

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

ÜBER LAUTÄUSSERUNGEN UND SCHALLWAHRNEHMUNG BEI ARTHROPODEN.

I. UNTERSUCHUNGEN AN AMEISEN. EINE ALLGEMEINE THEORIE DER SCHALLWAHRNEHMUNG BEI ARTHROPODEN.

Von

HANSJOCHEM AUTRUM.

Mit 5 Textabbildungen (6 Einzelbildern).

(Eingegangen am 22. April 1936.)

Über das Hörvermögen der Insekten sind bereits zahlreiche Untersuchungen angestellt worden. Kennzeichnend für fast alle bisherigen Arbeiten ist, daß die Frage, ob Insekten wirklich hören können, bei kritischer Einstellung unentschieden gelassen werden mußte. E. MANGOLD (1913, S. 905) hält es für äußerst unwahrscheinlich, „daß der akustische Reiz bei Wirbellosen als spezifischer Sinnesreiz zu bewerten wäre. Spezifische Sinnesorgane (Gehörorgane), für die der akustische Reiz die adäquate Reizform darstellt, sind im Bereiche der Wirbellosen bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen.“ Eine Ausnahme macht man nur für die Tympanalorgane der Orthopteren, Cikaden und Schmetterlinge, da deren Struktur durch die Ausbildung eines Trommelfelles gewisse Anklänge an den Bau des menschlichen Gehörorgans aufweist (s. dazu REGEN 1913, 1914, 1924, 1926; vgl. auch S. 359).

Bei der Erforschung des Hörvermögens der Insekten ist von vornherein auf eine klare Begriffsformulierung dessen, was „Hören“ bedeuten soll, zu achten. Es ist a priori sicher, daß Aussagen über subjektive Sinnesqualitäten nicht möglich sind, und demzufolge ist die Frage unzulässig, ob Tiere überhaupt eine der menschlichen Sinnesqualität „Hören“ ähnliche Sinnesqualität besitzen. Es kann sich also nur um den Nachweis handeln, daß Schallwellen *wahrgenommen* werden bzw. daß sie Reaktionen hervorrufen. Schallwellen sind Schwingungen gasförmiger, flüssiger oder fester Körper. Das menschliche Trommelfell vermittelt fast ausschließlich die Wahrnehmung von Luftschall. Die Mehrzahl der Autoren beschränkt daher den Begriff „Hören“ auf die Wahrnehmung von Luftschall, zumal uns die Schwingungen der festen Körper durch den Tastsinn vermittelt werden ¹.

Die Aufgabe ist demnach, zu zeigen, daß Luftschall von Insekten *wahrgenommen* wird, bzw. zu beweisen, daß eine solche Wahrnehmung

¹ Daß auch Schwingungen fester Körper in besonderen Fällen als Schall *wahrgenommen* werden können, zeigt das Beispiel der Knochenleitung des Schalles beim Menschen: setzt man eine Stimmgabel auf die Zähne, so hört man den Ton, obgleich Luftschall nicht zu entstehen braucht.

nicht möglich ist. Dieser Nachweis stößt jedoch auf experimentelle Schwierigkeiten, weil Luftschall feste Körper, auf die er trifft, oft zum Mitschwingen anregt und dadurch zuverlässige Aussagen über die Art der Schallwahrnehmung unmöglich gemacht werden. Es kommt also darauf an, zu zeigen, daß die *Bewegung der Luft*, die wir Schall nennen, *unmittelbar* auf solche Organe des Insektenkörpers einwirkt (oder nicht), die für eine Wahrnehmung geeignet sind.

Bei positivem Ausfall der Versuche früherer Autoren läßt sich meist nicht zweifelsfrei entscheiden, ob nicht doch die Unterlage vibriert hat und die Versuchstiere deren Erschütterungen gefühlt haben. In der vorliegenden Arbeit wird ein Weg gezeigt werden, auf dem es möglich ist, Insekten so dem Luftschall auszusetzen, daß ein Mitschwingen der Unterlage vermieden werden kann.

Manche Autoren wollen den Begriff des Hörens enger fassen als nur die Wahrnehmung von Luftschall schlechthin. v. BUDDENBROCK (1933) will nur dann von einem Gehörsinn sprechen, wenn sich bestimmt differenzierte Gehörorgane finden, deren Kennzeichen 1. eine „Resonanzmembran“, ein Trommelfell, ist, und die 2. anderen als akustischen Reizen entzogen sind. Jede Schallwahrnehmung mit Hilfe von Organen, „die eigentlich dem Tastsinn oder dem statischen Sinn dienen“, bezeichnet v. BUDDENBROCK als Folge inadäquater Reizung. Dazu ist zu bemerken: Ob es nicht trommelfellose Organe gibt, die unter biologischen Bedingungen die „adäquate“ Wahrnehmung von Luftschall ermöglichen, bedarf der Untersuchung, und man tut gut, das Vorhandensein von Trommelfellen nicht von vornherein zu fordern. Sieht man von diesem Punkt ab: Wie soll man entscheiden, welchem Sinn ein Organ *eigentlich* dient? In diesem Zusatz ist eine Unklarheit enthalten. Eigentlich bedeutet nicht ursprünglich in phylogenetischem Sinn; gemeint ist vielmehr die unter normalen biologischen Bedingungen mögliche, tatsächlich auch eintretende und für das Verhalten verwertbare Funktion. Adäquate Schallreize sind demnach Reize, die unmittelbar durch Luftschall hervorgerufen werden und die unter normalen Umständen im Leben des Tieres eine Rolle spielen. Es ist daher unangebracht, von einem inadäquaten Reiz zu sprechen, wenn Insekten (wie ich es weiter unten für die Mücken wahrscheinlich machen werde) mit Hilfe von Haaren auf den Fühlern (die der landläufigen Meinung nach „eigentlich“ dem Tastsinn dienen) Schall wahrnehmen, und wenn diese Wahrnehmung außerdem für sie eine biologische Bedeutung hat. In solchem Fall sind die Haare für die Schallwahrnehmung geeignet (zweckmäßig), und zudem ermöglichen sie wahrscheinlich auch eine Unterscheidung, ob es sich um Tastreize (haptische Reize) oder tonfrequente Schwingungen der Luft handelt. Damit wird das Begriffspaar adäquat-inadäquat in der engen Fassung ungeeignet für die Untersuchung der Luftschallwahrnehmung. Ja, es scheint fast, als ob es die Forschung sogar gehemmt hat.

Ich werde zunächst ganz elementar und empirisch festzustellen suchen, ob Luftschall Reaktionen hervorruft. Unter Hören soll im folgenden diese einfache Erscheinung verstanden werden.

Ich werde im folgenden an erster Stelle die Lautäußerungen der Ameisen untersuchen; dann werde ich zeigen, unter welchen Bedingungen man eine Reaktion auf Luftschall nachweisen kann. Dabei soll es fürs erste gleichgültig sein, ob der Schall eine biologische Bedeutung hat oder nicht. Da die Frage: Reagieren Ameisen auf reinen Luftschall? bejahend beantwortet werden kann, schließt sich folgende Frage an:

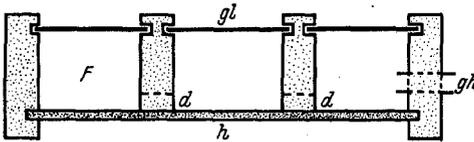


Abb. 1. Konstruktion des Vornestes im Seitenriß. d Durchlaß von Kammer zu Kammer, F Fütterungsplatz, gh Gang zum Hauptnest, gl Glasplatten, h Hartgummiboden.

Auf welchem physikalischen Weg geht die Übertragung der Schallenergie auf die Nervenendapparate vor sich? Mit anderen Worten: Wie erfolgt die Umwandlung von Schallenergie in Nerven-erregung?

Die Beantwortung dieser Frage wird das Problem der Schallwahrnehmung auf eine neue theoretische Basis stellen, die über den Rahmen der Untersuchung an Ameisen hinaus für alle Arthropoden Geltung hat.

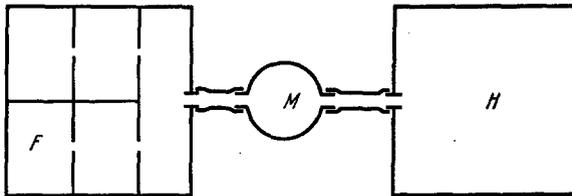


Abb. 2. Hauptnest (H) und Vornest im Grundriß. F Futterplatz im Vornest, M Mikrophonmembran, welche die Ameisen auf dem Weg von H nach F und zurück passieren müssen.

Methodik.

Zu den Versuchen wurden folgende Arten verwandt: *Myrmica ruginodis*, *Myrmica laevinodis*, *Formica rufa*, *Formica fusca*, *Lasius niger*, *Lasius fuliginosus*.

Die Ameisen wurden in künstlichen Nestern gehalten.

Die Nester. Zu den meisten Versuchen wurden Nester verwendet, die aus $25 \times 25 \times 8$ cm großen Sperrholzrahmen bestanden und oben und unten mit Glasplatten abgeschlossen wurden. Diese Nester entsprechen mit kleinen Abänderungen den von GRABENSBERGER benutzten. Bei längerer Versuchsdauer war es zumal für die Dressurversuche zweckmäßig, die Temperatur der Nester (durch darübergestellte Glühbirnen) für einige Zeit am Tage zu erhöhen, um den Stoffwechsel der Ameisen und damit das Futterbedürfnis zu steigern. Die einfachen Holznester sind solchen Ansprüchen auf die Dauer nicht gewachsen, sie verziehen sich nach kurzer Zeit und werden undicht, so daß kleinere Ameisenarten entweichen können. Ich benutzte daher in der Folge Nester, deren Boden aus einer Hartgummiplatte bestand, die genau passend in eingefräste Rillen der Nestwände eingesetzt war. Die Stirnwände dieser Nester waren höher als die Seitenwände und trugen ebenfalls

Rillen, in denen sich die nestbedeckenden Glasplatten verschieben ließen (Abb. 1). Ganz entsprechend waren die Vornester gebaut. Sie waren von gleicher Größe wie die Hauptnester, durch Zwischenwände jedoch in 5 kleinere Felder geteilt (Abb. 2); die den Stirnwänden parallelen Zwischenwände waren ebenfalls höher als die Seitenwände und enthielten entsprechende Rillen zur Aufnahme der Glasplatten.

Bei Versuchen, in denen nur wenige Ameisen eines Staates benötigt wurden, benutzte ich Nester, die aus einem liegenden ERLÉNMEYER-Kolben bestanden, dessen Öffnung durch einen doppelt durchbohrten Gummistopfen verschlossen wurde. Durch den Gummistopfen waren 2 Glasröhren geführt, deren eine, unten gelegene, eine geradlinige Verbindung zum Vornest herstellte. Die andere diente der Luftzufuhr; sie war im Nest in eine für die Ameisen unpassierbare Spitze ausgezogen. Das Vornest bestand aus 2 photographischen Platten, zwischen denen etwa 5 mm hohe Leisten aus Glas oder Pertinax die Seitenwände bildeten.

Am besten bewährt haben sich Nester, die aus zylindrischen Glasgefäßen mit Überfalldeckel und seitlichem Ansatzrohr bestanden. Sie lassen sich am leichtesten reinigen und sind gegen Außeneinflüsse unempfindlich. Zugleich sind sie am leichtesten transportierbar und nehmen nur geringen Platz ein, so daß sie sich von allen Nesttypen am besten in die oft umfangreiche Apparatur einbauen ließen, die zuweilen kaum den Platz für das Nest läßt.

Physikalische Vorbemerkungen.

Phon. Ein Maß für die Lautstärke eines Geräusches. Zum Messen der Lautstärke wurde ein Geräuschemesser nach WILLMS verwendet, dessen Skala in Phon geeicht ist, so daß man die Lautstärke unmittelbar ablesen kann (WILLMS 1933; E. MEYER 1934). Der Lautstärkemesser nach WILLMS ermöglicht eine objektive Messung der Lautstärke, ohne daß das Ohr oder die subjektive Empfindung des Beobachters bei der Messung herangezogen werden. Das Prinzip der Lautstärkemessung ist der Vergleich der Lautstärke des gegebenen Geräusches mit der Lautstärke des Normaltones: Man macht den Normalton so laut wie das zu messende Geräusch. Für den Normalton 1000 Hertz ist die Lautstärke definiert durch:

$$L = 20 \log \frac{p}{p_0}$$

wobei p den Schalldruck des zu messenden Tones und p_0 einen Anfangswert bedeutet. Setzt man nun für $p = 1 \text{ Dyn/qcm}$ die Lautstärke $L = 70 \text{ Phon}$, so berechnet sich daraus p_0 , und zwar ergibt sich für p_0 etwa der Schalldruck, den ein Ton von Schwellenintensität hat. Die Zunahme um 1 Phon, die durch die obige Formel gegeben ist, hat die Eigenschaft, daß sie etwa gerade wahrgenommen wird. Dies wird verständlich, wenn man bedenkt, daß das WEBER-FECHNERSche Gesetz, dem das Hörempfinden mit gewissen Einschränkungen folgt, auch von logarithmischer Natur ist.

Die *Tonerzeugung*. Die Töne lieferte ein Überlagerungssummeer (Überlagerung der hochfrequenten Schwingungen zweier Röhrensender) des HEINRICH HERTZ-Institutes für Schwingungsforschung, der Frequenzen von 0—10000 Hertz in stetig veränderlicher Intensität lieferte. Sowohl Tonhöhe wie Lautstärke waren unabhängig voneinander stetig veränderlich. Die Schwingungen des Summieres wurden auf Lautsprecher übertragen.

Als *Lautsprecher* wurde meist ein Blatthaller¹ verwandt, der für die beabsichtigten Versuche mehrere Vorteile hat. Der Blatthaller ist ein elektrodynamischer Lautsprecher, der mit einer etwa $20 \times 20 \text{ cm}$ großen Membran versehen ist, die als

¹ S. dazu Handwörterbuch des Fernmeldewesens, Bd. 1, S. 161—162. Berlin 1929.

Ganzes und über die ganze Fläche annähernd gleichartig schwingt. Auf diese kann man unter Umständen auch Tiere unmittelbar setzen, um den Einfluß der Schwingungen oder von Erschütterungen zu untersuchen. Insbesondere wurde der Blatthaller (unter Zwischenschaltung eines geeigneten Transformators und eines Potentiometers) verwendet, um die Geräusche von Ameisen, die sich auf einer Mikrofonmembran befanden, auf andere, die auf der Membran des Blatthallers umherliefen, als Erschütterung wirken zu lassen (S. 343). Die Schwingungen der Membran wurden durch einen Überlagerungssummer gesteuert. Auch zur Produktion von Luftschall verwandte ich den Blatthaller, indem ich ihn über den zu untersuchenden Ameisen montierte. In allen diesen Versuchsanordnungen hat der Blatthaller als elektrodynamischer Lautsprecher den Vorzug, daß beim Einschalten kein Knacken entsteht: man kann das leicht dadurch erreichen, daß man den Erregerstrom (der die Schwingungen hervorruft) gleichzeitig mit dem Feldstrom (der das magnetische Feld erzeugt) einschaltet. Da das elektromagnetische Feld dabei erst nach einer gewissen, wenn auch sehr kleinen Zeit seine maximale Stärke erreicht, so tritt ein plötzliches Knacken nicht auf. Ein weiterer Vorteil ist, daß man den Erregerstrom messen kann, ohne daß die Membran durch ihn nennenswert in Schwingungen versetzt wird, indem man den Feldstrom abschaltet. Diese Eigenschaft ist sehr wichtig bei allen Versuchen, in denen man die Empfindlichkeit der Tiere gegen Erschütterungen oder Luftschall verschiedener Intensität messen will; hierbei muß jeweils vor oder nach dem Versuch die Stromstärke des Erregerstroms gemessen werden; wenn man während dieser Messung die Schwingungen der Membran verhindern kann, vermeidet man zugleich, daß die Tiere sich gegebenenfalls an den Reiz gewöhnen.

Zum Teil wurden Ameisennester unmittelbar auf der Membran des Blatthallers angelegt.

Als *Mikrophone* wurden Kondensatormikrophone benutzt. Es sind das sehr empfindliche Mikrophone, deren stark gespannte Membran einer Metallplatte gegenübersteht, so daß Metallplatte und Membran einen Kondensator bilden, dessen Kapazität durch die Schwingungen der Membran geändert wird (Abb. 3a)¹.

Die Lautäußerungen der Ameisen.

Es ist seit langem bekannt, daß bei manchen Ameisen Stridulationsorgane oder zumindest Strukturen vorhanden sind, mit denen Töne erzeugt werden könnten. Zuerst wurden die Schrillorgane und die erzeugten Laute bei den Spinnenameisen (Mutilliden) erkannt und beschrieben (GOUREAU 1837; DARWIN 1871). SWINTON (1878/79) sieht als erster, daß *Myrmica ruginodis* den Hinterleib hin und her bewegt, als ob sie Stridulationsbewegungen ausführe. Er entdeckt auch ein entsprechendes Stridulationsorgan. Töne irgendwelcher Art kann er jedoch nicht hören. Ähnliche Beobachtungen machte ADLERZ (1886, S. 191 und 239): er sah bei *Leptothorax tuberculatus* und *Tomognathus sublaevis* die Stridulationsbewegungen, ohne Töne wahrnehmen zu können. 1880 berichtet McCook, daß er bei der aus Texas stammenden Ameise *Myrmecocystis melliger* ohne besondere Apparate Töne gehört habe. Andere Autoren haben vor allem bei außereuropäischen Arten den Stridulationston ohne Hilfsmittel unmittelbar gehört. WHEELER (1910, S. 513) vergrub eine Flasche in ein Nest von *Pogonomyrmex molefaciens*; sobald sich eine

¹ S. dazu Handwörterbuch des Fernmeldewesens, Bd. 2, S. 111.

größere Menge von Ameisen in der Flasche gefangen hatte, hörte er ihren Stridulationston. Auch den Ton von *Atta ferveus* ♀ kann man etwa 30 cm weit hören, weniger weit den der ♂♂; das Zirpen der Arbeiterinnen ist nur in allernächster Nähe oder gar nicht hörbar (WHEELER 1910, S. 513). KRAUSSE-HELDRUNGEN (1910) hörte ein deutliches, wenn auch leises Zirpen bei *Messor barbarus*, *M. structor* und *Aphaenogaster testaceopilosa*. Diese Ameisen zirpen vor allem, wenn sie an einem Bein festgehalten werden. Auch GOETSCH (1930) hörte bei *Messor*-Ameisen ein zirpendes Geräusch, das durch Aneinanderreiben der Abdominalsegmente erzeugt wurde und vermutete, daß diese Laute vielleicht richtunggebend auf die (auf andere Weise alarmierten) Nestgenossen einwirkten. An getöteten Exemplaren von *Paraponera* und *Pachycondyla* konnte EMERY (1893) den Zirplaut künstlich durch Bewegen des Abdomens hervorrufen. Die überraschendste Beobachtung stammt von RÄSÄNEN (1917), der 2 Exemplare von *Formica rufa*, die er in einem Glastopf mit Äther betäuben wollte, laut und in 1 m Abstand vernehmlich zirpen hörte. Wie seine Beobachtungen zu erklären sind, ob es sich hier wirklich um regelmäßig vorkommende Lautäußerungen handelt, ist nicht zu beurteilen, da weder RÄSÄNEN selbst noch irgendein anderer Autor bei dieser Ameise jemals ein Zirpgeräusch wahrgenommen hat. Auch mir ist es trotz vieler Versuche nicht gelungen, die Angaben von RÄSÄNEN bestätigen zu können.

Die Laute, die viele *Camponotus*-Arten dadurch hervorrufen, daß sie mit ihrem Abdomen schnell hintereinander auf den Boden oder die Wand ihres Nestes klopfen (FOREL 1874, S. 354; WROUGHTON 1892; WASMANN 1893, S. 39; GOUNELLE 1900, S. 168), bringen den Boden und die Wand des Nestes in Erschütterungen und sind von ganz anderer Art als die Zirplaute der Myrmicinen. Die Übertragung dieser Klopfplaute auf die Nestgenossen ist leicht verständlich, da die Nester der Camponotinen in Holz genagt sind, wobei gerade die härteren, Erschütterungen gut leitenden Teile stehen bleiben.

Ich erwähnte bereits, daß bei den kleinen *Myrmica*-Arten mehrere Autoren eine Stridulationsbewegung beobachteten, jedoch keinen Ton hören konnten. Als erster machte ADLERZ (1895) das Zirpen auch dem Menschen wahrnehmbar, indem er Mikrophone in den Nestern von *Leptothorax tuberum* und *Tomognathus sublaevis* anbrachte, nachdem er (1886) bei diesen Arten Stridulationsbewegungen gesehen hatte. Den Ton von *Myrmica rubra* hörte JANET (1894) mit Hilfe eines Mikrophons. Ebenso konnte er das Zirpen hören, wenn die Ameisen in Mengen beisammen waren. Die Beobachtung, daß man das Zirpen bei *Myrmica ruginodis* wahrnehmen kann, wenn sie in großen Mengen in ein Glasgefäß geschüttet werden, stammt von WASMANN (1893, S. 40). JANET (1894) schloß etwa 200—300 Exemplare von *Myrmica rubra* zwischen zwei Glasplatten ein und konnte dann ebenfalls zuweilen ein leises Zirpen hören. Bei *Formica sanguinea* und *Formica fusca* konnte ADLERZ (1895)

auch mit einem Mikrophon keine Lautäußerungen feststellen. Vor ihm hatte bereits LUBBOCK (1881, 1883) das Mikrophon in Verbindung mit einem Telephon verwandt, um festzustellen, ob *Lasius niger*, *L. flavus*, *L. fuliginosus* sich gegenseitig durch Laute benachrichtigen: er hielt (1881, S. 256) das Mikrophon über ein Nest von *L. niger*, das Telephon über ein zweites Nest der gleichen Art und beunruhigte das erste. Er konnte keinerlei Einwirkung auf das zweite Nest beobachten. Vorsichtigerweise läßt LUBBOCK die Möglichkeit offen, daß Ameisen sich dennoch durch Töne benachrichtigen könnten: Diese Töne könnten zu hoch sein, als daß sie durch die verwendete Apparatur übertragen würden. Einbau eines BELLSchen Mikrophons in den *Boden* eines Nestes (1883) hatte ebenfalls keinen Erfolg; man hörte nur das Trappeln der Tiere auf der Membran. Die Versuche von PROCHNOW (1907, S. 61—64) sind methodisch zu unzulänglich, als daß aus ihnen Schlüsse gezogen werden könnten. PROCHNOW befestigte eine Ameise „am schallverstärkenden Apparat“ eines Grammophons (also wohl auf der Membran der Schalldose) und glaubte, Töne hören zu können. Aller Wahrscheinlichkeit nach hörte er das verstärkte Kratzen der Tiere auf der Membran.

Da bei vielen Ameisen Stridulationsorgane bekannt sind, die ihrem Bau nach der Schallerzeugung dienen könnten (s. die Zusammenfassung bei RÄSÄNEN 1917), fragte man sich, warum trotzdem nichts zu hören sei. LUBBOCK (1883) meinte, der Ton sei so hoch, daß er für den Menschen nicht mehr wahrnehmbar sei; seine Frequenz müßte also über 20000 Hertz liegen. Die Erzeugung eines so hohen Tones wäre durchaus möglich: nach JANET (1900, S. 74) haben die Schrilleisten des Stridulationsapparates von *Myrmica laevinodis* einen maximalen Abstand von $2\ \mu$. Damit ein Ton von 20000 Hertz entsteht, müßte der Dorn des Petiolus mit einer Geschwindigkeit von etwa 4 cm/sec über das ($148\ \mu$ lange) Stridulationsfeld gezogen werden. Der Ton würde dann die Dauer von etwa $\frac{1}{250}$ Sek. haben.

Andere (JANET, PROCHNOW) nahmen an, der Ton liege zwar im Hörbereich, sei aber zu leise, als daß das menschliche Ohr ihn wahrnehmen könne.

Dazu ist ganz allgemein zu bemerken, daß das menschliche Ohr in einem gewissen Frequenzbereich (800—2000 Hertz) ein so empfindliches Organ ist, daß eine weitere Steigerung der Empfindlichkeit bereits zu Unzuträglichkeiten führen würde. Das Ohr ist in diesem Bereich imstande, einen Schalldruck von 10^{-3} dyn/qcm als Ton wahrzunehmen. Dieser Druck entspricht dem von $\frac{1}{1.000}$ mg, verteilt auf 1 qcm! Wäre das Ohr noch eine Größenordnung empfindlicher, so würden die statistischen Luftdruckschwankungen auf dem Trommelfell bereits einen Gehöreindruck hervorrufen! In dem genannten Bereich, der in der Tat für die Lautäußerungen der Ameisen in Frage kommt (S. 340), kann es demnach Töne, die zu leise sind, um von uns wahrgenommen zu werden,

kaum geben. Selbst gesetzt den Fall, die Ameisen erzeugten einen derartig leisen Ton, so wäre seine Reichweite außerordentlich gering und seine biologische Bedeutung sehr fraglich.

Dem vorliegenden Stand der Untersuchungen nach waren also folgende Fragen zu klären:

1. Entsteht bei der Stridulation überhaupt Luftschall, und von welcher Frequenz ist er?
2. Welche biologische Bedeutung hat der Zirpapparat?

Die mit dem Zirpapparat gebildeten Laute.

1. Die Produktion von Hörschall.

Um zu untersuchen, ob Ameisen Zirplaute bilden, deren Frequenzen im Hörbereich, deren Intensitäten jedoch unterhalb der Hörschwelle des Menschen liegen, brachte ich Versuchstiere in die unmittelbare Nähe (1—2 mm Abstand) der Membran eines sehr empfindlichen Kondensatormikrophons, das über einen Verstärker einen Lautsprecher steuerte. Die Ameisen wurden mit einer Pinzette am Bein oder am Fühler festgehalten und außerdem auf die verschiedenste Art gereizt. Bei allen Arten konnte ich unter diesen Bedingungen regelmäßig Bewegungen beobachten, die man als Stridulationsbewegungen deuten konnte. Niemals habe ich die geringste Erzeugung von Luftschall im Hörbereich (das Mikrophon ist bis etwa 10000 Hertz hinreichend empfindlich) nachweisen können. Man kann mit Sicherheit sagen, daß normalerweise bei den genannten Arten keinerlei Geräusch in die Luft abgestrahlt wird.

2. Produktion von Ultraschall.

Die gleichen Versuche machte ich mit einer Apparatur, die Herr Dipl.-Ing. THIENHAUS im HEINRICH HERTZ-Institut für Schwingungsforschung entwickelt hat. Sie gestattet es, Ultraschall — d. h. Schalle von Frequenzen zwischen 10000 und 100000 Hertz — nachzuweisen, indem ihnen ein zweiter Ton überlagert wird. Es entsteht dann eine Schwebung, die in den Hörbereich fällt. Bei keiner der S. 334 genannten Ameisenarten konnte ich irgendwelche Zirptöne mit Frequenzen über 10 000 Hertz nachweisen.

Daß die angewandte Methodik einwandfrei war, zeigte sich in Versuchen, die ich mit *Necrophorus* und *Geotrupes* durchführte. Bei beiden Käfern konnte ich Ultraschall bis zu etwa 28000 (bei *Necrophorus vespillo*) bzw. 40000 (bei *Geotrupes stercorarius*) nachweisen. Bei *Geotrupes* wird ein ziemlich kontinuierliches Frequenzband von etwa 8000 (12000) bis etwa 40000 Hertz abgestrahlt.

3. Produktion von Körperschall.

Bei *Myrmica laevinodis* und *M. ruginodis*, bei denen das Zirporgan die höchste Differenzierung aufweist, wird beim Stridulieren Körperschall gebildet: sobald eine stridulierende Ameise — sei es auch nur mit einem Fuß — die Membran des Kondensatormikrophons berührt, wird ein Ton

im Lautsprecher wahrnehmbar, der ganz dem Zirpen mancher Bockkäfer in Klangfarbe, Tonhöhe und Rhythmus entspricht. Das bedeutet, daß der Körper der Ameise die bei der Stridulationsbewegung entstehenden Schallschwingungen leitet und auf die Unterlage (im Fall des vorliegenden Versuches auf die Membran des Mikrophons) überträgt. Es entsteht also tatsächlich ein Stridulationston, dieser wird nur nicht in die Luft abgestrahlt, weil die abstrahlende Fläche und die Amplitude der Schwingungen zu klein sind. Das ist ohne weiteres verständlich, wenn man sich vorstellt, die Membran eines Lautsprechers habe die Größe eines Ameisenabdomens: ein solcher Lautsprecher wird keine nennenswerten Energien (Lautstärken) an die Luft abgeben können.

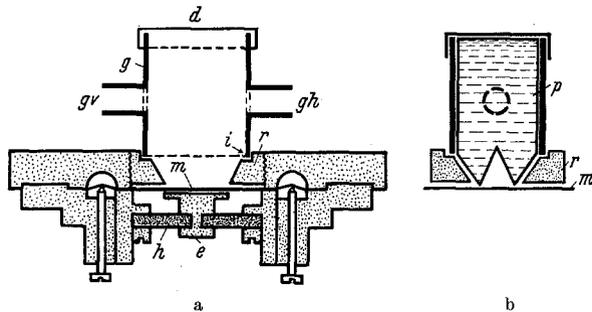


Abb. 3. a Kondensatormikrophon (m Mikrophonmembran) und Verbindung zum Hauptnest und Vornest. b Form der Pappscheibe p , welche die Ameisen zwingt, den Weg über die Membran m zu nehmen. Erklärung der Buchstaben im Text (S. 340).

Bei den anderen untersuchten Arten, *Formica rufa*, *F. fusca*, *Lasius niger*, *L. fuliginosus* habe ich niemals ein Zirpen dieser Art beobachten können.

Um das Zirpen und seine biologische Bedeutung einwandfrei studieren zu können, war es nötig, die Ameisen unter möglichst natürlichen Bedingungen auf die Mikrophonmembran zu bringen, ohne daß unkontrollierbare Reize auf sie einwirkten.

In den Weg, den die Ameisen von ihrem Hauptnest zum Futternest zurückzulegen hatten, wurde ein Kondensatormikrophon so eingebaut, daß sie gezwungen waren, über die schallempfindliche Fläche der Membran m (Abb. 2, 3) zu laufen. Zu diesem Zweck wurde die sogenannte Gegenelektrode des Mikrophons entfernt und an ihre Stelle ein Messingring r eingesetzt, der im Querschnitt die Form wie in Abb. 3 hat. In die an seiner oberen inneren Kante eingefräste Rinne i paßte ein etwa 30 mm hoher Glaszylinder g , auf dessen Mantelfläche diametral gegenüber 2 Glasröhren mündeten, von denen die eine (gh) zum Hauptnest, die andere (gv) zum Vornest führte. Ein Überfalldeckel d schloß den Glaszylinder oben ab. Durch eine Pappscheibe p , die durch die Achse

aes Zylinders ging und nur den Weg über die Membran freiließ, wurde dafür gesorgt, daß die Ameisen nicht den Weg an der Zylinderwand entlang benutzen konnten, sondern die Membran passieren mußten. — Für Versuche mit Einzeltieren konnte der Glaszylinder leicht von dem Messingring des Mikrophons entfernt werden. Dann wurde auf den Messingring eine dicht schließende plane Glasplatte gelegt, um 1. ein Entweichen der Versuchstiere, 2. eine akustische Rückkopplung zwischen Mikrophon und Lautsprecher zu vermeiden. Verstärker und Lautsprecher wurden an das Mikrophon in der üblichen Weise angeschlossen.

Die Apparatur war außerordentlich empfindlich. Wenn Ameisen über die Mikrophonmembran liefen, so konnte man das Trappeln deutlich im Lautsprecher hören. Auch wenn die Ameisen von der Mikrophonmembran Zuckerwasser ableckten, waren die Bewegungen der Mundwerkzeuge als deutliche Geräusche im Lautsprecher hörbar.

Die biologische Bedeutung des Stridulierens der Ameisen.

Soweit frühere Untersucher das Stridulieren beobachteten, nahmen sie in der Regel an, daß es der Benachrichtigung oder Alarmierung der Nestgenossen diene. WHEELER (1910, S. 513) sagt: „Stridulation is an important means of communication.“ Seine Beweisführung ist jedoch methodisch unzureichend. WHEELER schloß große Mengen von *Pogonomyrmex molefaciens* in eine Flasche ein, verkorkte sie, schüttelte sie kräftig durch und hielt dann die Flaschenmündung, aus der deutlich ein Ton zu vernehmen war, über ein Nest von *molefaciens*: das Nest geriet in Kürze in wildeste Aufregung. Es ist einzuwenden, daß WHEELER weder optische noch chemische Reize ausgeschaltet hatte, so daß nicht zu entscheiden ist, ob die Ameisen des Nestes nicht vielleicht durch den Geruch der aufgeregten Ameisen in der Flasche oder durch den Beobachter und die Flasche selbst alarmiert worden sind. Auch ESCHERICH (1906, S. 205) läßt die Möglichkeit einer „Lautsprache“ bei Ameisen zu, wengleich sie seiner Meinung nach gegenüber anderen Formen der Mitteilung zurücktritt. Ebenso läßt GOETSCH (1930, S. 43) die Möglichkeit offen, daß bei *Messor*-Ameisen ein zirpendes Geräusch „vielleicht richtunggebend“ auf die suchenden Nestgenossen einwirke. Die Klopföne der *Camponotus*-Arten dienen wahrscheinlich der Alarmierung (FOREL 1874; GOUNELLE 1900; WASMANN 1893). Einwandfreie Untersuchungen liegen auch für *Camponotus* nicht vor.

Nachdem festgestellt worden war (S. 339), daß der Zirpton als Luftschall nicht in Erscheinung tritt, blieb die Möglichkeit offen, daß die Schwingungen des Ameisenkörpers entweder durch unmittelbaren Kontakt von Tier zu Tier oder auf dem Umweg über die Unterlage auf Nestgenossen übertragen werden. Eine Verständigung wäre also z. B. in der Weise möglich, daß eine von Futter kommende Ameise eine andere mit ihren Fühlern berührt und dabei zirpt; die zweite Ameise kann dann das Zirpen der anderen fühlen.

Um der Bedeutung des Zirpens auf die Spur zu kommen, stellte ich eine Reihe von Versuchen an, in denen die Tiere in der Apparatur sich selbst überlassen waren und nur das normale Leben mit Hilfe der eingebauten Mikrophonmembran belauscht wurde.

Die negativen Feststellungen.

1. Die Benachrichtigung der Nestgenossen darüber, daß Futter gefunden wurde, findet nicht durch Zirpen statt.

Zu diesen Untersuchungen wurde den Ameisen in dem Vornest der oben beschriebenen Kombination Nest-Mikrophon-Vornest Futter geboten. Sobald die ersten Ameisen gefressen hatten, kehrten sie in das Hauptnest zurück, um dieses zu alarmieren. Zuweilen ereignete es sich, daß vom Futter zurückkehrende Ameisen mit suchenden oder sich putzenden Ameisen, die noch keine Ahnung vom vorhandenen Futter hatten, gerade auf der Mikrophonmembran zusammentrafen. Diese Fälle ereigneten sich zwar selten, im Laufe der Zeit gelang es mir jedoch, bei jeder der untersuchten Arten eine solche Begegnung mindestens 20mal, bei einigen Arten weit öfter zu belauschen. Fast regelmäßig bearbeitete die vom Futter kommende Ameise die andere lebhaft mit den Fühlern, fütterte sie in einigen Fällen auch, niemals war jedoch eine Spur von einem Zirpen wahrnehmbar. In fast allen Fällen liefen die hungrigen Ameisen sofort nach der Begegnung in beschleunigtem Tempo zum Futter.

Die gleichen Versuche wurden noch in veränderter Form durchgeführt. Wird bei trocken gehaltenem Hauptnest nach mehrtägiger Fütterungspause den Ameisen auf die Membran des Mikrophons eine geringe Menge Futter gegeben, so sammeln sie sich in Haufen zu mehr als 100 Stück auf der Membran an. Sie bleiben auch, nachdem das Futter aufgefressen ist, stundenlang an der betreffenden Stelle in einem dicken Haufen beisammen. Wenn man nun auch in das Vornest etwas Futter tut, so treffen die von dort zurückkehrenden satten Ameisen zunächst auf die auf der Mikrophonmembran sitzenden Tiere. Obgleich sich stets unmittelbar nach dem Eintreffen der Futterameisen die nächstsitzenden aus dem Haufen lösen und den Futterplatz suchen, konnte ich in keinem Fall einen Zirplaut hören, der als Mitteilung über das gefundene Futter hätte dienen können.

Das Stridulieren hat demnach keine Bedeutung als Benachrichtigung über gefundenes Futter. Es ist am wahrscheinlichsten, daß die vom Futter kommenden Ameisen den Futtergeruch an sich tragen und die Nestgenossen durch diesen chemischen Reiz veranlaßt werden, ihrerseits nach Futter zu suchen.

2. Das Zirpen dient nicht als Hilferuf.

Wenn man Ameisen mit der Pinzette am Bein oder am Fühler festhält, so zirpen sie ziemlich lange Zeit hintereinander. Hält man eine solche Ameise in die Nähe anderer, und zwar so, daß sie alle die gleiche, möglichst wenig schalldämpfende Unterlage berühren (dünne Blechplatte), so ist kein Einfluß auf die frei umherlaufenden Ameisen feststellbar, selbst dann nicht, wenn eine freie Ameise auf eine zirpende trifft und sie mit ihren Fühlern berührt: Nach einem kurzen Betasten

läuft sie ganz in der alten Weise suchend weiter, ohne sich um die stridulierende Ameise zu kümmern oder etwa andere zu Hilfe zu holen. Dieser Versuch wurde oft wiederholt und hatte immer das gleiche Ergebnis.

Diese Beobachtung hat aber noch eine besondere Bedeutung, da anzunehmen ist, daß bei der Berührung die Stridulation als Erschütterung empfunden wird. Auch dieser Tastreiz ruft keine Erregung der Ameise hervor und veranlaßt sie nicht zu irgendwelchen für das soziale Leben bedeutungsvollen Reaktionen.

Diese Annahme wurde auf anderem Wege ebenfalls bestätigt:

3. Die Ameisen nehmen von den Zirplauten keine Notiz, wenn diese als Schwingungen der Unterlage zu ihnen gelangen.

In dieser Versuchsreihe diente die Membran eines Blatthallers (s. S. 335) als Boden eines Vornestes. Man hat dann den Vorteil, daß der Boden des Vornestes in ganzer Ausdehnung gleichförmig vibriert. Auf die Metallfassung der Blatthallermembran wurde ein Holzrahmen gesetzt, in dessen Wand die Verbindungsröhre zu dem Hauptnest mündete. Damit die Schwingungen der Membran nicht behindert würden, wurde der Rahmen oben offen gelassen und sein Rand mit Öl bestrichen, so daß die Ameisen nicht entweichen konnten. Als Erregerstrom¹ wurde der verstärkte Sprechstrom eines Kondensatormikrophons verwendet. Bringt man auf die Membran dieses Kondensatormikrophons eine stridulierende Ameise, so schwingt die Membran des Blatthallers genau im Rhythmus des Stridulationsgeräusches: der Boden des Vornestes wird in Schwingungen versetzt, wie wenn sich eine große Menge stridulierender Ameisen auf ihm befände. Jeglicher optische und chemische Reiz von den stridulierenden Ameisen ist ausgeschaltet, dagegen ist dafür gesorgt, daß die Ameisen die Stridulationsbewegungen mit den Füßen ertasten können.

Auch in diesen Versuchen konnte in keinem Fall irgendein Einfluß auf die Ameisen beobachtet werden. Selbst wenn die Verstärkung der Zirplaute so groß war, daß man die Schwingungen der Blatthallermembran bereits in der Entfernung von 1 m deutlich als Zirpen wahrnehmen konnte, zeigten die unmittelbar auf der Membran sitzenden oder laufenden Ameisen keine Reaktion.

Wurde das Zirpen allerdings über ein gewisses Maß hinaus weiter verstärkt, so war ein Stutzen der Ameisen beim Beginn des Stridulationstones zu bemerken. Für die vorliegenden Fragen hat diese Reaktion jedoch keine Bedeutung, denn entsprechende Intensitäten kommen in der Natur nicht vor. Die beobachtete Reaktion ist auf die allgemeine Erschütterungsempfindlichkeit der Ameisen zurückzuführen.

Aus den angeführten Versuchen schließe ich, daß das Zirpen für die Verständigung der Ameisen untereinander ohne Bedeutung ist.

¹ Erregerstrom ist der Strom, der die Schwingungen der Membran steuert, Feldstrom der Strom, der die Elektromagneten des dynamischen Lautsprechers erregt (GRÜTZMACHER in: Handwörterbuch des Fernmeldewesens, Bd. 1, S. 121).

Die positiven Feststellungen.

1. Die Ameisen zirpen stets, wenn sie festgehalten werden. Wenn man Ameisen an irgendeinem Körperteil mit der Pinzette festhält oder wenn man ein Bein mit Honig an den Boden klebt, fangen sie fast ausnahmslos sofort an zu stridulieren. Zuweilen kommt es vor, daß ein Tier beim ersten Versuch eine Reaktion vermissen läßt (in etwa 2% der Fälle). Wiederholt man nach einiger Zeit den Versuch mit demselben Tier, so erhält man auch von ihm einen Zirplaut. Von *Myrmica laevinodis* wurden über 200 Tiere in dieser Weise untersucht, und bei allen konnte das Zirpen nachgewiesen werden.

2. Wenn man auf *Myrmica laevinodis*, wenn sie sich auf der Mikrofonmembran befinden, langsam eine Pappscheibe heruntersenkt und verhindert, daß sie seitlich entweichen können, so fangen sie in dem Augenblick an zu zirpen, in dem sie mit der Pappscheibe in enge Berührung kommen. Dieser Versuch zeigt, daß diese Ameisen stridulieren, wenn sie in Gefahr kommen, eingeklemmt zu werden.

3. Mit der unter 2. beschriebenen Erscheinung dürfte eine andere nahe verwandt sein, die man ebenfalls mit großer Regelmäßigkeit beobachten kann. Wenn die Ameisen, wie das auf S. 342 beschrieben wurde, in einem großen Haufen auf der Mikrofonmembran sitzen, so hört man von Zeit zu Zeit ein kurzes spontanes Zirpen. In diesem Fall befinden sich die Ameisen völlig ungestört in einer ihnen gewohnten Umgebung, das Zirpen ist also nicht auf einen künstlichen Reiz zurückzuführen. Da der Haufen in der Regel eine Höhe von über 8 mm hat, kann man annehmen, daß die Ameisen am Boden gelegentlich in die Enge geraten und dann aus demselben Grund wie in dem Versuch mit der Pappscheibe zirpen.

4. Gelegentlich kann man die Ameisen auch beim Fressen zirpen hören. Zu diesen Versuchen wurde ihnen das Futter in der Form von Honig, der stark mit Wasser verdünnt war, auf die Mikrofonmembran gegeben. Wenn dann einige Ameisen am Futtertropfen versammelt sind, hört man gelegentlich einen kurzen Zirplaut. Es ist mir nicht gelungen, einzelne Ameisen beim Fressen zirpen zu hören: In etwa 50 Fällen wurde dafür gesorgt, daß nur eine Ameise am Futtertropfen saß. Bei keiner konnte ich eine Stridulation hören. Es schien, daß die Ameisen dann stridulierten, wenn sie sich zwischen andere drängen wollten, die schon am Futter saßen. Ich kann jedoch die Möglichkeit nicht ausschließen, daß sie auch gelegentlich spontan beim Fressen zirpen. Beim Füttern in einem Vornest, in dem keine Abhörmöglichkeit bestand, beobachtete ich in einigen Fällen auch bei einzelnen Ameisen Stridulationsbewegungen.

5. Die Ameisen (*Myrmica laevinodis*) zirpen, wenn sie von anderen Arten (z. B. *Lasius niger*) überfallen werden. Sie zirpen dagegen nicht, wenn sie selbst andere Ameisen angreifen. Bei diesen Versuchen mußte so vorgegangen werden, daß die Membran des Kondensatormikrophons

zum Bereich des Nestes der angreifenden Art gehörte. Setzt man nämlich einfach einige Ameisen verschiedener Art (*Myrmica laevinodis* und *Lasius niger*) auf einem Gelände zusammen, das beiden fremd ist, so laufen sie aufgeregt herum und aneinander vorbei und weichen sich bei Begegnungen aus. Wenn dagegen die Membran zum gewohnten Nestbereich einer Art gehört, so greift diese Art jede fremde Ameise an, auch wenn die fremden in der Überzahl sind. Wird eine *Myrmica* von einem *Lasius* angegriffen, so setzt sie sich zunächst zur Wehr und fängt an zu zirpen. (*Lasius* zirpt nicht; daher ist der umgekehrte Versuch nicht ausführbar.) Der Angreifer läßt sich durch das Stridulieren jedoch nicht abschrecken. Ich glaube auch kaum, daß eine Schreckwirkung des Stridulierens überhaupt anzunehmen ist.

6. Mit Alkohol oder Äther berauschte Ameisen zirpen. Setzt man Ameisen der Einwirkung von schwachen Alkoholdämpfen aus, so ist zunächst außer einem etwas beschleunigten Laufen keine Reaktion zu bemerken. Nach etwa 3—7 Min. fangen die Tiere an, unsichere, torkelnde Bewegungen zu machen. Etwa zum gleichen Zeitpunkt, etwas früher oder etwas später, beginnen sie anhaltend zu zirpen. Dieses aufgeregte Zirpen dauert mit ganz kurzen Unterbrechungen so lange an, bis die Ameisen völlig betäubt sind. Sorgt man dafür, daß der Alkoholgehalt der Luft ein gewisses Maß nicht überschreitet, so kann das Zirpen 30 Min. und länger mit kurzen Unterbrechungen von $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ Min. anhalten.

Ähnlich verhalten sich die Ameisen gegenüber Äther. Auch bei Einwirkung von Ätherdämpfen wurde wie bei Alkohol in der ersten Zeitperiode keine Stridulation beobachtet. Das Zirpen ist also nicht die Antwort auf einen unangenehmen chemischen Reiz. Das läßt sich weiterhin dadurch bestätigen, daß Tabakqualm keine Stridulation auslöst. Vielmehr laufen die Tiere dann sehr aufgeregt umher, ohne zu zirpen. Äther wirkt insofern anders als Alkohol, als die Ameisen viel schneller zu koordinierten Bewegungen unfähig werden, infolgedessen bald auf der Seite liegen und in dieser Stellung so heftig zirpen, wie ich es unter anderen Bedingungen nie beobachtet habe.

7. Diese Beobachtungen legten den Gedanken nahe, daß das Zirpen der gelähmten Tiere nach dem UEBKÜLLSchen Erregungsgesetz zu erklären sei: Das Stridulationsorgan ist die letzte funktionsfähige Stelle des Organismus, der „nervöse Erregungen“ zuströmen können. Ich versuchte daher, die Ameisen noch auf andere Weise möglichst weitgehend zu lähmen, ohne daß Pharmaka die Analyse der Erscheinungen erschweren.

Wenn man Ameisen auf der Mikrophonmembran langsam erwärmt, so zirpen sie zunächst nicht. Allmählich tritt jedoch eine Wärmelähmung ein, und die Ameisen können ihre Extremitäten und Fühler nicht mehr bewegen. Solche weitgehend gelähmten Ameisen zirpen ununterbrochen sehr heftig. Dieses Zirpen kann ohne Pausen bis zu einer halben Stunde anhalten, wenn man nach dem Eintritt der Lähmung die Temperatur

wieder herabsetzt, so daß die Ameisen noch einige Zeit am Leben bleiben. Nach etwa 30 Min. sterben die wärmegelähmten Tiere in der Regel.

Überblickt man die Gesamtheit der Versuche, die über das Stridulieren von *Myrmica* angestellt wurden, so muß man zu dem Ergebnis kommen, daß das Stridulieren einer Verständigung der Individuen untereinander nicht dient. Man kann Organe, die der Herstellung oder Aufrechterhaltung der Beziehungen von Tieren untereinander dienen, als korrelative Organe bezeichnen. In diesem Sinn ist der Stridulationsapparat der Ameisen kein korrelatives Organ. Es entsteht zwar Körperschall; er stellt aber ein zufälliges Nebenergebnis der normalen Betätigung des Organs dar, und eine Bedeutung für das soziale Leben der Ameisen kann ihm nicht zugesprochen werden.

Da demnach die Schallerzeugung nicht den „Sinn“ des Stridulationsorgans darstellt, fragt es sich, welche andere Bedeutung das Organ haben kann.

v. BUDDENBROCK (1928, S. 179) hat in Erweiterung des UEXKÜLLSchen Erregungsgesetzes die Ansicht ausgesprochen, „daß die biologische Bedeutung gewisser Organe in erster Linie darin bestehen könnte, auf unschädliche Weise Erregungen, die den Körper treffen, in Bewegung zu verwandeln und gewissermaßen zu paralysieren.“ Es ist bekannt, daß starke Erregungen motorische Reaktionen auslösen, die für die Beseitigung der Reizquelle nicht sinnvoll zu sein brauchen. Schmerzen beim Menschen lösen Schreie oder heftige Bewegungen aus. v. BUDDENBROCK (1928, S. 179) führt als Beispiel den Schwanz des Hundes an, der den „Erregungszustand des Tieres aufs genaueste wiederspiegelt“. Vielleicht gehören auch die Chromatophoren mancher Tintenfische in die Reihe dieser Organe. Die Stridulationsorgane der *Myrmica*-Arten lassen sich in gleicher Weise auffassen. Dafür spricht, daß diese Organe nur dann in Funktion treten, wenn die Bewegungsfreiheit der Tiere und damit die Möglichkeit, die Erregungen in motorische Reaktionen umzusetzen, beschränkt ist: wenn man also die *Myrmica* festhält (S. 344), sie zwischen zwei Glasplatten einklemmt (S. 344), wenn sie von Feinden ergriffen wird (S. 344), wenn sie in einem dichten Haufen sitzt, der ihre Bewegungsfreiheit einschränkt, wenn man sie durch Alkohol, Äther oder Wärme lähmt (S. 345). Läßt man den Ameisen dagegen ihre normale Bewegungsfreiheit, so antworten sie auf starke Reize (Alkohol- und Ätherdämpfe, Tabakqualm, Berühren mit einer Pinzette; S. 345) nicht mit Stridulieren, sondern mit gesteigertem Bewegungstempo. Die später einsetzende Wirkung der Narkotika und der Wärme ist offenbar komplexer Natur. Erstens wird man annehmen müssen, daß durch Äther und Alkohol im Zentralnervensystem Hemmungen gelöst werden, die die Stridulation unterdrückten. Hierauf würde das Stridulieren der Alkoholtiere zurückzuführen sein, solange sie noch

laufen können. Im Augenblick der beginnenden Lähmung fließt dann nach dem UEXKÜLLSchen Erregungsgesetz die gesamte Erregung dem Stridulationsorgan zu. Beide Annahmen haben (wie fast alle Annahmen über Hemmungen und Enthemmungen, die Erregungsgesetze usw.) einen stark hypothetischen Charakter und liefern vor allem keinen Beitrag zur Analyse und Erklärung der Erscheinung, sondern stellen im Grunde nur eine Beschreibung des beobachteten Vorganges mit anderen Worten dar.

Eine kurze Bemerkung sei noch über die Phylogenese der Funktion des Stridulationsorgans angeschlossen. Gerade das Stridulationsorgan der Ameisen zeigt nämlich sehr deutlich, wie anatomische Strukturen, die sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Gruppe ausbilden, in den Dienst des Organismus gestellt werden. Die Stridulationsorgane der Ameisen sind aus den Chitinleisten entstanden, die sich als feine mit zahlreichen Anastomosen versehene quere Leisten auf der ganzen Oberfläche der Tergite des Abdomens finden. Bei den *Formica*- und *Camponotus*-Arten fehlen die Anastomosen zwischen den queren Leisten in einem median am Vorderrand des 2., 3. und 4. Abdominalsegmentes gelegenen dreieckigen Feld. Ebenso fehlen bei den meisten Arten in diesem Feld Haare und kleine Knötchen, die auf der übrigen Fläche der Tergite vorhanden sind. Es sind also nur geringfügige Abänderungen der normalen Oberflächenstruktur, die diese dreieckigen Felder zu Stridulationsorganen geeignet machen. Die Abänderungen gehen bei den *Lasius*-Arten und vor allem bei den Myrmicinen noch weiter. Bei den *Myrmica*-Arten ist nur der Vorderrand des 2. Abdominalsegmentes zum Stridulationsfeld umgewandelt.

Dieses Beispiel zeigt, daß das Primäre (mutative) Änderungen der anatomischen Struktur sind, die nicht sogleich auch funktionelle Bedeutung zu haben brauchen. Man kann also nicht sagen, daß sich bei den Ameisen ein Stridulationsorgan entwickelt habe, sondern man kann nur behaupten, daß sich bestimmte Strukturen ausgebildet haben, die zum Stridulieren geeignet sind und bei einigen Arten auch tatsächlich zum Stridulieren benutzt werden. Die Funktion ist gewissermaßen eine Neuerfindung, nachdem die Neuerwerbung — das dreieckige Leistenfeld — vorhanden war. Wir sind gewohnt, von vornherein anzunehmen, daß morphischen Strukturen auch eine Funktion zukomme, daß also jedes Organ einen Wert für den Organismus habe. Ich habe oben gezeigt, daß das Stridulationsorgan keine Bedeutung für die Verständigung der Ameisen untereinander hat. Es erscheint jedoch nicht ausgeschlossen, daß eine Verständigung mit Hilfe des Zirpens bei Ameisen einmal möglich wird, indem die Ameisen sich gewissermaßen selbst dressieren. Man hätte dann in dem Stridulationsorgan der Ameisen eine primitive Stufe von Verständigungsorganen zu erblicken, die einer Verständigung noch nicht dienen, wohl aber dienen könnten.

Nachdem im vorangehenden gezeigt worden war, daß manche Ameisenarten einen Zirplaut erzeugen können (wenngleich nur als Körperschall), ist zu untersuchen, ob Ameisen hören können. Der Schluß, daß einer Lauterzeugung auch eine Lautwahrnehmung entsprechen müsse, erscheint gerade nach den Ergebnissen des vorigen Abschnittes voreilig, da ja eine gegenseitige Beeinflussung der Ameisen durch die Stridulation nicht nachgewiesen werden konnte. Die Versuche über das Hörvermögen der Ameisen werden trotzdem ein positives Ergebnis zeigen. Darüber hinaus sind sie von besonderem Interesse, weil sie an Tieren durchgeführt wurden, die keine einem Trommelfell ähnlichen Organe besitzen. Die Ableitungen der folgenden Abschnitte können über die Ameisen hinaus Geltung für die gesamten Arthropoden beanspruchen.

Das Hören der Ameisen.

Wenn Tiere nachweislich auf Luftschall reagieren, so entsteht die Frage: Auf welchem physikalischen Weg wird die Schallenergie in nervöse Erregung umgewandelt und welche Strukturen des Organismus sind an der Umwandlung maßgebend beteiligt?

Der klassische Fall der Übertragungsapparate ist in den Trommelfellen der Wirbeltiere zu sehen, da deren Wirkungsweise am frühesten physikalisch erfaßt und beschrieben werden konnte: es sind die *Druckschwankungen* der Luft, die die Membran des Trommelfelles (und damit der Fenestra ovalis) bewegen; diese Bewegung wird auf die Flüssigkeit in der Schnecke und damit auf die Nervenzellen des CORTISCHEN Organs übertragen. Auf die Hörtheorien (HELMHOLTZ, EWALD, BEKESY usw.) einzugehen, ist hier nicht vonnöten.

Werden bei anderen Tieren, z. B. Insekten, trommelfellähnliche Organe anatomisch nachgewiesen, so wird man mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen können, daß sie die gleiche Funktionsweise haben. Der experimentelle Nachweis kann allerdings im Einzelfall recht schwierig sein, wie die Versuche von REGEN (1913, 1914, 1924, 1926) zeigen.

Können nun Tiere, vor allem Arthropoden, ohne Trommelfelle hören? Genauer: Können Arthropoden, die keine Trommelfelle haben, Luftschall wahrnehmen oder nicht? Und wie ist bei bejahender Antwort die Verwandlung der Schallenergie in Erregung nervöser Endapparate möglich?

Da die folgenden Untersuchungen zunächst an Ameisen gemacht wurden, beschränke ich mich im wesentlichen auf die Besprechung der die Ameisen betreffenden Literatur.

Daß Ameisen hören können, bezweifelte bereits HUBER (1810). Nach ihm haben so genaue und gründliche Beobachter wie FOREL (1874, 1910) und LUBBOCK (1877, 1883) keinerlei Reaktion auf laute und schrille Töne oder Geräusche erzielen können. LUBBOCK (1883, S. 196) ist geneigt, anzunehmen, daß Ameisen Töne hören können, die jenseits unseres Hörvermögens liegen, also mehr als 20000 Hertz haben. FIELDE und PARKER

(1904) machten Versuche an *Camponotus*, *Formica fusca*, *Lasius*, *Stenamma* und *Crematogaster*. Als Tonquellen benutzten sie Piano, Violine, Galtonpfeifen: Sie erhielten keinen Erfolg bei Frequenzen von 27—60000 Hertz, sofern eine Erschütterung der Unterlage ausgeschaltet wurde. Wurden die künstlichen Nester dagegen auf das Piano gestellt, so zeigten alle Arten deutliche Reaktionen auf die Erschütterungen.

Eine weit größere Anzahl von Untersuchern hat dagegen geglaubt, Hörvermögen bei Ameisen annehmen zu dürfen. Seit NEWPORT und GOUREAU (1837) behauptet hatten: «l'antenne est une oreille extérieure, dont la tige forme le tympan et le pédicelle la chaîne acoustique», haben KIRBY und SPENCER, OKEN, BURMEISTER mehr oder weniger stichhaltige Beweise für das Hören der Insekten erbracht; ihnen folgen: LANDOIS 1874, WASMANN 1891, WELD 1899, METCALF 1900, GOUNELLE 1900, TURNER 1907, BUTTEL-REEPEN 1916, BAIER 1930. Es ist daher nicht erforderlich, im einzelnen auf die verschiedenen Methoden einzugehen. Bei einem Teil der Untersuchungen ist von vornherein der Einwand zu erheben, daß die Übertragung der Schwingungen auf die Unterlage gar nicht oder nur ungenügend ausgeschaltet war: LANDOIS 1874, WELD 1899, GOUNELLE 1900, WASMANN 1891, BUTTEL-REEPEN 1915. Kratzen mit einer Stahlnadel über Siegellackdichtungen des Nestes (WASMANN 1891) oder Quietschen mit dem angefeuchteten Finger auf der gläsernen Nestwand (BUTTEL-REEPEN bei Bienen, 1915, S. 209) bewirken Bodenerschütterungen, lassen also die Frage nach der Wahrnehmung von Luftschall unbeantwortet. Allgemein wird man also nur solche Versuche als einwandfrei ansprechen, in denen bewiesen werden kann, daß die Unterlage selbst durch den Reizton nicht zum Mitschwingen angeregt wird. Aus diesem Grunde sind auch alle Ergebnisse verdächtig, in denen festgestellt wird, daß nur ein Ton bestimmter Höhe Schreckreaktionen auslöst (METCALF 1900). Es ist sehr wahrscheinlich, daß in diesen Fällen die Unterlage oder ein mit ihr in Berührung befindlicher Gegenstand mit dem betreffenden Ton in Resonanz war und infolgedessen selbst in Schwingungen geriet, die für die außerordentlich tastempfindlichen Ameisen einen Reiz darstellten.

Daß tatsächlich solche durch Luftschall angeregten Schwingungen der Unterlage einen Reiz darstellen können, der eine Reaktion auslöst, ist leicht zu beweisen (S. 357). Schwieriger ist es dagegen, einen Weg zu finden, der Schwingungen der Unterlage in einem weiten Frequenzbereich ausschaltet, aber trotzdem große Schallenergien bis zu den Ameisen gelangen läßt.

Nimmt man nun aber an, daß die Reaktionen der Ameisen auf Töne Reaktionen auf unmittelbar wahrgenommenen Luftschall sind, so ist folgendes zu bedenken: Das Organ, das beim Menschen den Höreindruck vermittelt, ist das Ohr, und in ihm ist es das Trommelfell, das (bei Luftschall) den Reizempfänger darstellt. Trommelfelle und ihnen im Aufbau ähnliche Organe werden durch die rhythmischen Druckschwankungen erregt, die sich in der Schallwelle abspielen. Es erhebt sich die Frage: Besteht physikalisch die Möglichkeit, daß durch Luftschall noch auf einem anderen Wege als durch Druckschwankungen Sinnesorgane (von Arthropoden) gereizt werden?

Zur Behandlung dieser Frage muß ich auf einige elementare Begriffe der Akustik eingehen; ich stelle sie so ausführlich dar, daß sie auch dem Nichtphysiker verständlich sein werden.

Luftschall entsteht durch Schwingungen von Luftmolekeln; diese Schwingungen pflanzen sich als Longitudinalwellen fort; sie rufen periodische Verdünnungen und Verdichtungen der Luft hervor. Man kann demnach die Vorgänge in einer Schallwelle von zwei Seiten betrachten:

1. Die periodische Bewegung der Moleküle wird verfolgt. Sind die Moleküle durch einen Anstoß in Schwingungen versetzt, so haben sie in jedem Zeitmoment eine bestimmte Geschwindigkeit, die man Schallschnelle (gemessen in cm/sec) nennt. Die Geschwindigkeit ist selbst eine periodisch veränderliche Größe (vgl. die Geschwindigkeitsverhältnisse eines schwingenden Pendels). Beim Durchgang des schwingenden Teilchens durch die Ruhelage ist sie am größten. Den Mittelwert der Geschwindigkeit bezeichnet man als effektive Schallschnelle.

2. Ein bestimmter Raumteil, der von der Schallwelle durchlaufen wird, wird betrachtet. In ihm treten infolge der Bewegung der Luftteilchen (s. oben) periodisch Verdünnungen und Verdichtungen, also Veränderungen des normalen Luftdruckes auf. Diese Differenzen bezeichnet man als Schalldruck¹, ihren Mittelwert als effektiven Schalldruck (gemessen in Dyn/qcm). Das Verhältnis von Schalldruck zu Schallschnelle ist für die einzelnen Gase konstant und beträgt für Luft bei 18° C 41,5 (m sec⁻¹ cm⁻²).

Stellt man einer sich ausbreitenden Schallwelle eine (\pm starre) Fläche als Hindernis entgegen, so werden die schwingenden Gasteilchen an ihr einen Widerstand finden; da es sich um Longitudinalwellen handelt, wird die Bewegung der Teilchen an der Fläche gebremst, auf ihr selbst gleich Null. Dafür wird aber auf die Fläche ein im Rhythmus der Schallwellen schwankender Druck (Schalldruck) ausgeübt. Auf diese *Druckschwankungen* reagiert das Trommelfell des menschlichen Ohres.

Erhält man Reaktionen auf Luftschall bei Tieren, bei denen noch nicht bekannt ist, welche ihrer Sinnesorgane der Schallwahrnehmung dienen, so ist es zweckmäßig, Schalldruck und Schallschnelle nicht zugleich auf sie einwirken zu lassen, sondern beide Faktoren im Experiment zu trennen. Man bekommt auf diese Weise einen ersten Anhalt für den Bauplan der fraglichen Organe.

Es ist möglich, das Auftreten von Schalldruck und Schallschnelle räumlich zu trennen, und zwar in stehenden Wellen: trifft eine ebene Schallwelle senkrecht auf eine Wand, so wird sie von ihr reflektiert. Die von der Wand reflektierte Welle überlagert sich mit der einfallenden und bildet mit ihr eine stehende Welle. Für eine solche stehende Welle sind folgende Bewegungsverhältnisse charakteristisch:

¹ Nicht zu verwechseln mit dem Schallstrahlungsdruck. KOHLRAUSCH definiert im Lehrbuch der praktischen Physik den Schallstrahlungsdruck und nennt ihn Schalldruck!

An der reflektierenden Wand bildet sich ein Druckmaximum aus, entsprechend ist die Geschwindigkeit der schwingenden Teilchen hier sehr klein (s. oben), da die Wand ihrer Bewegung einen sehr großen Widerstand entgegensetzt. In einer Entfernung von $\frac{1}{4}$ der Wellenlänge von der reflektierenden Wand befindet sich ein Druckminimum, d. h. die auftretenden Druckänderungen sind minimal, entsprechend ist die Geschwindigkeit der schwingenden Teilchen (Schallschnelle) hier sehr groß. Mit anderen Worten: In einer stehenden Welle fällt jeweils ein Druckbauch — Stelle maximaler Druckschwankungen — mit einem Schnelleknoten — Stelle minimaler Teilchengeschwindigkeit — zusammen. Entsprechend liegt an der Stelle eines Druckknotens zugleich ein Schnellebauch.

Der klassische physikalische Apparat, an dem man diese Erscheinungen studieren kann, ist das KUNDTSCHE Rohr: In ihm wird feiner Korkstaub dem Einfluß stehender Wellen ausgesetzt; an den Druckknoten wird er von der hier vorhandenen Schallschnelle fortgeschleudert, an den Druckbäuchen sammelt er sich an, da hier die Bewegung der Gasteilchen minimal ist.

Das Abhören des KUNDTSCHE Rohres beweist, daß der Mensch nur an den Stellen der Druckbäuche einen Gehörseindruck hat. Kehren wir jetzt zum Hören der Insekten zurück, so scheint es verständlich, daß eine Antenne oder ein Insektenhaar auf *Druckschwankungen*, die ja von allen Seiten zugleich einwirken, nicht reagieren kann. Es kann jedoch von den hin und her schwingenden Luftteilchen mitgenommen werden. Das bedeutet: Tiere, die keine Trommelfelle haben, können Luftschall dennoch wahrnehmen, falls sie Haare oder ähnliche Gebilde besitzen, die von der *Schallschnelle* erregt werden können.

Auf Grund dieser Hypothese müßten Insekten also wenigstens zum Teil Luftschall perzipieren können, allerdings in ganz anderer Weise als Trommelfellorgane: Sie werden auf den Schall einer stehenden Welle gerade an den Stellen reagieren, an denen das menschliche Ohr nichts wahrnimmt, nämlich an den Schnellemaxima. Sie werden umgekehrt an den Stellen, an denen wir ein Lautstärkemaximum hören, an den Schnelleminima, durch den Schall nicht erregt werden. Hörapparate mit Trommelfellen empfinden in stehenden Wellen also einen Ton an den Stellen, die $\frac{1}{2}, \frac{2}{2}, \frac{3}{2}, \frac{4}{2} \dots n/2$ Wellenlängen von der reflektierenden Wand entfernt sind. Die Ameisen und mit ihnen andere Insekten perzipieren den Schall in $\frac{1}{4}, \frac{3}{4}, \frac{5}{4} \dots \frac{2n+1}{4}$ Wellenlängen Abstand.

Ich werde im folgenden zeigen, daß diesen theoretischen Ableitungen tatsächliche Verhältnisse entsprechen:

1. Ameisen reagieren auf die Schallschnelle.
2. Ameisen sind selbst gegen sehr hohe Schalldrucke (Lautstärken von 110 und mehr Phon entsprechend) völlig unempfindlich.
3. Ameisen reagieren auf ganz geringe Schallintensitäten, falls diese von einem Mitschwingen der Unterlage begleitet sind.

Befinden sich die Ameisen auf einer festen Unterlage, die von Schallwellen getroffen wird, so stehen sie unter Einwirkung maximalen Schalldruckes, da die Wellenlängen groß sind gegenüber der Körpergröße der Ameisen; selbst bei 11000 Hertz beträgt die Viertelwellenlänge noch etwa 7,5 mm. *Solange sich also die Ameisen auf einer Unterlage befinden, kann Schallschnelle nicht auf sie einwirken.*

Bei der Durchführung der Versuche ging ich in folgender Weise vor: Aus tierpsychologischen Gründen ist es unmöglich, vom Nest getrennte Ameisen auf Schreckreaktionen durch Luftschall zu untersuchen, da

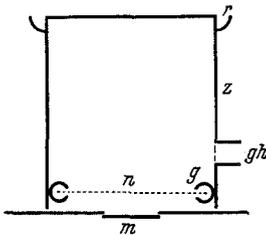


Abb. 4. Konstruktion des Vornestes, in dem die Hörversuche gemacht wurden. *g* aufgeschlitzter Gummischlauch, *gh* Gang zum Hauptnest, *m* Membran des Geräuschmessers, *n* Netz aus Draht, von dem Gummischlauch *g* gehalten, *r* Ansatzrinne, mit Wasser gefüllt, um die Ameisen am Entweichen aus dem Zylinder *z* zu hindern.

solche Tiere in der Regel sehr aufgeregt umherlaufen und schwache Reize (z. B. Erschütterungen) keine bemerkbare Veränderung in ihrem Verhalten hervorrufen. Die Ameisen mußten also auf bekanntem und vertrautem Boden den Versuchsbedingungen ausgesetzt werden. Deshalb wurde das Versuchsvornest, das ich anschließend beschreibe, einige Stunden vor Versuchsbeginn an das Hauptnest angeschlossen; es füllte sich dann in wenigen Minuten mit Ameisen, zumal wenn ihnen dort Futter gereicht wurde.

Die Aufgabe war also zunächst, ein Vornest zu konstruieren, dessen Boden durch hohe Schallintensitäten nicht zum Mitschwingen angeregt wird. Ferner mußte es möglich sein, am Boden die Schallintensität, die wirklich bis zu den Ameisen gelangte, in Dyn/qcm oder in Phon zu messen.

Verwendet wurde ein Glaszylinder *z* von etwa 15 cm Durchmesser und 13 cm Höhe, dessen oberer Rand von einer angeschmolzenen Glasrinne *r* umgeben war. In diese Rinne wurde Wasser gefüllt, das mit ein wenig Brennspiritus versetzt wurde, damit die Ameisen den Zylinder nicht verlassen konnten. Der Boden des Zylinders bestand aus einem Drahtnetz *n* aus Phosphorbronze, das gerade so engmaschig war, daß die Ameisen darauf laufen, aber nicht entweichen konnten. Der Rand des Netzes wurde in einen aufgeschlitzten Gummischlauch *g* gefaßt, der sich genau der Zylinderwand anschmiegte (Abb. 4). Dicht über dem Drahtnetz trägt der Zylinder eine Bohrung von etwa 8 mm Durchmesser, in die ein Gummistopfen nebst Glasrohr, das die Verbindung zum Hauptnest herstellte, eingesetzt wurde. Ein solches Drahtnetz, das in der Gummifassung ohne eigene Spannung montiert ist, hat 1. eine sehr tiefe Eigenfrequenz, so daß es nicht zum Mitschwingen angeregt wird; 2. setzt es dem Schall praktisch keinen Widerstand entgegen, sondern läßt ihn ungehindert hindurch. Die Gummifassung verhindert außerdem, daß womöglich auftretende Schwingungen der Zylinderwand auf das Netz übertragen werden.

Zur Messung der Lautstärke wurde der Zylinder auf die Vorderwand des Mikrophons eines Geräuschmessers gesetzt. Die Mikrophonmembran befand sich dann etwa 1 cm unter dem Drahtnetz. Es war also möglich, die Schallintensität zu messen, der die Ameisen ausgesetzt waren.

Als Tonquelle wurde der Blatthaller verwendet. Er wurde etwa 10 cm über dem oberen Rand des Versuchsvornestes auf einer Brücke aus 2 Balken montiert, deren Enden auf dicken Filzpolstern ruhten. Die Balken wurden von 2 Tischen gestützt. Auf einem dritten Tisch, der niedriger war und unter der Brücke stand, fand das Versuchsnest Platz, ebenfalls durch Filzunterlagen gegen Erschütterungen soweit wie möglich isoliert.

Um durch das Knacken, das beim Einschalten des Lautsprechers entsteht, keine Reaktion zu erhalten (das Knacken könnte die Ameisen beeinflussen, da es oft lauter als der verwandte Ton ist), wurde durch einen zweipoligen Kippschalter zugleich Feld- und Erregerstrom eingeschaltet. Es tritt dann kein Knacken auf, weil der Erregerstrom kein Feld ausreichender Stärke vorfindet (S. 336).

Da erfahrungsgemäß bei Insekten die Gewöhnung an Reize sehr groß ist, so wurde nur alle 10 Min. ein Ton gegeben, auch wenn eine andere Frequenz verwendet wurde. Zuweilen wurde der Abstand zwischen zwei Versuchen auf 1 Stunde und mehr ausgedehnt. Versuche an *Dytiscus*, über die an anderer Stelle berichtet werden wird, zeigen nämlich, daß dieser sich an tonfrequente Schwingungen des Wassers schnell gewöhnt. Andererseits hat allerdings MINNICH (1925) nachgewiesen, daß bei den Raupen von *Vanessa antiopa* eine „Ermüdung“ gegenüber Schallreizen selbst nach 100 Reizen im Abstand von je 5 Sek. noch nicht bemerkbar wird.

In der ersten Versuchsserie war, wie oben geschildert, der Boden des Zylinders durch eine starre Wand (die Front des Kondensatormikrophongehäuses) abgeschlossen, so daß das dicht darüber befindliche Netz im Bereich maximaler Druckschwankungen lag (s. S. 351). Unter diesen Verhältnissen reagierten die Ameisen selbst auf hohe Schallintensitäten im Bereich von 50—11000 Hertz nicht! Die Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die verwendeten Frequenzen und Lautstärken. Es wurden im einzelnen untersucht: *Lasius niger*, *Lasius fuliginosus*, *Myrmica laevinodis* und *Formica rufa*.

Tabelle 1.

Frequenz (Hertz)	Lautstärke (Phon)	Reizerfolg	Frequenz (Hertz)	Lautstärke (Phon)	Reizerfolg
50	88	—	1 100	> 110	—
100	98	—	1 200	> 110	—
200	99	—	1 300	> 110	—
300	102	—	1 400	> 110	—
400	106	—	1 500	> 110	—
500	110	—	2 000	109	—
600	110	—	3 000	100	—
700	110	—	4 000	98	—
800	> 110	—	5 000	> 110	—
900	> 110	—	8 000	80	—
1 000	> 110	—	11 000	76	—

Bemerkenswert sind vor allem die Ergebnisse der Versuche an *Myrmica laevinodis*, erstens, weil diese Art selbst Töne produzieren kann (S. 339), zweitens, weil BAIER (1930) nachgewiesen zu haben glaubt, daß *Myrmica rubida* „hören“ kann. Es ist anzunehmen, daß BAIER in Wirklichkeit Reaktionen auf Schwingungen der Unterlage beobachtet hat.

Kurz zusammengefaßt: Es ließ sich zeigen, daß Ameisen auf die Druckamplituden in Schallwellen von Hörfrequenz nicht reagieren.

In einer weiteren Versuchsserie wurden die Ameisen in die Gegend eines Geschwindigkeitsmaximums einer stehenden Welle gebracht. Zu diesem Zweck wurde das Kondensatormikrophon entfernt und unter den Zylinder ein Holzkasten von 8 cm Höhe gestellt. Der Holzkasten war nach dem Zylinder zu offen, sein Boden bildete den starren reflektierenden Abschluß des Luftraums. Das Drahtnetz befand sich etwa 2—2,4 cm über dem unteren Zylinderrand, also 10—10,4 cm über dem Boden. Der Abstand zwischen der Membran des Lautsprechers und dem Netz betrug 20 cm. Da ein Geschwindigkeitsmaximum der stehenden Welle in ein Viertelwellenlänge Entfernung vom Reflektionsort auftritt, mußte die Wellenlänge 40—41,5 cm bzw. die Frequenz 850—812 Hertz gewählt werden, um in der Ebene des Drahtnetzes ein Geschwindigkeitsmaximum zu erhalten.

Wie die Tabelle 2 erläutert, traten bei 790—840 Hertz Reaktionen der Ameisen auf: plötzliches Stutzen, wenn der Ton ertönte, Richtung Ändern, erschrecktes Davonlaufen, andauernde Unruhe.

Tabelle 2.

Frequenz (Hertz)	Reaktion
600	—
650	—
700	—
750	—
790	+
810	+
850	(+)
900	—

Es konnte außerdem direkt nachgewiesen werden, daß an Stellen großer Schallschnelle die Fühler der Ameisen von den Luftteilchen mitgenommen werden. Zu diesem Zweck wurden frisch mit Äther getötete Ameisen unter dem Mikroskop beobachtet. Die Ameisen wurden mit etwas Leim auf der Spitze eines etwa 2 cm breiten Blechstreifens festgeklebt, dessen Fläche parallel zur Zylinderachse, damit auch parallel zur Bewegungsrichtung der Luftteilchen stand. Der Streifen war, wie vorher das Netz, an der Stelle des Schnellemaximums angebracht, aber so montiert, daß er von der Schallschnelle nicht bewegt werden konnte. Um die Fühler der Ameisen zu beobachten, wurde durch das seitliche Loch des Zylinders das Objektiv eines Mikroskops in den Schallraum eingeführt. Es mußte dafür gesorgt werden, daß die Fühler frei und einigermaßen waagrecht in den Zylinderraum hingen. Durch geeignete Beleuchtung ließ sich dann erreichen, daß die feine Behaarung des Fühlers hell silbern auf schwarzem Grund aufleuchtete und bei 180facher Vergrößerung scharf eingestellt werden konnte. Sobald der Ton von 810 Hertz erklang, verschwammen die Konturen der Härchen, die vorher

scharfen Ränder wurden unscharf, ein Beweis, daß bei dieser Frequenz die Fühler der Ameisen von der Schallschnelle mitgenommen wurden. Zur Kontrolle wurde festgestellt, daß sich der angeklebte Körper bei der gleichen Frequenz in Ruhe befand.

Es ist klar, daß das Ergebnis des vorhergehenden Versuches — die Reaktion bei 810 Hertz — abhängig ist von den akustischen Eigenschaften der Versuchsapparatur, nämlich der Größe des Raumes unter dem Drahtnetz. Es bleibt zu untersuchen, in welchem Frequenzbereich die Ameisen überhaupt auf die Schallschnelle reagieren. Die Methodik dieser Versuche ist einfach: Man hat nur unter dem Drahtnetz jeweils einen Zylinder anzubringen, dessen Boden in Viertelwellenlänge Entfernung unter dem Drahtnetz liegt. In der Praxis ist die Durchführung dieser Versuche über einen großen Frequenzbereich recht umständlich, da die Räume unter dem Nest für jede Frequenz hinreichend genau abgeglichen werden müssen. Aus diesem Grunde liegen bisher nur wenige Messungen vor. Außer für 810 Hertz gelang es, ein Hören auch bei 1320 Hertz nachzuweisen. (Befanden sich die Ameisen im *Druckbauch* der Welle 1320 Hertz, so erfolgte keine Reaktion.) Andere Wellen wurden bislang noch nicht untersucht.

Es besteht die Möglichkeit, statt der stehenden Wellen auch fortschreitende zu verwenden. Fortschreitende Wellen waren für die vorangegangenen Versuche nicht zu verwenden, weil bei ihnen das Netz zugleich von Druck- und Schnellemaxima durchlaufen wird, also eine Entscheidung darüber, ob die Reaktion auf Druck oder Schnelle erfolgt, nicht möglich wäre.

Da in fortschreitenden Wellen an jedem Ort eine Schallschnelle vorhanden ist, können diese stets von Ameisen (und zahlreichen anderen Arthropoden) wahrgenommen werden. Unter normalen biologischen Bedingungen werden fortschreitende Wellen sogar die Hauptrolle spielen: Ein Schall, der in der Nähe des Bodens oder in großer horizontaler Entfernung von den Insekten entsteht, pflanzt sich längs des Bodens als fortschreitende Welle fort. Allgemein kann man sagen: *Unter biologischen Bedingungen wird Luftschall, der sich parallel der Unterlage der Insekten fortpflanzt, wahrgenommen werden können; Schall dagegen, der senkrecht zur Unterlage einfällt, kann nur von den mit Trommelfellen ausgestatteten Insekten wahrgenommen werden, für andere ist er nicht wahrnehmbar* (s. auch S. 358). *Ist gar keine Unterlage vorhanden, wie bei fliegenden Insekten oder im Netz sitzenden Spinnen, so ist jeder Schall wahrnehmbar.*

Da fortschreitende Wellen keine Aussage über den Weg der Übertragung der Schallenergie auf die Rezeptoren zulassen, mußten stehende Wellen verwendet werden, in denen Druck und Schnelle räumlich getrennt sind. Es sei aber ausdrücklich betont, daß die Folgerungen nicht nur für stehende, sondern erst recht für fortschreitende Wellen gelten, wie sie normalerweise in der Natur vorkommen.

Wie groß ist die Schallschnelle, auf die die Ameisen reagierten?
Für stehende Wellen gilt

$$\frac{P_{\max}}{V_{\max}} = c \rho,$$

wo P_{\max} den Schalldruck an der Stelle eines Druckbauches, V_{\max} die Schallschnelle an der Stelle eines Geschwindigkeitsbauches, c die Schallgeschwindigkeit (in Luft von 18° 342 m/sec), ρ die Dichte der Luft bezeichnen.

Ebenso gilt

$$\frac{P_{\text{eff}}}{V_{\text{eff}}} = c \rho,$$

da sich die Maximalwerte von den Effektivwerten nur um den Faktor $\sqrt{2}$ unterscheiden

P_{eff} , der Schalldruck, kann gemessen werden, indem man als reflektierenden Boden ein Kondensatormikrophon verwendet. In den von mir vorgenommenen Versuchen betrug der effektive Schalldruck etwa 30 Dyn/qcm (entsprechend einer Lautstärke von etwa 100 Phon). Also war

$$V_{\text{eff}} = P_{\text{eff}} : c \rho = \frac{30}{41,5} = 0,71 \text{ cm/sec}$$

(s. S. 350). Demnach betrug die maximale Schnelle $V_{\max} = V_{\text{eff}}\sqrt{2} \sim 1$ cm/sec.

In Versuchen mit einer Lautstärke von 110 Phon war der Schalldruck $P_{\text{eff}} = 100$ Dyn/qcm, $V_{\text{eff}} = 2,35$ cm/sec, die maximale Schnelle

$$V_{\max} = 3,3 \text{ cm/sec.}$$

Die Amplitude der Teilchen an der Stelle des Schnellmaximums ist $\frac{V_{\max}}{\omega}$, wo ω die Kreisfrequenz ($\omega = 2\pi\nu$) bedeutet. Da in den mitgeteilten Versuchen $\nu = 810$ Hertz betrug, wird die Amplitude bei 110 Phon gleich $6,5\mu$. Eine größere Verbiegung können die Fühler jedenfalls nicht erfahren. Andererseits zeigen diese Zahlen, daß die Effekte durchaus in den Bereich des Beobachtbaren fallen: Allerdings wurden die Fühler um einen wesentlich geringeren, immerhin aber deutlich nachweisbaren Betrag mitgenommen (s. S. 354).

Bei 100 Phon Lautstärke, die ebenfalls eine Reaktion der Ameisen hervorrief, errechnet sich die Amplitude der Luftteilchen zu 2μ . Genaue Messungen über die minimale Reizintensität stehen zur Zeit noch aus.

Zusammenfassend läßt sich über die Hörversuche an Ameisen folgendes sagen: Die Ameisen können das Vorhandensein einer durch Schall hervorgerufenen rhythmischen Luftbewegung empfinden. In stehenden Wellen nehmen sie den Schall an den Stellen wahr, an denen für das menschliche Ohr Minima der Schallstärke auftreten. Daß Ameisen an derselben Stelle wie das menschliche Ohr eine Schallwahrnehmung

haben, ist in *fortschreitenden* Wellen möglich. In einer solchen Welle passieren nämlich in der Sekunde genau so viele Druck- wie Schnelle-maxima eine bestimmte Raumstelle.

Die Frage, ob der Wahrnehmung von Schallschnelle bei den Ameisen eine Sinnesqualität „Hören“ entspricht, ist müßig, da wir sie nicht beantworten können. Man wird dahin neigen, sie bejahend zu beantworten, wenn es gelingt nachzuweisen, daß die Ameisen Schalle verschiedener Frequenzen unterscheiden können. Die praktische Durchführung dieser Versuche ist nicht ganz einfach. Sie sind jedoch ebenfalls in Angriff genommen.

Weitere Fragen, die noch einer experimentellen Klärung bedürfen, sind die folgenden:

1. In welchem Frequenzbereich nehmen die Ameisen den Schall wahr?
2. Welches sind bei den verschiedenen Frequenzen die minimalen Schallschnellen, die noch eine Erregung hervorrufen?
3. Sind Ameisen auf Schall dressierbar?

Zum Teil werden diese Fragen bereits bearbeitet.

Um die positiven Ergebnisse früherer Untersucher, die ein Hören bei geringeren als den von mir verwendeten Intensitäten festgestellt haben, zu widerlegen, wurde untersucht, welchen Einfluß ein Mitschwingen der Unterlage auf die Ameisen hat; es zeigte sich, daß Reaktionen bereits bei geringen Lautstärken auftraten, sobald die Unterlage zum Mitschwingen angeregt wurde.

Wenn man beispielsweise den Glaszylinder unten durch eine Glasplatte abschließt, das Netz entfernt und die Ameisen auf der Glasplatte laufen läßt, so reagieren sie auf Lautstärken von 70 Phon bereits mit deutlichen Schreckbewegungen. Man kann durch einen Kontrollversuch beweisen, daß es jedenfalls nicht die Luftschwingungen sind, die die Erregung hervorrufen. Bringt man nämlich in etwa 5 mm Abstand von der Glasplatte das Drahtnetz an und läßt die Ameisen auf dem Netz laufen, so ändern sich die akustischen Verhältnisse dadurch nur unwesentlich: bei 800 Hertz (um nur ein Beispiel anzuführen) beträgt die Wellenlänge $\lambda = 42,5$ cm, also ist $\frac{\lambda}{4} = 10,6$ cm, d. h. in 5 mm Abstand von der Glasplatte herrscht immer noch annähernd ein Druckmaximum. Selbst bei 110 Phon ist dann keine Reaktion zu erhalten (s. S. 353). Damit dürfte es einwandfrei bewiesen sein, daß es im ersten Fall die Schwingungen der Unterlage waren, die eine Reaktion auf Schallwellen vortäuschten.

Anwendung der Theorie der Schallwahrnehmung auf die Ergebnisse früherer Untersucher.

Die im vorangehenden dargestellte Theorie hat ganz allgemeine Bedeutung für die Schallwahrnehmung der Arthropoden, soweit sie keine Trommelfelle haben. In der Literatur findet sich eine Reihe von

Beobachtungen, die mit den hergebrachten Vorstellungen über die Wahrnehmung von Luftschall nicht verträglich waren, die aber durch die vorliegende Theorie eine volle Erklärung finden und damit weiteres Beweismaterial für sie darstellen.

So lassen sich die Versuche von MINNICH (1925) an den Raupen von *Vanessa antiopa* ohne weiteres deuten. MINNICH konnte nachweisen, daß die Wahrnehmung der Töne von Stimmgabelresonatoren an das Vorhandensein und die Unversehrtheit der kleineren Haare, der Sensilla trichodea, gebunden ist. Seine Versuchstiere befanden sich auf einer Bleiplatte; die Töne pflanzten sich *parallel zur Oberfläche* der Platte fort, so daß also die Schallschnelle auf die Haare der Raupen wirken konnte. Hätten MINNICH oder ein Nachuntersucher die Versuchsbedingungen so abgeändert, daß der Schall senkrecht zur Platte eingefallen wäre, so hätte er höchstwahrscheinlich keinen Erfolg der Versuche gehabt. MINNICH konnte überzeugend zeigen, daß die Sensilla trichodea die Organe des Reizempfanges sind: Benetzen mit Wasser, Verschmieren mit Mehl, Abbrennen der Haare vernichten die Empfindlichkeit gegen Luftschall. Die Schallenergien, die MINNICH verwandte, sind — wie nach seinen Angaben zu schätzen ist — verhältnismäßig groß gewesen und lagen in der Regel wahrscheinlich über 70 Phon. Die Ergebnisse über den wirksamen Frequenzbereich stehen in vollem Einklang mit meiner Hypothese: Er erhielt eine Reaktion erst bei verhältnismäßig tiefen Tönen, nämlich unterhalb 512 Hertz. Im Bereich von 480—192 Hertz reagierten stets 100% der Tiere. Man kann annehmen, daß der Autor subjektiv gleiche Lautstärken verwandt hat. Dann nimmt — entsprechend den KINGSBURY-Kurven — die Schallschnelle mit abnehmender Frequenz zu. Außerdem bewirkt der Übergang zu tieferen Frequenzen schon sowieso ein Anwachsen der Amplitude, da sie von der Form

$$a = \frac{V}{2 \pi \nu}$$

ist, wo V die Schallschnelle, ν die Frequenz bezeichnen (s. S. 356). Demnach ist von vornherein zu erwarten, daß Insekten bei subjektiv gleichen Lautstärken mit abnehmender Frequenz empfindlicher werden. Bei höheren Tönen (1024 Hertz, MINNICH) kann eine Reaktion erst auftreten, wenn die Intensität und damit die Amplitude genügend groß werden.

Weiter berichtet LANDOIS (1874), daß Schwärme von *Culex* durch die Töne d'' und e'' angelockt werden; und EGGERS (1924) meint, daß die Mücken einen Gehörsinn haben, mit dessen Hilfe sie den Flugton der Schwarmgenossen wahrnehmen und deshalb in Schwärmen zusammenbleiben. A. M. MAYER (1874) konnte zeigen, daß Mosquitos Töne wahrnehmen, wenn durch den Schall die Haare auf den Fühlern in Schwingungen versetzt werden.

Hochinteressant im Zusammenhang mit der dargelegten Theorie sind die Beobachtungen von GRABER (1875), REGEN (1914) und EGGERS (1928), die sämtlich fanden, daß Grillen, Heuschrecken und Schmetterlinge (EGGERS) auch nach Zerstörung der Trommelfelle eine gewisse Schallempfindlichkeit bewahren. Gerade die Ergebnisse dieser Forscher sind von Bedeutung, weil sie zeigen wollten, daß die Trommelfelle der Tympanalorgane die schallrezipierenden Apparate seien.

GRABER sagt (1875, S. 110): „Ich kann beweisen, daß die Tympanalorgane entweder nicht die eigentlichen Gehörorgane der betreffenden Tiere sind, oder, daß, wenn dies der Fall wäre, außerdem und vermutlich für den gleichen Zweck, noch andere akustische Apparate vorhanden sein müssen.“ Grillen ohne Vorderbeine — also ohne Tympanalorgane — reagieren noch auf Geräusche, ebenso auch die isolierten Köpfe. Tiere ohne Vorderbeine zeigen zuweilen sogar viel promptere Reaktionen als Tiere mit intakten Trommelfellen (S. 113). Daß wahrscheinlich keine Übertragung der Schwingungen durch die Unterlage stattgefunden hat, ist anzunehmen, weil die Versuchstiere auf natürlichem Rasen saßen. Bei *Locusta stenobothrus* erzielte GRABER ganz entsprechende Ergebnisse.

Diese Versuche werden durch die Beobachtungen des überaus vorsichtigen und kritischen Untersuchers REGEN (1914, S. 892) bestätigt, der bei ♂♂ von *Thamnotrizon apterus* auch dann noch eine gewisse Schallempfindlichkeit beobachtete, wenn die Tympanalorgane vollständig zerstört waren: Wenn die ♂♂ nahe genug beieinander saßen, vermochte das eine mit einer Zirpperiode zu beginnen, sobald das andere aufhörte. EGGERS (1928, S. 320) nimmt zwar an, daß in diesem Fall eventuell die in den Mittel- und Hintertibien vorhandenen „Cristae acusticae“ die Schallwahrnehmung vermitteln. Diese haben jedoch keine Trommelfelle, und es ist nicht vorzustellen, auf welchem physikalischen Wege sie erregt werden könnten. EGGERS (1928, S. 326/327) erhielt bei *Agrotis pronuba* und *Catocala nupta* eine Schallempfindlichkeit bei zerstörten Trommelfellen, die sich allerdings nur in schwachen Reaktionen äußerte, wie dem Zusammenklappen der Flügel, dem Rückwärtsbewegen der Antennen. Diese Erscheinungen entsprechen aber durchaus denjenigen, die bei intakten Trommelfellen beobachtet wurden.

In allen angeführten Fällen kann man annehmen, daß die Versuchstiere, wie in meinen Versuchen die Ameisen, durch die Schallschnelle erregt worden sind; d. h. also, es sind Haare auf dem Körper, den Fühlern oder Tastern von den hin und her schwingenden Luftteilchen mitgenommen worden.

Hieraus folgt, daß alle bisherigen Untersuchungen über die Schallwahrnehmung durch Trommelfelle bei Insekten der Nachprüfung bedürfen, wobei dafür gesorgt werden muß, daß die Tiere der Einwirkung der Schallschnelle entzogen sind und nur Schalldrucken ausgesetzt werden: unter diesen Bedingungen werden allein die Tympanalorgane gereizt, so daß dann eine Entscheidung über ihre Bedeutung getroffen werden kann.

Die schönste Bestätigung der Theorie findet man in den Untersuchungen von W. und G. PECKHAM (1887) über das Hören der Spinnen. Sie stellten fest, daß alle netzbauenden Spinnen (*Epeira strix*, *E. labyrinthica*, *E. insularis*, *E. infumata*, *Cyclosa conica*, *Phillyra mammeata*, *Argiope riparia*) auf die Töne von Stimmgabeln deutliche Reaktionen

zeigten. Die Versuche wurden durchweg an Spinnen gemacht, die in ihrem Netz saßen; es konnte auf sie also auch die Schallschnelle wirken, da sie von fortschreitenden Wellen getroffen wurden. Dagegen gaben Spinnen, die keine Netze bauen (*Herpyllus bilineatus*, *H. ecclesiasticus*, *Pardosa pallida*, *Pirata minutus*, *Lycosa nigroventris*, *Dolomedes tenebrosus*), niemals eine Reaktion auf die Töne von Stimmgabeln: W. und G. PECKHAM haben diese Spinnen genau so wie die Epeiriden in ihrer natürlichen Umgebung untersucht, d. h. auf dem Boden. Unter diesen Bedingungen erreicht aber der Schall die Spinnen gar nicht, da sich stehende Wellen ausbilden und die Versuchstiere nur der Einwirkung von Schalldruck ausgesetzt sind, den sie nicht wahrnehmen können. Man kann sagen: für die am Boden befindlichen Spinnen hört das Schallfeld bereits einige Zentimeter über dem Boden auf (bei etwa $\frac{1}{4}$ Wellenlänge Höhe!). — In den Versuchen von PECKHAM ist auch ein Hinweis auf die biologische Bedeutung der Schallwahrnehmung bei Netzspinnen enthalten: Die netzbauenden Spinnen verlassen bei starken Tönen das Netz, sie entgehen damit der Gefahr, wenn sich große Insekten (mit Flugton) dem Netz nähern.

Bei Vernachlässigung der Forderungen der dargelegten Theorie können Versuche über das Hörvermögen von Arthropoden von vornherein zum Scheitern verurteilt sein: Ein Beispiel sind die Untersuchungen von ERICH MEYER (1928, S. 12). Er legte das Bein eines Weibchens von *Steatoda*, deren Männchen stridulieren, auf den Objektträger und schlug dann eine Stimmgabel von der Grundfrequenz des Stridulationstons an. MEYER beobachtete keine sichtbaren Schwingungen der Trichobothrien und schließt, daß sie der Wahrnehmung des Stridulationstons nicht dienen können. Es ist einzuwenden, daß sich unter den angegebenen Verhältnissen die Trichobothrien sehr wahrscheinlich im Bereich eines Schnelleminimums befunden haben und infolgedessen von vornherein gar keine Bewegung erwartet werden konnte.

Zum Schluß sei noch einmal die Frage berührt, ob es Organe gibt, für die Schallschnelle den adäquaten Reiz darstellt (vgl. S. 333). Gerade bei den Insekten finden sich zwischen langen Sensillenhaaren fast immer kürzere; während die langen dem eigentlichen Tastsinn dienen, können die kürzeren durchaus durch Schallwellen adäquat erregt werden. Es besteht ferner die Möglichkeit, daß die Schallwellen auf die Organe des Tastsinnes wirken; daß diese Organe Tastreize von Schallreizen an der Frequenz unterscheiden können, und daß die betreffenden Tiere auf aperiodische Vorgänge oder Berührungsreize anders reagieren als auf biologisch bedeutsame Schallvorgänge. Auch der menschliche Tastsinn kann niederfrequente Schwingungen von Körpern und vor allem von Flüssigkeiten sehr wohl als solche erkennen und in zweckmäßiger Weise darauf reagieren. Der Begriff des adäquaten Reizes versagt in diesem Fall, weil er zu eng ist; denn wenn eine Mücke normalerweise mit ihren Fühlerhaaren die Töne der Schwarmgenossen empfindet und die Empfindung eine biologische Bedeutung für sie hat, ist es unangebracht, von einem inadäquaten Reiz zu sprechen.

Eine Folgerung aus der dargelegten Theorie der Schallwahrnehmung kann in bezug auf das Richtungshören der Insekten gezogen werden. Da die Bewegungen der Luftteilchen gerichtet sind — sie verlaufen in der Fortpflanzungsrichtung der Schallwelle —, so können Haare, deren Längsausdehnung ebenfalls in die Fortpflanzungsrichtung der Schallwelle fällt, von der Schnelle nicht mitgenommen werden. Je mehr sich die Haare aus dieser Richtung herausdrehen, um so stärker werden sie durch die Luftteilchen bewegt, um so stärker wird demnach auch die Erregung, und diese erreicht ein Maximum, wenn die Haare gerade senkrecht zur Schallrichtung stehen. Daraus folgt ohne weiteres, daß Insekten die Schallrichtung an der Intensität erkennen können.

Die Dressuren auf Töne (Schalldruck).

Während in den bisher geschilderten Versuchen als Zeichen für die Schallwahrnehmung der Ameisen die Schreckreaktionen angesprochen wurden, wurde in den Dressuren versucht, eine Assoziation zwischen Ton und Futter herzustellen. Allerdings sind diese Dressuren zunächst nur unter solchen experimentellen Bedingungen ausgeführt worden, daß die Ameisen der *Druckamplitude* ausgesetzt waren. Die Dressurversuche bilden im Verein mit den negativen Ergebnissen der Beobachtung von Schreckreaktionen auf Schallreize, soweit dabei nur die Druckamplitude zur Wirkung kam, einen schlüssigen Beweis, daß Ameisen über Organe, die Trommelfellen ähnlich sind oder ähnlich wirken, nicht verfügen. Da Ameisen außerordentlich leicht und schnell dressierbare Tiere sind, da sie zudem leicht und schnell auch biologisch unwahrscheinliche Assoziationen herstellen, so ist nicht zu erwarten, daß mit anderen als den verwendeten Methoden eine Schalldruckwahrnehmung nachgewiesen werden könnte.

Die Dressuren wurden in dem Raum *F* (Abb. 2) des Vornestes ausgeführt. In die Deckplatte *G* (Abb. 5) aus Glas wurde im Schnittpunkt der Diagonalen ein 15 mm im Durchmesser messendes Loch gebohrt, durch das der Schall geschickt wurde. Damit die Ameisen durch andere Reize, sei es optischer, sei es chemischer Art, nicht beeinflußt werden konnten, wurde beim Füttern in folgender Weise vorgegangen (Abb. 5):

Auf der Glasplatte *G* ruhte, mit einer Stativklemme in geeigneter Lage festgehalten, ein Messingzylinder *M*, an dessen oberes Ende die Kapsel eines Kopfhörers *T* (nach Entfernung des Hartgummirandes) angeschraubt war. Seitlich trug der Messingzylinder *M* etwa in halber Höhe ein 4 mm im Durchmesser messendes Loch *L*, durch das ein knieförmig gebogenes Glasrohr *R* von nur wenig geringerem äußeren Durchmesser eingeführt worden war. Das innere Ende des Rohres *R* wurde in eine feine Spitze ausgezogen, die dem Boden des Nestes auflag. Mit einem Gummischlauch *U* war das Glasrohr *R* mit einer Injektionsspritze *E* verbunden. Das Füttern erfolgte so, daß zuerst die Klemme *K* geschlossen

und dann die Pipette *E* mit Zuckerwasser gefüllt wurde. Dann wurde der Stempel eingesetzt, der durch einen um das Stativ *S* und den Stempelgriff laufenden Gummizug *Z* gebremst war. Nach Öffnen der Klemme *K* konnte das Zuckerwasser nach Belieben auf den Nestboden gespritzt und von dort jederzeit fast restlos wieder fortgesogen werden. Injektionspritze und Schalter für die Tonquelle waren so angebracht, daß durch die Handgriffe an ihnen die Ameisen nicht beeinflußt werden konnten.

Da es möglich war, das Futter genau zu dosieren und jederzeit zu entfernen, konnte eine für die Fortführung der Dressuren gefährliche Überfütterung vermieden werden. Als Futter diente Zuckerwasser. Da sich in dem Glasrohr *R* stets — auch über Nacht — Futter befand, hatte der ganze Raum den Futtergeruch, auch wenn kein Futter für die Ameisen erreichbar war. — Als Tonquelle diente ein Röhrensummer. Die Dauer der ganzen Versuchsserie hätte sich abkürzen lassen, wenn statt der Töne

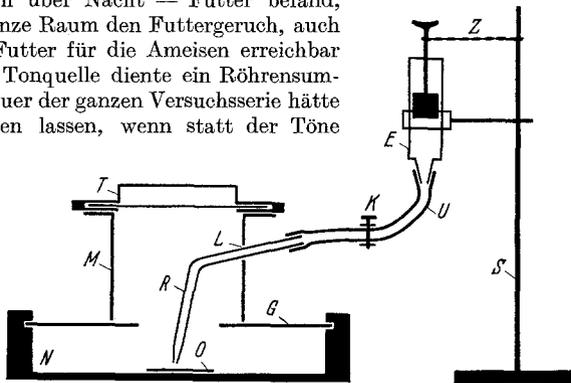


Abb. 5. Fütterungseinrichtung und Anordnung der Tonquelle im Vornest. Erklärung im Text (S. 361).

bestimmter Frequenz, wie sie der Röhrensummer liefert, ein Heulton, der zahlreiche Frequenzen enthält, verwandt worden wäre. Zu den Versuchen stand jedoch keine Apparatur zur Verfügung, die einen bei jeder Dressur gleichen Heulton geliefert hätte. Die Intensität des Dressurtones wurde so gewählt, daß beim Einschalten keine Schreckreaktion (Mitschwingen des Nestbodens!) eintrat.

Der Dressurerfolg wurde durch Auszählen der Ameisen bestimmt, die sich in der Dressurkammer *F* (Abb. 2) befanden. Da es aber in einem stark besetzten Nest unmöglich ist, die jeweils am Futter sitzenden bzw. sich im Futterraum aufhaltenden Ameisen genau zu zählen, wurde während der Versuchsdauer die Zahl der Ameisen notiert, die den Dressurraum betraten bzw. verließen. Der positive Ausfall einer Dressur zeigt sich nämlich gerade darin, daß die Ameisen im Dressurraum Futter suchen und sich infolgedessen wesentlich länger in ihm aufhalten, sobald das Dressursignal ohne Futter vorhanden ist. Dadurch steigt die Zahl der Ameisen, die in einer bestimmten Zeit in den Dressurraum eintreten, zwar nicht, die Zahl der herauskommenden nimmt aber ab, so daß sich das Verhältnis der beiden Zahlen, das normalerweise etwa gleich 1 ist, verändert. Wichtig ist natürlich, daß man die Zählung der den Eingang passierenden Ameisen in dem Augenblick beginnt, in dem das

Dressursignal einsetzt, da nach einer gewissen Zeit die Ameisen, die eine Zeitlang vergeblich nach Futter gesucht haben, den Dressorraum verlassen. Dann ist das Verhältnis der herauskommenden zu den hineingehenden Ameisen wiederum 1; im Dressorraum ist dagegen eine Ansammlung zu finden, deren genaue Zahl durch die Differenz zwischen den seit Beginn der Beobachtung hineingegangenen und den herausgekommenen Ameisen (vermehrt um die zu Beginn im Dressorraum anwesenden) gegeben ist. Eine direkte Zählung der Ansammlung ist ohne große Störung des Nestes nicht durchführbar.

Daß die voranstehenden Überlegungen richtig sind, erwies sich in den ersten Versuchen, die der Kontrolle der Methodik dienten und die Dressierbarkeit der verschiedenen Arten feststellen sollten.

Die Ameisen wurden zu diesem Zweck 1. auf Zeitrhythmen von 24 Stunden, 2. auf Helligkeit und 3. auf Dunkelheit des Futterfeldes dressiert. Die beiden letztgenannten Dressuren wurden gewählt, weil sie eine wichtige Eigenschaft mit dem in den Futterraum abgestrahlten Schall teilten: Sie reichten in ihrer Wirkung nicht über den Dressorraum hinaus und beeinflussten die Ameisen im Hauptnest nicht.

Die Dressur auf 24 Stunden-Rhythmen gelang bei *Lasius fuliginosus* und *Formica rufa* bereits nach 4 Tagen, d. h. nach der 5. Dressur. Die Ameisen wurden jeweils um 10 Uhr vormittags gefüttert. Mit sehr großer Pünktlichkeit stellten sich bereits nach 4 Tagen zu der genannten Zeit die Ameisen am Futterplatz ein, auch wenn kein Futter gereicht wurde. Diese Versuche lassen natürlich keinen einwandfreien Schluß auf den Zeitsinn der Ameisen zu, da weder die Tagesrhythmen von Licht und Dunkelheit noch die der Temperatur ausgeschaltet waren. Zu einer Beurteilung der Dressurfähigkeit der verwandten Völker reichen sie dagegen aus.

In derselben Weise kann man Ameisen darauf dressieren, nach Futter zu suchen, wenn der Futterraum verdunkelt ist. Zu diesem Zweck wurde jedesmal bei der Fütterung ein schwarzes Tuch über den Dressorraum gelegt. Bereits nach 4 Tagen bilden die Ameisen im Dressorraum große Ansammlungen, sobald er verdunkelt wird: während sich in dem Dressorraum zu Zeiten, in denen er nicht verdunkelt ist, etwa 3—7 Ameisen befinden, sammeln sich nach der Verdunkelung — wofern eine entsprechende Dressur vorausgegangen ist — binnen 10 Min. etwa 65 Ameisen an. Dabei ist die Zahl der in den Raum eintretenden Ameisen nicht größer als normal. Charakteristisch ist, daß nach einigen Minuten die ersten Ameisen, die den Raum verlassen und offenbar längere Zeit nach Futter gesucht haben, kurz nach dem Verlassen des Dunkelraumes umwenden und offenbar weiter nach Futter suchend in ihn zurückkehren.

Die Dressur gelingt in der gleichen Weise, wenn man jedesmal beim Füttern auf die Deckscheibe des Dressorraumes eine schwarze Pappscheibe legt, die das Dressurfeld nicht ganz bedeckt. Auch auf die

Helligkeit einer über den Dressurraum gestellten Lampe lassen sich die Ameisen in Kürze dressieren.

So war also in einer Reihe von Versuchen einwandfrei festgestellt worden, daß die vorhandenen Kolonien von *Lasius fuliginosus* und *Formica rufa* gut dressierbar waren. Zugleich waren die möglichen Fehlerquellen bestimmt worden: Eine Fütterung jeweils zur gleichen Tageszeit oder in anderen rhythmischen Abständen mußte vermieden werden. In dem vom Dressurraum aus sichtbaren Versuchsfeld durften während der Dressur keine optischen Veränderungen wahrnehmbar sein.

Die Dressuren wurden an *Formica rufa*, *Lasius fuliginosus* und *Myrmica laevinodis* vorgenommen. Ich schildere im folgenden zunächst

Tabelle 3. (*Formica rufa*; 1000 Hertz.)

Nr.	Tag	Zeit	Art des Versuches	Nr.	Tag	Zeit	Art des Versuches
1	9. 1. 35	12 ⁰⁶ —12 ³¹	R	20	21. 1. 35	14 ¹⁷ —14 ³⁸	V!
2	9. 1. 35	13 ⁰⁷ —13 ⁴²	D : 1	21	22. 1. 35	9 ²⁵ —9 ⁴⁵	D : 11
3	10. 1. 35	13 ⁴⁵ —14 ¹⁵	R	22	23. 1. 35	13 ¹⁵ —13 ⁴⁰	D : 12
4	10. 1. 35	14 ³⁰ —15 ⁰⁰	D : 2	23	24. 1. 35	11 ¹⁰ —11 ⁴⁰	R
5	11. 1. 35	11 ⁵⁵ —12 ²⁵	D : 3	24	24. 1. 35	13 ⁰⁰ —13 ³⁰	D : 13
6	12. 1. 35	9 ⁰⁰ —9 ³⁰	D : 4	25	24. 1. 35	14 ⁰⁰ —14 ⁵³	V!
7	14. 1. 35	12 ¹⁵ —12 ⁴⁵	R	26	25. 1. 35	9 ¹⁵ —9 ³⁵	D : 14
8	14. 1. 35	13 ³⁰ —14 ⁰⁰	D : 5	27	26. 1. 35	12 ³⁵ —13 ⁰⁵	D : 15
9	15. 1. 35	14 ¹⁵ —14 ⁴⁵	R	28	28. 1. 35	8 ¹⁰ —8 ³⁰	D : 16
10	15. 1. 35	14 ⁵⁰ —15 ²⁰	V!	29	31. 1. 35	12 ¹⁵ —12 ⁴⁵	D : 17
11	16. 1. 35	9 ⁵⁵ —10 ³⁵	R	30	1. 2. 35	16 ⁴⁰ —17 ⁰⁵	D : 18
12	16. 1. 35	10 ⁴⁵ —11 ¹⁵	D : 6	31	2. 2. 35	11 ¹⁰ —11 ⁴⁰	D : 19
13	16. 1. 35	13 ³⁵ —14 ⁰⁵	R	32	4. 2. 35	13 ⁰⁰ —13 ²⁵	D : 20
14	16. 1. 35	14 ⁰⁶ —14 ²⁶	V!	33	5. 2. 35	16 ⁰⁰ —16 ³⁰	D : 21
15	17. 1. 35	13 ¹⁰ —13 ⁴⁵	D : 7	34	6. 2. 35	12 ⁰⁰ —12 ²⁵	D : 22
16	18. 1. 35	10 ⁰⁰ —10 ¹⁰	D : 8	35	7. 2. 35	11 ³⁰ —12 ¹⁰	D : 23
17	19. 1. 35	8 ¹⁰ —8 ²⁵	D : 9	36	8. 2. 35	16 ³⁰ —17 ⁰⁰	D : 24
18	21. 1. 35	11 ⁴⁵ —12 ¹⁵	R	37	9. 2. 35	13 ³⁵ —14 ⁴⁰	V!
19	21. 1. 35	13 ³⁵ —14 ⁰⁰	D : 10				

Ta -

Zeit	Versuch							
	1		3		7		9	
	+	-	+	-	+	-	+	-
0—5	0	0	1	0	2	1	0	0
5—10	1	0	0	0	1	1	1	1
10—15	0	1	0	0	2	2	8	7
15—20	0	0	2	2	2	1	9	8
20—25	0	0	0	0	5	6	5	5
25—30	—	—	1	1	1	1	5	6
Summe	+ 1	- 1	+ 4	- 3	+ 13	- 12	+ 28	- 27
Differenz	0		+ 1		+ 1		+ 1	

Zahl der im „Ruheneſt“ in den Dressurräumen aus- und eingehenden Ameisen. verweisen auf Tabelle 3.

die Versuche an *Formica rufa*. Die Ergebnisse bei den beiden anderen Arten folgen demselben Schema und hatten in den Grundzügen das gleiche Aussehen.

Die Dressuren begannen am 9. 1. 35 und wurden mit wenigen Ausnahmen täglich wiederholt. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Dressurstage und die Zeiten (Tabelle 3). In der Tabelle bezeichnet D eine Dressur, R Kontrollzählungen an ruhenden, d. h. durch nichts gestörten Nestern, V die Versuche, die über den Erfolg der Dressur Auskunft geben sollten. Insgesamt wurden in 31 Tagen 24 Dressuren durchgeführt. Die verwendete Frequenz betrug 1000 Hertz, jedoch waren einzelne Obertöne vorhanden.

Ich gehe jetzt zur Schilderung der Dressuren über. In einer Reihe von Zählungen stellte ich zunächst die Besuchsfrequenz des Dressurraumes im „Ruhezustand“ (R) fest, wenn also weder ein Ton noch Futter im Dressurraum vorhanden waren. Unter diesen Bedingungen war zu erwarten, daß die Zahl der in einer bestimmten Zeiteinheit den Dressurraum betretenden Ameisen gleich der Zahl war, die den Raum in Richtung zum Hauptnest verließen. Diese Zählungen sind mit R in der Tabelle 3 angegeben. Als Zeiteinheit wurde nach orientierenden Versuchen ein Zeitraum von 5 Min. den Zählungen zugrunde gelegt. Die Tabelle 4 gibt die Protokolle dieser Zählungen wieder. Sie zeigen, daß während der Beobachtungszeit ebensoviel Ameisen den Raum betreten, wie ihn verlassen haben.

Ganz anders liegen natürlich die Verhältnisse während der Dressur. Diese Tatsache braucht nicht weiter belegt zu werden.

Nun zu den Testversuchen. Der erste wurde am 15. 1. nach 5 Dressuren gemacht. Er hatte ein Ergebnis, das den Schluß nahe legte, daß die Dressur gelungen sei; dasselbe schien auch der zweite Versuch (14 der Tabelle 3) zu beweisen, der am folgenden Tag vorgenommen wurde

belle 4.

(s. Tabelle 3)

11		13		18		23	
+	-	+	-	+	-	+	-
5	5	12	11	9	9	7	4
4	6	15	16	8	6	8	9
8	6	16	12	1	2	24	25
6	7	14	17	5	5	15	16
7	8	16	16	11	9	9	9
18	15	15	15	9	4	10	8
<hr/>		<hr/>		<hr/>		<hr/>	
+ 48	- 47	+ 88	- 87	+ 43	- 35	+ 73	- 71
<hr/>		<hr/>		<hr/>		<hr/>	
+ 1		+ 1		+ 8		+ 2	

Zeit in Minuten vom Beginn des Zählens an gerechnet. Die Nummern der Versuche

(Tabelle 5). Das Ergebnis beruhte jedoch auf einem Versuchsfehler: Da nämlich das Telephon, mit dem der Ton in dem Nest erzeugt wurde, für die übrigen gleichzeitig stattfindenden Dressuren benutzt wurde, wurde es durch ein anderes, äußerlich völlig gleiches ersetzt, solange keine Dressuren stattfanden. Obgleich die beiden Telephone äußerlich völlig gleich zu sein schienen, muß ihnen doch ein Geruchsunterschied angehaftet haben, auf den die Ameisen in Wirklichkeit dressiert worden

Tabelle 5.

Testversuch 10 (15. I.).			Testversuch 14 (16. I.).		
Zeit	+	-	Zeit	+	-
50—55	3	0	06—11	15	11
55—00	4	1	11—16	24	20
00—05	4	4	16—21	20	4
05—10	9	7	21—26	11	7
10—15	11	4			
15—20	22	24			
Summe	+ 53	- 40	Summe	+ 70	- 42
Differenz	+ 13		Differenz	+ 28	

sind. Daß die Verschiedenheit der beiden Telephone die Ursache für den anfänglichen Erfolg der Dressur war, wurde sofort durch die Beobachtung nahegelegt, daß sich die Ameisen bei den Testversuchen an den Telephonen ansammelten. Der Beweis konnte leicht erbracht werden, indem das zur Dressur benutzte Telephon auf das Nest gelegt wurde, ohne daß es tönnte: dann sammelten sich Ameisen in der gleichen Weise wie bei den beiden vorangegangenen Testversuchen im Futternest an. Man kann hieraus erkennen, mit welcher Vorsicht bei den Versuchen vorgegangen werden mußte. Die genannte Fehlerquelle wurde beseitigt, indem das Telephon von nun an fest an das Vornest angeschraubt wurde.

Der nächste Testversuch wurde am 21. I. (Nr. 20 der Tabelle 3; s. Tabelle 6) gemacht. Die Ausführung des Versuchs wurde etwas abgeändert, um den Vergleichszahlen mit den „Ruheneuern“ mehr Beweiskraft zu geben: Der Dressurton wurde abwechselnd 5 Min. lang erzeugt, dann 5 Min. lang ausgeschaltet und das Nest während dessen in der Ruhe beobachtet. Bei diesem Verfahren ist die Zahl der während der Dressurprobe den Eingang passierenden Ameisen mit der Zahl der normalerweise aus- und eingehenden Tiere besser vergleichbar, als wenn man die Ruhezählung zu einer anderen Zeit macht. Bei positivem Dressurerfolg müßten sich die Tiere, während der Ton erklingt, im Dressurfeld ansammeln (Differenz > 0), in dem an das Ausschalten des Tones unmittelbar anschließenden Zeitraum müßte sich diese Ansammlung, da das Dressursignal fehlt, wieder zerstreuen, die Zahl der abwandernden

Tiere müßte sich vermehren (Differenz < 0). Der Versuch entschied, wie auch alle folgenden, gegen die Annahme einer Schall(druck)wahrnehmung bei Ameisen.

Tabelle 6.

Zeit		+	-	D	Zeit		+	-	D
Testversuch 20 (21. 1.).									
17—22	Ruhe	28	32	-4	28—33	Ruhe	23	24	-1
23—28	Ton	22	18	+4	33—38	Ton	23	22	+1
Testversuch 25 (24. 1.).									
00—05	Ton	57	52	+5	35—40	Ruhe	18	18	0
05—10	Ruhe	51	55	-4	41—46	Ton	21	18	+3
10—15	Ton	49	45	+4	48—53	Ruhe	12	12	0
15—20	Ruhe	37	40	-3					
Testversuch 37 (9. 2.).									
35—40	Ruhe	4	2	+2	15—20	Ruhe	15	13	+2
40—45	Ton	7	4	+3	20—25	Ton	23	19	+4
45—50	Ruhe	4	4	0	25—30	Ruhe	23	28	-5
00—05	Ton	8	9	-1	30—35	Ton	20	21	-1
08—13	Ruhe	5	2	+3	35—40	Ruhe	26	23	+3

Der Vergleich der Differenzen aus dem Versuch 37 am 9. 2. (Tabelle 6) (nach 24 Dressuren, einer für Ameisen sehr großen Zahl) zeigt deutlich, daß die Dressuren keinen Erfolg gehabt haben:

Differenzen zwischen +- und --Tieren (Versuch 37, 9. 2.).

$$\begin{array}{r}
 R: \quad +2 \quad 0 \quad +3 \quad +2 \quad -5 \quad +3 \\
 V: \quad +3 \quad -1 \quad \quad \quad +4 \quad -1
 \end{array}$$

Zu demselben Resultat führten Dressuren auf eine Frequenz von 150 Hertz, in der der 1. und der 2. Oberton in gewissem Maße enthalten waren. Die Versuche erstreckten sich über die Zeit vom 13. 2. bis zum 4. 3. 35. Es wurden 17 Dressuren ausgeführt, die sich auf folgende Tage und Tageszeiten verteilten (Tabelle 7).

Tabelle 7. Dressuren an *Formica rufa* (150 Hertz).

Nr.	Tag	Zeit	Nr.	Tag	Zeit	Nr.	Tag	Zeit
1	13. 2. 35	13 ⁰⁰ —13 ³⁰	7	20. 2. 35	14 ²⁰ —14 ⁴⁵	13	27. 2. 35	9 ⁵⁰ —10 ²⁰
2	14. 2. 35	10 ³⁰ —11 ⁰⁰	8	21. 2. 35	11 ³⁰ —12 ⁰⁰	14	28. 2. 35	13 ³⁰ —14 ⁰⁰
3	15. 2. 35	9 ⁴⁵ —10 ¹⁵	9	22. 2. 35	9 ⁴⁵ —10 ¹⁵	15	1. 3. 35	10 ⁴⁰ —11 ¹⁰
4	16. 2. 35	16 ³⁰ —17 ⁰⁰	10	23. 2. 35	9 ⁴⁰ —10 ⁰⁰	16	2. 3. 35	9 ⁰⁰ —9 ³⁰
5	18. 2. 35	9 ⁰⁰ —9 ³⁰	11	25. 2. 35	10 ⁰⁵ —10 ⁴⁵	17	4. 3. 35	17 ⁰⁰ —17 ³⁰
6	19. 2. 35	13 ⁰⁰ —13 ³⁰	12	26. 2. 35	15 ³⁰ —16 ⁰⁰			

Der über den Dressurerfolg entscheidende Versuch wurde am 15. 3. ausgeführt und hatte folgendes Ergebnis (Tabelle 8a, b).

Tabelle 8a. Testversuch nach 17 Dressuren (*Formica rufa*.)

Zeit		+	-	D	Zeit		+	-	D
00—05	Ruhe	24	21	+ 3	30—35	Ruhe	15	12	+ 3
05—10	Ton	28	32	- 4	35—40	Ton	16	19	- 3
10—15	Ruhe	26	24	+ 2	40—45	Ruhe	16	17	- 1
20—25	Ruhe	23	25	- 2	45—50	Ton	6	7	- 1
25—30	Ton	30	27	+ 3					

Tabelle 8b. Testversuch nach 17 Dressuren (*Formica rufa*; 150 Hertz).

Zeit	
Ruhe: 00—05	..//.//////./...//////..//.////.////./....
Ton: 05—10	..//./..//./...//.////./..//.////.////./...//./..//./..//./
Ruhe: 10—15	./..//./..//./..//.//////..//.////.////./...//.////.////.
Ruhe: 20—25	/..//.//////.//////...//...//..//.////.////.////./
Ton: 25—30	/..//////.//////...//..//.//////...//.////.////./..//./..//./
Ruhe: 30—35	./..//.////./..//...//.////.
Ton: 35—40	//..//./..//./...//.////./..//./..
Ruhe: 40—45	./..//./..//./..//.////.////.////.
Ton: 45—50	/..//./..//./.

Der Versuch zeigt einwandfrei, daß eine Dressur nicht erzielt worden ist. Um nachzuweisen, daß der Zeitraum von 5 Min. nicht so groß ist, daß die erwarteten Differenzen verwischt werden, gebe ich in der Tabelle 8b ein Protokoll wieder, aus dem die zeitliche Verteilung der + - und - Tiere hervorgeht. Es wäre zumindest zu erwarten, daß beim Einschalten des Dressurtones zunächst die Zahl der herauskommenden (-) Tiere abnimmt; das ist jedoch nicht der Fall. In der Tabelle 8b bedeutet . ein herauskommendes (-) Tier, / ein in den Dressurraum ein tretendes (+) Tier. Die Tabelle zeigt deutlich, daß der Ton keinen Einfluß auf die Verteilung der + - und - Ameisen hat.

Die gleichen Versuche wurden mit den Frequenzen 2750 und 9000 Hertz ausgeführt. Ich führe diese Versuche im einzelnen nicht mehr an, da sie weder im Prinzip noch im Ergebnis etwas Neues enthalten: auf keine der genannten Frequenzen waren die Ameisen dressierbar.

Entsprechende Versuche wurden an *Lasius fuliginosus* ausgeführt. Bei dieser Art wandte ich ein etwas abgeändertes Dressurverfahren an, das die Wirksamkeit der Dressur erhöhen muß. Während bei den Dressuren von *Formica rufa* das Futter und der Dressurton etwa 30 Min. lang den Ameisen geboten wurden, entfernte ich in den Dressurreihen mit *L. fuliginosus* nach 5 Min. Futter und Ton, nach weiteren 5 Min. wurden wiederum Futter und Ton 5 Min. lang geboten usf. Die auf S. 362 beschriebene Apparatur gestattet, das Futter (Zucker- oder Honigwasser) jederzeit bis auf einen kleinen, in wenigen Sekunden aufgeleckten Rest zu entfernen und es nach Belieben wieder zu reichen, ohne daß

irgendeine andere Störung der Ameisen dabei erfolgt. Dieses Dressurverfahren hat den Vorzug, daß

1. das Verschwinden des Tones mit dem Verschwinden des Futters verbunden ist und beides sich oft wiederholt;

2. die Ameisen an der Benachrichtigung durch Nestgenossen irre gemacht werden und auch insofern der Dressurton erhöhte Bedeutung für sie erhält.

Lasius fuliginosus wurde auf die Frequenzen 120, 1000 und 2750 Hertz dressiert; es wurden 19 bzw. 14 bzw. 17 Dressuren durchgeführt; irgendein positives Ergebnis konnte in keinem Fall beobachtet werden. Ich gebe als Beispiel für die Frequenz 1000 Hertz den Schlußversuch nach 14 Dressuren wieder (Tabelle 9). Ganz entsprechend sind alle anderen Versuche verlaufen.

Tabelle 9. Testversuch nach 14 Dressuren (*Lasius fuliginosus*; 1000 Hertz).

Zeit		+	-	D	Zeit		+	-	D
00—05	Ruhe	117	141	— 24	10—15	Ruhe	122	132	10
05—10	Ton	77	83	— 6	15—20	Ton	95	104	— 9

Die gleichen Ergebnisse hatten die Versuche an *Myrmica laevinodis*. Diese Ameisen beanspruchen im vorliegenden Zusammenhang ein besonderes Interesse, weil von ihnen bekannt ist, daß sie zirpen können (S. 339). Aber auch bei ihnen schlugen alle Bemühungen, sie mit den genannten Methoden auf einen Ton zu dressieren, fehl. Als Frequenzen wurden 120, 1000, 2750 Hertz verwandt, die Dressuren wurden über 20mal durchgeführt.

Die vorangehend geschilderten Versuche lassen den Schluß zu, daß die genannten Ameisen die verwendeten Töne nicht wahrnehmen können. Man könnte einwenden, daß die Ameisen Hörorgane besitzen, die auf die genannten Frequenzen nicht ansprechen. Da aber die Versuchsbedingungen nur die Einwirkung von Schalldruck auf die Ameisen zuließen, so können als Rezeptoren nur mit Trommelfellen ausgestattete Organe (etwa die Sensilla placodea, Porenplatten) in Frage kommen. Membranen sprechen aber nicht nur auf eine ganz bestimmte Frequenz (Eigenfrequenz) an, sondern werden in einem weiten Bereich von Frequenzen erregt. Man kann also mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Ameisen im Bereich von 50—9000 Hertz nicht hören können. Es bedarf wohl keiner Erwähnung, daß die vorliegenden Versuche mit Sicherheit nur beweisen, daß eine Dressur mit Schalldruck nicht möglich ist, daß sie aber nicht mit absoluter Sicherheit beweisen, daß er nicht wahrgenommen wird. Sie legen diese letzte Annahme aber jedenfalls sehr nahe.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Ameisen mit sehr großer Wahrscheinlichkeit Schall*druck* nicht wahrnehmen können.

Zum Schluß möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. HESSE, für den Hinweis auf die vorliegenden Fragen danken. Die Arbeit wurde zum größten Teil im HEINRICH HERTZ-Institut für Schwingungsforschung der Technischen Hochschule Berlin ausgeführt. Ich danke dem Herrn Direktor des Institutes, Herrn Prof. Dr. K. W. WAGNER, für die Überlassung von Arbeitsplatz und Apparaturen, ferner Herrn Prof. Dr. ERWIN MEYER vom HEINRICH HERTZ-Institut für Rat und Hilfe.

Zusammenfassung.

Es wurden Versuche über die Funktion und Bedeutung der Stridulationsorgane und die Schallwahrnehmung der Ameisen durchgeführt. Die Ameisen wurden in künstlichen Nestern gehalten.

1. Die Produktion von Hörschall ist bei Ameisen nicht nachweisbar.
2. Die Produktion von Ultraschall ist bei Ameisen ebenfalls nicht nachzuweisen.
3. Bei *Myrmica* konnte nachgewiesen werden, daß sie mit ihrem am 2. Abdominalsegment gelegenen Stridulationsorgan Zirplante erzeugen können, die jedoch nicht als Töne in die umgebende Luft abgestrahlt werden, weil die abstrahlende Fläche und die Amplitude der Schwingungen zu klein sind. Der Beweis dafür wurde erbracht, indem die Ameisen auf der Membran eines Kondensatormikrophons beobachtet wurden, die in den Boden des Weges vom Nest zum Futterplatz eingebaut war. Das Zirpen ist nur dann zu hören, wenn die Ameisen die Membran mindestens mit einem Fuß berühren.
4. Das Zirporgan dient nicht der Benachrichtigung über gefundenes Futter.
5. Eine Warnung vor Gefahren findet nicht durch Zirpen statt, auch dient das Zirpen nicht zum Herbeirufen von Nestgenossen.
6. Der Zirplaut hat auf die Nestgenossen überhaupt keinen Einfluß: Die Zirplante wurden auf die Unterlage, auf der sich die Ameisen befanden, von einem Mikrophon her mittels eines Verstärkers übertragen. Die Ameisen reagieren auf die im Rhythmus mit dem Zirpen übereinstimmenden Schwingungen der Unterlage nicht.
7. Die Ameisen zirpen stets, wenn sie festgehalten werden.
8. Die Ameisen zirpen zuweilen beim Fressen.
9. Die Ameisen zirpen, wenn sie in dichten Haufen übereinandersitzen.
10. Die Ameisen zirpen, wenn sie zwischen zwei Platten eingeklemmt werden.
11. Die Ameisen zirpen, wenn sie mit Äther oder Alkohol berauscht werden.
12. Die Ameisen zirpen, wenn sie durch Wärme gelähmt werden.
13. Das Stridulieren dient nicht der Verständigung der Ameisen untereinander. Es wird vermutet, daß das Stridulationsorgan der Vernichtung anderweitig nicht verwertbarer Nervenenergie dient.

14. Es wird ein neues Beispiel für die Gültigkeit des UEXKÜLLSchen Erregungsgesetzes angeführt: Nach Lähmung der gesamten Extremitäten und Fühler ist das Zirporgan der *Myrmica*-Arten die letzte funktionsfähige Stelle; ihr fließt daher bei gelähmten Ameisen die gesamte Erregung zu, und solche Ameisen zirpen ununterbrochen.

15. Es wird bewiesen, daß Ameisen Luftschall wahrnehmen können; jedoch reagieren sie nicht auf Schall*druck* wie das Trommelfell, sondern auf die Schall*schnelle*: Die Fühler werden von der Schallschnelle mitgenommen.

16. Die physikalische Theorie dieser Art von Schallwahrnehmung wird entwickelt, und von ihr aus werden die bisherigen Untersuchungen über das Hörvermögen der Insekten und Spinnen einer Kritik unterzogen. Die entwickelte Theorie gilt für alle Arthropoden, soweit sie keine Trommelfelle besitzen.

17. Es wird eine Methode beschrieben, die es möglich macht, Luftarthropoden der Einwirkung von Luftschall auszusetzen, ohne daß die Unterlage mitschwingen kann.

18. Es wird versucht, die Ameisen auf die *Druck*amplituden von Luftschall zu dressieren. Der negative Ausfall dieser Dressuren beweist ebenfalls, daß die Ameisen Schall*druck* nicht wahrnehmen können.

Literaturverzeichnis.

- Adlerz, G.: Myrmecologiska studier II. Bih. Sv. vet. Akad. Hdl. 11, 7, 191, 239 (1886). — Stridulationsorgan och ljudförmimmelser hos myror. Öfvers. Vet. Akad. Förh. Stockh. 52, 769—782 (1895). — Baier, Leo J.: Contribution to the physiology of the stridulation and hearing of insects. Zool. Jb., Physiol. 47, 151—248 (1930). — Bischoff, H.: Biologie der Hymenopteren. Berlin: Julius Springer 1927. — Buddenbrock, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin: Gebrüder Bornträger 1928. — Buttler-Reepen, H. v.: Leben und Wesen der Bienen, S. 190—209. Braunschweig 1915. — Darwin, Ch.: Descent of Man. Vol. 1, 366. London 1871. — Eggers, F.: Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 2, 259—349 (1924). — Die mutmaßliche Funktion des Johnstonschen Organs bei *Gyrinus*. Zool. Anz. 68, 184—192 (1926). — Nähere Mitteilungen über das Johnstonsche Sinnesorgan und über das Ausweichvermögen der Taumelkäfer. Zool. Anz. 71, 136—156 (1927). — Die stiftführenden Sinnesorgane. Zool. Bausteine, Bd. 2, Teil 1. Berlin 1928. — Emery, C.: Zirpende und springende Ameisen. Biol. Zbl. 13, 189—190 (1893). — Escherich, K.: Die Ameisen, Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig 1906. — Fielde, A. M. and G. H. Parker: The reactions of ants to material vibrations. Proc. Acad. Philad. 56, 642—650 (1904). — Forel, A.: Les fourmis de la Suisse. Neue Denkschr. Schweiz. Ges. ges. Naturwiss. 26, 1—480 (1874). — Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes II. Rec. zool. Suisse (1) 4, 222—226 (1887). — Das Sinnesleben der Insekten, S. 121—126. München 1910. — Gildemeister, M.: Hörschwellen und Hörgrenzen. Bethes Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 11, Teil 1, S. 535—546. 1926. — Goetsch, W.: Körnerverwertung, Arbeitsteilung und Benachrichtigung bei getreidesammelnden Ameisen.

Forschgn. Fortschr. **6**, 42—43 (1930). — **Gounelle, E.**: Sur les bruits produits par deux espèces américaines de fourmis et de Termites. Bull. Soc. ent. France **1900**, 168. — **Goureaux, M.**: Sur la stridulation des insectes. Ann. Soc. ent. France **1837**, 65. — **Graber, V.**: Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschr. Akad. Wiss. Wien **36**, 1—140 (1875). — Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten II. Physiologischer Teil. Arch. mikrosk. Anat. **21**, 65—145 (1882). — **Haskins, C. P.**: Notes on the Biology and social life of *Euponera gilva* Roger var. *harduedi* M. R. Smith. J. N. Y. ent. Soc. **39**, 507—521 (1931). — **Hensen, V.**: Studien über das Gehörorgan der Decapoden. Z. wiss. Zool. **13**, 393—399 (1863). — **Huber, P.**: Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes. Paris et Genève 1810. — **Janet, C.**: Sur la production des sons chez les fourmis et sur les organes, qui les produisent. Ann. Soc. ent. France **62**, 159—168 (1893). — Sur l'appareil de stridulation de *Myrmica rubra*. Ann. Soc. ent. France **63**, 109—117 (1894). — **Krausse, A. H.**: Über Stridulationstöne bei Ameisen. Zool. Anz. **35**, 523—526 (1910). — Stridulierende Ameisen. Z. Insektenbiol. **6**, 148 (1910). — Zirplaute bei Ameisen. Z. Insektenbiol. **7**, 359 (1911). — **Kreidl, A.**: Vergleichende Physiologie des Gehörs. Bethes Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 11, Teil 1, S. 754—766. 1925. — **Kröning, F.**: Über die Dressur der Biene auf Töne. Biol. Zbl. **45**, 496—507 (1925). — **Landois, H.**: Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung. Leipzig 1867. — Thierstimmen. Freiburg i. B. 1874. — Stridulationsapparate bei Ameisen. 31. Generalverslg. nat. Ver. preuß. Rheinlande Bonn 1874. — **Lubbock, J.**: On some points in the anatomy of ants. J. roy. microsc. Soc. **1877**, 132. — Observations on ants, bees, and wasps. Nature (Lond.) **23**, 255—258 (1881). — Ameisen, Bienen und Wespen, S. 186—196. Leipzig 1883. — **Lutz, F. E.**: Insect sounds. Bull. amer. Mus. natur. Hist. **50**, 333—372 (1924). — **Mangold, E.**: Gehörsinn und statischer Sinn. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 4, S. 841—976, 1913. — **Mayer, A. M.**: Organs of hearing in insects. Amer. Naturalist **8**, 236—237 (1874a). — Experiments on the supposed auditory apparatus of the mosquito. Amer. Naturalist **8**, 577—592 (1874b). — **McCook, H.**: The natural history of the agricultural ant of Texas. Philadelphia 1880. Zit. nach Räsänen 1917. — **Metcalf, M. M.**: Hearing in ants. Science (N. Y.) **11**, 194 (1900). — **Meyer, Erich**: Neue sinnesbiologische Beobachtungen an Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **10**, 1—61 (1928). — **Meyer, Erwin**: Akustische Meßtechnik. Handbuch der Experimentalphysik, herausgeg. von W. Wien u. F. Harms, Bd. 17, Teil 2, Technische Akustik, Teil 1, S. 73—159. 1934. — **Minnich, D. E.**: The reactions of the larvae of *Vanessa antiopa* Linn. to sounds. J. exper. Zool. **42**, 443—469 (1925). — **Peckham, G. W.** and **E. G.**: Some observations on the mental powers of spiders. J. Morph. a. Physiol. **1**, 382—419 (1887). — **Perris, E.**: Mémoire sur le siège de l'odorat dans les articulés. Act. Soc. Linn. Bordeaux **16**, 225—260 (1850). — **Prochnow, O.**: Die Lautapparate der Insekten. Guben 1907. — **Rádl, E.**: Über das Gehör der Insekten. Biol. Zbl. **25**, 1—5 (1905). — **Räsänen, V.**: Stridulationsapparate bei Ameisen, speziell bei *Formicidae*. Acta Soc. Fauna Flora fenn. (Helsingfors) **40**, Nr 8, 1—19 (1915). — **Regen, J.**: Untersuchungen über die Stridulation und das Gehör von *Thamnotrixon apterus* Fab. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **1914**, 871 (892!). — Über die Orientierung des Weibchens von *Liogryllus campestris* L. nach dem Stridulationsschall des Männchens. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **132**, 81—89 (1924). — Über die Beeinflussung des Stridulierens von *Thamnotrixon apterus* Fab. ♂ durch künstlich erzeugte Töne und verschiedenartige Geräusche. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **135**, 329—368 (1926). — **Rudow, F.**: Einige Beobachtungen über die Lebensweise der Heuschrecken. Z. ges. Naturwiss. **35**, 347 (1870). — **Schenk, O.**: Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jb., Anat. **17**, 573—618 (1902). — **Schoen, A.**: Bau und Entwicklung der tibialen Chordotonalorgane bei der Honigbiene und den Ameisen

Zool. Jb., Anat. **31**, 439—472 (1911). — **Sharp, D.**: On stridulation in ants. Trans. ent. Soc. Lond. **1893**, 199—213. — **Swinton, A. H.**: Note on the stridulation of *Myrmica ruginodis* and other Hymenoptera. Ent. monthly Mag. **14**, 187 (1878/79). — **Turner, C. H.**: The Homing of ants: an experimental study of ant behavior. J. comp. Neur. **17**, 367—434 (402—409) (1907). — An experimental study of the auditory powers of the giant silkworm moths (*Saturniidae*). Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **27**, 325—332 (1914). — **Wacker, F.**: Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Hymenopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **4**, 739—812 (1925). — **Wasmann, E.**: Zur Frage nach dem Gehörvermögen der Ameisen. Biol. Zbl. **11**, 26—27 (1891). — Lautäußerungen bei Ameisen. Biol. Zbl. **13**, 39—40 (1893). — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica (Stuttgart) **26**, 58—59 (1899). — **Weir, J.**: The ears of worms, crustaceans and ants. Sci. amer. **1898 IV**, 282. — **Weiß, O.**: Die Erzeugung von Geräuschen und Tönen. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 3, Teil I 1, S. 249—318. 1914. — **Weld, R. D. le**: The sense of hearing in ants. Science (N. Y.) **10**, 766—768 (1899). — **Westwood, J. O.**: An introduction to the modern classification of insects, Vol. 2. London 1839. — **Wheeler, W. M.**: The *Fungus*-growing ants of North-America. Bull. amer. Mus. natur. Hist. **23**, 669—807 (740) (1907). — Ants. New York 1910. — **Will, F.**: Das Geschmacksorgan der Insekten. Z. wiss. Zool. **42**, 680—681 (1885). — **Willms, W.**: Zur Messung der Lautstärke in: Schalltechnik, Bd. 6, S. 2—5. Berlin 1933. — **Winterstein, H.**: Über Reaktionen auf Schallreize bei Tieren ohne Gehörorgane. Zbl. Physiol. **22**, 759—761 (1909). — **Wroughton, R.**: Our ants. J. Bombay natur. Hist. Soc., **1892 I/II**. Zit. nach Wasmann 1893.
