als Chemosynthese bezeichnet. Die Sonne überflutet uns mit ungeheuren Energiemassen; auf ein Quadratmeter fallen im Jahre zwei Millionen Kalorien, und doch vermag die Pflanze von dieser Fülle nur ein weniges zu verwerten, etwa 1 %, da eben dieses genügt, um die jeweils vorhandene Kohlensäure zu spalten. Das hatte schon Liebig überlegen lassen, ob nicht bei Anwesenheit größerer Kohlensäurequantitäten mehr Energie zur Verwertung gelangen könnte, und es liegt auch jetzt noch immer der Gedanke der Kohlensäuredüngung sehr nahe. Theoretisch läßt sich berechnen, daß die von der Sonne fließende Energie genügen würde, um auf jedem Quadratmeter eine Ernte an Kartoffeln oder ähnlichen Vegetalien von 750 Kilogramm zu erzielen. Verübeln darf man es daher wohl den Aposteln der Kohlensäuredüngung nicht, daß sie ihre Hoffnungen recht hoch schrauben.

Allein wir wollen etwas genauer zusehen, denn ganze Erkenntnis tut not, damit wir vor Enttäuschungen bewahrt bleiben. Man darf nämlich unter keinen Umständen aus dem Auge verlieren, daß die Pflanzen lebende Wesen sind, welche sich nicht anfassen lassen wie die leblose Materie. — Da liegt, glaube ich, der Punkt, in welchem die Techniker nicht zu weit in ihrer Zuversicht gehen dürfen! Die blendenden Erfolge der angewandten Naturwissenschaft auf dem Felde der Industrie verleiten leicht zu der Auffassung, man könne auch die lebenden Körper mit gleichem Ergebnis meistern, und viel Überschwängliches ist uns Biologen bereits von physikalischer, technischer oder chemischer Seite prophezeit worden, das nachher in sich zerfiel, weil eben die lebende Substanz sich nicht in die Projekte der Experimentatoren fügen will.

Jede Pflanze ist an den ziemlich eng umschriebenen Komplex von Bedingungen angepaßt, den sie normalerweise an ihrem Standort vorfindet; sie hat diese Anpassung in langer Entwickelung erworben als letztes Ergebnis einer Kette von Kämpfen mit der Umgebung; aber das alles ist nur allmählich erfolgt und kann daher nicht plötzlich umgewandelt werden. (Schluß folgt.)

Untersuchungen über die Psychologie der Ameisen,

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

(Schluß.)

Zur näheren Kontrolle Hennings experimentierte ich darauf mit Ameisensäure, und zwar mit der käuflichen offizinellen Ware mit 24—25 % H. COOH. Die drei Konzentrationen 12.5 %, 5 % und 2.5 % ergaben stets negative Resultate, auch hier wur-

den die Geruchsflächen fluchtartig gemieden. Die Verkehrsstockungen wurden zahlenmäßig festgehalten und sind aus Tabelle 3 ersichtlich.

Konzentration 12.5.%	Zeiten	5%	Zeiten	2.5%	Zeiten
Versuch 1	12″	1	35″	1	15″
2	15″	2	37″	2	20″
3	20″	3	63″	3	25″
4	50″	4	20″	4	30″
5	18″	5	15″	5	21″
Mittel:	23″	Mittel:	36″	Mittel:	20″

Tabelle 3
(H. COOH)

Mit Formaldehyd (40 %) erzielte ich folgende Stockungen:

Versuch	Zeit
1	7″
2	10″
3	5″
4	7″
5	10″
6	10″
7	32″
8	15″
Mittel:	12″

Tabelle 4
(H. CHO)

Aus diesen Versuchen erhellt, daß die Ameisensäure den spurbildenden Geruch der Fährten von Lasius fuliginosus kaum bilden kann, daß also Hennings Aussagen schon etwas eingeschränkt werden müssen.

Zur Ermittelung des adäquaten Reizes resp. der adäquaten Konzentration des Lasius fuliginosus-Riechstoffes machte ich eine neue Versuchsreihe. 50 ♀♀ wurden mit 50 Kubikzentimeter Wasser wie oben ausgezogen. Ein Kubikzentimeter Lösung entsprach mithin dem Geruchsstoffe einer Ameise. Auf diesem Maßstabe machte ich folgende Verdünnungen:

Lösung 1 = Originalflüssigkeit 1 cm^3 = 1 Ameise;
Lösung 2 entspricht der Konzentration 2 cm^3 = 1 Ameise;
Lösung 3 » » 4 cm^3 = 1 Ameise;

Lösung 4 entspricht der Konzentration 8 $cm^3 = 1$ Ameise;
Lösung 5 » » 16 $cm^3 = 1$ Ameise.

Mit diesen verschiedenen Flüssigkeiten wurden Spursperrungen hervorgerufen; die schwächsten Stockungen ergaben die Lösungen 3 und 4. Der adäquate Reiz *scheint* somit in dem Bereiche dieser Konzentrationen zu liegen. Immerhin ist zu bemerken, daß diese Versuche nicht rein sind, da stets mit wässeriger Lösung, das heißt, physiologisch gesprochen, mit *Nässe* gearbeitet wird und daß wir nur auf indirektem Wege vorgehen können. Bei allen Versuchen fällt ein Umstand auf, der dem exakten Forscher unbedingt mißfallen wird: es ist die Inkonstanz der erhaltenen Werte der Verkehrsstockungen. So erzielte ich z. B. mit 25 % Ameisensäure folgende Zeiten:

1	67″
2	35″
3	10″
4	30″
5	10″
6	13″
7	10″
8	50″
9	65″
10	15″
Mittel:	30,5 Sekunden

Tabelle 5

Betrachten wir diese Zahlenreihe etwas näher: als Mittelwert erhalten wir 30,5 Sekunden, und als Abweichungen vom Mittel ergeben sich folgende Werte [+ 36.5 + 4.5 — 20.5 — 5.5 — 20.5 — 17.5 — 20.5 + 19.5 + 34.5 — 15.5]. Als durchschnittliche Abweichung findet man + 19.5. Dieser Wert ist bei einem Mittel von 30.5 viel zu hoch (64 %). Die Inkonstanz der Zahlenreihe und die hohe mittlere Abweichung zeigen einen großen, systematischen Fehler an, der in der *Natur des Versuchsobjektes* liegt. Wir müssen bedenken, daß wir mit Lebewesen experimentieren, und daß in diesem Falle die mathematischen Sätze einen ganz andern Wert haben wie in der anorganischen Natur. Es handelt sich hier um Individualreaktionen, und hierbei ist nicht zu vergessen, daß die jeweilige Disposition von Ameise zu Ameise variiert, je nach den vorhergehenden Erlebnissen. Auch ist zu beachten, daß eine Ameisenfährte nicht konstant begangen ist; bald ist sie dichter begangen, bald lockerer. Um die Variation der Reaktion der Ameisen festzustellen, notierte ich folgendes individuelles Verhalten:

Ameise 1: stutzt und kehrt um;
» 2: läuft tastend den Rand der Geruchsfährte ab und kehrt um;
» 3: idem;
» 4: idem;
» 5: idem;
» 6: stutzt und überquert ruckweise die Fläche;
» 7: stutzt, läuft den Rand entlang und kehrt schließlich um;
» 8: stutzt und überquert;
» 9: stutzt und kehrt um.

Man erkennt 3 Reaktionen:
Stutzen und Umkehren (1, 9).
Stutzen und Spursuchen (2, 3, 4, 5, 7).
Stutzen und Überqueren (6 und 8).

Überquerungen ohne vorheriges Stutzen werden erst nach etlicher Zeit und nach öfteren Überquerungen (20—50) gemacht. Die individuellen Verschiedenheiten beruhen größtenteils auf dem Grade der Erregung, in dem sich die Ameisen im gegebenen Momente befinden. Dieses konstatierte ich durch folgendes Experiment: wurden Ameisen durch Anblasen, durch heftige, nahe Handbewegungen, durch ein brennendes Streichholz usw. heftig erregt, so überquerten sie sogar frische, nasse Geruchsflächen von Ameisensäure ohne jegliches Zaudern. Anthropomorphistisch ausgedrückt: sie verloren den Kopf! Diese Versuche sind deshalb interessant, weil sie beweisen, daß primäre Reaktionen sekundär durch verschiedene Reize gehemmt resp. ganz ausgeschaltet werden können. Ein Analogon bildet sich bei den künstlichen Mischkolonien Bruns. Außerdem notierte ich folgende Beobachtungen an Lasius fuliginosus:

1. *Putzreflexe.* — Mit Ameisensäure benetzte Arbeiterinnen laufen mit weit gespreizten Beinen aufgeregt umher, kommen ganz von der Fährte ab und suchen den offenbar unlustbetonten Fremdstoff durch Rutschen auf dem Bauch und durch Reiben der Gula gegen das Substrat abzustreifen. An Individuen, denen ich die Antennen weggeschnitten hatte, bemerkte ich folgendes eigentümliche Verhalten: Sie waren komplett desorientiert und reagierten gar nicht auf fremde Geruchsstoffe. Außerdem versuchten sie öfters, die nicht mehr vorhandenen Antennen mit dem tibio-tarsalen Putzapparat zu reinigen; hierbei tasteten sie natürlich in der Leere umher. Die Amputation der Fühler hebt die Putzreflexe also *nicht auf*, sondern ruft *sie gerade hervor*. Dieses sonderbare Verhalten wird uns so ziemlich durch die Arbeiten J. S. Szymanskis[8])

[8]) Abhandlungen zum Aufbau der Lehre von den Handlungen der Tiere. Arch. für die gesamte Physiologie. 1918, p. 49—86.

klar, der über die Putzreflexe der Insekten vergleichende experimentelle Untersuchungen angestellt hat. Szymanski hat gefunden, daß die Insekten im Anfangsstadium der Narkose und noch häufiger nach dem Erwachen aus der Narkose die Sinnesorgane häufig und sorgfältig putzen. Es erwies sich des weiteren, daß diese Tätigkeit nicht allein durch die Narkose, sondern durch jedes Versetzen des Tieres in den Zustand der erhöhten Erregbarkeit herbeigeführt werden kann. Als wirksame Reize figurieren: Äthernarkose, Vakuum, Kältestarre. Speziell werden die Putzreflexe ausgelöst im Augenblicke des Überganges von der Ruhe zur Motilität. Szymanski erklärt diese Tatsachen folgendermaßen:

Im normalen Leben wird der Putzreflex durch die infolge der Verunreinigungen der Sinnesorgane mangelhaften Rezeptionen der Außenwelt ausgelöst.

Im Zustande der Ruhe (Schlaf, Narkose usw.) ist die Rezeptionsfähigkeit der Sinnesorgane herabgesetzt.

Im Momente nun, in dem das Tier beginnt wieder aktiv zu werden, d. h. im Momente der sich steigernden Motilität, empfängt es infolge der noch andauernden, teilweise herabgesetzten Rezeptionsfähigkeit die Reize der Außenwelt nur mangelhaft, d. h. so, als ob die Sinnesorgane «verunreinigt» wären. Es putzt sich *also die letzteren, ohne etwaige periphere Reizung, bloß aus inneren Impulsen.* (loc. cit. p. 55—56.)

Die Amputation beider Antennen ruft bei der Ameise ebenfalls einen Zustand erhöhter Erregbarkeit hervor und setzt die Rezeptionsfähigkeit der antennalen Nervenendigungen gleich null. Beide Faktoren wirken im Anfang so, als ob die Rezeptionsfähigkeit nun herabgesetzt sei, rufen also die Putzreflexe wach, nach dem Gesetz der exzentrischen Lokalisation; das heißt, das Tier überträgt seine mangelhaften zentralen Erregungen durch die gewöhnlich stärkeren Reize der Außenwelt auf die peripheren Nervenendpunkte.

2. *Fernwitterungsvermögen.* — Es ist ziemlich allbekannt, daß die Ameisen kein stark entwickeltes Fernwitterungsvermögen besitzen. Zur Perzeption von Gerüchen ist eine möglichst große Nähe der Ameise notwendig, bei Lasius fuliginosus scheint sogar ein direkter Kontakt mit dem Geruchsstoffe erfordert zu sein. Die Geruchsflächen von zerquetschten Ameisen, von Ameisensäure und von Formaldehyd werden in der Regel nur bei direktem Kontakt der Fühler mit dem Geruchsstoffe wahrgenommen. Oft sah ich schon die Ameise ganz in die Fläche hineinragen, ehe sie reagierte; oft stutzte sie erst dann, wenn sie zu $^1/_4$—$^3/_4$ Körperlänge in die Geruchsfläche hineingeschritten war. Eine Reaktion auf mehr als 5 Millimeter Entfernung nahm ich nie wahr.

3. *Sogenannte Intelligenzprüfung.* — Im Anfang der experimentellen tierpsychologischen Periode bezeichnete man oft die Lernfähigkeit als Kriterium der Intelligenz. Ließ ich nun einzelne Fuliginosus-Arbeiterinnen über eine Geruchsfläche gehen und zog ich dann in etlicher Entfernung eine zweite, dritte, vierte bis sechste neue Geruchsfläche, so war die Reaktion stets dieselbe. Die Ameise änderte also ihr starres Verhalten nicht um, lernte also aus der Erfahrung nichts. Dieses Ergebnis ist nicht überraschend: bedenkt man, daß Yerkes erst bei 60—70 Wiederholungen den Flußkrebs zu einer Umänderung seines normalen Verhaltens brachte, daß Szymanski bis zu 117 Wiederholungen brauchte, um den negativen Phototropismus der Küchenschabe umzuändern, so darf uns obiges Verhalten nicht wundernehmen.

Zweiter Versuch. — Versuchstier: Formica rufa.

Nach den wenig ermutigenden Resultaten an Lasius fuliginosus probierte ich mein Glück an dem Versuchstiere Hennings. Ich stellte mir drei verschiedene Konzentrationen Ameisensäure her (25 %, 12 % und 6 % H. COOH) und experimentierte an einer großen, gut begangenen Heerstraße von Formica rufa. Das Nest liegt beim Fort Olizy. Spurabzweigungen ergaben keineswegs die eindeutigen Resultate Hennings. Wohl sah ich ab und zu vereinzelte Individuen der künstlichen Spur folgen, *in der Regel erfolgte bei allen 3 Konzentrationen keine positive Reaktion.* Das «gros lot» der Ameisen ließ sich von der natürlichen Fährte nicht abzweigen. Spursperrungsversuche ergaben aber nicht die schönen Resultate, die Lasius fuliginosus gezeitigt hatte. Größtenteils fand eine temporäre Ansammlung der Arbeiterinnen auf diesem Geruchsfleck statt. Dieselben Erscheinungen wiederholten sich stets, ob ich auf Tannenstämmen, Waldboden oder Waldweg experimentierte. Henning sagt zwar, daß die Konzentration der Ameisensäure bei den künstlichen Spurbildungen eine Rolle spiele, jedoch gibt er die adäquate Konzentration nicht an. Ich sehe mich daher in der Lage, seinen diesbezüglichen Resultaten bis auf weiteres skeptisch entgegenzutreten.

Dritter Versuch. — Versuchstiere: Formica fusca, Lasius niger und Myrmica rubra.

Künstliche Spuren, die ich vor vereinzelten Tieren dieser Ameisenarten mit H. COOH und H. CHO hervorrief, ergaben stets eine negative Reaktion.

Zweite Versuchsreihe.

(Über Staatenbildung.)

Aus den Versuchen über die Reizschwelle der Ameisensäurewahrnehmung bei den Ameisen schlußfolgert Henning, die

Staatenbildung dieser Insekten beruhe auf relativ hoher Geruchsschwelle und auf einer positiven Reaktion auf Ameisensäure. Schon G. Bohn[9]) und Waxweiler[10]) sprachen sich vor 10 Jahren für eine rein physiologische Erklärung der Ameisengesellschaft aus. «D'une façon générale les colonies mixtes ou simples de fourmis se présentent à nous comme des agglomérations dans des endroits favorables au développement de ces insectes et maintenues également par *les attractions olfactives, génétiques ou acquises*» (Bohn, p. 116). Dieser einfachen Deutung ist entgegenzuhalten, daß die Lösung der Frage, was die Individuen einer Kolonie zusammenhält, keineswegs die Staatenbildung der Ameisen erklärt. Die Basis der Vergesellschaftlichung dieser Hymenopteren liegt im Polymorphismus. Außerdem ist die Ameisenkolonie *eine Familie* und nicht eine Assoziation vieler Individuen, vieler Familien, deren Individualreaktion auf Ameisensäure positiv ist, wie es Henning verlangt. Bei den nachfolgenden Versuchen ging ich von der Voraussetzung aus, die Staatenbildung und das gegenseitige Erkennen der Ameisen seien faktisch nur ein physiologisches Problem. In diesem Falle müßten somit mit Ameisensäure bespritzte Ameisen fremder Herkunft freundlich in den Versuchsnestern aufgenommen werden. Tritt dieses in Wirklichkeit ein, so ist der «Kitt» der Ameisenkolonien tatsächlich Ameisensäure; wenn nicht, so büßt die neue Theorie gewaltig an Wahrscheinlichkeit ein.

Versuch I. — Im Juli 1919 wurde eine Formica sanguinea-Kolonie, die dem Sanguinea-Gebiete vom «Bridel» entstammte, in ein Lubbock-Glasnest eingerichtet. Nachdem ich den Ameisen genügend Zeit gelassen hatte, sich an die neuen Verhältnisse anzupassen, gab ich am 29. Juli ins Vornest eine Anzahl Cocons von Lasius niger und Lasius flavus. Die Cocons waren vorher mit Ameisensäure vorbehandelt worden und zwar wie folgt: Die Brut wurde in eine Blechschachtel gelegt, sodann wurde mit einem Zerstäuber Ameisensäure-Lösung hineingespritzt. Darauf wurde die Schachtel geschlossen und während einiger Zeit unter Umschütteln stehen gelassen, damit die Ameisensäure sich möglichst gleichmäßig verteile.

Die so behandelten Cocons von Lasius flavus und L. niger wurden größtenteils eingeschleppt, bis auf etwa $^1/_5$—$^1/_6$. Die Cocons werden jedoch offensichtlich vernachläßigt.

Versuch II. — Ich setzte zwei mit Ameisensäure bespritzte Formica pratensis-Weibchen in die weisellose Sanguinea-Kolonie. Die Massenreaktion war folgende: Beide Pratensis-Weibchen

[9]) G. Bohn. La nouvelle psychologie animale. Paris 1911.

[10]) Waxweiler. Sur la modification des Instincts Sociaux. Bruxelles 1907.

wurden aufgenommen, beleckt, gepflegt. Leider entwichen sie mir durch eine Öffnung, während die Sanguinea-Arbeiter hübsch im Neste blieben. (20. VII.)

Versuch III. — Am 2. VII. gebe ich der Kolonie vorbehandelte Cocons von Lasius niger, Formica fusca und Myrmica rubra. Die Massenreaktion ist zuerst positiv für Lasius- und Formica-Brut, rein negativ für Myrmica. Teils wurden die nackten Nymphen dieser Gattung ignoriert, teils zerstückelt und aufgefressen. Die weiblichen Cocons von Lasius niger wurden nach einigen Tagen geöffnet und lagen von da an vernachläßigt und zerstreut im Neste umher. Andere solcher halbentwickelter Ameisen werden ins Vornest geschleppt. Kein einziges Lasius niger-Individuum wird großgezogen. Sämtliche Fusca-Larven werden gepflegt und großgezogen.

Versuch IV. — Unbehandelte Fusca-Larven werden ohne Vorbehandlung direkt definitiv aufgenommen.

Versuch V. — Zwei Rufo pratensis-Weibchen werden ohne Ameisensäurevorbehandlung ins Nest gegeben. Beide werden à froid exekutiert.

Versuch VI. — Am 28. VII. gebe ich neues Material ins Vornest: ca. 20 Pratensis-Larven und ein Rufo pratensis-Weibchen nach vorhergehender Bespritzung mit H. COOH. Tags darauf liegt das Weibchen tot im Neste; es fehlen ihm 2 Beine und 1 Fühler; es ist also von den Sanguinea getötet worden; die Larven sind eingeschleppt.

Versuche VII. — Ein Lasius niger-Weibchen wird trotz Ameisensäurevorbehandlung getötet.

Versuch VIII. — Larven von Formica fusca und von Formica rufibarbis werden trotz Vorbehandlung aufgenommen und großgezogen.

Versuch IX. — Larven und Cocons von fremden F. sanguinea-Kolonien mit und ohne Ameisensäurebehandlung werden aufnommen und gepflegt.

Die obigen Versuche lassen sich kurz folgendermaßen resümieren:

Fremde Weibchen werden trotz Ameisensäure, die eine universelle, gleichmäßige Geruchsmaske hervorbringen soll, nach kurzer Zeit als Fremdlinge erkannt und getötet. Die feindliche Reaktion erfolgte bei den Versuchen IV, V und VII sofort, bei Versuch VI etwas später, den genauen Zeitpunkt konnte ich nicht feststellen. Der Versuch II ist mir nicht klar, er beweist jedoch die enorme Komplexität des Reaktionsbereiches dieser Ameise.

Larven und Cocons fremder Gattungen und Arten werden zuerst aufgenommen, schließlich vernachläßigt und so indirekt zu Grunde gerichtet. Die Larven der normalen Sklaven werden

jedoch definitiv aufgenommen. Ist nun die kurze, temporäre *Adoption* der fremden Brut auf die Ameisensäuremaske zurückzuführen? Die Frage ist nicht zu entscheiden, da auch fremde Larven und Cocons ohne Maske in den Kolonien temporär aufgenommen werden können.[11])

Wir können somit behaupten, daß das gegenseitige Erkennen der Ameisen nicht auf einem Ameisensäuregeruch, sondern auf dem bisher aufgenommenen Koloniegeruch beruht. Es steht auch fest, daß der Ameisensäuregeruch keineswegs die Ameisen einer Kolonie zusammenhält, daß also die «Staatenbildung» dieser Insekten (im Sinne Hennings) nicht auf einer positiven Reaktion der Geruchstiere auf Ameisensäure beruhen kann.

Die Sanguinea-Arbeiter reagieren auf die Bekanntheit resp. auf die Unbekanntheit bestimmter Sinneseindrücke: topo-chemischer Art bei geruchlichem Wiedererkennen der Sklavenlarven und taktiler Art bei der Erkennung der fremden Myrmicalarven. Mithin müssen wir zwischen peripherer Reizung und Reaktion der Ameise das *Dazwischentreten psychischer Qualitäten annehmen,* deren Gesamtheit wir als «Mneme» im tierpsychologischen Sinne bezeichnen können. Die sozialen Instinkte gehören ebenfalls zu diesen hereditären Erscheinungen.

Zusammenfassung.

Die zwei Angelpunkte der Henningschen Theorie der Ameisenseele halten einer sachlichen induktiven und deduktiven Kritik nicht stand. Sie ist zum mindesten eine sehr verfrühte Verallgemeinerung.

Die Orientierung der Ameisen auf Kollektivwanderungen erfolgt hauptsächlich durch Geruchsspuren, jedoch nicht durch Ameisensäure-Geruchsspuren, sondern durch Spuren von verschiedenen Geruchsstoffen. Die «Staatenbildung» der Ameisen beruht keineswegs auf einer positiven Reaktion auf Ameisensäure, sondern ist durch genetisch festgelegte Instinkte (Artgedächtnis) zu erklären. Das gegenseitige Erkennen der Ameisen geschieht durch Reaktionen auf Bekanntheit und Unbekanntheit bestimmter Geruchsqualitäten, die von Art zu Art und von Kolonie zu Kolonie variieren.

Boîte aux lettres.

M. le professeur *Félix Heuertz,* en faisant le triage de sa correspondance d'avant-guerre, a retrouvé des données intéressantes quant à la *culture artificielle de l'Hymenophyllum tunbridgense* de notre

[11]) Vergl. Wasmann. Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. 1908.