, sogar regelmäßig vor ihren eigenen Larven und Puppen. Und doch sind jene Käferlarven die schlimmsten Feinde der Ameisen, indem sie die Eier und jungen Larven ihrer Wirte zu Tausenden auffressen und überdies in den betreffenden Kolonien schließlich die Entwicklung einer krüppelhaften Arbeiterform — der sogenannten Pseudogynen — veranlassen, wodurch allmählich der Untergang jener Kolonien herbeigeführt wird. Bei Annahme einer Tierintelligenz müßten die Ameisen einerseits ein wirkliches Verständnis dafür besitzen, daß aus diesen Larven einst Käfer werden, deren Beleckung eine hohe Annehmlichkeit für sie bietet; andererseits sind sie aber wieder so dumm, daß sie noch nicht bemerkt haben, die Käferlarven müßten nach ihrer Einbettung zur Verpuppung in Ruhe gelassen und nicht aus der Erde hervorgeholt werden, wie die einen festen Kokon spinnenden Ameisenlarven! Einerseits müßten sie ferner ein „volles Verständnis“ dafür besitzen, daß von dem Wohle ihrer eigenen Brut das Wohl und die Existenz ihrer Kolonie abhängt; sie müßten daher jene Käferlarven als die schlimmsten Feinde ihrer Gesellschaft, als „staatsgefährlich“ im schlimmsten Sinne des Wortes, erkennen und als solche mindestens „verbannen“, wenn nicht auffressen; aber sie sind trotzdem andererseits so dumm, daß sie seit Jahrtausenden dieser Kuckucksbrut die aufmerksamste Pflege widmen und auf ihre Rettung noch eifriger „bedacht sind“, als auf diejenige ihrer eigenen Larven und Puppen! — Wer über derartige Widersprüche sich im Interesse einer „Tierintelligenz“ hinwegzusetzen vermag, tue es; ich kann es nicht. Ich wähle daher eine andere Erklärung, welche keine Widersprüche enthält: Die Ameisen besitzen keine Intelligenz, sondern bloß ein sinnliches Erkenntnis- und Strebevermögen; daher folgen sie den sinnlichen Eindrücken ohne Bewußtsein des Zweckes der betreffenden Handlungsweise.

Hier zeigt sich klar, wie unhaltbar der von mancher Seite erhobene Einwand ist, ein Naturforscher könne nicht wissen, ob das Tier bei irgend einer Tätigkeit mit oder ohne Bewußtsein des Zweckes vorgegangen sei, und er dürfe daher auf eine psychologische Analyse des Vorganges sich gar nicht einlassen. Wenn der Naturforscher wirklich nichts wissen könnte, was er nicht durch unmittelbare Beobachtung sieht, so wäre jener Einwand allerdings berechtigt; aber dieses Prinzip ist völlig falsch. Die Naturforschung ist

¹⁾ Vgl. hierüber 59 S. 107 ff. (2. Aufl. S. 123 ff.), wo dieser Beweis auch für die Adoptionsinstinkte höherer Tiere erbracht worden ist.

kein bloßes Tatsachenmagazin; daher kann und muß sie aus den der Beobachtung zugänglichen Erscheinungen auch auf die Ursachen derselben schließen, um dadurch zur Kenntnis der letzteren zu gelangen. Wenn man dieses Verfahren auf dem Gebiete der vergleichenden Psychologie als „nicht wissenschaftlich“ ablehnen wollte, würde man eine ganz unbegreifliche Inkonsequenz begehen; denn auf anderen naturwissenschaftlichen Gebieten ist man bekanntlich nicht so zurückhaltend: die gesamte Entwicklungstheorie sowie alle einzelnen entwicklungstheoretischen Erklärungsversuche beruhen auf eben diesem Schlußverfahren. Wer in der vergleichenden Psychologie auf dasselbe Verzicht leisten will, der darf es auch in der vergleichenden Morphologie, Embryologie usw. nicht anwenden, ohne sich selber das Fundament seiner ganzen Beweisführung zu entziehen.

Ich schließe daher die vorliegende kritische Untersuchung über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen mit folgendem Satze, der im Obigen hinreichend begründet sein dürfte:

Die Ameisen sind weder intelligente Miniaturmenschen noch bloße Reflexmaschinen. Sie sind mit dem Vermögen der sinnlichen Empfindung und willkürlichen Bewegung ausgestattete Wesen, deren sinnliche Triebe (Instinkte) durch sinnliche Wahrnehmungen und Empfindungszustände, sowie zum Teil auch durch den Einfluß früher gemachter Erfahrungen (Gedächtnis) in mannigfaltiger Weise modifiziert werden können. Diese Auffassung des Ameisenlebens stimmt mit den biologischen Tatsachen völlig überein und schreibt diesen Tieren weder zu viel noch zu wenig psychische Begabung zu. Diese Auffassung hat auch den großen Vorteil, daß sie auf die höheren Tiere ebenfalls anwendbar ist und daher eine einheitliche Tierpsychologie bietet; man braucht dann nicht die psychischen Lebensäußerungen der Ameisen und der höheren Tiere mit einem a priori verschiedenen Maßstabe zu messen, eine Inkonsequenz, die wegen der tatsächlichen Ähnlichkeit jener Erscheinungen bei den Ameisen und bei den höheren Tieren völlig unhaltbar ist.¹⁾ Wenn auch bei den höheren Wirbeltieren die Fähigkeit, auf dem Wege der Sinneserfahrung zu lernen, vollkommener entwickelt ist als bei den Ameisen, so birgt doch erst die Seele des Menschen „etwas absolut Neues, der Tierseele Fremdes“ in sich,²⁾ das nicht als eine höhere Entwicklungsstufe des schon im Tiere Vorhandenen aufgefaßt werden kann. Und dieses Neue ist die Fähigkeit der Abstraktion, des logischen Denkens.

Auf sogenannte entwicklungstheoretische Postulate wird man sich gegenüber den obigen Ausführungen nicht berufen können; denn es gibt für einen Naturforscher keine anderen Postulate, als jene, die sich aus den Tatsachen auf dem Wege einer streng logischen Schlußfolgerung ergeben. Daß eine Entwicklung der Arten und der Instinkte innerhalb gewisser Grenzen stattgefunden habe, halte auch ich auf Grund der Tatsachen für sehr wahrscheinlich. Aber über die Grenzen und die Ursachen jener Entwicklung sind wir bei dem gegenwärtigen Stande der Forschung noch zu sehr im unsichern, als daß man auf diesem Gebiete „Postulate“ aufstellen dürfte, durch die man einer vorurteilsfreien Erklärung der Tatsachen Zwang antut und zugleich andere Naturforscher auf dogmatischem Wege zwingen will, jenen voreilig aufgestellten Postulaten sich bedingungslos zu unterwerfen. Was aus meinen tierpsychologischen Studien für oder gegen die Entwicklungstheorie folgt, ist mir völlig einerlei. Ich betrachte weder die Bestätigung noch die Widerlegung der deszendenztheoretischen Hypothesen als das Ziel meiner diesbezüglichen Forschungen, sondern suche, hievon unbeeinflußt, die einfachste, natürlichste und ungezwungenste Erklärung für die betreffenden biologischen Tatsachen zu finden. Wo die Resultate dieser Studien

¹⁾ Vgl. hierüber 58, 3. Aufl., 7. Kap.,

²⁾ Eduard Hitzig, Welt und Gehirn, 1905, S. 59. Die Erfahrungsschlüsse, welche Hitzig daselbst den höheren Tieren zuschreibt, beruhen, wie aus seinen Ausführungen hervorgeht, nur auf dem sinnlichen Assoziationsvermögen, nicht auf intelligentem Denkvermögen.

wirklich für die Entwicklungstheorie sprechen, und so weit sie für dieselbe sprechen, habe ich dies stets anerkannt.¹⁾

Dafür, daß es gegenwärtig noch Arten gebe, die in der Stammesentwicklung begriffen sind, sprach ich mich 1901 aus (118) auf Grund meiner Beobachtungen an den *Dinarda*-Formen. Eine relativ rezente stammesgeschichtliche Umwandlung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste glaubte ich 1904 (145) in der Gattung *Doryloxenus* nachweisen zu können. Weitere Beispiele rezenter Artenbildung bei Myrmekophilen und Termitophilen behandelte ich 1906 (154). Daß die „Anpassungscharaktere“ der Ameisengäste und Termitengäste (11, 38, 41, 42, 51, 60, 76, 85, 95, 114, 130, 135, 138 etc.) als das Produkt einer natürlichen Stammesentwicklung zu erklären seien, schien mir eine notwendige Folgerung aus ihrer biologischen Bedeutung. Besonders eingehend wurden hiebei die dem echten Gastverhältnisse (Symphilie) zugrunde liegenden Exsudatorgane und Exsudatgewebe berücksichtigt (134). Die Entwicklung der biologisch-morphologischen Anpasstypen, des *Symphilentypus*, des *Mimicrytypus* und des *Trutztypus* (siehe oben, S. 44 ff. und 53 ff.) schien mir die Annahme verschiedener, in verschiedener Weise zusammenwirkender innerer und äußerer Faktoren zu verlangen. Daß namentlich beim *Symphilentypus* die Naturselektion für sich allein ungenügend sei, wurde schon 1897 (60) hervorgehoben. 1899 (95 S. 123 ff.), 1901 (118 S. 737 ff.) und 1903 (134 S. 306 ff.) wurden diese Anschauungen näher ausgeführt und begründet. Für die Entwicklung des echten Gastverhältnisses (Symphilie) glaubte ich eine besondere Form der aktiven Selektion, die *Amikalselektion* (118 S. 739) aufstellen zu müssen. Dieselbe umfaßt die speziellen Symphilieinstinkte der Ameisen, welche als Differenzierungen des Brutpflegeinstinktes entstanden sind und auf die Zucht und Pflege bestimmter echter Gäste sich beziehen, z. B. die *Lomechusa*-Zucht bei *Formica sanguinea*, die Zucht von *Atemeles emarginatus* durch *F. fusca*, von *paradoxus* durch *rufibarbis* usw. Vielfach sind diese Gastpflegeinstinkte für die Erhaltung der Wirtsart indifferent, in den ebenerwähnten Beispielen jedoch direkt nachteilig: hier züchten die Ameisen in ihren echten Gästen tatsächlich ihre schlimmsten Feinde! Diese Tatsache erscheint mir auch heute noch unvereinbar sowohl mit der Annahme einer „Tierintelligenz“ wie mit der „Allmacht der Naturzüchtung“.

Die für eine Stammesentwicklung der Ameisengäste und Termitengäste sprechenden Gründe sind in meinem Buche „Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie“ in dem Kapitel „Konstanztheorie oder Deszendenztheorie?“ (133; 143 [2. Aufl.], 9. Kap.; 157 [3. Aufl.] 10. Kap.) zusammenfassend behandelt. Auch von solchen Kritikern, die zu meinen „metaphysischen Gegnern“ zählen, ist der Wert dieser Ausführungen für eine kritische Deszendenztheorie anerkannt worden. Auf dem Gebiete der Entwicklung der Instinkte wurde namentlich in den letzten Jahren die Entwicklung der Sklaverei und des sozialen Parasitismus bei den Ameisen von mir erörtert (146; 157, 10. Kap.; 162). Am Schlusse der letztgenannten Arbeit wird man meine gegenwärtige, von der früheren etwas verschiedene Ansicht dargelegt finden. Die hypothetische Entwicklung der Sklaverei ist jedenfalls eines der interessantesten, wengleich der schwierigsten Kapitel in der Ameisenbiologie.

¹⁾ Die in der ersten Auflage von 1899 (95 S. 122—124) hier folgenden Ausführungen sind in folgenden Punkten zu berichtigen. Nach A. H a n d l i r s c h (Die fossilen Insekten, Leipzig 1906—1908) sind die echten Termiten geologisch mit Sicherheit erst aus dem Tertiär nachgewiesen. Immerhin spricht ihre Verwandtschaft mit den altertümlichen Blattoidea dafür, daß die Ordnung der Termiten (Isoptera) geologisch älter ist als die Familie der Ameisen unter den Hymenoptera. Daß die Termitophilie bei Coleopteren und Dipteren geologisch älter ist als die Myrmekophilie, laßt sich direkt nicht nachweisen, wird jedoch nahegelegt durch die sehr tiefgreifenden Umwandlungen mancher Termitophilen (physogastre Aleocharinen, Termitoxeniidae, Thaumatoxeniidae). [*Termitoxenia* ist 95 S. 123, Anm. 2 irrtümlich unter die physogastren Aleocharinen gestellt worden, denen sie im Habitus täuschend gleicht. Siehe über *Termitoxenia*: 113, 119, 124, 134, 137, 157 S. 385.] Die interessante Konvergenzerscheinung, daß bei den termitophilen Aphodiinen der Gattungen *Chaetopisthes* und *Corythoderus* gelbe oder rotgelbe Haarbüschel, analog denjenigen von *Lomechusa* und *Paussus* unter den Myrmekophilen, auftreten (95, S. 123; *Chaetopisthes gibbiger* ist ein *Corythoderus*, siehe 99) hat sich seither bestätigt. Dieselbe Konvergenz besteht auch zwischen dem Exsudatgewebe (Drüsengewebe) von *Chaetopisthes* und *Paussus* (134).

Die Vorträge über Entwicklungstheorie, welche ich im Februar 1907 in Berlin hielt,¹⁾ beschäftigten sich zum großen Teile mit der Stammesentwicklung der Ameisengäste und Termitengäste, der Sklaverei bei den Ameisen usw. Die schroffen Gegensätze, die bei der Diskussion zwischen manchen Opponenten und mir zu Tage gefördert wurden, betrafen nicht jenes wissenschaftliche Spezialgebiet, das dabei kaum gestreift wurde, sondern hauptsächlich die Verschiedenheiten unserer Weltanschauung; auf diese brauche ich hier nicht zurückzukommen. Daß die stets wiederholte Behauptung, meine Stellungnahme in naturwissenschaftlichen und philosophischen Fragen sei durch „theologische Gründe“ diktiert, auch auf dem Gebiete der vergleichenden Psychologie nicht zutrifft, dürfte durch die vorliegende Schrift zur Genüge gezeigt worden sein.

XII. Kapitel.

Die Pfade der neueren Tierpsychologie.

Es dürfte zum Schluß von Interesse sein, noch einen Blick zu werfen auf die Pfade, welche die Tierpsychologie seit 1899 eingeschlagen hat. Welche dieser Pfade führen aufwärts, welche führen als Irrpfade abwärts oder enden schließlich in einer Sackgasse?

1. Aufwärts, zu immer reicherer Kenntnis führt ohne Zweifel jener Pfad der vergleichenden Tierpsychologie, der auf Beobachtung und Experiment gestützt, unter richtiger Anwendung des Analogieschlusses die tierischen Tätigkeiten einer kritischen psychologischen Analyse unterwirft. Zur Nervenphysiologie steht diese Methode der Tierpsychologie nicht in feindlichem Gegensatze, sondern sie bedient sich namentlich im experimentellen Teile der Untersuchung²⁾ auch der physiologischen Methoden: in ihrem Ziele geht sie jedoch über letztere hinaus, indem sie das Seelenleben des Tieres als einheitliches Ganzes zu erforschen sucht und den Grad seiner Vollkommenheit vergleichend prüft. Zu demselben Zwecke bedient sie sich auch der vergleichenden Anatomie des Nervensystems sowohl bei den höheren wie bei den niederen Tieren.³⁾ Als Vertreter dieser Form der modernen Tierpsychologie haben wir in vorliegender Schrift Wundt, Lloyd Morgan, Thorndike, Stumpf, Pfungst usw. kennen gelernt.⁴⁾ Diese Forschungsmethode sucht namentlich die verschiedenen Formen des „Lernens“ auf ihre wahren psychischen Faktoren zurückzuführen, wie es im X. Kapitel der vorliegenden Studie sowohl bezüglich der Ameisen als der höheren Wirbeltiere gezeigt wurde. Dem Grundsätze folgend: wir dürfen den Tieren keine höheren psychischen

¹⁾ Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin. Ausführlicher Bericht über die im Februar 1907 gehaltenen Vorträge und über den Diskussionsabend. Freiburg i. B. 1907.

²⁾ Über die verschiedenen Formen des Experiments vgl. Ed. Claparède, Die Methoden der Tierpsychologie (Umschau, 1908 No. 26 u. 27).

³⁾ Die Bedeutung des Neencephalons für die Entwicklung der psychischen Fähigkeiten bei den Wirbeltieren ist namentlich von L. Edinger nachdrücklich betont worden in: „Prinzipielles zur Tierseelenkunde“ (Umschau, 1908, No. 24, S. 461 ff.). Ähnliches gilt auch für die Corpora pedunculata (Beihirn) bei den Ameisen und anderen Insekten (58, 3. Aufl. 7. Kap.). Wenn Edinger (S. 466) glaubt, bei den Vögeln träten „gewisse Zeichen wirklicher Intelligenz“ auf, so kann ich ihm nicht beistimmen; denn die von ihm erwähnten Beispiele sind durch die zweite Form des selbständigen Lernens (Lernen durch Sinneserfahrung, assoziatives Gedächtnis) vollständig erklärlich und erfordern kein formelles Schlußvermögen von Seite des Tieres.

⁴⁾ Auch Fr. Lucas hat in seinem hier mehrfach zitierten Buche „Die Psychologie der niedersten Tiere“ (1905) die psychologische Analyse der tierischen Lebensäußerungen mit der physiologischen in richtiger Weise verbunden, wenn ich auch in manchen Einzelausführungen nicht mit ihm übereinstimme. Vielleicht würden die ihm unbekannt gebliebenen Versuche von Jennings über die Bewegungen der niedersten Tiere (1904) ihn dazu veranlaßt haben, die ersten Spuren einfacher psychischer Qualitäten nicht erst bei den höheren Coelenteraten anzunehmen. Wenn die „method of trial and error“ Lloyd Morgans schon bei den Infusorien nachweisbar ist, müssen wir wohl bereits diesen die einfachsten psychischen Qualitäten zuerkennen. (Siehe Jennings, Behavior of lower Organisms 1904, p. 237 ff.).

Fähigkeiten zuschreiben, als sie nachweisbar äußern — kamen die Hauptvertreter dieser Forschungsmethode, ganz unabhängig von sogenannten Weltanschauungsfragen, zu dem Ergebnisse, daß auch bei den höheren Wirbeltieren das Lernen nur auf den Assoziationsgesetzen der Sinneserfahrung beruht, nicht auf begrifflichem Denken.¹⁾ Erst beim Menschen tritt das letztere Element hinzu, das begriffliche Schlußvermögen, welches wir als Intelligenz im eigentlichen Sinne, d. h. als Einsicht in die Beziehungen der Dinge zueinander bezeichnen.

2. Ein anderer Pfad der Tierpsychologie ist jener, den die sogen. Vulgärpsychologie²⁾ verfolgt. Daß derselbe in wissenschaftlicher Beziehung nicht aufwärts sondern abwärts — zur naiven Vermenschlichung des Tierlebens — führt, liegt auf der Hand. Ohne auf eine kritische Analyse der psychischen Faktoren eingehen zu können oder zu wollen, vermenschlicht die Vulgärpsychologie das Tierleben in willkürlicher Weise, indem sie den Analogieschluß kritiklos anwendet, um den tierischen Tätigkeiten menschliche Gedanken und Motive unterzuschieben. Nachdem der Beobachter sich selber in das Tier hineingedacht hat, ist es ihm selbstverständlich nicht schwer, seine eigenen Gedanken als „Tiergedanken“ aus ihm wieder herauszulesen. Daß diese Vulgärpsychologie auch heute noch zahlreiche Vertreter zählt und fernerhin zählen wird, kann nicht befremden; denn sein eigenes Spiegelbild im Tiere zu sehen, ist viel leichter als dasselbe kritisch zu analysieren. Daher werden auch fürderhin die „denkenden Ameisen“ ebensowenig aussterben, trotz des kritischen Urteils der Myrmekologen, als die „denkenden Gäule“ trotz des Gutachtens von Stumpf und der Untersuchungen von Pfungst aussterben werden. Wie früher von Alfred Brehm und Ludwig Büchner so wird jetzt von Wilhelm Bölsche und anderen Vertretern der Vulgärpsychologie die kritiklose Vermenschlichung des Tierlebens als „die wahre moderne Tierpsychologie“ angepriesen und in den weitesten Kreisen verbreitet, die das ganz unterhaltend finden, zumal wenn dabei auch die „Tiermoral“ als Vorbild der Menschenmoral zur Geltung kommt.³⁾ Wer sich dieser Vulgärpsychologie nicht anschließen will, gilt als Anhänger der mittelalterlichen Scholastik, die das Tier aus theologischen Gründen zu einer bloßen Maschine degradiert habe. Zu der Kritiklosigkeit der Forschungsmethode gesellt sich hiedurch bei den Vertretern der Vulgärpsychologie auch eine entsprechende Kritiklosigkeit des historischen Urteils; denn gerade die scholastische Philosophie hat von jeher anerkannt, daß das Seelenleben der Tiere viele gemeinsame Elemente mit demjenigen des Menschen aufweise; darin aber, daß sie dem Tiere kein begriffliches Denken und was auf demselben beruht, zuerkennen will, stimmt sie mit den berufensten Vertretern der modernen experimentellen Psychologie überein.

3. In gerade entgegengesetzter Richtung von der Vulgärpsychologie verläuft ein anderer, dritter Pfad der vergleichenden Psychologie, nämlich der Pfad der mechanistischen Tierpsychologie, welche das ganze psychische Leben des Tieres in eine bloße Summe von „Reflexen“ auflösen will. Diese mechanistische Psychologie ist sorgfältig zu unterscheiden von der Nervenphysiologie. Letztere hat Dankenswertes geleistet in der Erforschung der Reflexe, die den niederen tierischen und menschlichen Seelentätigkeiten zugrunde liegen und gleichsam deren erstes Rohmaterial bilden; sie berührt sich dadurch innig mit der obenerwähnten experimentellen Psychologie. Die Verdienste der Nervenphysiologie

¹⁾ Daß bei den höheren Wirbeltieren ein Rest von psychischen Äußerungen bleibe, der nicht durch die Gesetze der Assoziation, sondern bloß durch die Annahme eines Denkvermögens der Tiere erklärlich sei, wurde von O. zur Straßen (Die neuere Tierpsychologie, Leipzig 1907, S. 8) zwar behauptet, aber nicht bewiesen. Ich bin mit Wundt, Lloyd Morgan, Claparède und anderen Vertretern der kritischen Tierpsychologie der Ansicht, daß der obige Rest nicht existiere. Vgl. oben im X. Kap. dieser Schrift S. 135. Lloyd Morgan selbst, der 1894 noch an einen derartigen Rest glaubte, hat sich später (Introd. to comp. Psychol. 2. Ed. 1903, p. 307) gegen die Annahme desselben auf Grund seiner fortgeschrittenen tierpsychologischen Studien ausgesprochen. Siehe auch 58, 3. Aufl. S. 225 ff.

²⁾ Dieser Name stammt von Wilhelm Wundt, nicht von mir.

³⁾ Vgl. hierzu beispielsweise die von W. Bölsche am 18. Febr. 1907 zu Berlin gehaltene Diskussionsrede in meiner Schrift „Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin“ (1907) S. 76.

um die Förderung unserer Kenntnis der tierischen Lebensäußerungen erkenne ich daher vollkommen an. Anders aber verhält es sich mit der mechanistischen Psychologie; indem sie nur den mechanischen Reiz und die physiologische Reaktion auf denselben als die einzigen „wissenschaftlich erkennbaren“ Elemente in den sogenannten psychischen Lebensäußerungen anerkennen will, setzt sie die physikochemischen Faktoren an die Stelle der psychischen und führt daher folgerichtig zur Leugnung aller Psychologie. Es ist ein Pfad, der in einer Sackgasse endet.

Die mechanistische Psychologie hat ihre Geschichte, und wir wollen hier ihre Entwicklung in den wichtigsten Hauptzügen verfolgen, soweit sie für die moderne Tierpsychologie von Bedeutung ist. Begründet wurde sie auf diesem Gebiete im innigen Anschluß an jene Reflexphysiologie, welche die Lebensäußerungen der niederen Tiere erforscht. Hier gestaltete sie sich zur Tropismentheorie, die namentlich durch Max Verworn theoretisch ausgebaut wurde. Auf dem untersten Grenzgebiete des tierischen und pflanzlichen Lebens hatte und hat die Tropismentheorie ohne Zweifel ihre wissenschaftliche Berechtigung, und sie erzielte hier auch schöne Ergebnisse durch die Untersuchungen Engelmanns und anderer Forscher, welche die Reizbewegungen der niedersten Organismen und deren Gesetze feststellten. Aber schon im Reiche der Protozoen und der niedersten Metazoen blieb es zweifelhaft, ob eine mechanische Tropismentheorie überhaupt ausreiche zur Erklärung der Tatsachen. A. Binet¹⁾ und neuerdings besonders H. J. Jennings²⁾ haben schwerwiegende Einwände gegen dieselbe erhoben. Von einer einfachen mechanischen Erklärung der betreffenden Reaktionsbewegungen durch die äußeren Reize, wie sie von der Tropismentheorie ausgedacht worden war, kann nach Jennings keine Rede sein; schon bei den niedersten Tieren glaubt er die „method of trial and error“ (Lloyd Morgan) zu finden, welche das Lernvermögen der Tiere auf Grund der Sinneserfahrung darstellt.³⁾

Bald ging man zur Ausdehnung der Tropismentheorie auf die Psychologie der Insekten über. J. a. c. L. o. e. b.⁴⁾ glaubte 1899, die wichtigsten Instinkte von Raupen, Schmeißfliegenlarven, Motten usw. auf bloße Heliotropismen, Chemotropismen etc. zurückführen zu können. Damit war eine neue „mechanische Instinkttheorie“ gegründet. Dieselbe erwies sich aber als so unzulänglich und den tatsächlichen Instinktäußerungen widersprechend, daß sie als völlig mißlungen bezeichnet werden muß.⁵⁾ A. B. e. t. h. e.⁶⁾ hatte schon 1898 denselben Versuch einer rein mechanischen Instinkttheorie gemacht durch seine Reflextheorie des Ameisen- und Bienenlebens. Die Unhaltbarkeit dieser Theorie wurde von mir im Biologischen Zentralblatt 1898⁷⁾ und eingehender in der ersten Auflage der vorliegenden Schrift 1899 (95) nachgewiesen. Ebenso erging es der neuen Reflextheorie in ihrer Anwendung auf das Bienenleben durch die Kritiken von Buttler-Reepen, Forel und Kathariner.⁸⁾ Die rein physiologische Reflexklärung hatte bei dem Instinktleben jener Insekten tatsächlich versagt.

1) La vie psychique des Microorganismes. Deutsche Übersetzung der 2. Aufl. durch W. Medicus, Halle 1902.

2) Contributions to the study of the behavior of lower Organisms, Carnegie Institution of Washington 1904: Modifiability in behavior I. (Journ. Experimental Zoology II. No. 4, 1905); II. (Ibidem III. No. 3, 1906).

3) Vgl. hierüber Jennings, Contributions, 1904, p. 250: „This method of trial and error, which forms the most essential feature of the behavior of these lower organisms, is in complete contrast with the tropism schema, which has long been supposed to express the essential characteristics of their behavior.“ Über die „method of trial and error“ bei den höheren Tieren siehe oben, Kap. X. S. 107.

4) Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Tiere. Leipzig 1899.

5) Zur Kritik derselben siehe Wasmann, Einige Bemerkungen zur vergleichenden Psychologie und Sinnesphysiologie (Biolog. Zentralbl. 1900 No. 10, S. 341 ff.); ferner 58, 3. Aufl. S. 146 ff.

6) Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Bonn 1898 (Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. 70).

7) No. 15. S. 577 ff.: „Eine neue Reflextheorie des Ameisenlebens.“

8) Siehe die Zitate oben in der Einleitung S. 4.

Hierauf schlugen Beer, Beth e und v. Uexküll 1899¹⁾ eine neue „objektivierende Nomenklatur“ in der vergleichenden Sinnesphysiologie vor, um dieselbe von den subjektiven psychologischen Ausdrücken wie „Empfindung“ usw. zu reinigen. Gegen die Notwendigkeit und Nützlichkeit jener neuen Terminologie wurden von verschiedenen Seiten alsbald Einwendungen erhoben, z. B. von W. A. Nagel²⁾ und mir.³⁾ Daraufhin erklärte sich endlich v. Uexküll⁴⁾ 1900 in seinem und seiner Kollegen Namen über den eigentlichen Zweck jener Nomenklaturreform: zwischen Sinnesphysiologie und Psychologie sollte nicht bloß das Tischtuch zerschnitten werden, sondern es sollte fernerhin nur noch die Sinnesphysiologie als „wissenschaftliche Tierpsychologie“ gelten!

Ich hatte 1899 (95 S. 79, siehe oben S. 96) gegenüber H. E. Ziegler darauf aufmerksam gemacht, das Prinzip, ein Naturforscher könne nicht wissen, ob ein Tier mit Bewußtsein handle oder nicht, müsse folgerichtig auch auf die einfachen psychischen Elemente der Sinneswahrnehmung und Empfindung des Tieres ausgedehnt werden, die man ebensowenig direkt „sehen“ könne wie das Bewußtsein; wenn daher jenes Prinzip richtig wäre, so könnte es für den Naturforscher überhaupt keine Tierpsychologie mehr geben. Hieran knüpft v. Uexküll an und sagt offen heraus: „Diese Schlußfolgerung haben wir denn auch gezogen und verlangen, genau wie Wasmann das ausdrückt, daß man nicht mehr von Tierpsychologie, sondern bloß von Nervenphysiologie rede.“ (S. 498). Er leugnete hiemit einfachhin die Möglichkeit einer vergleichenden Psychologie, indem er die Verwendung des Analogieschlusses als Erkenntnisquelle der tierischen Tätigkeiten ganz verwarf. Dieser Auffassung schloß sich dann auch Beth e⁵⁾ 1900 ausdrücklich an, entgegen seiner früheren richtigeren Ansicht.⁶⁾ Hiemit war für ihn die Frage nach der Existenz „psychischer Qualitäten“ bei den Ameisen ebenso wie bei allen anderen Tieren selbstverständlich erledigt, weil sie gegenstandslos geworden war.

Die Gründe, welche v. Uexküll für die Unmöglichkeit einer vergleichenden Psychologie geltend gemacht hatte, wurden von mir bald darauf⁷⁾ einer sorgfältigen Prüfung unterzogen und als unhaltbar nachgewiesen. Nicht davon, daß die Nervenphysiologie die Tierpsychologie ersetzen soll, sondern nur aus dem einheitlichen Zusammenwirken beider ist ein wahrer Fortschritt unserer wissenschaftlichen Erkenntnis zu erwarten. Diese Ansicht wurde auch von Forel, Butt el-Reepen, Claparède und anderen Tierpsychologen geteilt, wemgleich ihr „metaphysischer Standpunkt“ von dem meinigen in anderen Punkten abwich. Darin, daß die vergleichende Psychologie auf Grund des Analogieschlusses aufrecht erhalten werden müsse, stimmten sie mir bei. Der ausschließlich physiologische Standpunkt führt — konsequent durchgeführt — in der Tat nicht bloß zum Ruin der Tierpsychologie, sondern jeder Psychologie. Auch dies sollte sich in dem weiteren Verlaufe jenes Pfades noch zeigen.

Wie stand es denn mit der sogenannten „Intelligenz“ der höheren Tiere? Durfte auch bei ihnen von „psychischen Fähigkeiten“ nicht mehr die Rede sein? Aber wie war dann die „Kontinuität der geistigen Entwicklung im Tierreich“ zu retten, die von der Amöbe hinauf bis zum Menschen führte? Was sollte aus diesem „Postulate“ der monistischen Entwicklungstheorie werden, wenn die wissenschaftliche Tierpsychologie lediglich auf die Nervenphysiologie sich beschränken und dadurch zu einer mechanistischen „Reflexpsychologie“, zu einer *Contradictio in adjecto*, sich gestalten mußte? Wo sollte diese „allerneueste Tierpsychologie“ schließlich münden, wenn nicht in dem Versuche,

¹⁾ Im Zentralblatt f. Physiologie XXI. No. 6, S. 137 ff. und im Biologischen Zentralblatt XIX No. 15, S. 517 ff.

²⁾ Im Zool. Zentralbl. VI. 1899, No. 18—19 S. 609 ff. und im Zentralbl. f. Physiolog. 1899, Heft 12.

³⁾ Im Biol. Zentralbl. 1900, No. 10, S. 346 ff.

⁴⁾ Über die Stellung der vergleichenden Physiologie zur Hypothese von der Tierseele (Biol. Zentralbl. XX. 1900, No. 15, S. 497—502).

⁵⁾ Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen, Bonn 1900 (Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 79) S. 45.

⁶⁾ Siehe oben S. 7.

⁷⁾ Nervenphysiologie und Tierpsychologie (Biol. Zentralbl. 1901, No. 1, S. 23—31); siehe auch 58, 3. Aufl. 11. Kap.

auch den Menschen zu einer bloßen Reflexmaschine, ohne „psychisches Leben“, zu degradieren?

Man war diesem Ziele schon seit längerer Zeit nicht so fern, als es vielleicht scheinen könnte. Bereits 1892 hatte H. E. Ziegler¹⁾ die Begriffe Instinkt und Intelligenz in einer Weise bestimmt, welche den Weg zur Elimination des Psychischen ebnete. Instinkt sollte nur „kombinierte Reflextätigkeit“ sein, Verstand dagegen die „Lernfähigkeit“ bedeuten. Von einer psychologischen Analyse des letzteren Begriffes konnte keine Rede sein, da wir nach Ziegler nicht wissen können, ob ein Tier mit Bewußtsein handelt oder nicht. Die Anwendung des Analogieschlusses war also im Prinzip schon verworfen; es blieben nur noch die äußeren Merkmale des „Ererbtheins“ oder „Erlerntseins“ übrig. 1900²⁾ wiederholte Ziegler nochmals diese Auffassung. Die ererbten Fähigkeiten beruhen auf „kleronomen“, die erworbenen auf „embiontischen“ Bahnen, womit die deutschen Worte nur in griechische verwandelt wurden. Auf kleronomer Basis beruhen Reflex und Instinkt, auf embiontischer dagegen Merkfähigkeit, Gedächtnis und Verstand. Eine wirkliche psychologische Unterscheidung der letzteren Begriffe wäre nur möglich gewesen auf Grund der von Ziegler bereits preisgegebenen psychologischen Begriffsanalyse. Auch in seinen neuesten Ausführungen von 1907³⁾ äußerte sich Ziegler nochmals gegen die Verwendung des Analogieschlusses in der Tierpsychologie; nicht auf „Vorgänge der inneren Erfahrung“, sondern lediglich auf „objektiv feststellbare Merkmale“ solle man die Unterscheidung von Instinkt und Verstand begründen (S. 253). „Alle individuell erlernten Fähigkeiten gehören in das Gebiet des Verstandes, im Gegensatz zu den ererbten Fähigkeiten, welche die Instinkte bilden“ (S. 254). Die sämtlichen verschiedenen Formen des Lernens, welche psychologisch unter einander durchaus verschieden sind,⁴⁾ werden hiemit ohne jede Kritik als gleichwertig behandelt und auf den „Verstand“ bezogen. Wir sind damit bereits bei einer Definition des Verstandes angelangt, die bereits keinen psychologischen Inhalt mehr besitzt; denn daß „Verstand“ eigentlich „Einsicht“ oder „Schlußvermögen“ bedeute, wissen wir ja nur aus der Analogie mit unserem Verstande. Nachdem so das psychische Element aus dem Begriffe des Tierverstandes glücklich beseitigt war, blieb nur noch übrig, dasselbe auch aus dem Begriffe des Menschenverstandes zu beseitigen.

Der Begriff des „Psychischen“ oder „Seelischen“ hatte übrigens längst schon in der neueren Tierpsychologie, ja auch in der menschlichen Psychologie, viel von dem Inhalte eingebüßt, den er früher besaß; er war zu einem leeren Worte geworden. Von einer „psychischen Einheit“ wollte man vielfach, sowohl im Menschen wie im Tiere, nur insofern noch etwas wissen, als sie die Summe der psychischen Tätigkeiten bezeichnet; ein eigenes „psychisches Prinzip“ als reale Einheit und Substrat jener Tätigkeiten anzunehmen, galt bereits als verpönt. Wir besitzen daher schon lange jene „Seelenlehre ohne Seele“, welche Bussé⁵⁾ so vortrefflich gekennzeichnet hat. Wenn aber die psychischen Tätigkeiten nicht aus einem eigenen psychischen Prinzip hervorgehen, sondern bloße Begleiterscheinungen der Nervenprozesse sind, oder wie die monistische Identitätstheorie⁶⁾ von Fechner, Forel usw. annimmt, nur die „subjektive Innenseite“ eben dieser physiologischen Prozesse darstellen, welche ihrerseits auf rein

¹⁾ Über den Begriff des Instinktes. (Verhandl. deutsch. Zool. Gesellschaft 1892, S. 122—136).

²⁾ Theoretisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie (Biol. Zentralbl. XX No. 1, S. 5 ff.).

³⁾ Was ist ein Instinkt? (Zool. Anzeig. XXXII, No. 8, S. 251—256). Meine Auffassung des Instinktes als einer erblichen zweckmäßigen Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögens steht derjenigen Dahls jedenfalls näher als jener Zieglers. Vgl. Dahl, Was ist ein Instinkt? (Zool. Anzeig. XXXII, No. 1, 1907, S. 4—9). Siehe auch: Dahl, Noch einmal über den Instinkt (Ebenda, No. 4, 1908, S. 120 ff.), wo er die neueste Tierpsychologie zur Srrassens einer Kritik unterzieht.

⁴⁾ Siehe oben das X. Kap. bes. S. 134 ff.

⁵⁾ L. Bussé, Geist und Körper, Seele und Leib. Leipzig 1903, S. 322 ff.; vgl. auch C. Gutberlet, Der Kampf um die Seele, 2. Aufl. Manz 1903.

⁶⁾ Zur Kritik derselben siehe C. Stumpf, Leib und Seele, 2. Aufl. Leipzig 1903; L. Bussé, Geist und Körper, S. 101 ff.; 58 3. Aufl. 12. Kap.

mechanische Vorgänge in den Nervenzellen und Nervenbahnen sich reduzieren — wozu sollte man dann überhaupt noch ein „psychisches Element“ in der vergleichenden Psychologie beibehalten? Durch die „Schattentheorie“, wie C. Stumpf die monistische Zweiseitentheorie treffend bezeichnet, ist das Psychische ja ohnehin schon zu einem leeren Schatten der physiko-chemischen Gehirnprozesse geworden. Sollte daraus nicht die Folgerung gezogen werden, daß man das Psychische als überflüssigen Ballast gänzlich über Bord werfen dürfe?

Dieser letzte Schritt ist denn auch durch Prof. O. zur Strassen in einem Vortrage angebahnt worden, den er am 20. Sept. 1907 auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Dresden ¹⁾ über „die neuere Tierpsychologie“ hielt. Er verdient daher hier unsere besondere Aufmerksamkeit.

Von dem „Prinzip der Sparsamkeit“ ausgehend, nach welchem wir keine anderen Faktoren annehmen dürfen als jene, die zur Erklärung der Erscheinungen genügen, fragt er, ob unser Weltbild nicht vielleicht die „Belastung“ durch einen psychischen Faktor ganz entbehren könne (S. 9). Er stellt es sodann als Programm der „allerneuesten Tierpsychologie“ hin, den Beweis zu führen, „daß das Erscheinungsgebiet der tierischen Handlungen aus anorganischen Prozessen hervorgehen, und ohne jeden Boden der physiko-chemischen Kausalität verlassen zu haben, sich bis zu seinen höchsten Formen hinauf entwickeln konnte“ (S. 10). Wenn dies gelingen sollte, dann wäre der psychische Faktor aus unserem Weltbilde gänzlich ausgeschaltet.

Allerdings könnte man gegen diese Beweisführung wichtige Bedenken erheben. Falls sich auch nachweisen lassen sollte, daß bei allen tierischen Tätigkeiten, von den niedersten bis zu den höchsten, physiko-chemische Faktoren mitbeteiligt seien, so wäre doch damit der Beweis für die Entbehrlichkeit des psychischen Faktors noch nicht erbracht; dazu wäre erforderlich, daß jene sämtlichen Erscheinungen ihre erschöpfende, adäquate Erklärung in den physiko-chemischen Ursachen finden, und zwar nicht bloß nach ihrer physiologischen, sondern auch nach ihrer psychischen Seite. Bisher hielt man den letzteren Beweis schon deshalb für unmöglich, weil die physiologische und die psychologische Betrachtungsweise zwar parallel gehen und sich vielfach berühren, aber niemals einander wirklich ersetzen können. „Nur ein ganz oberflächliches Denken kann eine Empfindung für eine physikalische Energieform halten“, so hatte v. Uexküll 1900 (S. 500) nicht mit Unrecht behauptet. zur Strassen dagegen stellt als Programm der neuesten Tierpsychologie hin, sämtliche psychische Erscheinungen — nicht bloß die Empfindung, sondern auch das Denken — restlos durch physiko-chemische Ursachen zu erklären. Sollte dieser Beweisführung nicht vielleicht schon von vornherein die uralte materialistische Begriffsverwechslung von Physischem und Psychischem zugrunde liegen? Oder sollte ihm ein Beweis wirklich gelungen sein, der allen seinen Vorgängern mißglückt war? Dann hätte er allerdings eine ganz außerordentliche Tat vollbracht, die einen Markstein nicht bloß in der Geschichte der Tierpsychologie, sondern der Psychologie überhaupt bilden würde; und dieser Markstein wäre zugleich — der Leichenstein der Psychologie!

In phylogenetischer Reihenfolge, von den niedersten Protozoen ausgehend (S. 10 ff.), sucht zur Strassen seinen angekündigten Beweis durchzuführen. Den Ausgangspunkt bildet die künstliche Nachahmung der Schaumstruktur des Protoplasmas (Bütschli, Rhumbler). Die Amöbe mit ihren Bewegungen wird daraufhin mit einem anorganischen Schaumtropfen als wesentlich gleichartig hingestellt, und der erste Ring der Beweiskette, der sich auf die Tropismen der Einzelligen bezieht, ist geschmiedet: wir haben es hier bloß mit chemisch-physikalischen Tätigkeiten zu tun. Mit wunderbarer Leichtigkeit wird dabei nicht bloß die Zweckmäßigkeit der Reizbewegungen der Urtiere diesem Schema angepaßt, sondern auch die Modifikation derselben durch die „Stimmungen“ des Tieres (Jennings). Herrn zur Strassen ist es einfach „klar“, daß dies alles durch bloße chemische und strukturelle Veränderungen im Tierkörper erklärlich sei; die

¹⁾ Verhandlungen 1907, I, S. 141—175. Separ. Leipzig 1907. Ich zitiere nach dem Separatdruck.

Amöben konnten daher „ohne teleologische Beihilfe aus Anorganischem entstehen“ mit allen ihren Lebenserscheinungen. Wem dies nicht „klar“ geworden ist, der wird allerdings hier schon klaffende Sprünge in der Beweisführung finden, die durch kühne Behauptungen überbrückt werden.

Zur Strassen geht hierauf zu den *Metazoen* über (S. 15 ff.). Wir finden bei ihnen mannigfaltige „Verbesserungen in anatomisch-physiologischer Hinsicht“ im Vergleich mit den Amöben und deren Reizbewegungen, Verbesserungen, die jedoch nur dem Grade nach über die letzteren hinausführen. Ein Skeptiker könnte hier allerdings die Frage aufwerfen, ob das Auftreten eines Nervensystems nicht bloß eine quantitative, sondern auch eine qualitative Verbesserung bedeute. z. St. dagegen ist der Ansicht, daß wir für die instinktiven Tätigkeiten der Metazoen ebensowenig eines „psychischen Faktors“ bedürfen wie für die Reizbewegungen der Protozoen. Bei der nach Tracht suchenden Honigbiene wie bei dem nach Beute jagenden Raubtier brauchen wir nach ihm ebensowenig ein „Hungergefühl“ oder eine „Vorstellung der Beute“ usw. anzunehmen. Werden die Retinazellen eines Rehens von dem Bilde eines Feindes belichtet, so flieht das Reh, nicht weil es „erschrickt“, sondern weil es auf physiko-chemischem Wege zu einer rein mechanischen Fluchtreaktion gezwungen wird. Auch die Instinktätigkeiten der Ameisen werden hier — ganz wie ehemals bei Bethe — auf rein reflektorischem Wege zu erklären versucht. Was zur Kritik dieser Methode in der vorliegenden Schrift bemerkt wurde, gilt daher auch gegen z. Str., dessen Verfahren nur durch größere Konsequenz in der Anwendung auf sämtliche Tiere von jenem Bethe's sich unterscheidet.

Zwei Gesichtspunkte sind es vornehmlich, welche z. Str. seine rein mechanistische Beweisführung sehr erleichtern: erstens das „Schrotflintenprinzip“ und zweitens das Prinzip der „Stimmungsänderungen“ im Tiere. Das Schrotflintenprinzip ist sachlich nichts anderes als das, was Lloyd Morgan „the method of trial and error“ nannte (siehe oben S. 107 bei der zweiten Form des Lernens); es ist ursprünglich ein psychologisches Prinzip, das mit einer bloßen Reflextheorie im Widerspruch steht. Bei z. Str. dagegen tritt es in wesentlich anderer, rein mechanistischer Bedeutung auf: von zahlreichen Schrotkörnern einer Flintenladung, die in einer Richtung abgeschossen wird, kann wohl das eine oder das andere zufällig das Ziel treffen, und so solle es auch mit der Zweckmäßigkeit der instinktiven Bewegungen der Tiere bestellt sein. Wenn der Verfasser vorher bewiesen hätte, daß die Tiere nichts weiter als (von der „Natur“?) geladene Schrotflinten seien, so würde er wirklich durch das Schrotflintenprinzip zeigen können, daß die instinktiven Prozesse ebenso rein mechanisch verlaufen wie die Explosion einer Schrotladung und die Zerstreuung der Schrotkörner in der Luft. Da aber jener Beweis fehlt, so kann die stets wiederholte Berufung auf die Schrotflinte (S. 11, 16, 18, 23, 28 usw.) nur als ein Versuch aufgefaßt werden, auf dem Wege eines bloßen Vergleichs über die Unzulänglichkeiten einer rein mechanistischen Erklärung der Instinktätigkeiten hinwegzutäuschen.

Ähnlich verhält es sich auch mit dem Prinzip der „Stimmungsänderungen“ im Tiere, auf das z. Str. sich ebenfalls fortwährend beruft. Sonst verstand man darunter ein psychologisches Prinzip, nämlich den Wechsel des Gefühlszustandes (der Lust- und Unlustgefühle) unter dem Einflusse innerer und äußerer Bedingungen. Bei z. Str. dagegen hat auch dieses Prinzip einen rein mechanistischen Inhalt bekommen. Schon bei der Amöbe treffen wir solche „Stimmungsänderungen“, und hier sollen sie nur aus physiko-chemischen Zustandsänderungen bestehen; bei den Metazoen seien die Stimmungsänderungen allerdings ungemein zahlreicher und mannigfaltiger, aber auch hier sollen sie keinen „psychischen Faktor“ enthalten. So wird denn durch die Schlagwörter „Stimmungsänderungen“, „komplizierte Stimbarkeit“ usw. in überraschend einfacher Weise vieles „erklärt“, wofür man früher den psychischen Faktor der Lust- und Unlustgefühle nicht entbehren zu können glaubte. Analysiert man die einzelnen Beispiele, so zeigt sich allerdings, daß es sich um eine recht inhaltleere und gezwungene *Scheinerklärung* handelt. Da wird uns z. B. (S. 17—18) eine Ameise vorgeführt, in deren Nervensystem „irgendwo“ durch die Einwirkung eines „Fußgeruches“ eine „besondere Stimmung“ erzeugt wurde; wird aber dann in die so „gestimmten“ Ganglienzellen gleich darauf ein neuer Reizvorgang, der durch den „Krallengeruch“ entsteht,

hineingeleitet, so resultiert ein Nervenprozeß, „der nach gewissen Umschaltungen (!) das Vorwärtsgen (der Ameise) bewirkt.“ „Empfängt sie jedoch die beiderlei Gerüche in umgekehrter Reihenfolge (!), so könnte diese neue Kombination von Stimmung und Reiz bewirken, daß die Ameise stehen bleibt und sich im Kreise dreht (!?), bis nach dem Schrotflintenprinzip (!) die richtige Fährte gefunden ist.“ Bethe's Reflex-theorie des Ameisenlebens ist hier noch übertroffen! — Ich muß allerdings gestehen, derartige Erklärungen scheinen mir ein leeres Spiel mit schönen Worten, welches wie eine Ironie auf die „neueste Tierpsychologie“ klingt! Da bleiben wir doch lieber bei unserer kritischen Analyse der tierpsychologischen Tatsachen, welche den physiologischen und den psychologischen Elementen der Erscheinungen in gleicher Weise gerecht zu werden versucht, ohne durch gelehrt klingende physiologische Ausdrücke eine mechanistische Scheinerklärung vorzutäuschen, welche, wenn sie überhaupt einen Sinn haben soll, doch nur eine durchsichtige Umschreibung der alten psychologischen Erklärung ist, die man eben dadurch ausgeschaltet zu haben vermeint.

Diesem Beweisverfahren der „neuesten Tierpsychologie“ kann selbstverständlich keine tierpsychologische Erscheinung widerstehen. So sehen wir denn weiterhin, wie z. Str. (S. 20) in „unbeirrbarer Sparsamkeit“ die „kritische Sonde“ auch an das Lernen aus Erfahrung legt, und zwar zuerst an die „überlegungslose, gesetzmäßige Assoziation“, um sie ebenfalls auf physiko-chemische Faktoren restlos zurückzuführen. Als erstes Beispiel wählt er eine Ameise, die Beute gefunden hat. Durch den „eintretenden Belastungsreiz“ wird sie „derart gestimmt“, daß sie „auf ihre eigene Hinspur gegensinnig reagieren, d. h. von Krallengeruch zu Fußgeruch fortschreitend nach Hause laufen muß“(!). Bei ihrem nächsten Ausgang kehrt dann die glückliche Jägerin, „aus ihrer Erfahrung lernend“ zur Stelle ihres früheren Erfolges zurück. „reagiert also abermals positiv auf ihre eigene Fährte“, während eine andere Ameise, die früher ermüdet heimgekehrt war, unterdessen zu Hause bleibt. Wie ist dieser Unterschied in der Handlungsweise beider Ameisen zu erklären? — „Wir wissen sogleich die Antwort: Stimmbarkheit! Wird das beladene und hierdurch gestimmte Tier im Nest seiner Bürde ledig, so schlägt auf diesen neuen Reiz (?) die Stimmung seines Nervensystems derartig um, daß die Geruchsform der eigenen Fährte als richtender Reiz empfangen wird (!). Die minder glückliche Genossin aber läuft ungereizt über ihre Spur hinweg oder wird wohl gar auf Grund einer anderen Stimmung negativ von ihr fortgetrieben (!).¹⁾ In alledem ist für Lust und Unlust und sonstige psychische Faktoren durchaus kein Raum.“

In der Tat ist in einer solchen Erklärung kein Raum mehr für „psychische Faktoren“. Mir scheint aber auch, daß für eine solche „Erklärung“ kein Raum sein kann in einer wissenschaftlichen Tierpsychologie; denn die ganze Erklärung beschränkt sich auf ein willkürliches Spiel mit Worten wie „Stimmbarkheit“ usw. Sie ersetzt bloß die alten psychologischen Ausdrücke durch neue physiologische und erweckt dadurch die Täuschung, der ganze Vorgang sei hiemit rein physiologisch oder „physiko-chemisch“ erklärt.

„Nachdem die erste Probe so spielend leicht gelungen ist.“ schreitet zur Str. zur „mechanistischen Deutung“ anderer „komplizierterer“ Fälle fort, zu der Biene, die Honig an einem Fenster gefunden und später zu eben diesem Fenster wieder zurückkehrt usw. Wir brauchen auf diese Erklärungsversuche nicht weiter einzugehen, da sie alle an derselben „spielenden Leichtigkeit“ leiden wie der obige. So lassen sich allerdings alle Erscheinungen des Lernens der Tiere durch Sinneserfahrung auf bloße physiko-chemische Ursachen „zwanglos zurückführen“.

Die nächsthöhere Stufe der psychischen Tätigkeiten bildet die Begriffsbildung und Abstraktion, für deren Erklärung die „Assoziationsmechanismen“ nicht mehr ausreichen. Ihnen wendet sich z. Str. jetzt zu (S. 26 ff.). Er spricht von „begriffsbildenden Tieren“, weil eine Biene nach mehr-

¹⁾ Nach meiner eingehenden Kritik der Bethe'schen Polarisations- und Belastungshypothese halte ich es für vollkommen überflüssig, hier nochmals die handgreifliche Unhaltbarkeit derartiger Erklärungsversuche im einzelnen darzulegen. Siehe oben S. 24 und 32.

facher Erfahrung „das für ein offenes Fenster Wesentliche“ herauszufinden vermag, oder weil ein Vogel die als giftig erfahrene Raupenart künftig von anderen Arten unterscheiden lernt. Daß jedoch hier weder Abstraktion noch Begriffsbildung von Seite des Tieres anzunehmen ist, wurde seitens der kritischen Tierpsychologie von Reimarus bis Wundt und Lloyd Morgan schon oft genug hervorgehoben: man darf nicht allgemeine Begriffe mit bloßen Ähnlichkeitsassoziationen verwechseln.¹⁾ Letztere genügen vollständig zur Erklärung der obigen tierpsychologischen Erscheinungen; deshalb dürfen wir nach dem „Prinzip der Sparsamkeit“ den Tieren überhaupt kein „Abstraktionsvermögen“ zuschreiben. Dies wäre hier die richtige Anwendung jenes Prinzips gewesen. z. Str. dagegen wirft statt dessen die Frage auf: „Muß Abstraktion notwendig ein psychischer Denkprozeß sein?“ und er beantwortet dieselbe mit: „Ganz und gar nicht!“ Unter „Abstraktion“ versteht er aber hier, wie aus seinen Beispielen hervorgeht, etwas was gar keine Abstraktion ist, nämlich die Entstehung eines fälschlich „allgemein“ genannten Sinnesbildes durch die wiederholte Sinneserfahrung des Tieres. Dadurch bestätigt er also nur, daß das vorgebliche Abstraktionsvermögen beim Tiere zum assoziativen Lernen ohne Abstraktion gehört. Aber dafür, daß die wirkliche Abstraktion (die allgemeine Begriffsbildung) kein psychischer Denkprozeß sei, hat er keinerlei Beweis erbracht, und noch viel weniger hat er bewiesen, daß die einschlägigen Vorgänge sich auf rein physiko-chemischem Wege erklären lassen. Dasselbe gilt auch für das „Sammeln des Erfahrungsschatzes“ beim Tiere, welches hauptsächlich mittelst des Spielinstinktes nach dem „Prinzip der Schrotflinte“ erfolgen soll (S. 28). Auch hier kann weder von Abstraktion seitens der Tiere die Rede sein noch von einer rein mechanistischen Deutung der betreffenden Tatsachen. Die sich hier berührenden Extreme sind beide gleich irrtümlich.

Hierauf geht z. Str. zu jenen Erscheinungen des Tierlebens über, die er früher „in wohlbewußter Ungenauigkeit“ als *i n t e l l i g e n t e* bezeichnet hatte und sucht auch sie „auf mechanistisch-physiologische Geschehensgründe“ zurückzuführen (S. 29 ff.). Die hiefür von ihm gewählten Beispiele aus dem Tierleben gehen jedoch nicht über die Grenze dessen hinaus, was die Sinneserfahrung zu leisten vermag; es handelt sich also gar nicht um intelligente Tätigkeiten im eigentlichen psychologischen Sinne. z. Str. selbst meint, eine Intelligenz wie die hier beschriebene würde nichts anderes sein als „eine höhere Form der Ähnlichkeitsassoziation“, und darin hat er recht. Es ist übrigens erfreulich zu sehen, wie (S. 32) auch der Affe, der vom Baume herunterklettern will, durch die Anwendung des Prinzips der „Stimmungskomplexe“ sich zu einer physiko-chemischen Maschine degradieren läßt; die Konsequenz der Beweisführung ist löblich, da sie nicht bei den Ameisen und anderen vergleichsweise „niederen Tieren“ Halt macht. Nur ist hier die Begriffsverwirrung noch eine etwas größere; denn während der Verfasser einerseits den ganzen Reaktionsvorgang auch beim Affen ohne jedes psychische Element erklären will, so redet er doch andererseits von einer „durch Abstraktion in allgemeine Form gebrachten Stimmungsgruppenfolge“: er vermenschlicht in demselben Atemzuge das Tier, während er es nach dem „Prinzip der Sparsamkeit“ mechanisieren will.

Jetzt kommt die interessanteste und entscheidendste Episode in der Entwicklung dieser „allerneuesten Tierpsychologie“, nämlich ihre Anwendung auf den Menschen. Folgen wir auch hier dem Verfasser. Vorerst faßt er die Früchte seiner bisherigen „Beweisführung“ kurz zusammen (S. 32 ff.):

„Hiermit stehen wir an der jenseitigen Grenze der Tierpsychologie. Wir sind aus dem Reiche der physiko-chemischen Vorgänge ohne Sprung hineingelangt und haben in dem durchmessenen Gebiete nichts gefunden, was einer physiko-chemischen Auflösung prinzipiell widerstanden hätte. Spontanbewegung, Reizbarkeit und Stimmbarkeit, auf denen die angeborenen Instinkte beruhen, nicht minder die Arten des Lernens aus individueller Erfahrung: „Assoziation“ und „Abstraktion“ und endlich die „Intelligenz“ sind so, wie sie heute verlaufen, mechanistisch deutbar (!). Und da von der einfachsten Form des

¹⁾ Siehe hierüber 58, 3. Aufl. 5. Kap.: Die allgemeinen Sinnesbilder und das Abstraktionsvermögen. Siehe auch oben S. 89 und 112.

Verhaltens zur höchsten eine kontinuierliche Stufenfolge emporführt, so braucht auch in der Stammesgeschichte dieser Dinge nirgends ein Seitensprung auf teleologisches Gebiet vorausgesetzt zu werden. Dann leugnen wir nach dem Prinzip der Sparsamkeit, daß an der Kausalität des tierischen Verhaltens ein „psychischer Faktor“ beteiligt sei.“

Also aus der Tierpsychologie ist der psychische Faktor glücklich beseitigt. Ja noch mehr als das ist erreicht, ohne daß der Verfasser es beabsichtigte: auch alle psychischen Elemente sind aus der Tierpsychologie verschwunden! Denn wenn alle psychischen Erscheinungen restlos „mechanistisch deutbar“ sind, dann werden sie ja nur fälschlich noch für „psychisch“ gehalten; in Wirklichkeit sind sie — rein mechanisch. Diese Schlußfolgerung sei hiemit klar festgestellt; wenn der Verfasser sie einige Seiten später (S. 35) leugnet, so hat er damit eingestanden, daß sein ganzes Beweisverfahren falsch war: qui nimium probat, nihil probat.

Bisher war seine Beweisführung durch ihre Konsequenz wenigstens „prinzipiell unwiderstehlich“. Sie mußte notwendig zu einer vollständigen „physiko-chemischen Auflösung“ der ganzen Tierpsychologie führen; das war bei diesem Beweisverfahren gar nicht anders möglich, weil es durch Einführung neuer physiologischer Worte für alte psychologische Begriffe alles „mechanistisch zu deuten“ vermochte. Es wäre wirklich schade gewesen, wenn der Verfasser dieses Beweisverfahren nicht auch auf die menschliche Psychologie angewendet hätte, um es hier zu krönen oder — ad absurdum zu führen.

Die ganze bisherige Erörterung, so bemerkt z. Str., bliebe „ein Torso ohne Haupt“, wenn sie nicht auch auf den Menschen ausgedehnt würde. Sonst würde ja „die prinzipielle Vereinfachung des Weltbildes“ — d. h. die mechanistische Ausschaltung aller „psychischen Faktoren“ aus demselben — nicht erreicht. Leider fehlte dem Redner die Zeit zu dem Versuche, „intelligente Operationen des menschlichen Gehirns als ein Zusammenspiel von physikochemischen Faktoren erschöpfend darzustellen.“ Aber dessen bedarf es nach ihm gar nicht. Es genügt die Möglichkeit zu beweisen, „daß die dem tierischen Verhalten zugrunde liegenden Mechanismen eine derartig starke Steigerung ihrer Leistungsfähigkeit erfahren konnten, daß die Grenze gegen die menschliche Intelligenz verschwämme“; denn dann verbietet uns das Sparsamkeitsprinzip auch beim Menschen, einen „prinzipiell neuen Geschehensgrund“, d. h. einen psychischen Faktor, anzunehmen.

Also nicht auf den Beweis, daß das menschliche Geistesleben restlos durch mechanische Ursachen sich erklären lasse, kommt es hier an, sondern bloß darauf, die Grenze zwischen der sogen. tierischen Intelligenz und der menschlichen verschwimmen zu machen; alles übrige ergibt sich dann von selber. Dieser Verschwimmungsversuch wird hierauf unternommen (S. 33 ff.). „Die als tierische Intelligenz bezeichnete Auswahl der passendsten Erfahrungen“ soll „einer bedeutenden Weiterbildung auf mechanistisch-physiologischer Basis“ zugänglich gewesen sein. Das „intelligente Verfahren“ soll dadurch „an Kürze und Einfachheit“ gewonnen haben, daß der „Notlagereiz“ die neuen Eindrücke nicht „kunterbunt und scharenweise“ zitierte, „sondern von vornherein in einer beschränkten Auswahl relativ passender zu der entscheidenden Konfrontation.“ Ebenso konnte, um „unmittelbar das Einschnappen des Apparates herbeizuführen“, eine Erweiterung der Phantasietätigkeit „vorgesehen werden.“ So entstand ein „kleines Konsortium aktiv gewordener Erinnerungsbilder, das mit vereinten Kräften den nötigen Verwandtschaftsgrad zur Situation repräsentierte, d. h. den Mechanismus schließen und in die assoziierten Muskelkontraktionen übergehen würde“ usw.

Das Beweisverfahren ist hier das nämliche, das wir schon früher als unwiderstehlich kennen gelernt haben. Die psychischen Vorgänge werden durch physiologische Ausdrücke umschrieben, und damit sind die ehemaligen psychischen Erscheinungen rein mechanistisch „gedeutet“. Eine vergleichend psychologische Prüfung des menschlichen Denkens und der sogen. tierischen Intelligenz war bei diesem Verfahren von vornherein nicht zu erwarten; daher ist es auch selbstverständlich, daß keine wesentlichen Unterschiede zwischen beiden gefunden werden konnten; davon aber, daß auch die menschlichen Denk-

tätigkeiten von physiologischen Vorgängen begleitet sind, hatte man bereits längst Kenntnis. Das eigentümliche der Beweismethode an dieser Stelle besteht nur darin, daß die menschlichen Geistestätigkeiten, mit einem physiologischen Mäntelchen umkleidet, wie Puppen eines Marionettentheaters auf einen bestimmten „Notlagereiz“ hin rein mechanisch in Bewegung gesetzt werden; wird an diesem Faden gezogen, so „schnappt der Apparat ein“, der „Mechanismus ist geschlossen“ und — die Puppen tanzen!

Wenn demnach die Entwicklung des menschlichen Denkens aus den schon beim Tiere vorhandenen Assoziationsvorgängen sich so einfach mechanisch erklären läßt, so ist natürlich auch für die Entstehung der menschlichen Sprache aus der tierischen kein „psychisches Ursachenglied“ erforderlich. Desgleichen handelt es sich auch bei allen übrigen psychischen Unterschieden zwischen Tier und Mensch nur um eine „physikochemisch begreifliche Steigerungsmöglichkeit.“ Hieraus zieht dann z. Str. seinen bedeutungsvollen Schluß für die menschliche Psychologie (S. 35):

„So gilt denn bis zum Beweise des Gegenteils der Satz, daß auch die menschliche Intelligenz keinen psychischen Faktor enthält, und daß sie stammesgeschichtlich durch kontinuierliche Umbildung und Verfeinerung physikochemischer Nervenprozesse entstanden ist.“

Das ist also das Ende der „allerneuesten Tierpsychologie“: In der Ursachenkette auch der menschlichen Tätigkeiten findet sich kein psychisches Glied: Der Mensch ist also in seiner Handlungsweise eine bloße physikochemische Maschine! „L'homme machine“ von de Lanettrie ist hiemit in modernem Gewande wieder auf die Welt gekommen. Der Unterschied besteht nur darin, daß der Maschinenmensch von 1748 wahrscheinlich noch von Gott geschaffen und gelenkt wurde, während der Maschinenmensch von 1907 auch das nicht mehr nötig hat. Er ist durch rein mechanische Entwicklung aus einer „ewigen Materie“ entstanden und lenkt sich auch selber durch die Gesetze dieser Materie. Ist das nicht ganz konsequenter Materialismus?

Nein, ganz konsequent ist er nicht; denn zum Schlusse erhebt z. Str. selbst das Bedenken: „Das menschliche Bewußtsein ist aber doch da!“ Unsere Denktätigkeiten, ja sogar unsere Sinnesempfindungen sind uns doch tatsächlich bewußt. „Bewußtsein ist aber doch nichts Physikochemisches! Scheint es da nicht, als ob die ganze bisherige Anwendung der mechanistischen Hypothese auf den Menschen eben hierdurch ad absurdum geführt worden wäre?“

Es scheint nur so, versichert z. Str.: „Wir haben von einem psychischen Faktor gesprochen. Die Ursachen des Verhaltens, auch des menschlichen, sind für uns ausschließlich physikochemische.“ Die Existenz des menschlichen Bewußtseins wäre also nur dann „vernichtend für unsere Methodik, wenn es sicher wäre, daß das Bewußtsein auf den Verlauf des Verhaltens ursächlichen Einfluß nimmt. Davon ist, wie die Erfahreneren wissen (!), keine Rede. Die Mehrzahl der Psychologen leugnet vielmehr die Möglichkeit eines kausalen Zusammenhangs zwischen Bewußtsein und Bewegung. Das Psychische mit seinem wechselnden Gehalt gilt ihnen nur als ein „Parallelvorgang“ der das Verhalten allein bestimmenden Nervenprozesse, als ihre „subjektive Seite“, als „Zuschauer, der sich in den Gang der Dinge nicht einmischt und nicht mischen kann“. „In der Rolle eines wirkungslosen subjektiven Spiegels der physikochemischen Nervenprozesse aber fällt das Bewußtsein gänzlich aus dem Rahmen unserer kausalen Untersuchung und berührt ihre Resultate nicht.“ — Also der psychophysische Parallelismus soll die neueste Tierpsychologie vor dem Materialismus retten. Wir werden gleich sehen, ob es ihm gelingt oder nicht.

Die Beziehung der Bewußtseinsfrage zur Verhaltungslehre ist, wie z. Str. (S. 36) selbst bemerkt, eine enge und reich an Schwierigkeiten. Nehmen wir an, daß das Bewußtsein nur beim Menschen existiere, so kommen wir „in eine seltsame Situation“, wenn wir fragen, warum es existiert; denn das Bewußtsein ist ja für den Ablauf unserer Hirn- und Nervenprozesse „vollkommen unnütz und überflüssig (Ziehen)“. Daher läßt sich auch das Auftreten des Bewußtseins beim Menschen stammesgeschichtlich nicht begründen. Die „Gabe des Psychischen“ könnte daher dem Menschen „nur als ein zufälliger Fund in den Schoß gefallen (!), als Folge (?) von anatomischen oder funktionellen

Verbesserungen seines Nervensystems in die Erscheinung getreten sein.“ Aber auch hier „verschwimmt“, wie z. Str. weiter meint, die Grenze zwischen Mensch und Tier. Es ist gar nicht einzusehen, warum sich das Bewußtsein „gerade beim Menschen den physikochemischen Prozessen des Nervensystems neuerdings beigesellt haben sollte. Also drängt uns das Prinzip der Sparsamkeit (?) zu der Hypothese, daß das Bewußtsein kein menschlicher Spezialbesitz, sondern auch bei Tieren vorhanden sei.“ Freilich werde sich diese Hypothese nie beweisen lassen, weil das Bewußtsein eben etwas total Überflüssiges war; auch die Stelle „seines ersten Aufdämmerns in der Stammesgeschichte“ müsse unerforschbar bleiben.

Legen wir nun einmal die „kritische Sonde“ an diese Ausführungen des Verfassers und sehen wir zu, was sich aus denselben für seine „allerneueste Tierpsychologie“ ergibt.

Das Endresultat ist eine Reihe von unlösbaren Widersprüchen, welche die Unhaltbarkeit jener Theorie beweisen. Die Widersprüche sind zum Teil der Theorie zur Strassens eigentümlich, zum Teil kommen sie auf Rechnung des psychophysischen Parallelismus, der zur Rettung jener Theorie angerufen wurde.

Erster Widerspruch. — Der psychophysische Parallelismus leugnet nur die Kausalbeziehung zwischen Physischem und Psychischem, aber er leugnet nicht das Psychische; er will letzteres nur als Faktor, nicht aber als Element aus der tierischen und menschlichen Psychologie eliminieren. Wenn wir jedoch auf die Beweisführung zur Strassens zurückblicken (siehe oben S. 157—160), so finden wir, daß er überall bestrebt war, auch das psychische Element aus dem tierischen und menschlichen Verhalten auszuschalten, indem er die früher psychisch genannten Vorgänge völlig mechanistisch zu deuten suchte; in den Instinktätigkeiten, in den Assoziations- und Lernprozessen, ja sogar in den menschlichen Denkopoperationen sollte nichts sich finden, was nicht rein physikochemisch zugänglich. Nun sind aber alle „Bewußtseinserscheinungen“, die Lust- und Unlustgefühle usw., namentlich aber das Selbstbewußtsein des Menschen, nicht physikochemischer Natur, wie z. Str. am Schlusse seines Vortrages (S. 35) zugibt; trotzdem sollen diese psychischen Erscheinungen vorhanden sein, nicht bloß beim Menschen, sondern auch bei Tieren! Er führt daher hier die vorher von ihm aus der tierischen und menschlichen Psychologie hinausgeworfenen psychischen Elemente durch ein Hinterpförtchen wieder ein, um sich mit dem psychophysischen Parallelismus zu versöhnen.

Zweiter Widerspruch. — Auch in der vorgeblichen stammesgeschichtlichen Entwicklung des tierischen und menschlichen Verhaltens finden wir denselben Widerspruch. Einerseits will z. Str. dem psychophysischen Parallelismus beistimmen, der das Psychische als vollkommen überflüssig und wirkungslos für die physische Kausalreihe — und umgekehrt — erklärt; damit ist jegliche Begründung einer stammesgeschichtlichen Entwicklung des Psychischen im Anschluß an die physische Entwicklung unmöglich gemacht. Andererseits aber wird (S. 36) dennoch der Versuch unternommen, jenes „vollkommen überflüssige“ Auftreten des Psychischen als eine „Folge“ von anatomischen oder funktionellen Verbesserungen des Nervensystems“ hinzustellen. Wie kann das Auftreten des Psychischen überhaupt auch nur eine nebensächliche Folge von somatischen Veränderungen sein, wenn zwischen beiden gar keine kausale Beziehung besteht? Wie soll speziell die menschliche Intelligenz nach z. Str.'s Annahme (S. 35) „stammesgeschichtlich durch kontinuierliche Umbildung und Verfeinerung physiko-chemischer Nervenprozesse entstanden“ sein, wenn das bewußte Denken in sich selber nichts „physiko-chemisches“ ist und auch in keinerlei ursächlichem Zusammenhang mit dem physikochemischen Geschehen steht? Das sind doch offenbare Widersprüche, ja Unmöglichkeiten! Damit aber, daß man das erste Auftreten des Bewußtseins schon in die Tierreihe hinabverlegt, wird weder die Entstehung noch die Entwicklung desselben irgendwie „begreiflicher“ gemacht, sondern die stammesgeschichtliche Unerklärbarkeit dieses Vorganges nur noch erhöht. — Man gebe also entweder offen zu: das Auftreten und die Entwicklung des „Psychischen“ in der Tierreihe steht in unlösbarem Widerspruch mit den Prinzipien

der Selektionstheorie, nach welcher nur nützliche Eigenschaften sich erhalten und weiterentwickeln konnten; oder man gebe das Prinzip des psychophysischen Parallelismus auf, welcher das Psychische für vollkommen unnütz und belanglos für das tierische und menschliche Verhalten ausgibt.¹⁾ Übrigens vermögen weder die Selektionstheorie noch der Parallelismus der tatsächlichen Existenz des Psychischen gerecht zu werden.

Dritter Widerspruch. — z. Str. leugnet, auf den psychophysischen Parallelismus sich berufend, jegliche ursächliche Beziehung zwischen den Bewußtseinserscheinungen und den Handlungen des Menschen. Wir fragen demnach: welchen Einfluß hatte das bewußte Fühlen, Denken und Wollen des Redners auf den Vortrag über „Die neuere Tierpsychologie“, den er auf der Naturforscherversammlung zu Dresden gehalten und dann auch separat veröffentlicht hat? Gar keinen! Er hat seinen Vortrag abgefaßt, gehalten und drucken lassen ohne irgend eine ursächliche Beteiligung seines Bewußtseins! Es war nur eine Illusion, wenn die Zuhörer oder Leser glaubten, zur Strassens Theorie der allerneuesten Tierpsychologie sei ein Produkt des vernünftigen Denkens, der bewußten Geistestätigkeit ihres Verfassers; denn sie war in Wirklichkeit bloß ein Produkt verschiedener „physikochemischer Faktoren“ innerhalb und außerhalb seines Gehirns. Ebenso war es eine Illusion, wenn die Zuhörer oder Leser meinten, die Theorie des Verfassers sei ihnen infolge seines Vortrages zum Bewußtsein gekommen; denn das gesprochene oder geschriebene Wort konnte in dem Gehirne des Publikums nur physikochemische Prozesse verursachen; aber zwischen diesen Prozessen und dem bewußten Verständnis des Vortrages fehlte jeder ursächliche Zusammenhang!

Dieser dritte Widerspruch ist dem psychophysischen Parallelismus als solchem eigen und von Karl Stumpf²⁾ und neuerdings wiederum von Ludwig Busse³⁾ nachdrücklich hervorgehoben worden, um die Unhaltbarkeit des Parallelismus nachzuweisen. Wie die „Erfahreneren“ wissen,⁴⁾ gibt es verschiedene Formen des sogenannten metaphysischen Parallelismus; die einen tragen einen dualistischen, die anderen einen monistischen Charakter; in beiden wird entweder nur für die physischen Erscheinungen oder sowohl für die physischen wie für die psychischen eine eigene Kausalkette angenommen; aber an dem obigen Widerspruch leiden sie alle, weil sie jede Wechselwirkung zwischen physischer und psychischer Erscheinungskette leugnen.

Vielleicht wird man mir einwenden, dieser Widerspruch sei doch nur vorhanden bei den dualistischen Formen des Parallelismus, nicht aber bei der monistischen Identitätstheorie von Fechner, Spencer usw., welche das tatsächliche Zusammengehen zwischen den physischen und psychischen Erscheinungen dadurch zu erklären sucht, daß sie dieselben nur für zwei Seiten (Erscheinungsweisen) ein und derselben Realität ausgibt (Zweiseitentheorie).⁵⁾ Aber indem sie an die Stelle der Wechselwirkung zweier real verschiedener Erscheinungsketten die reale Identität beider setzt, beseitigt sie die Schwierigkeiten der Erklärung nicht, sondern erhöht dieselben nur. Wie kann ein und dieselbe Realität zugleich materiell und psychisch sein, je nachdem man sie von „außen“ oder von „innen“ betrachtet? Ist das nicht ein bloßes Spiel mit Worten, das einen innern Widerspruch zu verdecken sucht?

¹⁾ Vgl. hiezu auch die vortrefflichen Ausführungen bei Busse, Geist und Körper, S. 244—246 über das Verhältnis des psychophysischen Parallelismus zur Selektionstheorie. — Eigentlich hat auch z. Strassen selbst in seiner Schilderung der Vorteile, die den Tieren aus ihrer Lernfähigkeit usw. erwachsen (z. B. S. 26 ff.), den Parallelismus widerlegt. Daß er die betreffenden psychischen Fortschritte mit mechanistischen Worten umschreibt, ändert daran nichts.

²⁾ Leib und Seele, 2. Aufl. 1903, S. 19.

³⁾ Geist und Körper 1903 S. 247 ff. Siehe auch den ganzen Abschnitt S. 129—379. Auch A. Binet, l'Âme et le Corps (Paris 1907) S. 221 ff. hat sich gegen den Parallelismus ausgesprochen.

⁴⁾ Siehe Busse S. 63—118.

⁵⁾ Zur Kritik derselben siehe Stumpf, S. 15 ff. Ferner J. Bessmer, Gehirn und Seele (Stimmen aus Maria Laach, Bd. 66, 1904, Heft 4 und 5).

In der Tat führen alle Formen des monistischen Parallelismus entweder zum extremen Idealismus oder zum Materialismus, je nachdem die eine oder die andere der „beiden Seiten“ des „unbekannten wirklichen x “ als die eigentlich reale betrachtet wird, die andere dagegen nur als ihre nebensächliche Erscheinungsform. Zum extremen Idealismus hat sich der monistische Parallelismus bei Münsterberg im Anschluß an die Fichte'schen Spekulationen entwickelt; ferner auch bei Th. Ziehen,¹⁾ den zur Strassen (S. 26) für sich zitieren möchte. Bei Ziehen hat nur das Psychische erfahrungsmäßige Wirklichkeit, und wir kommen aus dem Bannkreise des Psychischen nicht heraus; etwas Physisches „objektiv“ zu erkennen, ist daher für uns unmöglich; damit wird aber der objektive Gehalt aller Naturwissenschaft hinfällig. Und doch sind es gerade Münsterberg und Ziehen, deren Parallelismus Bussé²⁾ als „materialistische Psychologie“ bezeichnet, weil er nur dem Namen nach parallelistisch, in Wirklichkeit aber materialistisch sei. Wundt³⁾ spricht sogar von einem „psychophysischen Materialismus“ bei den Anhängern der sensualistischen Psychologie, welche die höheren geistigen Vorgänge im Menschen nur als eine Summe von Empfindungen zu erklären versucht.

Mit viel größerem Rechte kann man jedenfalls von einer „materialistischen Psychologie“ reden bei jenen Vertretern der Identitätstheorie, bei denen nicht die psychische, sondern die physische „Seite“ der Erscheinungen die eigentlich wirkliche ist, und bei denen deshalb das Psychische zu einem bloßen „Epiphänomen“ des Physischen wird. Ziehen⁴⁾ bezeichnet die Identitätstheorie überhaupt als einen leeren „Scheinmonismus“, der den tatsächlichen Dualismus der Erscheinungen nur durch Vergleiche wie „Innen- und Außenseite“ ein und desselben „unbekannten x “ zu verschleiern suche. Dieser Schleier verhüllt umso düftiger die darunter steckende materialistische Auffassung, je mehr der reale Charakter der physischen Erscheinungsreihe betont wird, während man dem Psychischen nur die Rolle einer bedeutungslosen „subjektiven Spiegelung“ der materiellen Gehirnprozesse zuerkennen will. Diese Form der monistischen Identitätstheorie wird beispielsweise von Aug. Forel⁵⁾ vertreten, und auch zur Strassen bekennt sich nach dem Wortlaut seiner Äußerungen (S. 35) zu dieser Form des monistischen Parallelismus. Parallelistisch ist diese Auffassung nur insofern, als sie das Psychische für eine „Begleiterscheinung“, nicht für eine „Funktion“ des Materiellen erklärt; materialistisch dagegen, insofern sie die materiellen Gehirnprozesse und deren physikochemische Faktoren zu der einzig wirklichen und wirkenden Seite des monistischen x macht. Dieser Standpunkt ist nach Bussé (S. 102) „ein halb materialistischer, halb parallelistischer Zwitterstandpunkt, als solcher bei allen denen beliebt, welche, sich innerlich zum Materialismus hingezogen fühlend, zugleich aber etwas erkenntnistheoretisch angehaucht, einen Standpunkt suchen, der ihnen erlaubt, unter parallelistischer Flagge ihren materialistischen Neigungen unbehindert folgen zu können.“⁶⁾

Die erwähnte Form des monistischen Parallelismus oder der Identitätstheorie ist inhaltlich echt materialistisch; denn sie nimmt nur für die physische Erscheinungsreihe eine „Kausalität“ an und verlegt daher auch die ganze Realität, die ganze „objektive Wirklichkeit“, auf die physische Seite. Die mit der physischen Reihe parallel verlaufende psychische Erscheinungsreihe ist für sie nichts weiter als die „wirkungslose subjektive Spiegelung“ der mechanischen Gehirnprozesse, die der physischen Erscheinungsreihe angehören. Wie jedoch in einem mechanischen Nervenprozeß die

1) Über die allgemeinen Beziehungen zwischen Gehirn und Seelenleben. Leipzig 1902.

2) Geist und Körper, 1903, S. 101.

3) Einleitung in die Philosophie, 1902, S. 369.

4) S. 41 ff. seiner oben zitierten Schrift.

5) Gehirn und Seele, 5. und 6. Aufl. Bonn 1899; Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, München 1901. — Zur Kritik vergleiche: Die monistische Identitätstheorie und die vergleichende Psychologie (Biol. Zentralbl. 1903, No. 16 und 17); ferner 58, 3. Aufl. 12. Kap.

6) Ganz ähnlich urteilt auch A. Binet (l'Âme et le Corps, 1907, p. 222) über die innere Verwandtschaft zwischen Parallelismus und Materialismus. Ferner J. Bessmer, Gehirn und Seele, 1904.

bewußte Erkenntnis: $2 \times 2 = 4$ als „Wahrheit“ sich „spiegeln“ kann, während der sehr ähnliche mechanische Prozeß, welchem die Erkenntnis: $2 \times 2 = 5$ entsprechen würde, als „Falschheit“ sich „spiegelt“ das bleibt in dieser monistischen Theorie ebenso unbegreiflich und widerspruchsvoll wie in irgend einer dualistischen Form des Parallelismus. Dadurch aber, daß die Identitätstheorie das Physische und Psychische für „eine identische Realität“ erklärt und dabei das Psychische nur zu einer bedeutungslosen „Spiegelung“, zu einem bloßen „Schatten“ des wirklich reellen Physischen herabdrückt, verfällt sie, wie auch Busse in zutreffender Weise gezeigt hat, eben jenem Materialismus, dem sie gerne entgehen möchte. Daß ein und dieselbe Realität, die nach ihrer „objektiven Seite“ nichts weiter als ein physikochemischer Prozeß ist, trotzdem nach ihrer „subjektiven Seite“ zugleich etwas Psychisches sein könne, ist ebenso widerspruchsvoll und unmöglich wie die materialistische Annahme, daß das Denken selber ein physikochemischer Prozeß, und das Psychische seiner inneren Natur nach etwas Mechanisches sei! Indem jene Identitätstheorie dem materiellen Prozeß eine „innere psychische Seite“ andichtet, rettet sie nicht die Realität des Psychischen, sondern leugnet sie. Durch diese „Schattentheorie“ oder „Spiegelungstheorie“ wird das „Psychische“ zu einem leeren Wort, dem der Inhalt fehlt.

Aus diesen Erwägungen dürfen wir wohl folgende Schlußergebnisse ziehen:

1. Die „allerneueste Tierpsychologie“ zur Strassens vermag sich trotz der Berufung auf den psychophysischen Parallelismus von den Widersprüchen nicht zu befreien, die einer rein mechanistischen Erklärung der psychischen Erscheinungen von jeher anhafteten. Dieser neueste Pfad der Tierpsychologie hat sich daher leider als ein Irrpfad erwiesen, der im Materialismus ausläuft.

2. Der Versuch, eine Psychologie ohne „psychische Faktoren“ durchzuführen, muß ebenso notwendig scheitern wie der Versuch, eine Psychologie ohne „psychische Elemente“ aufzustellen. Beide Versuche enden konsequenterweise in der Leugnung des Psychischen und damit im Ruin der Psychologie; denn ist einmal die Kausalität des Psychischen beseitigt, so ist auch seine Realität überflüssig geworden. Von einer Psychologie als „Wissenschaft“ kann dabei zudem schon deshalb keine Rede mehr sein, weil jede Wissenschaft eine „scientia rerum ex causis“ ist.

3. Die Unhaltbarkeit des psychophysischen Parallelismus und der monistischen Identitätstheorie zwingt uns dazu, zur Theorie von der psychophysischen Wechselwirkung zurückzukehren, welche allein eine einigermaßen befriedigende Erklärung für die Beziehungen zu geben vermag, welche tatsächlich zwischen den physischen und den psychischen Erscheinungen bestehen. Des Näheren muß ich hierfür auf die Ausführungen von Stumpf¹⁾ und Busse²⁾ verweisen.

4. Die Theorie der psycho-physischen Wechselwirkung vermag jedoch nur dann eine vernunftgemäße Erklärung für den tatsächlichen Zusammenhang zwischen Physischem und Psychischem zu bieten, wenn wir zur Annahme eines psychischen Prinzips zurückkehren, das mit dem materiellen Prinzip (dem „Leibe“) zu einem Tätigkeitsprinzip verbunden ist.

Die Aktualitätstheorie,³⁾ welche die psychischen Akte zu Vorgängen ohne Substrat macht oder von dem Substrat derselben wenigstens ganz absehen will, kann auf Wissenschaftlichkeit keinen Anspruch erheben, weil jede Tätigkeit ein „tätiges Etwas“ voraussetzt. Ist dieses „Etwas“ bloß das materielle Substrat, das auch den physischen Erscheinungen zugrunde liegt, so sind wir dem Materialismus verfallen, der das Psychische für eine Funktion der Materie hält; ist es aber in sich nichts Materielles, so sind wir eben wieder bei der alten Lehre von der „Seelensubstanz“⁴⁾ angelangt.

¹⁾ Seele und Leib, S. 22 ff.

²⁾ Geist und Körper, S. 380—474.

³⁾ Vgl. W. Heilpach, Grenzwissenschaften der Psychologie, 1902, S. 17 ff.

⁴⁾ Wer sich mit Haeckel unter „Substanz“ nur einen materiellen Träger der Erscheinungen zu denken vermag, kann allerdings die Annahme einer Seelensubstanz dadurch „widerlegen“, daß er letztere für ein überflüssiges „Substanzklötzchen“ erklärt. Gegen die Notwendigkeit, auch für die psychischen Erscheinungen einen Träger, der zugleich die Wirkursache derselben ist, anzunehmen, wird dadurch jedoch gar nichts bewiesen.

Unter den verschiedenen Formen dieser Lehre scheint mir aber nur jene annehmbar zu sein, welche Seele und Leib nicht als zwei getrennte Substanzen, sondern als zu einer Wesenseinheit verbundene Teilsubstanzen betrachtet. Dadurch wird die dualistische Auffassung mit einem berechtigten Gedanken des Monismus vereinigt. Auch erscheint eine Wechselwirkung zwischen Seele und Leib ohne Störung des Energiegesetzes nur bei dieser Voraussetzung möglich, welche die Seele als das „Lebensprinzip“ des Leibes ansieht.

Bloß der menschlichen Seele, welche bis zu den höchsten, eigentlich geistigen, Tätigkeiten des begrifflichen Denkens und des selbstbewußten Wollens sich zu erheben vermag, dürfen wir auch eine selbständige Substantialität zuschreiben, nicht aber der Tierseele, welche in allen ihren Tätigkeiten von den materiellen Organen innerlich abhängig ist.

Näher auf diese psychologischen Fragen hier einzugehen, ist hier nicht möglich. Ich verweise auf die zutreffenden Ausführungen von J. Bessmer, Gehirn und Seele 1904; ferner auf die Psychologie von D. Mercier (deutsche Übersetzung von Habrich 1907). Die Einwendungen, welche von Dr. Juliusburger in seiner Diskussionsrede vom 18. Febr. 1907 gegen die Annahme einer einfachen, geistigen Seele beim Menschen vorgebracht wurden, sind in meiner Schrift „Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin“ (1907, S. 99—105) eingehend widerlegt worden.

Auf die Schlußfolgerungen, welche zur Strassen am Ende seines Vortrages (S. 36 ff.) aus seiner „neuesten Tierpsychologie“ gegen den Vitalismus und gegen die Annahme „teleologischer Faktoren“ (Entelechien und Psychoden von Driesch) gezogen hat, brauche ich hier nicht einzugehen; denn das Fundament dieser Ausführungen, die Eliminierung der „psychischen Faktoren“ aus der Psychologie, hat sich nicht als haltbar erwiesen. Ein „kausales Problem des Lebens“ läßt sich jedenfalls auf psychischem Gebiete ohne psychische Faktoren nicht lösen. Das hat zur Strassens Versuch, eine vergleichende Psychologie ohne dieselben durchzuführen, aufs Neue klar bewiesen. Für dieses Ergebnis seiner Studie sowie für manche wertvolle Einzelausführungen werden ihm sowohl die Psychologen wie die Zoologen dankbar sein müssen.

Man wird mir demnach keinen begründeten Vorwurf daraus machen können, daß ich bei einer vorurteilsfreien Vergleichung der psychischen Erscheinungen des Tierlebens mit den Äußerungen des menschlichen Geisteslebens zu dem Schlusse gelangt bin, daß sowohl zwischen den Ameisen und dem Menschen als auch zwischen den höheren Tieren und dem Menschen nicht bloß ein gradueller, sondern ein wesentlicher Unterschied der psychischen Begabung bestehe. Neue Beweise hierfür sind in vorliegender Schrift in dem Abschnitte über die verschiedenen Formen des Lernens erbracht worden. Wenn man es daher als ein „Postulat der Entwicklungstheorie“ hinstellen wollte, daß der Mensch sich auch in geistiger Beziehung von selber aus den höheren Tieren entwickelt habe, so kann ich dieses Postulat nicht als berechtigt anerkennen, weil es im Widerspruch mit den biologischen Tatsachen steht. Ähnlich wie das Postulat einer „Urzeugung“ für die erste Entstehung der Lebewesen aus der anorganischen Materie, so hat für mich als Naturforscher auch das Postulat einer wesentlichen Gleichheit von Tier und Mensch gar keine Bedeutung, so lange die Richtigkeit desselben nicht aus den Tatsachen bewiesen wird. Wenn man die rückhaltlose Anerkennung derartiger Postulate als ausschlaggebend für den Wert einer naturwissenschaftlichen Studie betrachten wollte, so würde man die freie Entwicklung der Wissenschaft nur hemmen. Ich hege daher die Überzeugung, welche der hochverdiente Rudolf Leuckart als Präsident der deutschen zoologischen Gesellschaft in seiner Eröffnungsrede der ersten Generalversammlung dieser Gesellschaft 1891 ausgesprochen und begründet hat, daß man den Wert einer zoologischen Arbeit nicht einseitig nach ihrem Verhältnisse zur Entwicklungstheorie beurteilen dürfe.

Nachtrag.

1. Zum Gesichtssinn von *Formica rufibarbis*. (Zum V. Kap. S. 42; vgl. S. 71, Anm. 1).

Schon seit fünf Jahren (seit 1904) beobachtete ich im Juli bei den *rufibarbis*-Nestern in unserem Garten häufig eine kleine, 2 mm große, parasitische Braconide der Gattung *Elasmosoma*, die sich von *E. berlinense* Ruthe und *viennense* Gir. durch den in der vorderen Hälfte gelben Hinterleib des ♀ und durch den dichter und gröber punktierten, völlig glanzlosen Thorax unterscheidet. Ich nenne sie *Elasmosoma luxemburgense*; ihre nähere Beschreibung wird in den „Ameisen und Ameisengästen von Luxemburg“ (Arch. trimestr. Inst. Grand-Ducal) erfolgen.

Wie bereits Giraud an *E. berlinense* bei *F. rufa* beobachtet hat, schweben diese parasitischen Wespen über den Arbeiterinnen der Ameisen, um auf dieselben herabzustoßen. Aus meinen stenographischen Tagebuchnotizen gebe ich über das Verhältnis von *E. luxemburgense* zu *F. rufibarbis* hier nur die folgende Beobachtung vom 24. Juli 1908 wieder, da sie von besonderer Bedeutung für den Gesichtssinn dieser Ameise ist. Sie wurde von mir und meinem Kollegen K. Frank S. J. gemeinschaftlich angestellt, um die Einzelheiten genauer verfolgen zu können.

Mehrere *Elasmosoma* rüttelten nach Falkenart, nahe über dem Erdboden fliegend, meist nur in einer Höhe von 2—3 cm, über den Eingängen des Nestes, in denen die Ameisen in der heißen Mittagssonne aus- und einliefen. Nachdem die übrigen *Elasmosoma* von uns abgefangen waren, richteten wir unsere Aufmerksamkeit auf das eine noch übrige Individuum während 20 Minuten. Während dieser Zeit versuchte die kleine Wespe wenigstens 15 mal auf eine der Arbeiterinnen herabzustoßen; aber nur einmal gelang es ihr, für wenige Sekunden auf dem Hinterleib einer Ameise sich niederzulassen, die ihr Nahen nicht bemerkt hatte; in dieser Pause erfolgte wahrscheinlich die Eiablage zwischen den Dorsalsegmenten des Hinterleibs. In allen übrigen Fällen wurde die kleine Wespe von der Ameise, der sie sich nähern wollte, bemerkt oder von anderen Ameisen verscheucht. Die Wespe suchte stets, von hinten der Ameise beizukommen; deshalb drehte sie sich wiederholt in der Luft, entsprechend den Bewegungen ihres Opfers. Näherte sie sich einer Ameise von vorn, so wurde sie von ihr bereits auf 2—3 cm Entfernung mit erhobenem Vorderkörper, geöffneten Kiefern und emporgestreckten Fühlern heftig angefahren und verscheucht; mehrmals schoß auch eine ♀ auf mehrere cm Entfernung von der Seite auf die Wespe los, während diese über einer anderen Ameise schwebte und verscheuchte sie.

Offenbar war es der Gesichtssinn der Ameisen, durch den sie die über ihnen schwebende kleine Wespe bemerkten. Deshalb suchte letztere sich stets von hinten der Ameise zu nahen. Daß ihr dies nur ein einziges mal unbemerkt gelang, kann ich mir nur daraus erklären, daß diese Ameise den Feind nicht gesehen hatte; denn die leise Luftbewegung, die von den Flügeln der schwebenden Wespe ausging, hätte sie auch von hinten fühlen können durch ihre Tastborsten (oder eventuell „hören“). Auch der Geruchssinn der Fühler schien an der Distanzwahrnehmung von *Elasmosoma* durch die Ameisen nicht beteiligt zu sein; denn diese sprangen nur auf und erhoben die Fühler, wenn der kleine Feind in den Gesichtskreis ihrer Augen trat.

Da *Elasmosoma* beim Rütteln über einer Ameise oft für mehrere Sekunden ihren Platz in der Luft nicht wechselte und trotzdem von ihr gesehen wurde, scheint mir aus obiger Beobachtung zu folgen, daß *Formica rufibarbis* auch relativ unbewegliche kleine Objekte von 2 mm Größe auf eine Entfernung von etwa 2 oder 2—3 cm noch zu sehen vermag.

Besonders hartnäckig verfolgen die *Elasmosoma* jene Ameisen, die mit Beute (toten Insekten) beladen zum Neste zurückkehren, da diese langsamer laufen, dem über ihnen schwebenden Parasiten weniger Aufmerksamkeit schenken und ihn auch nicht, ohne ihre Beute loszulassen, verscheuchen können.

2. Zum Orientierungs- und Mitteilungsvermögen von *Polyergus*. Eine typische Sklavenjagd. (Zum IV. Kap. S. 29, und VIII. Kap. S. 79.)

Es dürfte von Interesse sein, hier eine typische Expedition einer Amazonenarmee gegen ein Nest von *Formica rufibarbis* zu schildern. Der Raubzug wurde von der *Polyergus-rufibarbis*-Kolonie No. V bei Luxemburg am 29. Juli 1908 veranstaltet und von mir und meinem Kollegen K. Frank S. J. gemeinsam beobachtet. Für die psychischen Fähigkeiten, welche *Polyergus* auf den Sklavenjagden entfaltet, ist diese Beobachtung ein charakteristisches Beispiel.

Gegen 4 $\frac{1}{4}$ Uhr nachmittags kamen die *Polyergus*-♀ ♀ aus einer der nach Norden gelegenen Öffnungen des *Polyergus-rufibarbis*-Nestes Kol. V¹⁾ heraus, sich immer zahlreicher ansammelnd und in großer Aufregung im Kreise umherlaufend, wobei sie einander mit den Fühlern auf den Kopf schlugen. Einzelne *Polyergus* laufen in das Nest zurück, andere in größerer Anzahl stürzen aus demselben hervor. In fünf Minuten war eine Armee von 700—800 Amazonen beisammen und breitete sich nördlich vom Nest auf einem Umkreise von einem Meter aus, wobei fortwährend Fühlersignale ausgetauscht wurden. Plötzlich bricht die Armee auf. Die Spitze des Zuges klettert den steilen Abhang oberhalb des Nestes hinauf und zieht auf der darüberliegenden Wiese weiter. Um 4 Uhr 20 Min. war bereits keine Amazone mehr beim Nest zu sehen. In einer Länge von 1 $\frac{1}{2}$ m und einer Breite von 6—8 cm marschiert die Armee geschlossen in ziemlich gerader Linie nach NW., durch die dicht mit Gras bewachsene Wiese. Trotz der Terrainschwierigkeiten legte sie in jeder Minute 2—3 m zurück.

Ungefähr 12 m vom Neste entfernt staut sich der Zug, und die *Polyergus* schwärmen aus, auf einem kleinen Umkreis in die Runde laufend, wobei die äußersten stets wieder in die Mitte der Schar zurückkehren. Nach 3—4 Minuten geht der Zug weiter nach NW. 20 m vom Heimatneste entfernt schwärmt die Armee abermals aus, einige Minuten in die Runde laufend, als ob sie ein *rufibarbis*-Nest suche; dann geht der Zug rasch weiter nach NW. Hierbei läuft die Armee dicht an einem schwachen *rufibarbis*-Nest vorüber, das unter einem Stein sich befindet. Ebenso läuft sie in einer Entfernung von einem halben Meter an einem großen, unter einem Steine liegenden *rufibarbis*-Neste vorbei, ohne dasselbe anzugreifen. Endlich, 30 m von ihrem Neste entfernt, immer wieder nach NW. marschierend, kommt sie an den dicht mit Gebüsch und Gras bewachsenen oberen Rand des Abhanges, auf welchem die Wiese liegt. Sie steigt die steile Böschung hinauf und überfällt dort, am oberen Rande derselben, wo das freie Feld beginnt, eine starke *rufibarbis*-Kolonie, die 35 m vom *Polyergus*-Neste entfernt, im Grase versteckt lag.

Der Überfall geschah mit erstaunlicher Sicherheit und Geschwindigkeit. Nur an dem plötzlichen Verschwinden der Amazonenarmee und an dem gleichzeitigen Erscheinen von Hunderten fliehender *rufibarbis*, die mit Larven im Maule in großer Hast auf die Spitze der Gräser stiegen und teilweise auch in entgegengesetzter Richtung vom Neste fortflohen, konnte man die Szene erkennen, die im Nestinnern erfolgt war. Nach zwei Minuten war das Gras auf einem Umkreis von einem Meter mit *rufibarbis* bedeckt, welche meist Larven, nur selten eine Puppe, im Maule hielten. In demselben Augenblick kamen auch schon die ersten Amazonen aus dem geplünderten Nest heraus, jede mit einem

¹⁾ Das Nest war ein Erdnest von *rufibarbis*-Bauart, ca. $\frac{3}{4}$ m im Durchmesser und mit wenigstens 12—15 offenen Eingängen von meist 1 cm Weite.

Arbeiterkokon oder einer unbedeckten Puppe im Maule, in großer Eile mit ihrer Beute in der Richtung zum Heimatneste nach SO. laufend. Es war ein drolliger Anblick, die roten Ameisen mit den weißen Kokons im Maule den Abhang hinabstürzen zu sehen, während zugleich die *rufibarbis*, die sich gesammelt hatten, die Verfolgung begannen und den *Polyergus* ihre Beute zu entreißen suchten. Bis auf 2 m von ihrem geplünderten Neste verfolgten die *rufibarbis* die mit Kokons beladenen Räuber und es gelang ihnen etwa 10 bis 12mal, einer Amazone den Kokon zu entreißen. Einzelne kurze heftige Kämpfe waren zu sehen, die damit endeten, daß die angreifende *rufibarbis* zurückwich oder daß sie einen Kopfbiß von der Amazone erhielt oder daß die Amazone, die den Kokon verloren hatte, wütend umhersprang, um wieder eine Puppe zu erhaschen. Der ganze Kampf vom Beginn des Überfalls bis zum vollendeten Abmarsch der *Polyergus* dauerte 8—10 Minuten.

Die Amazonenarmee lief anfangs, als sie noch von den *rufibarbis* verfolgt wurde, viel rascher als beim Heranmarsch, in einer etwa $1\frac{1}{2}$ dm breiten und 1 m langen Sehar. Dann zog sich die Kette wieder in die Länge, indem die vordersten *Polyergus* rascher voranliefen als die hintersten; auch letztere waren fast alle mit Kokons oder Puppen beladen. Der Rückmarsch verfolgte denselben Weg wie der Hermarsch, fast geradlinig auf das 35 m entfernte Heimatnest los. Interessant war es, das rote, mit weißen Körnern geschmückte Ameisenband im Grase sich hinschlängeln zu sehen. Um 5 Uhr kam die Spitze der Armee wieder zu Hause an.

Der ganze Raubzug hatte 50 Minuten gedauert; der Anmarsch 20 Minuten, der Überfall und die Plünderung 2—3 Minuten, die sich daran schließenden Kämpfe 6—8 Minuten, der Rückmarsch wieder 20 Minuten.

Am Abend vorher (am 28. Juli) war ein starkes Gewitter mit heftigen Regengüssen gewesen, welche alle „Geruchsspuren“, die den Amazonen als Wegweiser dienen konnten, zerstört haben mußten. Trotzdem fanden die *Polyergus* den geraden Weg von ihrem Neste bis zu dem 35 m entfernten Sklaven-neste, und zwar mitten durch eine dicht bewachsene Wiese. Für das Orientierungsvermögen von *Polyergus* legt diese Tatsache ein interessantes Zeugnis ab. Desgleichen auch der Umstand, daß die Armee auf dem Rückwege so rasch und sicher geradewegs auf ihr Heimatnest loseilte, obwohl die belasteten Ameisen am Gebrauch ihrer Fühler als Orientierungsorgane gehindert waren. Sie schienen infolge eines instinktiven Richtungsbildes, das in ihrem Gedächtnisse haftete, sich zu orientieren, ähnlich wie ich es oben (S. 33 ff.) für *Formica sanguinea* beschrieben habe.

Anhang I. (1899)

Diagnosen neuer myrmekophiler Proctotrypiden.

(Zu S. 67 ff. und Taf. III).

Solenopsia n. g. Proctotrypidarum (Diapriinorum). ♀ (S. 67).

Generibus *Diapria* Ltr., *Loxotropa* et *Glyptonota* Först. affinis, sed differt: alarum privatione; mesonoto basi transversim sulcato instar foveae semilunaris; epinoto stylum biarticulatum abdominis formante; antennis (in ♀) 11-articulatis, fractis, art. 1^o scapiformi, 10^o et 11^o clavam longam, crassam, biarticulatam formantibus (ut in *Solenopsi* ♂); pedes 5-articulati, art. 1^o longiore.

Solenopsia imitatrix n. sp. (Taf. III. Fig. 1, 1a, b.)

Caput subglobosum, vix transversum, laeve, ocellis tribus frontalibus instructum; palpi ceteraeque oris partes mento omnino obtectae; oculi mediocres, haud prominentes. Antennarum art. 1^{us} crassus, capitis longitudine; art. 2^{us} angulum rectum cum scapo formans, latitudine fere duplo longior; 3^{us} oblongo-quadratus, 4—9 breves, paullo transversi; art. 10^{us} et 11^{us} valde elongati et incrassati instar clavae longae. Caput collo perbrevis thoraci conjunctum. Pronotum brevissimum, instar marginis angusti mesonotum antice circumdans. Mesonotum longum et latum, semicirculare, basi loco scutelli semilunariter excisa et transversim foveolata. Epinotum mesonoto multo angustius, prope basin paullo constrictum, dein paullo elevatum et secundo fortius constrictum, dein latius altiusque instar nodi transversalis elevatum et ad basin abdominis tertio constrictum, ita ut petiolus abdominis biarticulatus formetur. Meso- et metanotum utrimque radicibus alarum dentiformibus instructa, mesonotum insuper alarum rudimentis minimis (vix 0,1 mm longis) instructum. Abdominis angulis anticis rectis; segm. 2^{um} longissimum, ceteris unitis triplo longius. Terebra paullo prominens. Pedes femoribus subclavatis, tibiis apicem versus dilatatis, anticis apice calcaratis; tarsi 5-articulati, lati, art. 1^o longiore, sequentibus duobus vel tribus unitis aequali; 2—4 breves, 5^{us} paullo dilatatus, biunguiculatus.

Corporis sculptura laevis, nitida, praeter stylum abdominis. Color niger, praeter abdominis stylum et basim brunneam, antennis pedesque testaceos. Corpus pilis albis erectis sat dense vestitum, antennae pedesque densius breviusque albopilosi. Long. 1,75 mm. — Hollandia, Gallia, in nidis *Solenopseos fugacis* Ltr.

In einer anderen *Solenopsis*-Kolonie bei Exaten (Holl. Limburg), welche ein zusammengesetztes Nest mit der *sanguinea*-Kolonie No. 223 bildete, fand ich im Mai 1898 eine mit der eben beschriebenen sehr ähnliche Proctotrypide, die ich für das ♂ derselben Art zu halten geneigt war. (Als solches wurde sie in der

1. Aufl. S. 127 beschrieben). J. J. Kieffer stellte jedoch fest, daß es sich um ein ♀ einer Art aus der Gattung *Loxotropa* Först. handelt, die er als *Loxotropa longiceps* beschreiben wird in: „Nouveaux Diapriides et Belytides d'Europe“ (Ann. Soc. Scient. Bruxelles 1908). Ebendort beschreibt er auch das ♂ einer neuen *Solenopsis*-Art aus Südfrankreich, die ebenfalls bei *Solenopsis geminata* lebt.

Ecitopria n. gen. Proctotrypidarum. ♀. (S. 68.)

Corporis forma, praesertim vero antennarum, similis operariae minimae *Ecitonis praedatoris*. Caput elongato-ovatum, oculis minimis, haud prominentibus. Ocelli frontales nulli. Antennae fractae, 13-articulatae, crassae, art. 1^o longo et crasso, scapiformi, ceteris inter se valde approximatis, apice sensim clavam crassam formantibus. Thoracis forma ut in *Ecitone* minimo, angusta, convexa, fere parallela, in medio constricta. Pronotum subquadratum, angulis rotundatis; mesonotum brevissimum, scutello obsoleto; epinotum altum, quadratum, supra planum, lateribus acute marginatis, pronoto multo longius, postice subito declive, stylum longum abdominis formans. Alae alarumque radices omnino desunt. Abdomen elongatum, segmentis 7 distinctis. Pedes femoribus sublavatis, tibiis apicem versus dilatatis, pedibus 5-articulatis, art. 1^o elongato.

Ecitopria crassicornis n. sp. ♀ (Taf. III. Fig. 3.3 a, b). Tota rufo-brunnea, capite thoraceque opacis, punctatis, abdomine nitido, impunctato. Pilis erectis vestita, antennis pedibusque densius pubescentibus. Long. 2,5 mm. — In Prov. Brasiliensi Sⁱ Pauli in societate *Ecitonis praedatoris* Sm.

Die Unterschiede der neuen Gattung von ihren Verwandten (*Pristocera* Klug, *Cephalonomia* Westw. und *Scleroderma* Westw.) sind bereits oben im Texte angegeben (S. 68).

Tetramopria n. gen. Proctotrypidarum (Diapriinorum) (S. 69—70).

Alae hyalinae, pubescentes, anticae apice longius pilosae, subfasciculatae, vena submarginali costae approximata, brevissima, ante quartam alae partem in stigma angustum desinens (Taf. III Fig. 4 a). Antennae fractae, art. 1^o scapiformi, flagello moniliformi; in ♂ 14-articulatae, art. 3^o longiore, 4^o curvato, flagelli apice haud incrassato; in ♀ 12-articulatae, 2 et 3^o inter se longitudine subaequalibus, 4^o simplici, flagelli apice clavam longam 4-vel 5-articulatam formante. Caput pentagonale, lateribus a basi usque ad oculos divergentibus, rectis. Oculi medioeres, paulo prominentes; ocelli frontales tres sat magni. Caput basi subito constrictum, angulis posticis rectis. Thorax pentagonalis, margine antico truncato, lateribus usque ad alarum insertiones divergentibus, rectis, angulis anticis fere acutis. Mesonotum antice subgibbosum, scutellum antice transversim impressum, post impressionem in medio acute carinatum, utrinque longitudinaliter impressum. Epinotum basi utrinque carinatum et subdentatum, dein subito declive et stylum abdominis subquadratum formans. Abdomen ovatum, convexum, segm. 2^o longissimo, sequentibus apicem tantum abdominis constituentibus. Terebra (♀) prominens. Pedes *Tetramorio* ♀ similes, femoribus sublavatis, tibiis apicem versus dilatatis, brevibus, tarsis longis, art. 1^o praesertim anteriorum elongato.

Die Gattung *Tetramopria* ist mit *Polypeza* Först. und *Pantolyta* Först. im Habitus und in der Gestalt der Fühler verwandt, aber mit verschiedener Fühlergliederzahl und ganz anderer Flügeladerung. Die Zahl der Fühlerglieder und speziell diejenige der Keulenglieder des ♀ stimmt mit *Glyptonota* Först. überein, aber die Flügelbildung ist eine andere, nicht den *Spilomicrini*, sondern den *Diapriini* entsprechend. Unter den letzteren hat *Tetramopria* am meisten Ähnlichkeit mit *Tropidopria* Ashm., mit welcher sie in der Fühlergliederzahl und in der wolligen Behaarung des Halses und des Hinterleibsstieles (abgesehen von der Farbe des Haartomentes) übereinstimmt. Die Hinterleibsbildung ist jedoch eine ganz andere, nicht spitz kegelförmig wie bei *Tropidopria*, sondern kurz oval und mit deutlich vorragendem Legestachel. Die Beine sind ebenfalls anders gebildet, indem die Tarsen bei *Tropidopria* kürzer als die Schienen, bei *Tetramopria* dagegen länger als diese sind. Der Kopf ist bei *Tropidopria* seitlich und hinten gerundet, bei *Tetramopria* fünfeckig.

Tetramopria aurocincta n. sp. (Taf. III. Fig. 4, a—e).

Nigra praeter antennis pedesque piceos. Nitida praeter epinotum dense scabrum (ut in *Tetramorio* ♀). Corpus pilis erectis longioribus dispersis vestitum, antennae pedesque pubescentes, alae dense

pilosae. Collare aureovillosum in margine postico capitis et antico prothoracis. Abdominis stylus partim albo-, partim flavovillosus. Long. 1,8—2 mm.

Antennae ♂: 14-articulatae, art. 1^{us} capitis longitudine, crassus, angulum rectum cum flagello moniliformi formans; 2^{us} angustior, cylindricus, latitudine dimidio longior; 3^{us} fere duplo longior 2^o, elongato-conicus, latitudine plus duplo longior; 4^{us} paullo brevior 3^o, curvatus et apice incrassatus; 5^{us} parvus, quadratus, 6—14 globosi, inter se soluti, latitudine apicem versus sensim vix crescentes (clavam nullam formantes).

Antennae ♀: 12-articulatae, flagelli apice clavam 4-articulatam formante; art. 1^{us} ut in ♂: 2^{us} cylindricus, latitudine dimidio longior, crassior sequentibus; 3^{us} elongato-conicus, latitudine duplo longior, 4^{us} et 5^{us} breviter conici, sequentes subglobosi. Bohemia, Rhenania, Hollandia, in nidis *Tetramorii caespitum* L.

Tetramopria cincticollis n. sp.

Differt a praecedenti flagelli clava in ♀ 5-articulata, et scutello minus acute carinato. ♂ latet. Long. 2 mm. — Bohemia et Hollandia, in nidis *Tetramorii caespitum* L.

Ich füge hier noch die Beschreibung dreier gesetzmäßig myrmekophiler neuer *Tropidopria*-Arten an. Dieselben sind mit *Tropidopria* („*Diapria*“) *carinata* Thoms. verwandt, aber viel kleiner und mit nicht plattgedrücktem und abgestumpftem, sondern konischem, zugespitztem Hinterleib. Die gemeinschaftlichen Merkmale der 3 neuen Arten sind:

Antennae in ♀ 12-articulatae, clava lata, 3-articulata: in ♂ 14-articulatae, perlongae, filiformes, verticillatae (mit Quirlen langer, absteherender schwarzer Haare am 2.—14. Gliede). Alae longae, praesertim in ♂, pilosae; vena anteriorum unica, costae proxima, ante tertiam alae partem in stigma angustum terminans; posteriorum vena nulla. Caput rotundatum, in ♂ latius, paullo transversum. Oculi magni; ocelli frontales in ♂ multo majores quam in ♀. Scutellum alte et acute carinatum, carina antice usque ad medium foveae basalis pertingens. Abdomen longum, conicum, acuminatum, terebra haud prominente in ♀. Genae, collare, petiolus albovillosi.

1. Tropidopria fuliginosa n. sp.

♀. Nigra, nitidissima, pedibus rufis, femoribus infuscatis, antennis piccis, clava nigra. Antennae art. 1^o capitis longitudine, 2^o cylindrico, dimidio longiore et latiore quam 3^o, 3^o—8^{um} conicis, sensim brevioribus; 10^o et 11^o quadratis, 10^o paulo brevior et angustior quam 11^o, 12^o breviter conico. Long. 1,8—2,2 mm.

♂. Antennae corpore paullo breviores; art. 1^{us} capite brevior, 2^{us} breviter conicus, latitudine vix longior, 3^{us} et 4^{us} elongati, latitudine quadruplo longiores; 3^{us} cylindricus, 4^{us} paullo curvatus, apice incrassatus; 5—13 sensim breviores, oblongo-conici, basi omnes constricti; 14^{us} apice acuminato. Color ut in ♀. Long. 1,8—2 mm.

In nidis *Lasii fuliginosi* Ltr. tempore aestivo frequens (Exaten in Hollandia); etiam quandoque in nidis *Formicae rufae* L. (Luxemburg et in Gallia).

2. Tropidopria longicornis n. sp.

Praecedenti simillima; sed differt:

♀. Colore antennarum praeter clavam nigram testaceo, pedibus totis testaceis. Antennarum art 2^o duplo longiore et crassiore quam 3^o, art. 4—9 brevioribus quam in *T. fuliginosa*, clava longiore et multo crassiore quam in illa, art. 10^o globoso, 11^o quadrato, duplo latiore et longiore quam 10^o, 12^o conico, longiore quam 11^o. Long. 1,8—2 mm.

♂. Antennae corpore toto distincte longiores, tenuiores quam in *T. fuliginosa*, art. 1^o neque curvato neque apice incrassato. Pedes pallide testacei; antennarum art. 1^o et 2^o totis, sequentium (usque ad 7^{um}) basi testaceis. Long. 1,6 mm.

In nidis *Lasii brunnei* Ltr. frequens (Lainz prope Viennam in Austria).

3. ***Tropidopria formicaria* n. sp.**

♀. *Tr. fuliginosae* simillima, sed differt clava antennarum angustiore et longiore, art. 10^o et 11^o oblongo-quadratis, inter se subaequalibus. Pedes testacei, femoribus infuscatis; antennae brunneae praeter clavam nigram. Long. 1,8—2,3 mm.

♂. *Tr. fuliginosae* similis, sed differt antennis paullo longioribus, corpori aequalibus, art. 4^o vel simplici vel subcurvato et apice subdentato, denique antennis nigris praeter basim art. 1ⁱ et totum artic. 2^{um} testaceos. Pedes testacei, femoribus infuscatis. Long. 2 mm.

In nidis *Formicae rufae* L. frequens in Hollandia (Exaten), Vorarlbergia (Feldkirch, Lech), Helvetia (Davos).

Eine Reihe anderer myrmekophiler Proctotrypiden meiner Sammlung ist seither von Professor J. J. K i e f f e r beschrieben worden. Siehe besonders folgende Arbeiten Kieffers: Nouveaux Proctotrypides myrmécophiles (Bull. Soc. Hist. Nat. Metz, 23. Heft, 1904); Über neue myrmekophile Hymenopteren (Berl. Ent. Ztschr. L, 1905).

Anhang II. (1908)

Beschreibung neuer myrmekophiler Staphyliniden.

(Hiezu Tafel IV und V).

Allodinarda n. gen. Aleocharinorum (Dinardinarum). (Taf. IV. Fig. 2, a—c.) (Zu S. 46, Anm. 1.)

Forma corporis *Dinardae* simillima, sed differt: ligula brevior, profunde biloba, lobis angustis, apice obtusis; antennis longioribus, haud fusiformibus; thorace aequaliter convexo, lateribus haud impressis neque elevatis; elytris aequaliter convexis, margine laterali haud carinato neque elevato, tarsis denique anticis 4-(haud 5-) articulatis.

Die neue Gattung steht im Habitus sehr nahe der paläarktischen Gattung *Dinarda* Leach, unterscheidet sich von ihr jedoch durch die sanft gewölbten, weder eingedrückten noch aufgebogenen Halsschildseiten, durch die einfach gewölbten, weder abgesetzten noch gekielten Seitenränder der Flügeldecken, durch die längeren Fühler, die ganz verschiedene Zungenbildung und die 4-gliedrigen Vordertarsen.

Die Zunge (Taf. IV. Fig. 2 b, l) ist von der Basis an zweilappig, die beiden Lappen weit voneinander abstehend, schmal, aber an der Spitze gerundet; *Dinarda* dagegen hat eine schmal lanzettförmige Zunge, die erst an der Spitze gespalten ist (Taf. IV. Fig. 3, l). Unterkiefer und Kiefertaster sind schlanker als bei *Dinarda* (vgl. Fig. 2 b und 3). Die Zungenbildung von *Allodinarda* steht in der Mitte zwischen *Dinarda* und *Myrmedonia*, und nähert sich mehr der letzteren Gattung. Ebenso auch die Fühlerbildung; die Fühler (Taf. IV. Fig. 2 a) sind bei *Allodinarda* viel länger als bei *Dinarda* und nicht spindelförmig geschlossen, obwohl sie gegen die Spitze deutlich verdickt sind. Die breite, flache, hinten zugespitzte Körperform gleicht sehr jener von *Dinarda*, ist aber am Vorderkörper weniger flachgedrückt. Der Kopf ist stärker gewölbt als bei *Dinarda*, mit größeren Augen. Die Fühler sind wie bei *Dinarda* unter dem vortretenden Seitenrand der Stirn eingefügt (nicht auf der Stirn). Das breite Halsschild, dessen Hinterecken wie bei *Dinarda* scharf vorspringen, ist gleichmäßig sanft gewölbt, nicht seitlich eingedrückt und aufgebogen wie bei *Dinarda* (Taf. V. Fig. 1, D). Die Flügeldecken sind ebenfalls gleichmäßig gewölbt, ihr Seitenrand weder abgesetzt noch gekielt wie bei *Dinarda*, sondern einfach gewölbt. Auch sind die Außenecken der Flügeldeckenspitze weniger weit und weniger spitz vorgezogen als bei *Dinarda*. Der Hinterleib ist wie bei *Dinarda* gebildet, von der Basis zur Spitze gleichmäßig stark verengt, ziemlich flach mit aufgebogenen, breiten Seitenrändern; die drei ersten sichtbaren Dorsalsegmente haben an der Basis eine eingedrückte Linie. Die körnige Skulptur

des Vorderkörpers gleicht ebenfalls *Dinarda*; der Hinterleib ist jedoch viel schwächer skulpiert, fast glatt. Die Vordertarsen (Taf. IV. Fig. 2 c) sind nur 4-gliedrig, nicht 5-gliedrig wie bei *Dinarda* (Fig. 3 a).

Durch die Zungen- und Tarsenbildung und die anderen erwähnten Unterschiede ist *Allodinarda* von *Dinarda* sicher g e n e r i s c h verschieden, so ähnlich sie auch auf den ersten Blick einer *Dinarda Märkeli* sieht. Die einzige bisher aus dem äthiopischen Faunengebiet bekannte *Dinarda*, *D. clavigera* Fauv. (Rev. d'Entomol. 1899 p. 33), die von Raffray in Abessinien entdeckt wurde (ohne Angabe des Wirtes), ist nach Fauvels Beschreibung eine echte *Dinarda*, keine *Allodinarda*.

Allodinarda Kohli n. sp. (Taf. IV. Fig. 2 a—e).

Rufopicea, abdomine piceo praeter apicem et segmentorum margines, corpore anteriore dense rauceque punctato et dense breviterque flavopubescente, subopaco; abdomine nitido, vix subtilissime punctato, margine flavosetoso; alata. C a p u t transversum, convexum, fronte inter antennarum basin rotundato-producto; oculis magnis, convexis. Antennae sub margine producto frontis insertae, flavopubescentes, elytrorum medium fere attingentes, apicem versus incrassatae; art. 1^o brevi, clavato; 2^o vix brevior 1^o, conico, latitudine duplo longiore; 3^o paullo longiore 2^o; art. 4^o—10^{um} sensim brevioribus et crassioribus, 6—10 quadratis; 11^o ovato, apice obtuso, duobus praecedentibus longitudine fere aequali. P r o t h o r a x magnus, longitudine dimidio latior, antice emarginatus et capitis marginem posteriorem amplectens, angulis anticis obtusis et paullo depressis, aequaliter convexus, lateribus vel usque ad medium vel usque ad basim dilatatis, angulis posticis acute vel subrecte prominentibus, margine postico utrimque sinuato, in medio late producto. Scutellum breve, subtriangulare. E l y t r a thoracis longitudine, thoracis basi haud latiora, aequaliter convexa, margine postico ante angulos externos subito exciso, angulis obtuse productis. A b d o m e n nitidum, basi praesertim depressum et planum, vix subtilissime punctatum, apice magis convexum, omnino politum; margine reflexo subopaco, dense rauceque punctato, flavopubescente et flavosetoso; apice densius flavosetoso. P e d e s tenues flavopubescentes, tarsi cornei, antici 4-, medii et postici 5-articulati, posteriorum art. 1^o elongato; ungues simplicies.

Long. corp. 3—5 mm; lat. elytror. 1,3—2 mm.

Die g r ö ß e r e n Exemplare haben etwas schlankere Fühler (Glied 4 und 5 deutlich länger als breit, 9 und 10 nicht quer). Auch sind bei ihnen die Seiten des Halschildes von den Vorderecken nur bis zur Mitte bogenförmig erweitert, von da ab parallel oder schwach ausgebuchtet; die Hinterecken sind daher fast rechtwinklig nach hinten vorgezogen oder treten auch seitlich etwas spitz vor. Bei den k l e i n e r e n Exemplaren sind die Fühler etwas gedrängener (Glied 4 und 5 fast quadratisch, 9 und 10 schwach quer). Das Halschild ist bei ihnen von den Vorderecken bis zu den Hinterecken in e i n e m Bogen erweitert, die Hinterecken daher spitzer nach hinten vortretend. Zwischen beiden Formen sind Übergänge vorhanden; es scheint sich also nur um individuelle Variationen zu handeln. Äußere Geschlechtsunterschiede konnte ich nicht finden.

Diese sehr interessante Art lag in Mehrzahl vor. Sie wurde von P. H. Kohl C. SS. C. bei *Myrmicaria cumenoides* Gerst. gefangen, als die Ameisen von einem Neste zum anderen umzogen. (Missionstation Romé bei Stanleyville am oberen Kongo 1904.) Die *Allodinarda*, ferner kleine Aleocharinen, Pselaphiden, Seydmaniden und Endomychiden (die später beschrieben werden sollen), liefen mit den Ameisen, während ein großer Pausside (*Pleuropterus Dohrni* Rits.) von denselben an den Fühlern mitgeführt wurde (Siehe auch 159).

Die Färbung von *Allodinarda Kohli* gleicht jener der Wirte, die rotbraun mit schwärzlichem Hinterleib sind. Es scheint also zwischen ihr und den *Myrmicaria* eine Färbungsähnlichkeit zu bestehen, die jener zwischen *Dinarda* und *Formica* entspricht (siehe oben S. 46, Anm. 1). Die Netzaugen von *Myrmicaria cumenoides* sind groß, halbkugelförmig gewölbt, mit über 200 Fazetten.

Durch die Entdeckung dieser neuen Gattung in Zentralafrika ist die Frage nach der S t a m m e s g e s c h i c h t e der *Dinardini* in ein neues Stadium getreten. Der gesamte „Habitus“ von *Allodinarda*, ihre Körperform und Skulptur, die Stirnbildung usw. stellen sie zunächst der Gattung *Dinarda*. Der einfache

ungekielte Seitenrand der Flügeldecken trennt sie jedoch von den *Dinardini*; ebenso auch die Zungenbildung und die 4-gliedrigen Vordertarsen; ihr ganzer „Trutztypus“ ist ferner minder hoch entwickelt.

Wir stehen daher vor der schwierigen Frage: Beruht die Ähnlichkeit zwischen *Allodinarda* und *Dinarda* auf unmittelbarer Stammesverwandtschaft oder auf bloßer Konvergenz infolge ähnlicher Anpassungsrichtungen? Bilden die fünf Gattungen der *Dinardini* (*Dinarda* Leach, *Chitosa* Cas., *Allodinarda* Wasm., *Fauvelia* Wasm. und *Myrmigaster* Sharp.) eine stammesgeschichtlich einheitliche „natürliche“ Gruppe oder nicht?

Im ersteren Falle müßten wir annehmen, daß *Allodinarda* der Stammform der *Dinardini* näher steht als die übrigen Gattungen, und daß sie vielleicht — nach ihrer Zungen- und Tarsenbildung — von den *Myrmedoniini* sich abgezweigt hat. Der Ursprung der *Dinardini* wäre, falls *Allodinarda* der Stammform dieser Gruppe zunächst steht, in das zentrale Afrika zu verlegen und die Entwicklung von *Dinarda* in der paläarktischen Region würde auf die Einwanderung ihrer Vorfahren von Süden her zurückzuführen sein. Die abessinische *Dinarda clavigera* würde für diese Annahme sprechen.

Dann müßte, so scheint es,¹⁾ die früher (118 S. 708) von mir aufgestellte Hypothese, daß die Gattung *Dinarda* paläarktischen Ursprungs sei, aufgegeben werden. Der phylogenetische Zusammenhang der am Amazonas und in Bolivia lebenden Gattungen *Fauvelia* und *Myrmigaster* mit den altweltlichen *Dinardini* wäre ferner durch die Einwanderung einer von *Allodinarda* herstammenden Form aus Mittelafrrika nach dem nördlichen Südamerika auf einem ehemaligen Landwege (Süd-Atlantis) zu erklären.

Wenn wir dagegen annehmen, daß die Ähnlichkeit zwischen *Allodinarda* und *Dinarda* auf bloßer Konvergenz, d. h. auf ähnlichen Anpassungsbedingungen, beruht, begegnen wir diesen Schwierigkeiten nicht. Dementsprechend wären auch die Gattungen *Fauvelia* und *Myrmigaster* im nördlichen Südamerika als eine selbständige Gruppe zu betrachten, die aus einer neotropischen Aleocharinenform durch Ausbildung des Trutztypus entstand. Ihre Ähnlichkeit mit *Dinarda* und *Allodinarda* wäre dann ebenfalls als bloße „Konvergenz“ anzusehen.

Welche dieser beiden Annahmen zutrifft, läßt sich zur Zeit kaum sicher entscheiden. Für eine gemeinschaftliche Abstammung der fünf Gattungen der *Dinardini* spricht jedenfalls ihre auffallende habituelle Ähnlichkeit. Speziell für den Zusammenhang von *Dinarda* mit *Allodinarda* fällt die Tatsache schwer ins Gewicht, daß die Gattung *Dinarda* in ganz Nordamerika fehlt, obwohl die Gattung *Formica* daselbst ebenso zu Hause ist wie auf der nördlichen Halbkugel der alten Welt (Siche 118 S. 708); wenn die Vorfahren von *Dinarda* aus Afrika eingewandert sind, ist diese Erscheinung leicht erklärlich. Vielleicht brauchen wir nicht einmal eine „Einwanderung“ hiefür anzunehmen; denn im Oligozän lebten auch manche, gegenwärtig auf die Tropen beschränkte Ameisengattungen in Nordeuropa.²⁾ Die Stammform der *Dinardini* könnte damals schon entstanden sein durch Anpassung an eine mit *Myrmicaria* verwandte Gattung. Als dann am Ende der Tertiärzeit das kältere Klima viele Ameisengattungen nach dem Süden zurückdrängte, kann die Gattung *Dinarda* durch Anpassung an die nordische Gattung *Formica* aus einer mit *Allodinarda* ähnlichen Stammform sich gebildet haben, während letztere mit ihren Wirten nur noch im Süden sich zu erhalten vermochte. So ließe der paläarktische Ursprung der Gattung *Dinarda*, für welchen ihr Fehlen in Nordamerika spricht, sich mit ihrer Stammesverwandtschaft mit *Allodinarda* in Einklang bringen.

Andererseits ist jedoch auch nicht zu verkennen, daß die Verschiedenheiten, die in Tarsen- und Zungenbildung zwischen *Allodinarda* und *Dinarda* bestehen, die Erklärung ihrer Ähnlichkeit durch Konvergenz nahe legen. Allerdings scheint mir diese Deutung hier weit weniger wahrscheinlich als bei den Dorylinengästen, wo wir viel zweifellosere Konvergenzerscheinungen zwischen den Vertretern derselben biologisch-morphologischen Typen in der alten und in der neuen Welt finden (114, 130, 138;

¹⁾ Daß der palaarktische Ursprung der Gattung *Dinarda* trotzdem aufrecht erhalten werden kann, wird unten gezeigt werden.

²⁾ Vgl. G. Mayr, Die Ameisen des baltischen Bernsteins, Königsberg 1868.

siehe auch oben S. 57). Die beiden paläarktischen Gattungen *Dinarda* und *Chitosa* sind jedenfalls als direkte Stammesverwandte zu betrachten (118, 154, 157).

Myrmechusa ¹⁾ n. gen. Aleocharinorum (Myrmedoniinorum).

(Taf. V. Fig. 2.) (Zu S. 48. Anm. 2).

Genus inter *Myrmedoniam* Er. et *Lomechusam* Grav. intermedium. Forma corporis, praesertim thoracis et abdominis, *Lomechusae* appropinquans, antennarum et pedum forma *Myrmedoniae*.

Corporis forma lata, caput transversum. Prothorax latissimus, excavatus, lateribus reflexis haud incrassatis. Elytra lata, apice vix emarginata. Abdomen latum, margine lato reflexo et rotundato, haud flavofasciculato. Antennae longae, filiformes. Pedes longi, tenues, tarsi antici 4-, medii et postici 5-articulati, horum articulo primo elongato. Labrum latum, valde transversum, in medio vix excisum; mandibulae validae, crassae; palpi maxillares quadriarticulati, elongati, art. 3^o perlongo, 4^o minimo, subulato; ligula anguste biloba et palpi labiales triarticulati *Myrmedoniae* similes.²⁾

Die neue Gattung verbindet die *Myrmedoniini* (sensu stricto) mit den *Lomechusini* (Taf. IV. Fig. 1 und V. Fig. 1). Das ausgehöhlte Halsschild und die Form des Hinterleibes entspricht der letzteren Gruppe, aber gelbe Haarbüschel fehlen. Die sehr schlanken Fühler und Beine erinnern an die amerikanische Gattung *Xenodusa* Wasm. Die kräftigen Oberkiefer und die sehr langen Kiefertaster gleichen manchen *Myrmedonien*. Die Zunge ist kurz zweilappig, die Lappen sind stumpf kegelförmig, viel schmaler als bei *Lomechusa*, *Atemeles* und *Xenodusa*.

Myrmechusa mirabilis n. sp. (*Myrmedonia mirabilis* Eppelsh. i. l.).

(Taf. V. Fig. 2).

Nigropicea, nitida, thoracis marginibus et praesertim lateribus fulvis, elytris et abdominis marginibus castaneis, antennis pedibusque rufopiceis; breviter flavopubescens (praesertim in elytris), longe nigrosetosa in corporis totius margine, praesertim thoracis et abdominis. Caput ore producto, transversum, fronte convexa, subtiliter punctatum, oculis magnis prominentibus. Antennae filiformes, dimidio corpore longiores, articulis omnibus elongatis, basi (art. 1^o et 2^o) nigrosetosae; articul. 1^{us} anguste cylindricus, 2^{us} angustior et duplo brevior 1^o, 3^{us} longitudine 1^o, 4^{us} dimidio brevior 3^o, 4^{us}—10^{um} longitudine inter se subaequales, 11^{us} duplo longior 10^o. Prothorax capite fere duplo latior, semilunaris, longitudine duplo latior, margine antico emarginato, angulis anticis rotundatis, lateribus cum angulis posticis omnino rotundatis (elliptisch in einem Bogen gerundet), lateribus late excavatis et reflexis, disco convexo, subtiliter parce punctatus, parce flavosetosus, lateribus longe nigrosetosis. Elytra thorace triente longiora et apicem versus paullo latiora, aequaliter convexa, fortius punctata et densius flavosetosa, margine laterali parce nigrosetoso. Abdomen latum, disco plano, lateribus late reflexis et rotundatis, subtilissime alutaceum, vix punctatum, segmentorum marginibus posticis flavosetosis, margine laterali insuper nigrosetoso, praesertim apicem versus; segmentum penultimum dorsale in angulis posticis dente acuto, curvato instructum. Pedes longi, tenues, flavosetosi; femora etiam parce nigrosetosa; tibiae posticae paullo curvatae; tarsi tenues, tibiis paullo tantum breviores.

Long. corporis (abdomine contracto!) 7 mm, lat. 3 mm. Long. antennae 5 mm.

♂ (?) Segmento penultimo dorsali in medio late impresso, lateribus subearinatis.

Das einzige Exemplar wurde von Antinori am 3. Febr. 1879 in der abessinischen Provinz Schoa im Littoral von Marafia gefangen; Angabe der Wirtsameise fehlt. Es befindet sich im Museo Civico d. Stor.

¹⁾ Diese neue Gattung wurde von mir bereits vorgeschlagen in 157, (Biologie und Entwicklungstheorie, 3. Aufl.) S. 343. Anm. 1.

²⁾ Eine mikroskopische Präparation der Mundteile war an der auf Karton aufgeklebten Type nicht möglich, ich konnte sie nur in toto mit Zeiss Objectiv AA untersuchen.

nat. von Genua und wurde von Eppelsheim vor vielen Jahren als „*Myrmedonia mirabilis*“ benannt, aber nicht beschrieben. Dr. R. G e s t r o hatte die Güte, das Tier mir zur Beschreibung zuzusenden samt einer kleinen, vorzüglich kolorierten Abbildung von d'Apréval (1881). Letztere zeigt jedoch die Körperform etwas zu schlank und die Flügeldecken relativ zu kurz. Ich zog es daher vor, die Type zu photographieren und auf Grund der Umrisse der Photographie die beifolgende Zeichnung auszuführen (Taf. V. Fig. 2). Das Exemplar zeigt einen etwas eingezogenen, geschrumpften Hinterleib, den ich in der Zeichnung beibehalten mußte; die natürliche Stellung des Hinterleibes ist eine a u f g e w ö l b t e (aufgerollte), ähnlich wie bei *Lomechusa* (Taf. V. Fig. 1) und *Atemeles* (Taf. IV. Fig. 1).

Myrmechusa mirabilis steht in der Mitte zwischen *Myrmedonia* und *Lomechusa*. Die Zungenbildung ist viel ähnlicher der ersteren Gattung. Die Seiten des ausgehöhlten Halsschildes sind nicht verdickt und erinnern deshalb mehr an *Atemeles* und *Xenodusa* als an *Lomechusa*. Die Fühler sind so dünn und schlank wie bei *Xenodusa cava* Lec. Am Hinterleib, dessen Form weit mehr *Lomechusa* als *Myrmedonia* gleicht, fehlen gelbe Haarbüschel. Außer den gelben anliegenden Börstchen, welche auf der ganzen Oberseite spärlich, nur auf den Flügeldecken dicht stehen, trägt die Fühlerbasis und der ganze Seitenrand des Körpers sowie die Schenkel l a n g e s c h w a r z e B o r s t e n, die an den Halsschildseiten und an der Hinterleibspitze am zahlreichsten sind. Der Zahn an den Außenecken des vorletzten Dorsalsegments ist scharfspitzig, etwas nach unten gebogen. Nach dem Fehlen gelber Haarbüschel zu urteilen, steht *Myrmechusa* auf einer tieferen Stufe des echten Gastverhältnisses als die *Lomechusini*, obwohl das ausgehöhlte Halsschild, das auch bei anderen Symphilen sich findet (*Pleuropterus*, *Lomechon* etc.), und die Form des Hinterleibes auf Symphilie hinweist. Die Körperfärbung erinnert nur in den breit gelbroten Halsschildseiten an die rotbraune Symphilienfärbung der *Lomechusini*; im übrigen ist sie viel dunkler. Auch die Zungenbildung scheint nur auf eine niedere Stufe des echten Gastverhältnisses hinzudeuten. Hoffentlich gelingt es, später auch den Wirt dieses interessanten Gastes zu entdecken.

Die Mittelstellung, welche *Myrmechusa* zwischen den *Myrmedonini* s. str. und den *Lomechusini* einnimmt, legt die Annahme nahe, daß letztere von ersteren stammesgeschichtlich abzuleiten sind; der Eindruck, den diese Gattung macht, ist ganz der einer „Übergangsform“ zwischen *Myrmedonia* und *Lomechusa*. Da jedoch die *Lomechusini* auf die nördliche Halbkugel der alten und der neuen Welt beschränkt sind — auf das Verbreitungsgebiet der Gattung *Formica* — und wahrscheinlich durch Anpassung an das echte Gastverhältnis bei *Formica* ursprünglich entstanden sind (siehe 149 S. 3, 154 S. 46 (568), 157 S. 338), könnte es zweifelhaft erscheinen, ob *Myrmechusa* wirklich direkt stammesverwandt mit den *Lomechusini* ist, oder ob sie bloß eine analoge Anpassungsform darstellt, die auf einer niedrigen Stufe des echten Gastverhältnisses stehen blieb. Nach Paul Born leben übrigens in Abessinien, wo *Myrmechusa* vorkommt, noch Zwischenformen zwischen den Carabidengattungen *Calosoma* und *Carabus*; es wäre daher möglich, daß in jenem Gebiete auch unter den Staphyliniden eine altertümliche Stammform der *Lomechusini* seit der Tertiärzeit sich erhalten haben könnte. Die Frage, ob die auffallende morphologische Verwandtschaft zwischen *Myrmechusa* und den *Lomechusini* auf Descendenz oder bloß auf Konvergenz beruht, kann zur Zeit noch nicht sicher entschieden werden; doch ist ersteres wahrscheinlicher.

Ecitoxenidia n. gen. Aleocharinorum. (Siehe oben S. 54).

Ch. Th. Brues beschrieb 1902 (Two new Texan Ant- and Termite Guests, Entomological News, Juni 1902, p. 184 ff. und Taf. IX. Fig. 1) eine neue Gastart von *Eciton Schmitti* als *Ecitoxenia brevipes*. Auch sandte er mir gütigst 2 Exemplare dieser Art zu. Sie muß als Typus einer neuen, mit *Ecitoxenia* (114 S. 231 ff. und Taf. XIII. Fig. 3) verwandten Gattung gelten. Die generischen Unterschiede von *Ecitoxenia mirabilis* Wasm. sind folgende:

Ecitoxenia Wasm.

Körpergestalt nicht flachgedrückt, Hinterleib dick, fast walzenförmig,
 Kopf länger als breit, nach vorn erweitert.
 Halsschild so lang wie breit, sechseckig, die Seiten dreizählig. (Der erste Zahn wird von den Vorderwinkeln gebildet, der zweite steht vor der Mitte, der dritte vor den Hinterecken).
 Zunge mit zwei fast linienförmig schmalen Lappen.
 Fühler vom 2. Glied an zu einer spindelförmigen Keule geschlossen, welche fast die Hälfte der Breite des Kopfes erreicht. Beine kräftig, ziemlich lang, die Hinterbeine die Spitze des Hinterleibes überragend.

Die Gattung *Ecitoxenidia* schließt sich an *Ecitopora* Wasm. an und nähert sich *Ecitoxenia* durch die Längskiele von Kopf, Halsschild und Flügeldeckenseiten. Die abgesetzten gekielten Seitenränder der Flügeldecken von *Ecitoxenia* und *Ecitoxenidia* erinnern an *Dinarda* Leach, die Kielung des Halsschildes usw. an *Aenictonia* Wasm. Diese Ähnlichkeiten beruhen sicher auf bloßer Konvergenz. Wahrscheinlich ist auch die zwischen *Ecitoxenia* und *Ecitoxenidia* bestehende Ähnlichkeit nur eine auf analoger Anpassung beruhende Konvergenzerscheinung. Möglicherweise jedoch sind diese beiden Gattungen mit *Ecitopora* stammesverwandt; *Ecitoxenidia* würde in diesem Falle als Übergangsglied von *Ecitopora* zu *Ecitoxenia* aufzufassen sein.

Ecitoxenidia n. gen.

Körpergestalt sehr stark flachgedrückt, Hinterleib sehr niedrig, gegen die Spitze stark verengt.
 Kopf breiter als lang, nach vorn verengt.
 Halsschild viel breiter als lang, fast halbkreisförmig, die Seiten von vorn nach hinten allmählich erweitert und einfach gerundet, ungezähnt.
 Zunge breit zweilappig, ähnlich *Ecitopora* und *Myrmedonia*.
 Fühler nur wenig verdickt, loser gegliedert, viel schmaler als $\frac{1}{3}$ des Kopfes.
 Beine sehr kurz und dünn, die Hinterbeine kaum die Mitte des Hinterleibes erreichend.

Dorylomimus Lujae n. sp. (Taf. V. Fig. 4). (Zu S. 57).

Multo minor et brevior *Dorylomimo Kohli* (Taf. V. Fig. 3, 3 a), flavotestaceus, capite et abdominis facie superiore nigropiceis, subnitidus, breviter et parce flavopubescens. Caput transversum, valde rotundatum, oculis maximis prominentibus, subtiliter punctatum. Antennae geniculatae, multo breviores et crassiores quam in *D. Kohli*, dimidio corpore haud longiores, scapus (art. 1^{us}) capite haud longior, clavatus (apicem versus valde incrassatus); art. 2^{us} parvus, quadratus, articuli 3—11 clavam solidam, crassam, fusiformem formantes, art. 3^o conico, latitudine longiore, art. 4—10 valde transversis, 11^o conico, tribus praecedentibus unitis longitudine aequali. Prothorax capite paullo angustior, cordiformis, longitudine latior, antice valde dilatatus et bicanaliculatus, angulis anticis rotundatis, posticis rectis, subtiliter dense punctatus. Scutellum parvum, cordiforme. Elytra thorace haud longiora sed multo latiora, valde transversa (longitudine fere duplo latiora), dense subtiliter alutacea. Abdomen fere globosum, elytris plus duplo latius, latitudine vix longius, ante et concave marginatum, alutaceum et subtiliter haud dense punctatum. Pedes breviores et multo crassiores quam in *D. Kohli*, postici tamen corpore longiores. Tarsi crassi, 4-articulati, posteriorum art. 1^o elongato. Ungues validi, praesertim in tarsis posticis.

Long. corp. (absq. antennis) vix 2 mm, lat. abdominis 0,8 mm.

Von *Dorylomimus Kohli* Wasm. (Taf. V. Fig. 3; Beschreibung 138 S. 622 und Taf. XXXI. Fig. 3, 3 a etc.) durch viel geringere Größe, viel gedrungenere Körpergestalt, den queren, pechschwarzen Kopf, die größeren stärker konvexen Augen, die viel kürzeren Fühler mit dick spindelförmiger Geißel, das viel kürzere Halsschild, das vorn stärker erweitert ist und zwei tiefe Längsrinnen besitzt, und von der Mitte zur Basis geradlinig verläuft (nicht zur Basis hin wieder erweitert wie bei *D. Kohli*), durch die stark queren Flügeldecken und den viel dickeren Hinterleib verschieden. Vgl. hiezu die Abbildungen Fig. 3 a—b mit Fig. 4 auf Taf. V. Die Beine sind viel dicker und die Tarsen mit Ausnahme der hinteren kürzer als bei *D. Kohli*: die Klauen der Hintertarsen sind auffallend mächtig entwickelt.

Ein Exemplar dieses interessanten Gastes wurde von Herrn E. Lujja in einem oberirdischen Zuge von *Dorylus* (subg. *Anomma*) *Kohli* Wasm. bei Sankuru (Bez. Kassai am unteren belg. Kongo) 1906 gefangen. Ich benenne die Art zu Ehren des Entdeckers.

Über die Mimicry dieses Anommagastes siehe oben S. 57. Er ist wahrscheinlich ebenso wie *Dorylomimus Kohli* ein echter Gast (Symphile), der auf den Wirten umherklettert (zur Tarsenbildung von *D. Kohli* siehe 138 S. 621) und aus ihrem Munde gefüttert wird, wie P. Kohl bei *Dorylom. Kohli* beobachtet hat (138 S. 660). Die starke Entwicklung der Hintertarsen und ihrer Klauen deutet bei *D. Lujae* noch entschiedener auf die kletternde Lebensweise des Gastes hin; die Vordertarsen sind wie bei *Kohli* mit feinen weißen Hafthaaren dicht besetzt.

Xenophalus rufus n. sp. (Zu S. 62).

Rufus, nitidus, praeter abdomen subopacum. Caput subtilissime alutaceum. Prothorax politus, impunctatus. Elytra thoracis longitudine, subtilissime vix visibiliter punctata. Abdomen dense raueque punctatum et pubescens. Antennae breviores et angustiores quam in *X. trilobita*, articulis 7—10 longitudine triplo tamen latioribus, 11^o ovato, duobus praecedentibus unitis longitudine aequali. Long. corp. 4 mm. lat. elytr. 2 mm.

Durch ihre rotbraune Färbung und die kürzeren, weniger platt ruderförmigen Fühler von *X. trilobita* Wasm. usw. verschieden. Wegen der Kürze der Fühler sind an denselben die vier vorletzten Glieder im Vergleich zu ihrer Länge relativ breiter als bei den übrigen Arten, fast dreimal so breit wie lang; das Endglied ist platt eiförmig, reichlich so lang wie die beiden vorletzten zusammen, während es bei *X. trilobita* viel kürzer ist als die beiden vorhergehenden zusammen. Von dem rotgelben *X. Göldii* Wasm. durch etwas dunklere Färbung und breitere Körpergestalt und namentlich durch den stärker und dichter punktierten und behaarten Hinterleib verschieden, der bei *Göldii* nur sehr schwach und fein punktiert und stark glänzend ist. Auch sind bei *Göldii* die Fühler viel breiter ruderförmig als bei *rufus*.

X. rufus wurde in einem Exemplar in einem Zuge von *Eciton coecum* Ltr. von P. A. Sehu pp S. J. bei Rio Grande (Staat Rio Grande do Sul in Südbrasilien) gefangen.

Xenophalus gigas n. sp. (Taf. V. Fig. 6). Zu S. 62).

Maximus, rufocastaneus, thorace elytrisque nitidis, abdomine subnitido. Prothorax valde convexus, fere semiglobosus, valde parce et subtiliter punctatus. Elytra thorace haud longiora, valde convexa, subtilissime alutacea et insuper seriebus punctorum subtilium obsoletorum instructa. Abdomen dense fortius punctatum, haud flavopubescens, punctis brevissime tantum flavosetigeris. Antennae modice tantum dilatatae et compressae, articulis 7—10 subquadratis, longitudine paullo latioribus; 11^o ovato, vix longiore 10^o. Long. corp. 9 mm, lat. elytr. 4 mm.

Weitaus die größte Art der Gattung, mit *X. clypeatus* Wasm. (4 S. 412 und Taf. V. Fig. 12—18) und *Schmalzi* Wasm. (114 S. 243) verwandt. Von beiden Arten durch viel bedeutendere Größe und stärkere Wölbung verschieden, von ersterer überdies durch die kürzeren Flügeldecken, von letzterer durch die rotbraune Färbung und durch die viel feinere Punktierung von Halsschild und Flügeldecken abweichend.

Ein Exemplar, von Dr. E. Göldi zu Ponte Alegre am oberen Rio Purus (Alto Purus, Amazonas) in einem Zuge von *Eciton rapax* Fr. Sm. gefangen und mir durch Forel freundlichst übersandt. Bei dem gesetzmäßigen Verhältnis, das zwischen der spezifischen Körpergröße der *Xenoccephalus*-Arten und der Durchschnittsgröße der Arbeiterform ihrer *Eciton*-Art besteht, und bei der großen individuellen Konstanz der Körpergröße bei den einzelnen *Xenoccephalus*-Arten ist die relativ riesige Größe von *X. gigas* als ein biologisch bedeutsamer Anpassungscharakter an seine Lebensweise bei *Eciton rapax* zu betrachten, welcher schon von Bates „der Riese seiner Gattung“ genannt wird (Naturalist on the river Amazons, Ed. Clodd, 1892 p. 356). Eine Soldatenform fehlt bei diesem *Eciton*. Die größten mir vorliegenden Arbeiterinnen (von Dr. Göldi aus Pará erhalten) messen 13 mm. die kleinsten 8 mm.

Zur Gattung *Ecitoxenus* (114, S. 245 ff. und Taf. XIV, Fig. 14).

Dieselbe gleicht habituell einer sehr kleinen *Xenocephaline*, aber bei näherer Untersuchung fand ich später, daß sie mit der Gattung *Limulodes* Matth. unter den *Trichopterygidae* identisch ist. Die betreffende ecitophile Art, die ich als *Ecitoxenus Heyeri* beschrieb, muß daher *Limulodes Heyeri* heißen.

Ecitonides Fiebrigi n. sp. (Zu S. 61).

E. tuberculoso Wasm. (38 S. 212) affinis, sed differt: statura majore et latiore, capite longiore, parallelo, latitudine triplo longiore; antennis longioribus, art. 2^o dimidio brevior 3^o, 3^o et sequentibus latitudine plus duplo longioribus. Long. corporis 8 mm (absque antennis).

Diese neue Art der durch ihre aus gelben Höckern bestehenden Skulptur ausgezeichneten ecitophilen Paederinengattung wurde von Dr. Fiebrig zu S. Bernardino in Paraguay in einem Beutezuge von *Eciton praedator* Sm. gefangen, zugleich mit *Xenocephalus trilobita* Wasm. und einer mir unbekanntem Blattide (30. Okt. 1907). Die Gäste wurden mir von Prof. Aug. Forel freundlichst übersandt, dem ich hierfür meinen Dank ausspreche. Ich benenne die Art nach dem Entdecker.

Aus den begleitenden Notizen von Dr. Fiebrig entnehme ich, daß jener Zug von *Eciton praedator* von morgens 7 bis abends 10 Uhr (mit Pausen) beobachtet wurde; er war mehrere Zentimeter breit und zog zum Teil unterirdisch. Viele der Ameisen schleppten Beute (grüne und andersfarbige Cicadinenlarven, Staphyliniden(?) - Larven, Käfer und deren Larven, Lepidopterenpuppen, fremde geflügelte Ameisen und Ameisen-Puppen, Wanzen etc.). — Zu *Xenocephalus trilobita* bemerkt Fiebrig: „Läuft in derselben Weise wie die Ameisen, auch wie diese öfters wendend und in entgegengesetzter Richtung.“

Sämtliche vier bisher entdeckte *Ecitonides*-Arten leben nur bei *Eciton*-Arten mit rudimentären Ozellen (bei *praedator* 3 Arten, bei *coecum* 1 Art); ihre graugelbe Färbung kontrastiert scharf mit der schwarzen oder rotbraunen Färbung jener *Eciton*. Bei *Eciton* mit gut entwickelten Ocellen (*Burchelli*, *quadriglume* etc.), deren Gäste in der Färbung mit den Wirten übereinstimmen (siehe oben S. 60) sind noch keine *Ecitonides* entdeckt worden.

Zur Unterscheidung der *Ecitonides*-Arten gebe ich hier folgende Ü b e r s i c h t (vgl. auch 114 S. 248):

- a. Augen groß, gewölbt, nur durch 3—4 von hinten her auf das Auge übertretende Kopftuberkeln unvollständig geteilt b
- b. Kopf nur doppelt so lang wie breit, Fühler sehr kurz, nur von der Länge des Kopfes, das 2. Glied so lang wie das 3. *Ecitonides brevicornis* Wasm.
- b¹. Kopf mehr als doppelt so lang wie breit, Fühler fast doppelt so lang wie der Kopf c
- c. Kleiner (6—7 mm) und schmaler, Kopf nur 2¹/₂ mal so lang wie breit, nach hinten etwas verengt, mehr kegelförmig. Fühlerglied 2 nur wenig kürzer als 3, 3—8 kaum doppelt so lang wie breit . . . *Ecitonides tuberculoso* Wasm.
- c¹. Größer (8 mm) und breiter, Kopf reichlich dreimal so lang wie breit, (Taf. II, Fig. 6). nach hinten nicht verengt, cylindrisch. Fühlerglied 2 um die Hälfte kürzer als 3, 3—8 etwas mehr als doppelt so lang wie breit . . . *Ecitonides Fiebrigi* Wasm.
- a¹. Augen klein, unter den Kopftuberkeln fast ganz verborgen. Kopf viermal so lang wie breit, cylindrisch. Fühler nur um die Hälfte länger als der Kopf, Glied 2 so lang wie 3. *Ecitonides longiceps* Wasm. (Taf. II, Fig. 7).

V o r k o m m e n: *Ecitonides tuberculoso* in Zügen von *Eciton praedator* Sm. in den Staaten Rio de Janeiro (Dr. E. Göldi und E. A. Wagner) und S. Catarina (J. P. Schmalz); *Ecitonides brevicornis* bei demselben *Eciton* in den Staaten Rio de Janeiro (Dr. E. Göldi) und S. Catarina (J. P. Schmalz); *Ecitonides Fiebrigi* bei demselben *Eciton* in Paraguay (Fiebrig); *Ecitonides longiceps* bei *Eciton coecum* Ltr. im Staate S. Catarina (J. P. Schmalz).

Literatur-Verzeichnis.

Auf besonderen Wunsch mehrerer Kollegen lasse ich hier ein Verzeichnis derjenigen meiner bisherigen Publikationen folgen, welche **Beiträge zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophyllen** enthalten. Andere Arbeiten, welche sonst auf Ameisen oder auf andere Themata sich beziehen, werden hier nicht aufgeführt. Auf die Nummern dieses Verzeichnisses beziehen sich die Literaturverweise in vorliegender Arbeit, soweit bloß eine Nummer und Seitenzahl daselbst angegeben wurde.

- | | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <p>1. Über die Lebensweise einiger Ameisengäste. I. Tl. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1886. I. S. 49—66.</p> <p>2. Über die Lebensweise einiger Ameisengäste. II. Tl. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1887. I. S. 108—122.</p> <p>3. Über die europäischen Ateeles. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1887. I. S. 97—107.</p> <p>4. Neue brasilianische Staphyliniden, bei Eciton Foreli Mayr (hamatum autor.) gesammelt von Dr. W. Müller. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1887. II. S. 403—416 u. Taf. V.</p> <p>5. Beiträge zur Lebensweise der Gattungen Ateeles und Lomechusa. Haag 1888. — Sep. aus Tijdschr. v. Entom. XXXI. S. 245—328.</p> <p>6. Neue Ecitongäste aus Südbrasilien. — Deutsch. Entom. Zeitschr. 1889. I. S. 185—190 und Taf. I.¹⁾</p> <p>7. Über einige myrmekophile Heteropteren. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1889. I. S. 191—192.</p> <p>8. Nachträgliche Bemerkungen zu Ecitochara und Ecitomorpha. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1889. II. S. 444.</p> <p>9. Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte von Dinarda. — Wien. Ent. Ztg. 1889. 4. Heft. S. 153—162.</p> <p>10. Zur Kenntnis der Dinarda-Formen. — Wien. Ent. Ztg. 1889. 8. Heft. S. 281—282.</p> <p>11. Vergleichende Studien über Ameisengäste und Termitengäste. Haag 1890. — Sep. aus Tijdschr. v. Entom. XXXIII. S. 27—97 u. Taf. I. Zweiter Nachtrag S. 262—266.</p> | <p>12. Verzeichnis der von Dr. Aug. Forel in Tunesien und Ostalgerien gesammelten Ameisengäste. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1890. II. S. 297—302.</p> <p>13. Myrmecophila Salomonis n. sp. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1890. II. S. 303—304.</p> <p>14. Oochrotus unicolor Luc. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1890. II. S. 296.</p> <p>15. Apteranillus Foreli n. sp. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1890. II. S. 318—320.</p> <p>16. Neue myrmekophile Staphyliniden aus Brasilien. Deutsch. Ent. Ztschr. 1890. II. S. 305—318 u. Taf. II.</p> <p>17. Eine neue Clavigeride aus Madagaskar (Rhynchoclaviger cremastogastris), mit vergleichenden biologischen Bemerkungen. — Stett. Ent. Ztg. 1891. S. 3—10 u. Taf. I.</p> <p>18. Verzeichnis der Ameisen und Ameisengäste von Hollandisch-Limburg. Haag 1891. — Sep. aus Tijdschr. v. Entom. XXXIV. S. 39—64.</p> <p>19. Zur Bedeutung der Fühler bei Myrmedonia. — Biol. Zentralbl. XI. 1891. No. 1. S. 23—25.</p> <p>20. Vorbemerkungen zu den internationalen Beziehungen der Ameisengäste. — Biol. Zentralbl. XI. 1891. No. 11. S. 331—343.</p> <p>21. Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. — 262 S. u. 2 Taf. Münster 1891.</p> <p>22. Neue Termitophilen, mit einer Übersicht über die Termitengäste. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1891. S. 647—658 u. Taf. VI.</p> <p>23. Ein neuer Pausus vom Somaliland. — Mitt. Schweiz. Ent. Ges. VIII. 1892. Heft 9.</p> |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

¹⁾ Wirt derselben ist Eciton Burchelli Westw. (Foreli Mayr), nicht Hetschkoï Mayr, wie der Übersender angegeben hatte.

24. Die internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa*. — Biol. Zentralbl. XII. 1892. No. 18—21.
25. Zur Biologie einiger Ameisengäste. — Deutsch. Ent. Zeitschr. 1892. II. S. 347—351.
26. Neue Myrmekophilen. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1893. I. S. 97—112 u. Taf. V.
27. Zwei neue Staphylinidengattungen aus Sikkim. Deutsch. Ent. Ztschr. 1893. II. S. 206—208.
28. Einige neue Termiten aus Ceylon und Madagaskar, mit Bemerkungen über deren Gäste. — Wien. Ent. Ztg. 1893. 7. Heft. S. 239—247.
29. Über Paussiger und *Articeropsis* Wasm. — Wien. Ent. Ztg. 1893. 7. Heft. S. 257.
30. Eine myrmekophile *Ceratopogon*-Larve (*C. Braueri* n. sp.). — Wien. Ent. Ztg. 1893. 8. H. S. 277—279.
31. *Centrotoma rubra* Saulc. in Böhmen. — Wien. Ent. Ztg. 1893. 8. Heft. S. 279.
32. Zur Myrmekophilenfauna des Rheinlandes. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1894. II. S. 273 u. 274.
33. Die europäischen Dinarda, mit Beschreibung einer neuen deutschen Art. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1894. II. S. 275—280.
34. Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte von *Atemeles pubicollis*, mit einem Nachtrag über *Atemeles emarginatus*. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1894. II. S. 281—283.
35. Über *Atemeles excisus* Thoms. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1894. II. S. 283—284.
36. Über *Xantholinus atratus* Heer (*picipes* Thoms.). — Deutsch. Ent. Ztschr. 1894. II. S. 285—287.
37. *Formica exsecta* Nyl. und ihre Nestgenossen. — Verh. Nat. Ver. Bonn. LI. 1894. Heft 1. S. 10—22.
38. Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Mit Angabe der Lebensweise und Beschreibung neuer Arten. — XVI u. 231 S. Berlin 1894.
39. Zur Kenntnis einiger schwieriger *Thoricetus*-Arten. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1895. I. S. 41—44.
40. Verzeichnis der von Prof. Aug. Forel im Frühling 1893 in der algerischen Provinz Oran gesammelten Ameisengäste. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1895. I. S. 45—48.
41. Zur Kenntnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. — Zool. Anz. 1895. No. 471. S. 111—114.
42. Die Ameisen- und Termitengäste von Brasilien. I. Tl. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1895. 4. Heft. S. 137—179 (Sep. 1—45).
- 42 a. *Os hospedes das formigas e dos termites (cupim) no Brazil*. — Bolet. Mus. Paraense I. No. 3. 1896. S. 273—324. Mit 2 Taf.
43. Über termitophile Cicindeliden. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1895. II. S. 289—290.
44. Zur Kenntnis einiger *Thoricetus*-Arten. Zweites Stück. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1895. II. S. 291—293.
45. Zur Biologie von *Lomechusa strumosa*. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1895. II. S. 294.
46. Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. — Biol. Zentralbl. XV. 1895. No. 16 u. 17. S. 606—646.
47. Kritische Bemerkungen über einige Myrmekophilen und Termitophilen. — Wien. Ent. Ztg. 1896. 1. Heft. S. 32—36.
48. Note sur la chasse des Coleoptères myrmécophiles et termitophiles. — 4. S. Rennes 1896.
49. Dinarda-Arten oder -Rassen? — Wien. Ent. Ztg. 1896. 4. u. 5. Heft. S. 125—142.
50. A revision of the genus *Clidicus*. — Notes Leyd. Mus. XVIII. 1896. S. 14—18.
51. Die Myrmekophilen und Termitophilen. Leyden 1896. — Compt. Rend. III. Congr. Internat. Zool. S. 410—440.
52. Neue Termitophilen und Termiten aus Indien. (Viaggio d. L. Fea in Birm. LXXII.) — Ann. Mus. Civ. Genova (2) XVI. 1896. S. 613 bis 630 u. Taf. II. Nachtrag (2) XVII. 1896. S. 149—152.
53. Einige neue Paussus aus Java, mit Bemerkungen über die myrmekophile Lebensweise der Paussiden. — Notes Leyden Mus. XVIII. 1896. S. 63—80 u. Taf. I.
54. Zoologische Ergebnisse einer von Dr. K. Escherich und Dr. L. Kathariner nach Zentralkleinasien unternommenen Reise. Myrmekophilen. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1896. II. S. 237—241.
55. Zur Kenntnis einiger *Thoricetus*-Arten. Drittes Stück. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1896. II. S. 242—243.
56. Revision der *Lomechusa*-Gruppe. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1896. II. S. 244—256.
57. Selbstbiographie einer *Lomechusa*. — Stimm. Maria-Laach. 1897. 4. Heft.
58. Instinkt und Intelligenz im Tierreich. — Freiburg i. B. 1897; 2. Aufl. 1899; 3. Aufl. 1905; Engl. Übers. d. 2. Aufl. 1903; Ruß. Übers. d. 3. Aufl. (durch Karawaiew) Kiew 1906; Ital. Übers. d. 3. Aufl. (durch Boni) Florenz 1908.
59. Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere. — Freiburg i. B. 1897; 2. Aufl. 1900; Engl. Übers. d. 2. Aufl. 1905; Russ. Übers. (durch Karawaiew) Kiew 1906.
60. Zur Entwicklung der Instinkte. (Entwicklung der Symphilie). — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 1897. 3. Heft. S. 168—183.
61. Über einige myrmekophile Acarinen. I. — Zool. Anzeig. 1897. No. 531. S. 170—173.

62. Einige neue termitophile Myrmedonien aus Birma. (Viaggio d. L. Fea in Birm. LXXVII). — Ann. Mus. Civ. Genov. (2) XVIII. 1897. S. 28—31.
63. Bemerkungen über einige Ameisen von Madagaskar (Ameisen-Mimicry). — Zool. Anzeig. 1897. No. 536. S. 249—250.
64. Über ergatoide Weibchen und Pseudogynen bei Ameisen. — Zool. Anzeig. 1897. No. 536. S. 251—253.
65. Beutetiere von *Polybia scutellaris* White (Sauss.). — Zool. Anzeig. 1897. No. 538. S. 276—279.
66. Ein neuer *Fustigerodes* aus der Kapkolonie. — Wien. Ent. Ztg. 1897. 7. Heft. S. 201.
67. Über einige myrmekophile Acarinen. II. — Zool. Anzeig. 1897. No. 541. S. 346—350.
68. Neue Myrmekophilen aus Madagaskar. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1897. II. S. 257—272 und Taf. I. u. II.
69. Eine neue *Xenodusa* aus Colorado, mit einer Tabelle der *Xenodusa*-Arten. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1897. II. S. 273—274 u. Taf. I. Fig. 9.
70. Zur Biologie der *Lomechusa*-Gruppe. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1897. II. S. 275—277.
71. Ein neuer Dorylidengast aus Südafrika. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1897. II. S. 278 u. Taf. II. Fig. 6.
72. Eine neue (termitophile) *Myrmedonia* aus Westafrika. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1897. II. S. 279.
73. Ein neuer *Ecton*-Gast aus Nord-Carolina. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1897. II. S. 280—282 u. Taf. II. Fig. 4.
74. Ein neues myrmekophiles Silphidengenus aus Costa-Rica. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1897. II. S. 283—285 u. Taf. II. Fig. 5.
75. Zur Morphologie und Biologie der *Lomechusa*-Gruppe. — Zool. Anzeig. 1897. No. 546. S. 463—471.
76. Die Familie der Paussiden. — Stimm. a. Maria-Laach. 1897. Heft 9 und 10.
77. Termiten von Madagaskar und Ostafrika. (Voeltzkow, Wissenschaftl. Ergebn. der Reisen in Madag. und Ostafr. 1889—1895). — Abh. Senkenb. Ges. XXI. 1897. Heft 1. S. 137 bis 182 u. Taf. XI u. XII.
78. Ameisenfang von *Theridium triste* Hahn. — Zool. Anzeig. 1898. No. 555. S. 230—232.
79. Über *Novoclaviger* und *Fustigerodes*. — Wien. Ent. Ztg. 1898. 3. Heft. S. 96—99.
80. Eine neue dorylophile *Tachyporin*engattung aus Südafrika. — Wien. Ent. Ztg. 1898. 3. Heft. S. 101—103 u. Fig. 1—4.
81. Eine neue *Philusina* vom Kap. — Wien. Ent. Ztg. 1898. 3. Heft. S. 103—104. Zoologica. Heft 26.
82. Ein neuer *Claviger* aus Bosnien. — Wien. Ent. Ztg. 1898. 4. und 5. Heft. S. 135.
83. Erster Nachtrag zu den Ameisengästen von Holländisch Limburg, mit biologischen Notizen. Haag 1898. — Tijdschr. v. Entom. XLI. 1898. S. 1—18.
84. Eine Ameisenkolonie durch Nematoden zerstört. — Tijdschr. v. Entom. XLI. 1898. S. 18—19.
85. Die Gäste der Ameisen und Termiten. — Illustr. Ztschr. f. Entom. 1898. Heft 10—16. Mit 1 Taf.
86. Ein kleiner Beitrag zur Myrmekophilenfauna von Vorarlberg. — Mitt. Schweiz. Ent. Gesellsch. X. 1898. Heft 3. S. 134 und 135.
87. Zur Kenntnis der Myrmekophilen und Ameisen von Bosnien. — Wissensch. Mitteil. d. Bosn.-Herz. Landesmus. Bd. VI. 1898.
88. Einige neue myrmekophile Anthiciden aus Indien. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1898. 7. Heft S. 482—484.
89. Über die Gäste von *Tetramorium caespitum*, sowie über einige andere Myrmekophilen. — Versl. d. 53. Somerverg. d. Ned. Ent. Ver. 11. Jun. 1898. S. 60—65.
90. *Thorictus Foreli* als Ectoparasit der Ameisenfüher. — Zool. Anz. 1898. No. 564. S. 435.
91. Zur Lebensweise von *Thorictus Foreli*. Mit einem anatomischen Anhang und einer Tafel. — Natur und Offenbarung. 1898. Heft 8. S. 466—478.
92. Neuere über Paussiden. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 1898. 7. Heft. S. 507—515.
93. Die Höhlentiere. — Stimm. Maria a. Laach. 1898. Heft 6 u. 7. (Vergleich zwischen den troglolithen und den myrmekophilen Chernetiden).
94. Nochmals *Thorictus Foreli* als Ectoparasit der Ameisenfüher. — Zool. Anzeig. 1898. No. 570. S. 536—546.
95. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. — Zoologica. Heft 26. Stuttgart 1899. S. 1—133 u. 3 Tafeln.
96. Augenlose Tiere. — Stimmen a. Maria-Laach. 1898. 10. Heft. (Augenlosigkeit bei Ameisengästen des Mittelmeergebietes).
97. G. D. Havilands Beobachtungen über die Termitophilie von *Rhopalomeles angusticollis*. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1899. Heft 4. S. 246—249.
98. Neue Paussiden, mit einem biologischen Nachtrag. — Notes Leyden Mus. XXI. 1899. S. 33—52 u. Taf. 3 und 4.
99. Neue Termitophilen und Myrmekophilen aus Indien. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. I. S. 145—169 u. Taf. 1 und 2.

100. Ein neues myrmekophiles Curculionidengenuss aus der Kapkolonie. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. S. 170 u. Taf. 2. Fig. 7.
101. Ein neues (termitophiles?) Tenebrionidengenuss aus Kamerun. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. I. S. 172 u. Taf. 2. Fig. 8.
102. Eine neue dorylophile Myrmedonia aus der Kapkolonie, mit einigen anderen Notizen über Dorylinengäste. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. I. S. 174—177.
103. Ein neues physogastres Aleocharinengenuss (Termitotropha) aus der Kapkolonie. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. I. S. 178 u. Taf. 2. Fig. 9.
104. Der Lichtsinn augenloser Tiere. — Stimmen a. Maria-Laach. 1899. Heft 8 u. 9 (Lichtsinn von Claviger und Platyarthus).
105. Weitere Nachträge zum Verzeichnis der Ameisengäste von Holländisch Limburg. — Tijdschr. v. Entomol. XLII. 1899. S. 158—171.
106. Ein neuer Termitodiscus aus Natal. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. II. S. 401—402.
107. Zwei neue Lobopelta-Gäste aus Südafrika. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. II. S. 403—404.
108. Zwei neue myrmekophile Philusina-Arten aus Südafrika. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. II. S. 405—406.
109. Über *Atemeles pubicollis* und die Pseudogynen von *Formica rufa*. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. II. S. 407—409.
110. Ein neuer Gast von *Eciton carolinense* (*Ecitonusa*). — Deutsch. Entom. Ztschr. 1899. II. S. 409—410.
111. Zur Kenntnis der termitophilen und myrmekophilen Cetoniden Südafrikas. — Illustr. Ztschr. Entomol. 1900, No. 5—7 mit 1 Taf.
112. Ein neuer *Melipona*-Gast (*Scotocryptus Goeldii*) aus Pará. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1899. II. S. 411.
113. *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipteren-genuss aus Termitennestern. I. Teil. — Ztschr. wiss. Zool. LXXVII. 4. Heft. 1900. S. 599—617 u. Taf. 33.
114. Neue Dorylinengäste aus dem neotropischen und dem aethiopischen Faunengebiet. — Zool. Jahrb. System. XIV. 3. 1900. S. 245—289 u. Taf. XIII u. XIV.
115. Zur Lebensweise der Ameisengrillen (*Myrmecophila*). — Nat. u. Offenb. XLVII. Heft 3. 1903. S. 129—152. — Insektenbörse XIX. 1902.
116. Zwei neue *Liometopum*-Gäste aus Colorado. — Wien. Ent. Ztg. 1901. 7. Heft. S. 145—147.
117. On some genera of Staphylinidae, described by Thos. L. Casey. — Canad. Entom. XXXIII. 1901. S. 249—252.
118. Gibt es tatsächlich Arten, die noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? Zugleich mit allgemeineren Bemerkungen über die Entwicklung der Myrmekophilie und Termitophilie und über das Wesen der Symphylie. — Biolog. Zentralbl. XXI. 1901. No. 22 u. 23. S. 689 bis 711 und 737—752.
119. *Termitoxenia*, ein neues flügelloses Dipteren-genuss aus Termitennestern. II. Teil. — Ztschr. wiss. Zool. LXX. 2. Heft. S. 289—298.
120. Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. — Allg. Ztschr. f. Entom. VI. 1901. No. 23 und 24; VII. 1902. No. 1—21. (Separ. 78 S. mit 1 Taf.).
121. Zur Kenntnis der myrmekophilen Antennophorus und anderer auf Ameisen und Termiten reitender Acarinen. — Zool. Anzeig. XXV. No. 661. 1902. S. 66—76.
122. Ein neuer myrmekophiler *Hyobates* aus dem Rheinland. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1902. I. S. 62. (Siehe 1903. S. 236).
123. Coléoptères myrmécophiles réunis par A. Lameere en Algérie. — Ann. Soc. Ent. Belg. XLVI. 1902. 4. Heft. S. 159.
124. Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia*. Jena 1902. mit 1 Taf. — Verh. V. Intern. Zoologenkongr. Berlin 1901. S. 852—872.
125. Verzeichnis der von Dr. W. Horn auf Ceylon 1899 gesammelten Termiten, Termitophilen und Myrmekophilen. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1902. I. S. 79—80.
126. Zwei neue europäische Coleopteren. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1902. I. S. 16.
127. Species novae Insectorum termitophilorum ex America meridionali. — Tijdschr. v. Entom. XLV. 1902. S. 95—107 mit 1 Taf.
128. Species novae Insectorum termitophilorum, a D. F. Silvestri in America meridionali inventae. — Bull. Mus. Torino XVII. No. 427. 1902. S. 1—6.
129. Termiten, Termitophilen und Myrmekophilen, gesammelt auf Ceylon von Dr. W. Horn, mit anderem ostindischen Material bearbeitet. — Zool. Jahrb. System. XVII. 1. 1902. S. 99—164 u. Taf. 4 u. 5.
130. Biologische und phylogenetische Bemerkungen über die Dorylinengäste der alten und der neuen Welt, mit spezieller Berücksichtigung ihrer Konvergenzerscheinungen. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1902. S. 86—98 u. Taf. I.
131. Neue Bestätigungen der *Lomechusa*-Pseudogynentheorie. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1902. S. 98—108 u. Taf. II.

132. Riesige Kurzflügler als Hymenopterengäste. — Insektenbörse XIX. 1902. No. 34—36.
133. Konstanztheorie oder Descendenztheorie? — Stimmen a. Maria-Laach. LXIV. 1903. Heft 4, 2 u. 5 mit 1 Taf. (Anpassungserscheinungen bei Myrmekophilen und Termitophilen).
134. Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen. — Biol. Zentralbl. XXIII. 1903. No. 2, 5, 6, 7, 8. (Untersuchung der Exsudatorgane und Exsudatgewebe.)
135. Zum Mimikrytypus der Dorylinengäste. — Zool. Anzeig. XXVI. 1903. No. 704. S. 581—590.
136. Zur Brutpflege der blutroten Raubameise (*Formica sanguinea*). — Insektenbörse. XX. 1903. No. 35. S. 275—276.
137. Die Thorakalanhänge der Termitoxeniidae, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1903. S. 113—120 mit 2 Taf.
138. Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirte am oberen Kongo, nach den Sammlungen und Beobachtungen von P. H. Kohl bearbeitet. — Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Festschrift f. Weismann) 1904. S. 614—682 mit 3 Taf.
139. Termitophilen aus dem Sudan. Mit 1 Tafel. Upsala 1904. — Result. Swed. Zool. Exped. to Egypt and the White Nile. 1901. No. 13.
140. Ein neuer *Alemeles* aus Luxemburg. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1904. I. S. 9—11.
141. Zur Kontroverse über die psychischen Fähigkeiten der Tiere, insbesondere der Ameisen. — Natur und Schule. III. 1904. Heft 1—3.
142. Neue Beiträge zur Kenntnis der Paussiden, mit biologischen und phylogenetischen Bemerkungen. — Noles Leyden Mus. XXV. 1904. S. 1—82 mit 6 Taf.
143. Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. 2. Aufl. Freiburg 1904. (9. Kap. „Konstanztheorie oder Descendenztheorie“ enthält Beiträge zur Stammesgeschichte der Ameisengäste und Termitengäste).
144. Contribuição para o estudo dos hospedes de abelhas brasileiras. — Revista Mus. Paulista VI. 1904. S. 482—487 mit 1 Taf.
145. Die phylogenetische Umbildung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste. — Compt. Rend. VI. Congr. Intern. Zool. Bern 1904. S. 436—448 mit 1 Taf.
- 145 a. Die phylogenetische Umbildung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste. — Mitt. Schweiz. Entom. Ges. XI. 2. Heft. 1905. S. 66—67.
146. Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. — Biol. Zentralbl. XXV. 1905. No. 4—9. (Enthält auch viele Beobachtungen über myrmekophile Coleopteren.)
- 146 a. Nochmals zur Frage über die temporär gemischten Kolonien und den Ursprung der Sklaverei bei den Ameisen. — Biol. Zentralbl. XXV. 1905. No. 19. S. 644—653.
147. Ameisenarbeiterinnen als Ersatzköniginnen. — Mitt. Schweiz. Entom. Ges. XI. 2. Heft. 1905. S. 67—70. (Auch über die Pseudogynentheorie).
148. Zur Lebensweise einiger in- und ausländischer Ameisengäste. — Ztschr. wissensch. Insektenbiol. I. 1905. Heft 8—10.
149. Zur Lebensweise von *Atemeles pratensoides*. — Ztschr. wissensch. Insektenbiol. II. 1906. Heft 1 u. 2.
150. a. Versuche mit einem brasilianischen Ameisennest in Holland, mit 1 Taf.; b. Zur Myrmekophagie des Grünspechts. — Tijdschr. v. Entom. XLVIII. 1906. S. 1—12. (Versuche mit europ. Ameisengästen S. 4 ff.).
151. *Termitusa*, nouveau genre d'Ab'ochariens termitophiles. — Revue d'Entom. (Caen) XXV. 1905. No. 8 u. 9. S. 199—200.
152. Zur Geschichte der Sklaverei beim Volke der Ameisen. — Stimmen a. Maria-Laach. LXX. 1906. Heft 4 u. 5.
153. Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. I. u. II. Teil. — Arch. trimestr. Inst. Grand-Ducal. 1906. Fasc. 1 u. 2. mit 2 Taf.
154. Beispiele recenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen. — Festschr. I. Rosenthal, Leipzig. 1906. S. 43—58; Biol. Zentralbl. XXVI. No. 17—18. S. 565—580.
- 154 a. Esempii di recenti neoformazioni di specie tra gli ospiti delle Formiche e delle Termiti. — Rivista d. Fisica, Mathem. e Sc. Nat. (Pavia) VII. No. 84. 1906.
155. Die Gäste der Ameisen und der Termiten. — Vortrag auf d. 77. Vers. deutscher Naturf. Meran. 27. Sept. 1905. — Verh. 1906. II. S. 212—216.
156. Wie gründen die Ameisen neue Kolonien? — Vortrag Naturw. Sekt. Görresgesellschaft. Bonn. 27. Sept. 1906. — Wissensch. Beilage zur „Germania“ 1906. No. 44.
157. Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. 3. Aufl. Freiburg i. B. 1906. (10. Kap. über die Stammesgeschichte der Ameisengäste und Termitengäste und die Entwicklung der Sklaverei b. d. Ameisen.)

158. Sur les nids des Fourmis migrantes (Eciton et Anomma). — Atti Pontif. Accad. Nuovi Lincei LX, Sess. VII. 1907. S. 224—229. (Nestgäste von Anomma).
159. Über einige afrikanische Paussiden, mit Beschreibung zweier neuer Paussus. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1907. II. S. 147—153 mit 1 Tafel.
160. Über einige Paussiden des Deutschen Entomologischen Nationalmuseums. — Deutsch. Ent. Ztschr. 1907. VI. S. 561—566.
161. Zur Kastenbildung und Systematik der Termiten. — Biol. Zentralbl. 1908. No. 3. S. 68—73. (Auch über die Pseudogynentheorie S. 71).
162. Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. — Biol. Zentralblatt 1908. No. 8—13. — (Enthält auch viele Beobachtungen über myrmekophile Coleopteren etc.)
163. On the evolution of Dinarda, a genus of Coleoptera. Translated by Horace Donisthorpe. — Zoologist. Febr. 1908. S. 68—71. (Aus 154).

Berichtigung.

S. 178 Zeile 1 des Textes von unten lies: **Let** Marefia statt: Littoral von Marafia.

Tafelerklärung.

(Tafel II und III sind gezeichnet mit Mikroskop Zeiß und Camera lucida Abbe, Tafel IV und V teilweise mit Mikroskop Zeiß, teilweise nach Photographien.)

Tafel I.

Beobachtungsnest von *Formica sanguinea* mit mehreren Sklavenarten.

(Vgl. S. 38, Anm. 1.)

Tafel II.

Dorylinengäste des *Mimicrytypus*.

- Fig. 1. *Mimeciton pulex* Wasm.¹⁾ Zeiß a₁, Oc. 2). (Bei *Eciton praedator* Sm.) 1 a Oberlippe, 1 b Oberkiefer, 1 c Unterkiefer (A, Oc. 4); 1 d Unterlippe (D, Oc. 2); 1 e Kopf von der Seite, um die Lage des Ocellus (oc) in der Fühlergrube an der Antennenbasis (ant.) zu zeigen (A, Oc. 2).
- Fig. 2. Kopf von *Eciton praedator* Sm., kleine Arbeiterform (a₁, Oc. 2).
- Fig. 3. *Ecitophya simulans* Wasm.²⁾ ♀ (a₁, Oc. 1). (Bei *Eciton Burchelli* Westw. = *Foreli* Mayr).
- Fig. 3a. Kopf von *Ecitophya simulans* ♂ (a₂, Oc. 1).
- Fig. 4. Kopf von *Eciton Burchelli* Westw., kleine Arbeiterform (a₁, Oc. 1).
- Fig. 5. Kopf von *Ecitomorpha arachnoides* Wasm. ♀ (a₂, Oc. 1). (Bei *Eciton Burchelli* Westw.)
- Fig. 6. Kopf von *Ecitonides tuberculosus* Wasm.³⁾ ♂ (a₂, Oc. 1). (Bei *Eciton praedator* Sm.)
- Fig. 7. Kopf von *Ecitonides longiceps* Wasm.⁴⁾ ♂ (a₂, Oc. 1). (Bei *Eciton coecum* Ltr.)
- Fig. 8. *Dorylostethus Wasmanni* Brauns⁵⁾ (a₂, Oc. 4). (Bei *Dorylus helvolus* L.)
- Fig. 9. Fühler von *Dorylus helvolus* L., kleine Arbeiterform (a₂, Oc. 4).

¹⁾ Beschreibung 26, S. 97. Beschreibung der Mundteile 42, S. 152.

²⁾ Beschreibung 6, S. 187 als *Ecitomorpha*; zur Gattung *Ecitophya* erhoben 114, S. 224 (10 Sep.). Das ♂ unterscheidet sich vom ♀ durch viel schmalere Hinterleib. Die gereihten und teilweise zu Büscheln vereinigten fuchsroten Borsten des Hinterleibes stehen vielleicht mit einer gewissen Stufe der Symphilie in biologischem Zusammenhang.

³⁾ Beschreibung 38, S. 212. Das hier abgebildete ♂ unterscheidet sich durch längere Fühler von dem daselbst beschriebenen ♀.

⁴⁾ Beschreibung 114, S. 249 (35 Sep.). Vgl. auch im Anhang II. der vorliegenden Arbeit (S. 182) die Tabelle der *Ecitonides*-Arten.

⁵⁾ Wien. Ent. Ztg. 1898, Heft 7 und 8, S. 224.

Tafel III.

Neue myrmekophile Proctotrypiden.

- Fig. 1. *Solenopsis imitatrix* Wasm. ♀ (a₂, Oc. 4). (Bei *Solenopsis fugax* Ltr.) 1a Fühler, Vorderansicht (A, Oc. 2); 1b Vorderbein (A, Oc. 1). (Beschreibung im Anhang I, S. 171.)
- Fig. 2. Fühler von *Solenopsis fugax* Ltr. ♂ (A, Oc. 2). 2a Vorderbein, 2b Mittelbein von *Sol. fugax* (A, Oc. 1).
- Fig. 3. *Ecitopria crassicornis* Wasm. ♀ (a₂, Oc. 2). (Bei *Eciton praedator* Sm.) 3a Fühler, 3b Vorderbein (A, Oc. 1). (Beschreibung im Anhang I, S. 172.)
- Fig. 4. *Tetramopria aurocincta* Wasm. ♀ (a₂, Oc. 4). (Bei *Tetramorium caespitum* L.) 4a Vorderflügel (a₂, Oc. 4); 4b Fühler (A, Oc. 2); 4c Vorderbein, 4d Mittelbein, 4e Hinterbein (A, Oc. 1). (Beschreibung im Anhang I, S. 172.)
- Fig. 5. Fühler von *Tetramorium caespitum* L. ♂ (A, Oc. 2). 5a Vorderbein, 5b Mittelbein, 5c Hinterbein von *T. caespitum* ♂ (A, Oc. 1).

Tafel IV.

Verschiedene biologische Typen myrmekophiler Staphyliniden.

- Fig. 1. Fütterung von *Atemeles pratensoides* Wasm. durch *Formica pratensis* Deg. Nach einer Beobachtung unter der Lupe gezeichnet.
- Fig. 2. *Allodinarda Kohli* n. g. n. sp. Bei *Myrmecaria eumenoides* Gerst., Kongo. (Beschreibung im Anhang II, S. 176.)
2a Fühler (Zeiß AA, Oc. 1); 2b Unterkiefer u. Unterlippe¹⁾ (AA, Oc. 4): [m = maxillae, pm = palpi maxillares, l = ligula, p = paraglossae, pl = palpi labiales]; 2c Vorderfuß und Schienenspitze (AA, Oc. 4).
- Fig. 3. Unterkiefer und Unterlippe¹⁾ von *Dinarda dentata* Grav. (AA, Oc. 4). (Buchstabenerklärung wie in Fig. 2b); 3a Vorderfuß und Schienenspitze (AA, Oc. 4).

Tafel V.

Verschiedene biologische Typen myrmekophiler Staphyliniden.

- Fig. 1. *Lomechusa strumosa* F. (L) und *Dinarda dentata* Grav. (D).¹⁾ Letztere reinigt gerade den Hinterleib der *Lomechusa* von Milben. Nach einer Beobachtung unter der Lupe gezeichnet. 1a *Lomechusa strumosa* nach einer Photographie; die Fühler von *Lomechusa* erscheinen hier perspektivisch verkürzt.
- Fig. 2. *Myrmecchusa mirabilis* n. g. n. sp. Abessinien. (Beschreibung im Anhang II, S. 178.)
- Fig. 3. *Dorylomimus Kohli* Wasm. Bei *Anomma Wilverthi* Em., Kongo. Seitenansicht (Beschreibung 138, S. 622); 3a Oberansicht; 3b Hinterbein (AA, Oc. 1).
- Fig. 4. *Dorylomimus Lujae* n. sp. Bei *Anomma Kohli* Wasm., Kongo. (Beschreibung im Anhang II, S. 180.)
- Fig. 5. *Trilobitideus insignis* Wasm. Bei *Anomma Wilverthi* Em., Kongo. (Beschreibung 138, S. 619.)
- Fig. 6. *Xenocephalus gigas* n. sp. Bei *Eciton rapax* Fr. Sm. Amazonas. (Beschreibung im Anhang II, S. 181.)

¹⁾ Die Borsten sind fortgelassen.

