rée sur le centre du noyau. La nébuleuse entière paraît animée d'un mouvement de rotation, dont la vitesse mesurée à 2 degrés du noyau a été trouvée égale a 58 kilomètres par seconde.

Cete nébuleuse, visible en automne, est certainement l'un des objets célestes les plus faciles à observer avec n'importe quel instrument, et les problèmes qu'elle pose intéresseront encore longtemps les astronomes.

Untersuchungen über die Psychologie der Ameisen,

von **Robert Stumper,** z. Zt. Straßburg.

Das Ameisenleben stellt mannigfache Probleme: soziologische, physiologische, psychologische, bionomische, anatomische und philosophische. Diese Vielheit ist eben in der Mannigfaltigkeit des Ameisenlebens bedingt. Am interessantesten und am schwierigsten ist zweifelsohne das Kampfproblem der psychologischen Bewertung dieser Hymenopteren. Kampfproblem deshalb, weil die Meinungen sehr geteilt sind; meinen doch die einen, die Ameisen seien reine Automaten, während die anderen behaupten, die Ameisen besäßen alle Tugenden und Untugenden des Menschen. Zwischen beiden Anschauungen stehen die Fachkenner: die Autoren Forel, Emery, Wasmann, Brun, Escherich, Wheeler, Donisthorpe, Karaweiew, v. Buttel-Reepen, Viehmeyer, Schmitz, Piéron, Bouvier, Bohn usw. schreiben den Formiciden ein ausgeprägtes Instinktleben verbunden mit einem stark entwickelten Gedächtnis zu (Artgedächtnis plus Individualgedächtnis!).

Neuerdings glaubt nun der bekannte Frankfurter Geruchspsychologe Hans Henning zu dem Schluß berechtigt zu sein, die Staatenbildung der Ameisen beruhe auf rein peripheren Prozessen. Zentrale, d. h. rein psychologische Vorgänge seien nicht nötig zur Erklärung der Staatenbildung. Das soziale Leben dieser Insekten sei bedingt durch eine positive Reaktion auf die Wahrnehmung des Ameisensäuregeruches.[1]) N. Braunshausen resümiert die neue Theorie folgendermaßen: «Auf eine merkwürdige Tatsache aus dem Gebiet der Reizschwelle hat Henning aufmerksam gemacht. Er erklärt die Entstehung der Ameisenfährten durch die Ausscheidung von Ameisensäure. Während nun Henning selbst nach 10—12 Überquerungen von Ameisen über ein Blatt Papier Ameisensäure wahrnahm, brauchen die Ameisen 50—100 Über-

[1]) Geruchsfährte und Reaktionsstruktur der Ameise, Zeitschrift für Psychologie 1915, Heft 4.

querungen, ehe für sie eine Fährte ausgebildet ist. Das Geheimnis der Staatenbildung bei den Ameisen wäre demnach darauf zurückzuführen, daß eine Überzahl von Individuen nötig ist, um die biologisch wichtigen Fährten zu erzeugen. Diejenigen Kolonien, deren Reizschwelle diesen Bedingungen nicht entspricht, gehen nach dem Gesetz der Auslese zugrunde.» [2])

Das wäre in knapper Form die Theorie Hennings. Ich habe nun im Laufe des Sommers 1919 einige Versuchsreihen angestellt, um die neue Theorie kritisch zu prüfen. Bevor ich zur ausführlichen Beschreibung dieser *experimentellen Kritik* schreite, schicke ich einige Worte deduktiv-sachlicher Kritik voraus.

I. Kritik der Schlußfolgerungen Hennings.

Nachdem die erstaunliche Heimkehrfähigkeit der nestbeständigen Ameisen fast ein Jahrhundert lang für ein unentwirrbares Rätsel gegolten hatte, ist diese Raumorientierung heutzutage wenigstens in ihren groben Zügen klargelegt. Jahrzehnte lang arbeiteten Forscher wie Lubbock, Forel, Wasmann, Brun, Cornetz, Piéron an diesem Problem, dessen Lösung wir heutzutage in einer Kombination der verschiedenen nachweisbaren Leistungen der bekannten Sinne, in Verbindung mit einem stark ausgeprägten Gedächtnis sehen. *Das wichtigste dieser Erkenntnis liegt zweifellos in der Tatsache, daß die verschiedenen Sinneseindrücke sich assoziieren und bei der Raumorientierung in Kraft treten können.* Diese Sinne sind: Geruch, Gesicht, Kinästhesien, Podometersinn und Tastsinn. Olfaktiver und taktiler Sinn wirken an und in den Antennen sozusagen immer kombiniert, sie machen den topochemischen Sinn Forels aus. Eine gewaltige Stütze für obige Erkenntnis ergibt die Anatomie des Ameisenhirnes, dessen anatomisch-histologische Besonderheiten in folgenden Tatsachen gipfeln:

1. Mächtige Entwicklung der pilzförmigen Körper (Corpora pedunculata von Dujardin).

2. Phylogenetisch vergleichende Studien ergeben, daß die Corpora pedunculata bei den sozialen Hymenopteren ihre maximale Entwicklung erreicht haben.

3. Faltung der Oberfläche des Hirnes.

4. Vorhandensein eines Filzes von zahllosen Fibrillen und Assoziationsfasern, welche alle Hirnteile untereinander verbinden.

Diese Ergebnisse neuerer Forschung, speziell der Schüler H. E. Zieglers, scheint Henning ignoriert zu haben, wenn er von einem Überwiegen peripherer Prozesse bei den Ameisen spricht und die Wichtigkeit rein zentraler Akte, wie Gedächtnis, Asso-

[2]) Einführung in die experimentelle Psychologie. Teubner 1919

ziation herabzudrücken versucht. H. Henning behauptet des weiteren, alle künstlichen Zwingerversuche seien zum psychologischen Zwange eingeengt. Gewiß, man darf die Versuche im künstlichen Neste nicht überschätzen, speziell bei biologischen Untersuchungen; jedoch ist bei rein psychologischen Forschungen das Formicarium nicht nur vorteilhaft, sondern geradezu unumgänglich notwendig und besonders lehrreich. Außerdem ist die Aussage Hennings, daß die Ameisen im künstlichen Neste *nie* weibliche Geschlechtstiere erzeugen, offenbar falsch. In der Literatur sind folgende, wenn auch seltene Fälle, bekannt gegeben:

a. Lubbock erzielte 1883 Weibchenerziehung in einem künstlichen Nest bei Formica fusca;[3])

b. Wasmann bringt zwei andere Fälle: Formica sanguinea und Formica truncicola;[4])

c. H. Donisthorpe berichtet neuerdings über Weibchenerziehung bei Myrmecina graminicola.[5])

Wasmann teilt mir über die obige irrige Meinung Hennings brieflich folgendes mit: «Die Ansicht Hennings, daß deswegen, weil in künstlichen Beobachtungsnestern besonders von Formica, aus den befruchteten Eiern der Königin gewöhnlich nur Arbeiter, keine Weibchen erzogen werden, die an künstlichen Nestern gewonnenen Beobachtungsresultate wertlos seien für die Kenntnis der Ameisenbiologie und -Psychologie, *ist schon in sich falsch.* Es handelt sich hier um eine Instinktregulation, die gerade *für* den Wert der künstlichen Nester für die Ameisenpsychologie spricht. In geschlossenen Beobachtungsnestern erziehen die Arbeiter aus den befruchteten Eiern deshalb keine Weibchen:

1° Weil sie den Eindruck haben, daß den Geflügelten der Ausweg zum Paarungsfluge unmöglich ist und

2° weil sie einer größeren Arbeiterzahl, nicht aber einer Vermehrung der Kolonie durch Geschlechtstiere unter diesen Umständen bedürfen.» — Außerdem sind verschiedene Fälle bekannt, wo weisellose Kolonien sekundär ergatoïde Weibchen erzogen, indem die Arbeiterinnen eine ihrer Mitbürgerinnen durch reichlichere Nahrung (vielleicht auch durch Verabreichung einer bestimmten Nahrung?) zur Königin umbildeten (z. B. Polyergus rufescens).[6]) Beide Erscheinungen rechnet man daher unter die

[3]) Lubbock, Ameisen, Bienen und Wespen, p. 33.

[4]) Wasmann, Ameisen und Ameisengäste v. Luxemburg. 1908, p. 71.

[5]) Horace Donisthorpe, Myrmicophilous Notes for 1917, 1918. Entomol. Record. Vol. XXXI.

[6]) Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. Biolog. Zentralbl. V. 15.

Instinktregulationen resp. unter die sozial-psychologischen Korrektionen der Ameisen.

Wir haben schon gesehen, daß Henning in seiner grundlegenden Arbeit den Ameisen vorwiegend *peripher ausgelöste* Handlungen zuschreibt und der Ansicht huldigt, die *zentralen Vorgänge* seien bisher gewaltig überschätzt worden. Hiergegen ist manches einzuwenden: Zum ersten ist die Trennung zwischen peripheren und zentralen Prozessen keineswegs so strikt durchzuführen wie es Henning verlangt. Eine solche Trennung mag wohl didaktischen Wert haben, besteht aber in Wirklichkeit nicht. Henning meint m. a. W., daß die Gedächtnis- und Assoziationsfunktionen sowie die Handlungen aus innerem Antrieb bei der Ameise nicht so stark entwickelt seien wie man bisher meinte, und daß für die Handlungen dieser Insekten fast ausschließlich die aktuellen peripheren Sinneserregungen ausschlaggebend seien. Hiergegen spricht ein beredtes Wort die Anatomie des Ameisengehirnes und sodann die unabsehbare Kette experimenteller Ergebnisse über die Orientierung auf Einzelreisen. Wenn Henning behauptet: «Ich konnte die Mneme beim Tiere (Ameise) nicht vorfinden», so muß man äußerst kritisch vorgehen. Was versteht man unter *Mneme?* R. Semon, der diesen Begriff gebildet hat, sieht in der Mneme jene Grundfunktion der lebenden Substanz, erlebte Erregungen latent zu behalten und unter bestimmten Bedingungen wieder zu erleben. Engramme nennt er diese Originalerregungen und Ekphorien ihr späteres sekundäres Wiedererleben. Die Gesamtheit aller Engramme nennt er Mneme. Das Gedächtnis des Menschen, der Tiere, die Schlafbewegungen der Pflanzen, die rhythmischen Bewegungen mancher Strandwürmer sind nach Semon also verschiedene Erscheinungen *einer* Grundfunktion, der Mneme, des erhaltenden Prinzips des organischen Geschehens. Henning wendet sich nun speziell gegen diese Begriffsbestimmung. Aus seinen Versuchen will er ableiten, daß der Standpunkt Semons verfehlt ist. Für ihn können obige heterogene Manifestationen keinen gemeinsamen Untergrund haben. Diese Kritik mag an sich berechtigt sein, aber die Ansicht, daß die Mneme im engeren *tierpsychologischen Sinne* den Ameisen abgehe, ist zweifellos verfehlt. Die Ameisen besitzen tatsächlich ein relativ hochentwickeltes Gedächtnis, ein *vorwiegend erbliches Sachgedächtnis und ein vorwiegend individuelles* Ortsgedächtnis, deren Gesamtkomplex eben die Mneme ausmacht. Ich sage: ein *vorwiegend erbliches Sachgedächtnis,* weil im Artgedächtnis der Ameisen besonders Inhalte sind, die die *nähere* Umgebung der Ameisen betreffen: taktiles Wiedererkennen von Artgenossen resp. Brut, olfaktives — optisches — taktiles Erkennen von Ameisengästen; ein *vorwiegend individuelles Ortsgedächtnis* deshalb, weil im Sensorium besonders Inhalte vorkommen, die die

weitere Umgebung der Ameisen betreffen, deren Komplex besonders wichtig für die Raumorientierung ist und die individuell erworben sind. Aber auch individuell erworbenes Sachgedächtnis besitzen die Ameisen; dieses manifestiert sich speziell beim Wiedererkennen von Nestgenossen auf Grund olfaktiver Reizungen (Nest- resp. Koloniegeruch). Das *Ortsgedächtnis ist jedoch ausschließlich individuell erworben.* Es liegt daher eine offene Inkonsequenz seitens Henning vor, wenn er an einem Orte behauptet: «Ich konnte die Mneme nicht vorfinden» und an einer anderen Stelle zugibt, die Ameise reagiere auf die Bekanntheit resp. auf die Unbekanntheit von Gerüchen.

Die Versuchsanordnung dieses Autors ist folgende: Werden mit einem Pinsel künstliche Geruchsspuren von Ameisensäure (zur Abkürzung auch mit der chemischen Formel H. COOH bezeichnet) gezogen, so werden sie von Formica rufa hin und her begangen. Ähnlich wirken ameisensaure Salze, Formaldehyd und andere Stoffe, die im Geruchsbereich der H. COOH liegen. Aus diesen Experimenten, die sozusagen ausschließlich an Formica rufa angestellt worden waren, schlußfolgert Henning:

«*Jede* Ameisenfährte, sowohl der Hinweg als der Rückweg, wird durch Ameisensäure gebildet» (loc. cit. p. 174). Dieses scheint mir zum mindesten eine gewagte Verallgemeinerung zu sein. Denn: nur die höheren Formiciden, die Subfamilie der Camponotinae, scheiden Ameisensäure in genügender Menge aus. Außerdem scheiden andere Ameisenarten, die auf Heerstraßen wandern, andere Gerüche aus, die den Ameisensäuregeruch überdecken. Doch hierüber weiter unten.

Ein anderes Resultat, philosophisch und psychologisch das wichtigste, bringt Henning in folgender Form: «Die Staatenbildung entspricht keinem sozialen Instinkt oder gar einer Intelligenz, die für den Menschen vorbildlich sein könnte, sondern der einfachen sinnlichen Tatsache, daß hinsichtlich der Massenreaktion nur solche peripheren Reizungen auf jedes Individuum Einfluß nehmen, die von der Überzahl der übrigen Individuen verursacht sind. Der Grund der Staatenbildung liegt in einer relativ hohen Geruchsschwelle für selbstproduzierte Ameisensäure und einer positiven Reaktion des Geruchstiers auf diesen Riechstoff.» Gegen solche extreme Behauptungen sind a priori folgende Objektionen zu erheben:

Erstens: wird Ameisensäure in genügender Quantität nur von den morphologisch und sozial höher organisierten Formiciden hervorgebracht; die niederen Arten der Subfamilien der Poneridae, Myrmicidae und Dolichoderinae erzeugen diese Säure in *geringem* und *meist unbekanntem Grade.* Die Arten dieser Unterfamilien besitzen keinen *Spritz*apparat, haben dagegen Stachel oder Analdrüsen.

Zweitens: überdecken vielfach andere starke, von den Geruchstieren selbst hervorgebrachte Gerüche den eventuellen Ameisensäuregeruch. Die tropische Art Paltothyreus tarsatus verbreitet einen starken Aasgeruch, unsere kleine einheimische Dolichoderine Tapinoma erraticum riecht fruchtig-aromatisch nach Methylheptenon, Myrmica rubra erzeugt in geringen Mengen einen ähnlich riechenden Stoff, Lasius fuliginosus verbreitet einen intensiven Geruch, der etwas an Trinitrobutyltoluol erinnert, und damit ist die Geruchsskala der Ameisen noch keineswegs erschöpft. Diese «Gerüche» gehören, wie man leicht einsehen kann, keineswegs in den Bereich der Ameisensäure, und doch reagieren die Ameisen positiv auf dieselben.

Drittens: ist die chemische Natur der Ameisensekrete und -exkrete noch zu wenig geklärt, um behaupten zu können, diese Stoffe enthielten Ameisensäure, wenigstens in hinreichender Menge.[7])

Viertens: ist hervorzuheben, daß die Lösung der Frage, *was* die Ameisenkolonie zusammenhält, nicht identisch ist mit der Frage der Entstehung der Vergesellschaftung bei diesen Hymenopteren. Henning scheint beide Probleme zu unifizieren (wenn er von Staaten*bildung* spricht), was offenbar verfehlt ist. Ebensowenig wie die Erkenntnis, daß Fensterrahmen und Glas durch Kitt zusammengehalten werden, uns den Ursprung und die Natur des Fensters erklären, ebensowenig kann uns Henning über Ursprung und Entwicklung der Ameisenkolonien berichten. Außer dem rein physiologischen Problem kommt noch die morphologische Fragestellung hinzu: beide müssen parallel untersucht werden. *Die Basis der Ameisenvergesellschaftung liegt in der polymorphen Aufspaltung des weiblichen Geschlechtes in Arbeiterinnen und Weibchen.* Der Koloniegeruch kann aber erst nach der Entstehung der Gesellschaft entstanden sein, mithin ist die positive Reaktion auf diesen Geruch eine sekundäre Erscheinung. Außerdem würde die physiologisch-psychologische Erklärung Hennings eine *Assoziation* verschiedener Familien mit H. COOH-Geruch voraussetzen, während die Ameisenkolonien in der Regel eine Vergesellschaftlichung der Nachkommen je einer Königin sind.

Wir müssen mithin unterscheiden zwischen der Staatenbildung und dem gegenseitigen Erkennen der Ameisen: beide sind vollkommen separat zu behandelnde Probleme.

Hiermit schließe ich die einleitende Kritik der Ausführungen Hennings und schreite zur Darlegung der experimentellen Ergebnisse.

---

[7]) O. v. Fürth, Vergl. chemische Physiologie der niederen Tiere 1903.

II. Experimentelle Kritik.

Die psychologisch und erkenntnistheoretisch weittragendsten Forschungsergebnisse H. Hennings gipfeln in folgenden zwei Schlußfolgerungen:

a. Die Ameise orientiert sich auf Fährten ausschließlich nach dem H. COOH-Geruch und

b. Die Staatenbildung der Ameise beruht auf einer positiven Reaktion des Geruchstieres auf Ameisensäure, deren Geruchsschwelle relativ hoch ist.

Die Richtigkeit beider Aussagen voraussetzend, machte ich im Laufe des vergangenen Sommers zwei Versuchsserien, die den Wert beider Schlüsse prüfen sollten. Ich experimentierte an folgenden Arten:

Formica rufa,
Formica sanguinea,
Formica fusca,
Lasius niger,
Lasius fuliginosus und
Myrmica rubra.

Mitunter gelangte ich zu nicht bezweckten Resultaten; ich schiebe diese nebenbei gemachten Beobachtungen, soweit sie interessant und neu sind, deshalb auch hier ein.

Erste Versuchsreihe.

(Über künstliche Heerstraßen.)

Erster Versuch. — Versuchstier: Lasius fuliginosus.

Neben dem Hüttenlaboratorium der Düdelinger Eisenwerke entdeckte ich ein Lasius fuliginosus-Nest, dessen Einwohner auf einer ca. 40—50 Meter langen, lebhaft hin und her begangenen Fährte zu einem Kirschbaum hinzogen, um dort Blattläuse zu melken. Die Fährte führte über eine Steintreppe, dann am Fuße einer Mauer entlang, überquerte darnach eine 1 Meter hohe Hofmauer, um endlich zum Ziele anzugelangen. Die Versuche wurden auf verschiedenen Stellen der Heerstraße gemacht: auf flacher Erde, auf der Hofmauer, auf dem Stamm des Kirschbaumes, auf der Treppe und am Fuße der Mauer. Ich erinnere daran, daß unsere Versuchsameise einen intensiven, dem Trinitrobutyltoluol ähnlichen Geruch verbreitet. Chemische Untersuchungen über den spezifischen Stoff ergaben folgende vorläufigen Resultate: Derselbe gibt mit Wasser eine Trübung, geht bei der Destillation mit dem Wasserdampf ohne Zersetzung über und sammelt sich in kleinsten Tröpfchen auf der Wasserschicht. Weitere Forschungen mögen folgen, jedoch ist auf die enorme Schwierigkeit solcher Forschungen hinzuweisen. Die Hauptschwierigkeit liegt in den minimalen Mengen, die im Körper der Ameisen vor-

kommen. Die Geruchsspur von Lasius fuliginosus wird, wie R. Brun direkt feststellte, von diesem Stoffe hervorgebracht.

50 Arbeiterinnen wurden mit feinstem Quarzsande zerrieben und mit 30 ccm Wasser ausgezogen. Mit der filtrierten Flüssigkeit versuchte ich künstliche Fährten zu erzeugen. *Das Resultat fiel ausschließlich negativ aus.* Sowohl spitzwinkelige wie auch stumpfwinkelige Abzweigungen der natürlichen Fährte mit dem «künstlichen» Produkte wurden *fluchtartig gemieden.* Querstriche durch die Fährte ergaben Verkehrsstockungen, deren Dauer ich in Tabelle 1 und 2 notiert habe. Zu bemerken ist, daß die Zeiten sich beziehen auf das Intervall zwischen Querstrich und totaler Überquerung der Geruchsfläche durch die erste Ameise.

Nº des Versuches	Zeit
1	2'05"
2	0'20"
3	2' 0"
4	0'20"
Mittel:	1'12"

Tabelle 1
(Mauer)

Versuch	Zeit
1	0'09"
2	75"
3	25"
4	15"
Mittel:	31"

Tabelle 2
(Baumstamm)

Die Ursache der Differenz beider Mittelwerte 72—31 = 41 Sekunden schreibe ich dem Substratum zu: die Flüssigkeit wird vom Baumstamm eher absorbiert wie von dem Stein. Die Nässe wirkt nach meinen Kontrollversuchen spurhemmend. Wir hätten also hier wieder ein typisches Beispiel der Kombination taktiler und olfaktiver Erregungen zum topochemischen Sinne.

(Schluß folgt.)

Liste des membres de la S. N. L.

13 Membres honoraires.

M. **Boulenger G. A.,** docteur ès sciences, conservateur au British Museum, London S. W., Cromwell Road.

M. **Lameere Auguste,** docteur ès sciences, professeur à l'Université libre, Bruxelles, rue Defacqs, 78.

M. **de Wildeman Emile,** docteur ès sciences, conservateur au Jardin botanique de l'Etat à Bruxelles, rue des Confédérés, 122.

Hr. **van Werveke Leopold,** Dr., Geheimer Bergrat, Gengenbach i. Baden, Hauptstraße 17.

M. **Capus Guillaume,** docteur ès sciences, ancien directeur général du Commerce, de l'Agriculture et des Eaux et Forêts de l'Indo-Chine, Boulogne-s.-S., rue des Tilleuls, 56.