

Werk

Titel: Ergebnisse neuerer Versuche über das Orientierungsvermögen der Ameisen

Autor: Brun , R.

Ort: Berlin

Jahr: 1918

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?34557155X_0006 | LOG_0374

Kontakt/Contact

Digizeitschriften e.V.
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

✉ info@digizeitschriften.de

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

WOCHENSCHRIFT FÜR DIE FORTSCHRITTE DER NATURWISSENSCHAFT, DER MEDIZIN UND DER TECHNIK

HERAUSGEGEBEN VON

DR. ARNOLD BERLINER UND PROF. DR. AUGUST PÜTTER

Sechster Jahrgang.

25. Oktober 1918.

Heft 43.

Ergebnisse neuerer Versuche über das Orientierungsvermögen der Ameisen.

Von Dr. med. R. Brun, Zürich.

Die Ameisen sind bekanntlich wie die übrigen sozialen Insekten „nestbeständige Tiere“, d. h. ihr Gesellschaftsleben spielt sich — von wenigen Ausnahmen abgesehen — im Schutze eines ständigen festen Wohnsitzes ab. Infolgedessen besteht für sie die Notwendigkeit, von jedem Streifzug wieder zu diesem Ausgangspunkt zurückzukehren; die *Heimkehrfähigkeit* wird hier zur biologischen Existenzbedingung, das Orientierungsvermögen zu einem lebenswichtigen *psychophysiologischen Problem*. Und zwar wird die Lösung dieses Problems natürlich umso größeren Schwierigkeiten begegnen, je weiter die Tiere jeweils zum Zwecke genügender Nahrungsbeschaffung sich von ihrer Basis zu entfernen gezwungen sind und je geringer andererseits die unmittelbare perceptive Reichweite ihrer Sinne ist.

Bei den Ameisen trifft der letztere Umstand insofern in besonderem Maße zu, als ihre beiden Hauptsinne, der Geruchs- und der Gesichtssinn, nachweislich ein geradezu überraschend geringes Fernperzeptionsvermögen aufweisen: So kann man sich beispielsweise jederzeit leicht davon überzeugen, daß Ameisen selbst an stark duftenden und für sie ungemein lustbetonten Substanzen, wie Honig, hundertmal ahnungslos in einer Entfernung von wenigen Zentimetern vorüberziehen, bis sie endlich rein zufällig gleichsam mit der Nase darauf stoßen¹⁾. Ganz ähnlich verhält es sich mit dem Gesichtssinn unserer Insekten: Ein deutliches Sehen, im Sinne eines relativ scharfen optischen Differenzierungsvermögens von Formen, Farben usw. (optisches „Erkennen“) kommt selbst bei den mit verhältnismäßig guten Augen versehenen Arten (*Formica*, *Pseudomyrma* u. a.) höchstens bis auf Distanzen von 1—1½ Meter in

Betracht¹⁾. Daraus folgt ohne weiteres, daß die Ameisen vollständig unfähig sein dürften, ihr Nest, d. h. die Gesamtheit der für sie mit diesem Wort bezeichneten Sinneskomplexe, aus einer Entfernung von mehr als 1—1½ m direkt sinnlich wahrzunehmen. Wenn wir sie nun gleichwohl ihre Ausflüge gelegentlich bis auf 100 und mehr Meter vom Nest ausdehnen und auch aus solchen Entfernungen stets mit unfehlbarer Sicherheit den Weg zum Nest zurückfinden sehen, so muß uns diese Leistung in Anbetracht der Flügellosigkeit und der dadurch bedingten relativ langsamen Fortbewegung der kleinen Tierchen als eine verhältnismäßig sehr bedeutende, ja, auf den ersten Blick beinahe unbegreifliche, imponieren. Es war daher gewiß verzeihlich, wenn manche Forscher hier vor einem Rätsel zu stehen vermeinten, das sie zur Annahme irgendwelcher noch unentdeckter Sinnesenergien, geheimnisvoller „unbekannter Fernkräfte“ und dergleichen mehr, zu zwingen schien, also zu ähnlichen Hypothesen, wie sie bekanntlich wiederholt auch zur „Erklärung“ der Fernorientierung der Bienen und Brieftauben herangezogen wurden. Allein wie dort, so hat eine geduldige und vorurteilslose Prüfung der Tatsachen auch für die Ameisen immer wieder aufs neue die *Überflüssigkeit solcher transzendentaler Hypothesen* dargetan und die anscheinend so rätselhafte Fernorientierung der Ameisen restlos als das — allerdings sehr verwickelte — Ergebnis kombinierter Leistungen der bekannten, anatomisch und physiologisch nachweisbaren Sinne, in Verbindung mit einem relativ hochentwickelten Gedächtnis, enthüllt. Die planmäßige Analyse dieser komplexen psychophysiologischen Vorgänge mit Hilfe peinlich exakter experimenteller Methoden bildet eines der interessantesten und lehrreichsten Kapitel der modernen Tierpsychologie, — ein Kapitel, das wie kein anderes geeignet ist, dem Leser einen Einblick in die Arbeitsmethoden dieser jungen aufstrebenden Wissenschaft zu gewähren.

* * *

Es ist das Verdienst des algerischen Forschers V. Cornetz, zum erstenmal nachdrücklich darauf hingewiesen zu haben, daß man bei der Fernorientierung der Ameisen prinzipiell zwei Phänomene auseinanderhalten muß, deren psychophysiolo-

¹⁾ Dem scheint die tägliche Erfahrung zu widersprechen, daß um einen zufällig irgendwo ausgegossenen Honigtropfen gewöhnlich schon nach kurzer Zeit hunderte von Ameisen versammelt sind. Allein der bedeutende „Spürsinn“ (Fernwitterungssinn), der sich dem Laien darin zu offenbaren scheint, beruht in Wirklichkeit auf dem *Mitteilungsvermögen* der Ameisen in Verbindung mit dem *Kontaktgeruchsvermögen* ihrer Führer: Von all den hundert Tieren hat nur eines den Honig wirklich „entdeckt“ (d. h. zufällig gefunden); alle übrigen sind auf Veranlassung dieser glücklichen Entdeckerin auf deren Geruchsspur zu der Nahrungsquelle gelangt.

¹⁾ Daneben existiert allerdings noch ein undeutliches *Fernsehen* in Form eines *allgemeinen Lichtsinnes*, dessen höchst eigenartige Rolle und Bedeutung bei der Fernorientierung der Ameisen wir weiter unten noch kennen lernen werden.

gische Grundlagen zum Teil ganz verschiedene sind, nämlich erstens die *Massenwanderungen* zahlreicher Individuen auf kollektiv begangenen Heerstraßen oder Geruchsfährten, und zweitens die freien Erkundungsreisen *einzelner* vom Nest abgehender Individuen, die sogenannten *Einzelwanderungen*. Die Massenwanderung ist, wie dies Cornetz überzeugend dargetan hat, in den meisten Fällen genetisch von der Einzelreise abzuleiten, die *Einzelwanderung bildet also das „primäre Orientierungsphänomen“*.

Wenden wir uns zunächst der viel auffälligeren Kollektivwanderung zu, so müssen wir von jener einfacheren Form derselben ausgehen, bei welcher die Ameisen ihren „Weg“ noch nicht durch Anlage eigentlicher *„gebahnter Straßen“* äußerlich sichtbar im Gelände markiert haben, sondern wobei sie offenbar eine den menschlichen Sinnen nicht wahrnehmbare *chemische Spur* verfolgen. Dabei bietet sich gewöhnlich folgendes Bild: Je nach der Einwohnerzahl der betreffenden Kolonie, bald dicht gedrängt, bald in mehr lockerer Folge, sehen wir auf einer Strecke von 10, 50, ja selbst 100 und mehr Metern Tausende von Ameisen gleich einem schwarzen Bunde hin- und herwandern; das Ziel der Wanderung ist gewöhnlich irgend ein gut besetzter Blattlausstrauch, auf dem die Tiere ihre „Honigkühe“ melken. Dabei tritt jede Ameise, fortwährend den Boden mit den Fühlern betastend, genau in die Fußtapfen ihres Vordertieres, ohne auch nur um eines Fingers Breite vom Weg abzuweichen. Daß die Ameisen in der Tat einer auf dem Boden deponierten flüchtigen *Geruchsspur* folgen, hat der Genfer Gelehrte Ch. Bonnet schon vor mehr als 100 Jahren durch den folgenden einfachen Versuch bewiesen: Zieht man mit dem Finger (oder irgend einem andern Gegenstand) einen Strich quer über eine solche Fährte, so stauen sich die Tiere zu beiden Seiten desselben an und weigern sich längere Zeit, ihren Weg fortzusetzen. Sie suchen erregt mit den Fühlern herum, bis endlich ein besonders beherztes Individuum es wagt, die Unterbrechungsstelle zögernd, im Zickzack, zu überschreiten, worauf die übrigen bald nachfolgen und der Verkehr sich allmählich wieder herstellt.

Mit dem Nachweise, daß die Ameisen auf ihren Fährten einer chemischen Wegmarkierung folgen, ist nun aber das Problem der Geruchsorientierung noch keineswegs gelöst; vielmehr hat die nähere Untersuchung dieser Erscheinung noch eine höchst merkwürdige Tatsache zu Tage gefördert, deren Deutung bis in die jüngste Zeit hinein den größten Schwierigkeiten begegnete. Es ergab sich nämlich, daß die Ameisen nicht nur die Spur als solche wahrnehmen, sondern daß sie offenbar auch imstande sind, die *beiden Richtungen derselben* an jeder beliebigen Stelle vermittelt des Geruchssinnes zu unterscheiden. Schon 1886 hatte Forel beobachtet, daß Ameisen, die von der Fährte abgefangen und nach einiger Zeit wieder auf dieselbe zurückversetzt werden, ihren Weg

stets ohne jedes Zögern in der früheren Richtung fortsetzen; doch blieb hier immer noch der Einwand offen, daß die Tiere sich dabei nach irgendwelchen optischen Wegzeichen orientieren¹⁾. Ganz ausgeschlossen ist dies aber bei dem folgenden Versuche, den 1898 der Physiologe Albrecht Bethe machte: Bethe leitete eine Fährte der gemeinen braunen Gartenameise (*Lasius niger*) über drei aufeinanderfolgende schmale Brettchen, deren mittleres um seinen Mittelpunkt drehbar war. (Fig. 1 A.) Drehte er nun dieses Mittelstück um 180° (Fig. 1 B), so erfolgte an den beiden Enden desselben jedesmal eine *sehr starke und langdauernde Verkehrsstörung*, ähnlich wie beim Bonnetschen „Fingerversuch“, obwohl ja die Spur durch die Drehung garnicht unterbrochen wurde, und auch allfällige optische Faktoren sich dabei vollkommen gleichgeblieben waren. *Es muß also die Spur für den Geruchssinn der Ameisen in ihrer Kontinuität nach beiden Richtungen eine verschiedene chemische Beschaffenheit aufweisen*, und zwar eine Verschiedenheit, die für die Tiere von Stelle zu Stelle ohne weiteres erkennbar ist. — Zur Erklärung dieser merkwürdigen Tatsache stellte Bethe die originelle Hypothese auf, daß die

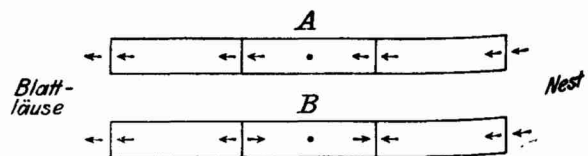


Fig. 1. Bethescher Versuch.

Ameisenspur „chemisch polarisiert“ sei, d. h. er stellte sich vor, daß die einzelnen Duftmoleküle der Fährte eine polare Anordnung ihrer chemischen Struktur besitzen. (In der Fig. 1 A durch die gleichgerichteten Pfeile versinnbildlicht.) Nach Drehung eines Spurbereiches um 180° wäre dann die „Polarität“ dieses Abschnittes natürlich derjenigen der übrigen Spur entgegengesetzt, wodurch sich die Verwirrung der Ameisen an den beiden Enden des Drehstückes ohne weiteres erklären würde. — Auf die Einzelheiten dieser Betheschen „Polarisationstheorie“ brauche ich hier nicht näher einzugehen, da dieselbe sich, ebenso wie die von Bethe aus derselben abgeleitete *Reflextheorie des Ameisenlebens*, bei genauerer Prüfung als *vollkommen unbegründet* erwiesen hat; sie wurde insbesondere durch Wasmann und Forel einer vernichtenden Kritik unterzogen und in allen Einzelheiten widerlegt. Dessenungeachtet blieb aber die von Bethe entdeckte *Tatsache* nach wie vor bestehen und forderte den Scharfsinn der Forscher zu mannigfachen, mehr oder minder glücklichen Erklärungsversuchen heraus. Unter diesen Erklärungen verdient hier einzig die geist-

¹⁾ Wie wir später sehen werden, ist dieser Einwand vollkommen berechtigt, indem optische Faktoren in der Tat auch beim Wegfinden auf Geruchsspuren als richtungsweisende „Nebenkonstanten“ eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen.

reiche Theorie von Forel hervorgehoben zu werden, indem dieselbe die besonderen Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes der Ameisen mit genialer Intuition erfaßt.

Forel geht von der bemerkenswerten Tatsache aus, daß bei den Ameisen die Endorgane des Geruchssinnes nicht, wie bei uns, in der Tiefe einer Kopfhöhle versteckt liegen, sondern oberflächlich, an den ungemein beweglichen Fühlern oder Antennen angeordnet sind. Die Ameisen werden also die von den verschiedenen Objekten der Außenwelt ausgehenden Düfte nicht, wie unsere Nase, in diffuser Mischung wahrnehmen, sondern in Gestalt scharf umschriebener räumlicher „Geruchsfelder“, und dies umsomehr, als sie ja die Gegenstände, welche sie beriechen wollen, zugleich mit den Fühlern kombiniert abtasten. Der Geruchssinn der Ameisen arbeitet also mit dem Tastsinn der Fühler zusammen, es handelt sich um einen *Kontaktgeruchssinn*, welcher den Ameisen *kombinierte chemische Raumvorstellungen* liefern muß und den Forel daher treffend als *topochemischen Fühlersinn* bezeichnet. Wir können uns von der Eigenart eines solchen Sinnes einen schwachen Begriff machen, wenn wir uns vorstellen würden, daß unser Geruchssinn an den Händen säße und daß wir nun mit diesen unsern „riechenden Händen“ beim Gehen fortgesetzt alle Gegenstände ringsum abtasten würden. Wir würden dann zweifellos eine förmliche *Geruchskarte* unseres Weges im Gedächtnis aufnehmen, auf welcher die verschiedenen duftenden Flächen und Körper als ebenso viele „runde, eckige, weiche, harte, flüssige, klebrige, kalte, warme Gerüche“ usw. aufgezeichnet sind — in eben derselben räumlichen Anordnung und zeitlichen Folge, wie wir sie beim Vorwärtsschreiten in der Außenwelt angetroffen haben. Eine ähnliche Geruchskarte — so schließt Forel weiter — wird nun eine Ameise, die unzählige Male immer die nämliche Geruchsfährte begangen hat, in ihrem Gehirne registrieren, d. h., sie wird allmählich eine gewisse Kenntnis von der näheren Beschaffenheit des topochemischen Raumes auf und neben der Spur gewinnen, mit Hilfe deren sie sich jederzeit darüber orientieren kann, was auf der Spur vorn und hinten, links und rechts ist. Dreht man daher einen Spurabschnitt plötzlich um 180°, so wird natürlich jetzt die räumliche Anordnung und die Reihenfolge der auf dem Drehstück angetroffenen chemischen Kontakteindrücke nicht mehr übereinstimmen mit der im Gedächtnis den Ameisen registrierten topochemischen Anordnung und Sukzession; mit anderen Worten: „Die Ameise wird eine Umkehrung des topochemischen Raumes verspüren, die sie notwendig desorientieren muß.“

Es unterliegt keinem Zweifel, daß Forel mit seiner Theorie des topochemischen Fühlersinnes die besonderen Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes der Ameisen im Prinzip vollkommen richtig erfaßt hat. Und doch, — in ihrer Anwen-

dung auf das Bethesche Spurdrehungsphänomen kann uns auch diese scharfsinnige Hypothese nicht ganz befriedigen! Man bedenke, daß Bethes Spur über drei vollkommen glatte Brettchen verlief; — da ist es doch in der Tat nur schwer einzusehen, wie die Ameisen auf einer so homogen beschaffenen Unterlage noch irgendwelche, zu einer räumlichen Orientierung ausreichende topochemische Einzelheiten registrieren könnten. Diese und andere Bedenken veranlaßten mich 1914, die merkwürdige Bethesche Erscheinung nochmals nachzuprüfen und bei der Gelegenheit den ganzen Vorgang der Spurorientierung einmal mit verbesserten Methoden genauer zu analysieren.

Meine Versuchsanordnung war im wesentlichen folgende: Als Versuchstiere benutzte ich die glänzend schwarze Holzameise (*Lasius fuliginosus*), eine Art, die sich fast ausschließlich auf Geruchsspuren bewegt. Ich teilte eine Kolonie dieser

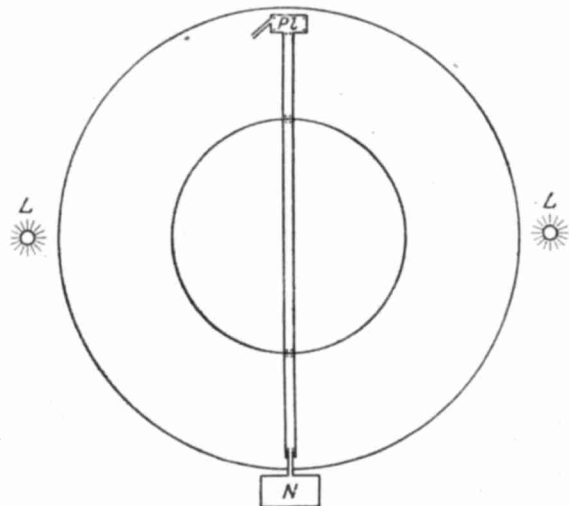


Fig. 2. Versuchsanordnung zur Analyse der Geruchsorientierung.

Spezies in zwei Hälften A und B (zu welchem Zwecke, werden wir gleich erfahren!); die Abteilung A kam mit dem größten Teil der Brut (Larven und Puppen) in einen provisorischen Behälter, wogegen ich die Abteilung B in einem künstlichen Nest etablierte. Dieses Nest (Fig. 2, N) verband ich mit einem nach meinen Angaben konstruierten kreisrunden drehbaren Experimentiertisch von 1 m Durchmesser, dessen zentraler Kreis nochmals für sich gedreht werden konnte. Und zwar mündete die gläserne Ausgangsröhre des Nestes auf den Anfang einer schmalen, auf Stecknadeln montierten Papierbrücke, welche quer durch den Mittelpunkt der Scheibe bis zu einer kleinen Plattform (Pl) führte, auf welcher ich den Ameisen ihr Futter reichte. — Bevor ich nun mit meinen Experimenten begann, erschien es mir noch notwendig, die Möglichkeit einer gleichzeitigen optischen Orientierung in zuverlässiger Weise auszuschalten. Ich

erreichte dies, indem ich erstens meinen Experimentiertisch in die Mitte einer Dunkelkammer stellte, deren gleichmäßig schwarze Wände den Ameisen keinerlei visuelle Anhaltspunkte bieten konnten, und zweitens, indem ich statt einer Lichtquelle deren zwei verwendete, die ich an symmetrischen Punkten links und rechts am Tische (quer zur Längsachse der Brücke) anbrachte (Prinzip der bipolaren Beleuchtung). Dann ist klar, daß jede vom Mittelpunkt der Brücke abgehende Ameise in beiden Augen genau die nämlichen, streng symmetrisch lokalisierten Lichteindrücke empfangen muß, gleichgültig, ob sie nun in der Richtung des Nestes oder in derjenigen der Plattform wandert; mit anderen Worten: Sie wird aus der Stellung der Lichtquellen keinerlei Anhaltspunkte hinsichtlich der Lage des Nestes gewinnen können und wird somit bei der Bestimmung der Wegrichtungen ausschließlich auf allfällig vorhandene geruchliche Unterscheidungsmerkmale angewiesen sein. Wäre dagegen nur eine Lichtquelle vorhanden, so könnte die Ameise deren räumliche Lage in feste assoziative Beziehung zu den beiden Wegrichtungen bringen; sie könnte sich beispielsweise merken, daß sie das Licht beim Hinweg nach Pl konstant zu ihrer Rechten, beim Rückweg nach N dagegen regelmäßig zu ihrer Linken hat.

Die Ameisen zögerten nicht, auf der Brücke eine regelmäßig begangene Geruchsfährte zum Honig nach Pl zu etablieren. Und nun führte ich meine Versuche wie folgt aus:

1. Ich drehte den zentralen Kreis des Tisches mit dem darüber laufenden Mittelsegment der Brücke rasch um 180° . Das Resultat war genau das von *Bethe* geschilderte, d. h. es stellte sich an den beiden Enden des Drehstückes eine intensive Verkehrsstörung ein.

2. Nun fing ich Ameisen, die eben gesättigt vom Honig nach N marschierten, vermittelt eines Bleistiftes ab und ließ sie von der Spitze desselben auf die Mitte der Brücke, jedoch in der verkehrten Richtung; also Pl-wärts, absteigen. Die Tiere setzten ihren falschen Weg zunächst ruhig fort, als ob nichts geschehen wäre. Dann aber schienen sie plötzlich ihren Irrtum zu merken: Sie stutzten, schwankten mehrmals zwischen beiden Richtungen hin und her und wandten sich schließlich entschlossen nestwärts. Hatten sie sich vielleicht nach *Forel* auf Grund der Verschiedenheit der auf der falschen Seite angetroffenen Geruchsformen (topochemischen Eindrücke) orientiert? Mit nichten! Denn als ich nun

3. mit Larven beladene¹⁾ Ameisen der Abteilung B in gleicher Weise auf die Brücke absteigen ließ, da fanden sich diese Individuen in genau der nämlichen Weise zurecht, obschon sie ja

¹⁾ Mit Larven beladene Individuen wählte ich deshalb, um eine eindeutige Reaktion zu haben. Denn es ist klar, daß eine mit einer Larve beladene Ameise nur das eine Ziel haben kann, so schnell wie möglich das schützende Nest zu erreichen.

die betreffende Brückenfährte nie zuvor begangen hatten, mithin auch keine topochemischen Wegzeichen von derselben im Gehirn hatten registrieren können! (Fig. 3.)

Worauf beruht denn also diese rätselhafte geruchliche Richtungsindikation? Um die Sache vollends zu ergründen, machte ich noch folgende ergänzende Versuche:

Ich legte sowohl auf das Nestende wie auf das Plattformende der Brückenfährte mobile Papierstreifen von sukzessive zunehmender Länge. Nach einigen Stunden, wenn sich über die Streifen eine neue Fährte gebildet hatte, drehte ich dann entweder jeden Streifen an Ort und Stelle, oder ich vertauschte die beiden Spurstreifen miteinander, und zwar bald um 180° gedreht, bald nicht gedreht. Der Grad der an beiden Orten entstehenden Verkehrsstörung wurde jedesmal zahlenmäßig (nach den Reaktionen der zwölf ersten bei den Streifen ankommenden Ameisen) festgelegt. Auf diese Weise konnte ich nun folgende interessante Tatsachen feststellen: a) Es zeigte sich erstens, daß die *Bethesche* Reaktion (das Stutzen der Ameisen vor dem um 180° gedrehten Spursegment) in Nestnähe durchweg eine intensivere ist als in Nestferne. b) Die Reaktion nimmt ferner proportional mit der Länge des gedrehten Spurabschnitts zu. c) und endlich: Entgegen der *Betheschen* Polarisationshypothese trat



Fig. 3. Orientierung einer Ameise B auf der unbekannten A-Fährte.

auch dann eine starke Verkehrsstörung ein, wenn ich die beiden weit auseinanderliegenden Streifen bei N und Pl ohne Drehung einfach vertauschte, obschon sich ja die „Polarität“ bei diesem Versuch gleichblieb!

Wie sind nun diese Tatsachen zu erklären! Doch wohl nur so, daß die *Ameisenspur* im Verlaufe ihrer Länge ein sukzessives Intensitätsgefälle gewisser Geruchskomponenten aufweist: Beim Ausgehen vom Nest verschleppen die Ameisen den Nestgeruch an ihren Füßen und Fühlern in allmählich abnehmender Konzentration zielwärts; umgekehrt verschleppen die heimkehrenden Ameisen den Honiggeruch auf der Spur in mit zunehmender Entfernung rasch abnehmender Intensität nestwärts. Die Fährte wird also in Nestnähe starken Nestgeruch, dagegen keinen oder nur schwachen Honiggeruch aufweisen, während in der Nähe des Zieles natürlich das umgekehrte der Fall sein muß. Dreht man also beispielsweise in Nestnähe einen Spurabschnitt um 180° , so werden die vom Nest her bei demselben ankommenden Ameisen eine plötzliche starke Intensitätsschwankung in der chromatischen Skala dieser beiden Geruchskomponenten wahrnehmen, die sie stutzig machen muß. Betreten sie aber das

Drehstück trotzdem, so werden sie, bei weiterer Verfolgung der Fährte, anstatt der von ihnen erstrebten Zunahme des Honiggeruchs, nun *wieder zunehmenden Nestgeruch* verspüren, was sie vollends desorientieren muß.

Damit haben wir das Bethesche Phänomen mit allen seinen oben näher analysierten Eigentümlichkeiten in einfacher und natürlicher Weise erklärt, — ohne Zuhilfenahme irgendwelcher geheimnisvoller, noch unentdeckter Kräfte und ohne andererseits den Ameisen psychische Fähigkeiten zuzuschreiben, die ihnen gemäß der Kleinheit ihres Gehirns nicht zukommen können. Daß diese Erklärung das Richtige trifft, geht nun auch aus einer weiteren von mir entdeckten Tatsache hervor, die den früheren Beobachtern sonderbarer Weise entgangen war: Ich fand nämlich, daß die Bethesche Reaktion durchaus nicht auf jeder beliebigen Spur zu erzeugen ist, sondern daß sie beispielsweise *auf Fährten, über welche längere Zeit Brut getragen wurde, vollständig fehlt*. Ich hatte meine Ameisen eines Tages während einiger Stunden Larven von der Plattform ins Nest abholen lassen. Als ich nun, während der Transport noch in vollem Gange war, das 50 cm lange Mittelstück der Brücke um 180° drehte, war ich erstaunt, diesmal an den Grenzen des Drehstückes *nicht die geringste Verkehrsstockung* zu bemerken. Nun wiederholte ich den unter 2) und 3) geschilderten Versuch, und siehe da, diesmal gingen sämtliche Ameisen, die ich in der falschen Richtung auf die Mitte der Brücke hatte absteigen lassen, mit ihrer Larve bis Pl falsch! Ich schüttete nun eine Anzahl Larven auf die Brückenmitte. Die vom Nest her ankommenden Ameisen bemächtigten sich derselben und wollten nach Hause; dank der bipolaren Beleuchtung waren sie indessen bezüglich der einzuschlagenden Richtung gänzlich dem Zufall überwiesen und so gingen (wie es gemäß der nach beiden Seiten gleich großen Wahrscheinlichkeit vorauszusehen war) ungefähr die Hälfte (50 %) nach der falschen Seite ab. Auch diese Falschgänger behielten ihre falsche Richtung unentwegt bis zur Plattform bei, ohne jemals unterwegs zu stutzen oder gar umzukehren. Es scheint somit in der Tat auf der Brutfährte eine geruchliche Richtungsanzeige nicht mehr vorhanden zu sein, wodurch auch das Versagen des Betheschen Versuchs auf solchen Fährten sich ohne weiteres erklärt. Worauf beruht aber dieses Versagen? Sehr einfach: Da die Ameisen in diesem Falle den Zielgeruch nicht nur in Gestalt spärlicher Duftpartikel an den Füßen auf die Spur verschleppen, sondern denselben, infolge des Transportes des duftenden Agens, in *originärer Stärke* auf der Fährte verbreiten, so wird die Spur allmählich in ihrer ganzen Ausdehnung *völlig gleichmäßig* mit Larvengeruch imprägniert. Und dieser quantitativ homogene Larvengeruch wird das noch vorhandene Intensitätsgefälle des Nestgeruchs umso eher aufheben, als der letztere ja, infolge der Gegenwart zahlloser Larven im

Neste, im wesentlichen wohl selbst einen Larvengeruch darstellt.

Die Tatsache dieses Versagens der quantitativ geruchlichen Richtungsindikation (der „quantitativen Polarisation“) auf Brutfährten benutzte ich nun auch mit Erfolg zur Ermittlung der sonstigen sinnlichen Faktoren, welche bei der Fährtenorientierung allenfalls noch eine Rolle spielen könnten. Ich brachte beispielsweise an der linken Seite der Brücke (vom Nest aus gesehen) eine 5 mm hohe Brüstung aus Papier an. Als ich nun nach einigen Tagen das Experiment des „Larvenabholens aus der Mitte“ wiederholte, da gingen zwar nach wie vor etwa 50 % der Ameisen aus der Mitte mit ihrer Larve nach der falschen Seite ab. Doch wurden diesmal etwa Dreiviertel dieser Falschgänger sofort *stutzig und kehrten um, sobald sie zufällig mit den Fühlern ans Geländer stießen*; sie hatten sich somit bei ihren wiederholten Reisen offenbar gemerkt, daß sich die Brüstung beim Hinweg jedesmal zur Linken, beim Heimweg dagegen zu ihrer Rechten befand, und sie hatten dieses einseitige *topographische Merkmal* fest mit der bezüglichen Wegrichtung assoziiert! — Auf ähnliche Weise konnte ich ferner feststellen, daß die Ameisen auf ihren Fährten auch plötzliche *Links- oder Rechtskrümmungen des Weges, sowie Terrainsteigungen* vermittelt des Muskelgedächtnisses zu registrie-



Fig. 4. Analyse des topochemischen Geruchssinnes.

ren vermögen und imstande sind, die betreffenden kinästhetischen Eindrücke später wieder zu ihrer Orientierung zu verwerten.

Im weiteren benutzte ich die Tatsache der „quantitativen Apolarität“ der Larvenspur auch noch zur *experimentellen Nachprüfung der Forelschen Lehre vom topochemischen Geruchssinn*. Ich ging dabei von folgenden Überlegungen aus: Bisher hatte ich immer nur auf einer völlig glatten Papierbrücke experimentiert, welche den Ameisen natürlich keinerlei topochemische Anhaltspunkte bieten konnte; wenn sie sich also unter diesen mißlichen Umständen unfähig zeigten, sich auf der Larvenspur (bei bipolarer Beleuchtung) bezüglich der Richtungen zu orientieren, so beweist dies noch keineswegs, daß *Forels Theorie überhaupt falsch* ist. Man gebe den Tieren doch nur Gelegenheit, auf den beiden Hälften der Brücke *verschiedenartige* topochemische Eindrücke in einer bestimmten Reihenfolge wahrzunehmen! Ich ging also beispielsweise so vor, daß ich auf der Plattformseite der Brücke von der Unterseite her kleine Erhabenheiten ins Papier einstanzte, während ich die Nesthälfte wie zuvor glatt ließ; ein andermal leimte ich auf der N-Seite Tannennadeln in der Längsrichtung, auf der Pl-Seite dagegen solche in querrer Richtung der Brücke auf, oder ich bestreute eine Hälfte

streckenweise mit feinem Sand, während die Oberfläche der anderen Hälfte streckenweise durch Einstanzen von kleinen Punktstrichen oder punktierten Quadraten rauh gestaltet wurde, usw. (Fig. 4). Nach Einrichtung jeder dieser Versuchsanordnungen ließ ich den Ameisen noch 48 Stunden Zeit, um die Geruchsfährte wiederherzustellen und die betreffenden topochemischen Sukzessionen ihrem Gedächtnis einzuprägen, sodann wiederholte ich (nach Herstellung einer „Brutfährte“) unter bipolarer Beleuchtung, wie oben, den Versuch des Larvenabholens aus der Mitte. *Das Ergebnis war in allen Fällen schlankweg positiv*, indem jetzt — im deutlichsten Gegensatz zu dem Verhalten auf der homogenen (einförmig-glatten) Unterlage — jedesmal ein erheblicher Prozentsatz (in einigen Fällen bis 75 %) der aus der Mitte falsch abgegangenen Ameisen auf der Pl-Seite der Brücke schon nach wenigen Schritten stutzig wurde und umkehrte. Die Tiere hatten somit tatsächlich die Verschiedenheit des Bodens auf den beiden Seiten wahrgenommen und diese differenten topochemischen Eindrücke zu ihrer Orientierung verwertet! Fürwahr, eine *glänzende Bestätigung der Forelschen Theorie!*

* * *

Sahen wir im vorhergehenden schon bei der verhältnismäßig einfachen Massenorientierung auf Geruchsfährten neben dem Geruchskomplex der Ameisenspur je nach Umständen noch eine Menge anderweitiger sinnlicher Faktoren (optische, topographische, kinästhetische, topochemische Wahrnehmungen) als *Hilfskonstanten* eine Rolle spielen, so ist diese *Mannigfaltigkeit der Orientierungsmittel* womöglich noch viel größer bei der *Einzelwanderung*, deren Analyse wir uns nunmehr zuwenden wollen.

Einzelreisen werden von den Ameisen — und zwar auch bei solchen Arten, welche für gewöhnlich auf kollektiven Fahrten oder Straßen gehen — meist zu *Erkundungszwecken* unternommen; doch gibt es auch, namentlich unter den Fleischfressern, Arten, die gewohnheitsmäßig einzeln jagen und dabei oft recht ansehnliche Strecken, bis über 100 m, durchwandern. Man glaubte früher allgemein, daß solche Einzeljäger und Kundschafter auf ihrer eigenen Hinspur zum Neste zurückkehren; allein diese Ansicht wurde 1909 von Cornetz als völlig irrtümlich widerlegt: Man kann nämlich vor einer solchen einsam heimkehrenden Ameise her den Boden bis in die unmittelbare Nähe des Nestes ausgiebig mit dem Besen wischen, ohne das Tier durch diese Prozedur im geringsten in seiner Orientierung zu beeinträchtigen! *Die einzeln wandernde Ameise geht also in der Regel nicht auf einer Geruchsspur.* Dagegen werden, wie ich kürzlich zeigen konnte, auch Einzelreisende in ihrer Orientierung meist mehr oder weniger irre, sobald man die Beschaffenheit des Bodens, über welchen sie gewandert sind, vor ihrer Rückreise in *tieferegreifender Weise* umgestaltet oder verändert, — ein Beweis,

daß sie während der Hinreise doch wenigstens von der *allgemeinen* Bodenbeschaffenheit vermittelt des topochemischen Fühlersinnes Notiz genommen haben.

Durch geduldige Beobachtung und kurvenmäßige Registrierung von einigen hundert Einzelwanderungen konnte Cornetz nun im weiteren feststellen, daß dieselben keineswegs etwa ein regelloses „Umherirren“ darstellen, sondern vielmehr ganz bestimmte Gesetzmäßigkeiten aufweisen. Sie erfolgen meist ziemlich geradlinig in einer bestimmten Hauptrichtung, wobei vorübergehende, zum Zwecke besonderer Nachforschungen unternommene seitliche Abschweifungen jeweils mit bemerkenswerter Genauigkeit wieder ausgeglichen werden. Die Rückkehr folgt niemals genau der beim Hinweg beschriebenen Kurve, sie ist ihr jedoch im großen und ganzen parallel. Seltener werden bei einer Reise nacheinander *zwei* verschiedene Hauptrichtungen eingeschlagen, die dann meist rechtwinklig zu einander stehen und die bei der Rückkehr sukzessive in der umgekehrten Reihenfolge wieder aufgenommen („revertiert“) werden. In Nestnähe angekommen, verläßt die heimkehrende Ameise ihre meist etwas fehlerhafte Richtung in der Regel plötzlich an irgendeinem Punkte (der sich durch nichts von der Umgebung zu unterscheiden braucht) und beginnt in unregelmäßigen, konzen-



Fig. 5. Piérons Transportversuch.

trisch sich verengenden Kurven die *Suche nach dem Nesteingang* (sogenannte „Turnersche Kurve“). Und nun das Merkwürdigste: Fängt man eine solche einzeln heimkehrende Ameise an irgend einer Stelle ab und versetzt sie mehrere Meter seitwärts, so *setzt sie in den meisten Fällen ihre Reise ohne weiteres in der nämlichen absoluten Richtung des Raumes fort, die sie vormem innehatte*. Versetzt man sie also beispielsweise von einem Punkt x zehn Meter östlich des Nestes auf einen Punkt x₁ zehn Meter westlich desselben, so wandert sie jetzt seelenruhig *geradewegs vom Neste fort*, und zwar noch ungefähr so weit, als die Distanz beträgt, die sie von x noch bis zum Neste hätte zurücklegen müssen; dann beginnt sie, offenbar den Nesteingang suchend, Turnersche Kurven zu beschreiben. (Fig. 5.)

Die Ameise verhält sich also bei diesem Experiment so, als ob sie erstens einen Kompaß besäße, an welchem sie die absolute Reiserichtung ablesen könnte, und zweitens einen Schrittmesser (Podometer), der ihr die noch zurückzulegende Distanz in Streckendifferenzen anzeigen würde.

Dieses merkwürdige Phänomen, dessen Entdeckung wir dem französischen Forscher H. Piéron verdanken, gab in der Folge zu einem ganz ähnlichen Streit der Meinungen Anlaß, wie er seinerzeit um die Bethesche „Polarisationserscheinung“ entbrannt war. Insbesondere glaubte Cor-

netz hier vor einem Rätsel zu stehen, welches uns zur Annahme eines von allen sinnlichen Daten der Außenwelt unabhängigen, „absoluten inneren Richtungssinnes“ zwingen soll. Demgegenüber glaubte *Santschi*, ein in Tunesien lebender Schweizer Arzt, das Piéronsche Phänomen auf ganz natürliche Weise wie folgt erklären zu können: Die Ameisen besitzen wie alle Insekten *zusammengesetzte Augen*, welche nach der *Müller-Exnerschen* Theorie des musivischen Sehens von den Gegenständen der Umwelt ein einziges aufrechtes *Appositionsbild* entwerfen. Demgemäß wird sich also ein kleiner entfernter Gegenstand oder eine entfernte Lichtquelle, wie die Sonne, auch nur in einer oder in einigen wenigen Fazetten abbilden, und dies umso mehr, als die einzelnen Kristallkegel (*Ommatidien*) eine schmal-röhrenförmige Gestalt haben und durch schwarzes Pigment in der Weise voneinander isoliert sind, daß sie je-
weilen, nur den mehr oder weniger senkrecht ein-

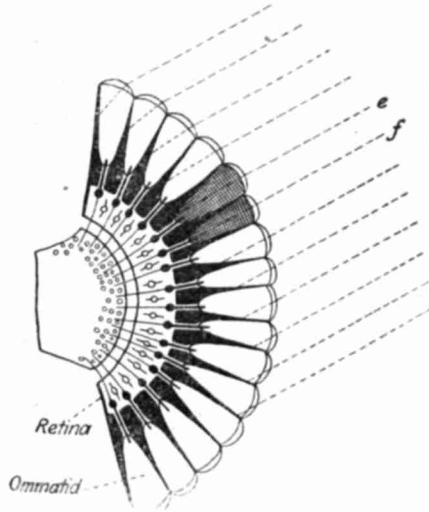


Fig. 6. Strahlengang im Fazettenauge.

fallenden Strahlen (e, f) Zutritt zur lichtempfindlichen Nervenmembran, der Netzhaut, gewähren. (Fig. 6.)

Die Ameise braucht nun während ihres Marsches bloß dafür zu sorgen, daß das Sonnenbild, bzw. die hellste Stelle des Firmaments, beständig in die nämlichen Fazetten fällt und sich beim Rückweg so einzustellen, daß dieses Bild nunmehr die korrespondierenden Netzhautpunkte der anderen Seite trifft: So wird ihre Reise eine gerade Linie darstellen und ihr Rückmarsch der Hinweglinie parallel sein und sie ziemlich genau wieder zum Ausgangspunkt zurückführen. Mit anderen Worten: Die Fazettenaugen der Ameisen sind gewissermaßen „Lichtkompass“, welche den Tieren die Einhaltung einer konstanten geraden Reise-richtung und beim Rückweg — infolge Reversion des Lichtbildes auf die korrespondierenden Fazetten der andern Seite — eine ziemlich genaue Rückkehr zum Ausgangspunkt ermöglichen.

Als Beweis der Richtigkeit seiner Lichtkom-

paßtheorie weiß *Santschi* namentlich das folgende hübsche Experiment anzuführen: Er beschattete bei einzeln heimkehrenden Ameisen das zu durchwandernde Terrain mit Hilfe eines großen Schirms und projizierte sodann das Bild der Sonne vermittelst eines Spiegels auf die andere Seite. Die Ameisen kehrten sofort um und wanderten solange in der entgegengesetzten Richtung des Raumes weiter (also jetzt gerade vom Nest weg), als *Santschi* die falsche Sonne scheinen ließ (virtuelle Orientierung). — Das Spiegelexperiment ergibt, wie ich später zeige, selbst auf Geruchsfährten — trotz *Bethes* „Polarisation“ — ausnahmslos positive Resultate; ein Beweis, daß die Lichtorientierung auch auf Geruchsspuren, namentlich bei der Bestimmung der relativen Richtung, noch eine hervorragende Rolle spielt. Man ersieht hieraus, wie gut wir daran taten, bei der Analyse der Geruchsorientierung diese optische Komponente durch geeignete Ver-

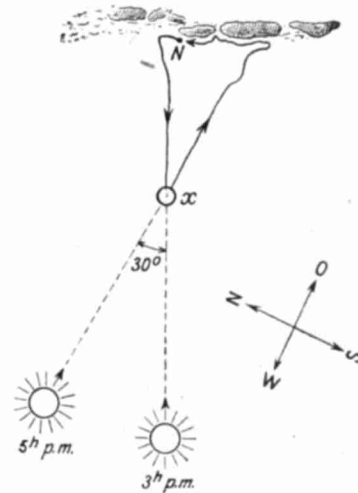


Fig. 7. Nachweis der Sonnenorientierung durch den Fixierversuch.

suchsanordnungen (bipolare Beleuchtung usw.) von vornherein auszuschalten!

Zwei Jahre später gelang es mir, die Sonnenorientierung der Ameisen noch auf andere Art mit fast mathematischer Genauigkeit wie folgt nachzuweisen: Eine kleine Ameise (*Lasius niger*) wandert fast geradlinig der Sonne entgegen auf einen großen Sandplatz hinaus (Fig. 7). Ich setze sie bei x gefangen, indem ich eine kleine Schachtel über ihr in den Sand stülpe. Es ist genau 3 Uhr nachmittags. Um 5 Uhr nehme ich das Schächtelchen weg. Die Ameise setzt sich alsbald in Bewegung und wandert langsam nach dem Rande der Sandwüste, an der ihr Nest liegt, zurück: Doch weicht ihre Rückweglinie von der Heimwegkurve um 30° nach rechts ab, also um genau so viele Bogengrade, als die Sonne während der zweistündigen Gefangenschaft des Tierchens am Firmament im umgekehrten Sinne gewandert ist! — Auch in zahlreichen anderen Fällen, wo-

bei ich die Zeit der Gefangensetzung variierte, entsprach die Winkelabweichung des Rückweges stets ziemlich genau dem betreffenden Sonnenwinkel, mit einem Fehler von nur $\frac{1}{2}$ bis 1 Bogengrad.

Es wäre nun aber eine grundfalsche Verallgemeinerung, etwa anzunehmen, daß sich die einzeln wandernde Ameise in allen Fällen ausschließlich mit Hilfe ihres „Lichtkompasses“ orientiert. Gerade bei den psychisch hochstehenden, mit relativ bestentwickelten Augen versehenen Arten der Gattung *Formica* versagt vielmehr mein obiger Fixierversuch meist gänzlich, indem die Ameisen nach der Freilassung ihren Weg gewöhnlich ohne weiteres in der früheren Richtung fortsetzen. Ja noch mehr! — auch der *Piéronsche* Parallellauf läßt bei diesen Arten häufig im Stich, indem die Tiere nach dem seitlichen Transport die entstandene seitliche Abweichung nicht selten durch entsprechendes Traversieren prompt ausgleichen. Auch das folgende Experiment spricht durchaus dafür, daß die Orientierung auf Einzelwanderungen nicht immer auf Grund der exakten räumlichen Lokalisation der Lichtquelle im Fazettenauge erfolgt. Ich jagte Ameisen (*Formica*

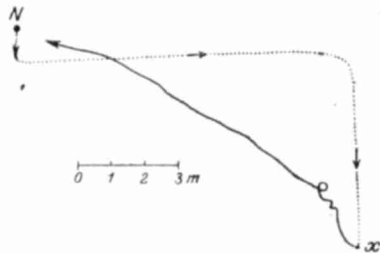


Fig. 8. Zweiseitenkliger „Zwangslauf“ N—x. Punktierter Linie: Hinweg. Ausgezogene Kurve: Rückkehr in der Diagonale.

sanguinea) von ihrem Neste fort und zwang sie durch Lenken mit den Händen (indem ich jede Umkehr oder seitliches Ausbrechen durch Drohungen zu verhindern wußte), auf dem erwähnten Sandplatz eine aus zwei rechtwinkligen Geraden bestehende Reise von 15–20 m Länge zurückzulegen, worauf ich sie bei f freigab. (Fig. 8.) Die Tiere kehrten von einem solchen „Zwangslauf“ stets direkt nach N zurück, und zwar ausnahmslos in der Diagonale, also entgegen der Cornetzschen Regel, wonach sie die beiden Reiserichtungen nacheinander hätten revertieren sollen. Auch nach kompliziertem bogenförmigen oder vielwinkligen Zwangslauf (mit vielen kleinen Bögen und Gegenrichtungen) erfolgte die Rückkehr stets prompt in der Sekante, bzw. der ungefähren Resultante der Hinkurve, also wiederum ziemlich geradlinig nach N. — Aus alledem muß geschlossen werden, daß diese psychisch hochstehenden Ameisen sich unter Umständen auch nach gewissen stabilen optischen Wegmarken orientieren, vermutlich nach den verschwommen wahrgenommenen Umrissen großer entfernter Objekte, wie Bäumen, Häusern usw., deren relative räumliche

Lage sie mit derjenigen des Nestes in assoziative Beziehung bringen (*differenzierte visuelle Orientierung*). Daß dem so ist, geht u. a. auch aus der bemerkenswerten Tatsache hervor, daß Ameisen, die ich direkt vom Nest an einen von der betreffenden Kolonie seit Wochen nicht mehr besuchten Ort, nämlich zu einem ehemaligen Nistplatz versetzte, sich daselbst sehr bald orientierten und die mehr als 30 m weite Entfernung zum neuen Nest in kürzester Zeit auf dem geradesten Weg zurücklegten. Die Ameisen verfügen demnach, wie die Bienen und die höheren Tiere, zweifellos auch über ein gewisses Maß von echtem Ortsgedächtnis, d. h. sie sind imstande, einen früher besuchten, weit entfernten Ort an gewissen charakteristischen (vielleicht topochemischen) Merkmalen selbst nach Monaten wiederzuerkennen und sich von da, mit Hilfe einer Reihe im Gedächtnis registrierter und sukzessiv assoziierter intermediärer Richtungspunkte (wahrscheinlich vorwiegend visueller aber zum Teil wohl auch topochemischer Natur) wieder zum Nest zurückzufinden. So hat wahrscheinlich auch jene Ameise meines ersten „Fixierungsversuches“ (Fig. 4) nach ihrer Wiederankunft am Rande des Sandplatzes an der abweichenden Beschaffenheit des Bodens erkannt, daß sie zu weit nach rechts geraten war, und diese Wahrnehmung veranlaßte sie sofort, den beträchtlichen seitlichen Fehler durch entsprechendes Linksgehen zu korrigieren.

Damit muß ich meine Ausführungen schließen. Die Knappheit des verfügbaren Raums gestattete mir nicht, auf zahlreiche wichtige und interessante Einzelheiten näher einzugehen; ich hoffe aber, daß auch schon das wenige, was hier zur Sprache gebracht werden konnte, genügen werde, um dem Leser ein anschauliches Bild von dem gegenwärtigen Stand der Frage zu geben. Er wird daraus ersehen haben, daß die Fernorientierung der Ameisen ein ungemein verwickelter psychophysiologischer Vorgang ist, bei dessen Zustandekommen je nach Umständen Eindrücke der verschiedensten Sinnesgebiete: olfaktorische, topochemische, topographische, kinästhetische, optische und differenzierte visuelle Erlebniskomplexe bald für sich allein beteiligt sind, bald — weitaus häufiger — kombiniert zusammenwirken. Wir haben es in der Hand, den besonderen Anteil jedes dieser Komplexe bei jedem Einzelfall durch exakte physiologische Analyse festzustellen; die Annahme irgendwelcher geheimnisvoller Richtungskräfte oder dergleichen über die Grenzen unseres wissenschaftlichen Naturerkennens hinaus erscheint dabei durchweg entbehrlich. Die weitere Folgerung, daß eine solche indirekte Orientierungsfähigkeit nur auf der Grundlage eines verhältnismäßig hochentwickelten sinnlichen Gedächtnisses möglich ist und somit ein relativ hochentwickeltes Gehirn zur Voraussetzung hat, steht mit den anatomischen Tatsachen nicht im Widerspruch; wissen wir doch seit Dujardins Untersuchungen, daß die Weibchen und Arbeiter der sozialen Hymenop-