

Konrad Lorenz 1937

Über die Bildung des Instinkt Begriffes

Die Naturwissenschaften 19: 289-300, 307-318, 324-331

[OCR by *Konrad Lorenz Haus Altenberg* – <http://klha.at>]

Originale Seitenumbrüche und -zahlen sind eingefügt

Über die Bildung des Instinkt Begriffes

-- p. 289: --

Wenn heute zwei beliebige Biologen über das Problem der Instinkte zu diskutieren versuchen, so macht sich sehr oft ein ganz erstaunlicher Mangel gegenseitigen Verstehens bemerkbar, der darin begründet ist, daß jeder mit dem Worte Instinkt einen anderen Begriff verbindet. Diese für jede Verständigung so hinderlichen Verschiedenheiten in der Begriffsbildung erklären sich wohl zum größten Teil aus der prinzipiellen Unmöglichkeit, für eine biologische Erscheinung eine wirklich endgültige Definition zu geben, und aus der mangelnden Einsicht in diese Tatsache. Der irrige Glaube, daß man dem Problem der Instinkthandlungen anders als auf rein induktivem Wege näherkommen und ohne experimentelle Einzelforschung über "den Instinkt" Aussagen machen könne, ist weiterhin der hauptsächlichste Grund für bestimmte, leicht zu widerlegende Aussagen, die von großen Theoretikern über den Instinkt gemacht wurden. Derselbe Grund hat auch zur Bildung unhandlicher Begriffe vom Instinkt geführt, besonders zu allzu *weiten* Fassungen dieses Begriffes, und solche sind erfahrungsgemäß dem Fortschreiten analytischer Forschung oft sehr hinderlich.

Es liegt mir fern, hier eine auch nur annähernd vollständige Übersicht über sämtliche Begriffe geben zu wollen, die je mit dem Worte Instinkt verbunden wurden. Ich will vielmehr versuchen, die Irrigkeit oder zum mindesten die Angreifbarkeit einiger Anschauungen und Theorien darzutun, die von großen Instinkttheoretikern vertreten wurden und heute noch allgemeinste Anerkennung finden. Ich will dabei zu zeigen trachten, wie enge solche Irrtümer oft mit unhandlichen und vor allem mit zu unbestimmten, weiten Fassungen des Instinkt Begriffes zusammenhängen. Aus einer, wie ich glaube, wirklich auf Tatsachen aufgebauten Kritik soll ein neuer, schärfer umrissener Begriff der Instinkthandlung von selbst hervorgehen.

Daß es nämlich Tatsachen geben muß, die zur Bildung eines besser brauchbaren Instinkt Begriffes herangezogen werden können, geht daraus hervor, daß erfahrungsgemäß alle *praktischen Tierkennner*, seien es nun Tiergärtner, biologisch gebildete Liebhaber oder Feldbeobachter, einander ohne weiteres verstehen, wenn sie auf das Instinktproblem zu sprechen kommen, weil sie ganz offensichtlich mit einem Begriffe erstaunlich gut übereinstimmenden Inhaltes operieren, selbst dann, wenn sie für diesen Begriff verschiedene Worte anwenden sollten.

Noch ein Wort über den gewählten Terminus. Instinkt ist ein bloßes Wort. Das, worüber wir Aussagen machen können, ist nur die Instinkt-*Handlung*, und nur ihr soll unsere Betrachtung gelten. HEINROTH hat, um die Vieldeutigkeit des Wortes Instinkt zu umgehen, statt „Instinkthandlung“ den Ausdruck "arteigene Triebhandlung" angewendet, der an sich zweifellos die bessere Bezeichnung ist. Was mich veranlaßt, zu dem Ausdruck

„Instinkthandlung" zurückzukehren, ist der Umstand, daß sich das Wort "Trieb" bzw. englisch "drive" neuerdings gerade in solchen Kreisen eingebürgert hat, in denen sich das Bestreben bemerkbar macht, die Existenz gerade dessen zu leugnen, was wir unter diesem Worte verstehen. Um Verwechslungen mit den meiner Meinung nach abwegigen Triebbegriffen der amerikanischen Behavioristen und denen der Psychoanalytiker zu entgehen, muß ich das deutsche Wort zugunsten des lateinischen verlassen.

Ich möchte nun eine kurze Übersicht über die zu kritisierenden Anschauungen folgen lassen. Wenn ich dabei Autoren sozusagen nach gemeinsamen Irrtümern zusammenfasse, so könnte eine derartige Gruppierung leicht den Eindruck einer gewissen Geringschätzung erwecken, den ich vermeiden möchte. Es sei daher ausdrücklich gesagt, daß ich gerade den hier zitierten Autoren sehr viel verdanke¹ und daß mir nichts ferner liegt, als die Verdienste des einzelnen, die meist auf einem anderen als dem hier kritisierten Gebiete liegen, zu unterschätzen.

Eine unter Biologen und noch mehr unter Psychologen sehr weit verbreitete, ja geradezu allgemein anerkannte Anschauung ist die, daß instinktmäßiges Verhalten sowohl phylogenetisch wie ontogenetisch als ein *Vorläufer* jener weniger starren Verhaltensweisen zu betrachten sei, die wir als "erlernt" und als "verstandesmäßig" bezeichnen oder aber, nach neuerem amerikanischen Muster, unter dem übergeordneten Begriff des "zweckgerichteten Verhaltens" zusammenfassen.

Diese Anschauungsweise geht im wesentlichen auf HERBERT SPENCER und C. LLOYD MORGAN zurück. Letzterer hat in seinem Buche "Instinkt und Erfahrung" sehr genau auseinandergesetzt, wie nach seiner Vorstellung verstandesmäßiges Verhalten durch die allmählich stärker werdende Einwirkung der Erfahrung auf ursprünglich rein instinktmäßige Abläufe zustande kommt. Von SPENCER stammt folgender, von seinen Anhängern

- - p. 290: - -

immer wieder zitierte Satz: "Die fortschreitende Komplikation der Instinkte, die, wie wir gesehen haben, eine Verminderung ihres rein automatischen Charakters mit sich bringt, bringt ebenso einen gleichzeitigen Beginn von Gedächtnis und Verstand mit sich."

Es ist nur ein folgerichtiges Weiterbauen auf diesen Anschauungen, wenn andere Autoren, wie TOLMAN, RÜSSEL, ALVERDES, bis zu einem gewissen Grade auch WHITMAN und CRAIG, die Möglichkeit einer scharfen Abgrenzung der Instinkthandlung von allen anderen Verhaltensweisen leugnen und die Instinkthandlung, und zwar auch jede Teilhandlung einer

¹ Insbesondere gilt dies für die hier wiederholt zu diskutierenden Anschauungen Prof. Dr. WALLACE CRAIGS. Der größte Teil vorliegender Arbeit verdankt seine Entstehung ausschließlich einem brieflichen Meinungsaustausch mit diesem Forscher.

längeren, instinktmäßigen Handlungskette, als ein "zweckgerichtetes" Verhalten auffassen. Diese Auffassung findet ihre schärfste Formulierung in der von ALVERDES aufgestellten Formel, $A = F(K, V)_t$, die besagen soll, jede tierische Handlung sei die Funktion eines konstanten und eines variablen Faktors.

An die SPENCER-LLOYD MORGANSche Schule schließt sich die Instinktlehre MCDUGALLS insofern an, als sie die Instinkthandlung ebenfalls als eine zweckgerichtete Verhaltensweise (purposive behavior) auffaßt. Sie zeichnet sich im übrigen durch die Annahme einer beschränkten Zahl, und zwar von ausgerechnet 13 übergeordneten Instinkten aus, die sich untergeordneter Instinkte gewissermaßen als Mittel zum Zweck bedienen. In diesem Mittel-Zweck-Verhältnis wird ein Beweis des zweckgerichteten Charakters der Instinkte gesehen. Diese Lehre hat in Amerika sehr Schule gemacht. Die Begriffe "first order drives" und "second order drives", die nach dem Unmodernwerden des Ausdruckes Instinkt in Amerika die ursprünglichen Bezeichnungen MCDUGALLS abgelöst haben, finden sich bei sehr vielen neueren englisch schreibenden Autoren.

Der SPENCER-LYOD MORGANSchen Lehre und allen auf ihr fußenden Anschauungen steht in schroffem Gegensatz die Auffassung der Instinkthandlung als *Kettenreflex* gegenüber. Als ihren Hauptvertreter dürfen wir H. E. ZIEGLER betrachten, der für die Instinkthandlung eine auf der Bahntheorie fußende, histologische Definition gibt. Die Kettenreflextheorie hat in physiologisch eingestellten Zoologenkreisen weite Verbreitung gefunden.

Die "Instinktlehre" der Behavioristen im engeren Sinne, als deren Hauptvertreter wir WATSON anführen wollen, brauche ich nur hier in der Einleitung zu streifen. Es bedarf der vollkommenen Unkenntnis tierischen Verhaltens, an der so viele amerikanische Laboratoriumsforscher krankten, um den Versuch zu rechtfertigen, schlechterdings alles tierische Verhalten als eine Zusammensetzung bedingter Reflexe zu erklären. Das Vorhandensein höher spezialisierter angeborener Bewegungskoordinationen wird von den Behavioristen rundweg und mit einer gewissen Leidenschaftlichkeit geleugnet. Da diese Leugnung in einem einfachen Mangel an Kenntnissen ihren Grund hat, kann ihre ausführliche Widerlegung als von vornherein unnötig gelten.

I. Die Spencer-Lloyd Morgansche Lehre.

Im wesentlichen will ich hier meine Kritik auf die beiden obenerwähnten Grundsätze der SPENCER-LYOD MORGANSchen Anschauung beschränken, also erstens auf den Satz von der Beeinflußbarkeit der Instinkthandlung durch die individuelle Erfahrung, zweitens auf den schon zitierten Satz von dem fließenden Übergang, der angeblich von den am höchsten differenzierten Instinkthandlungen zum erlernten und verständesmäßigen Handeln überleiten soll.

Der erste und vom Standpunkte unserer Forschungsprinzipien vielleicht am schwersten wiegende Einwand, den ich gegen die Annahme eines adaptiven Einflusses der

Erfahrung auf die Instinkthandlung vorzubringen habe, liegt darin, daß das Material an Beobachtungen, auf dem diese Anschauung sich aufbaut, nicht stichhaltig ist. Als typischen Fall einer adaptiven Modifikation einer Instinkthandlung durch "persönliche" Erfahrung führt MORGAN das Fliegenlernen junger Vögel an. Er vernachlässigt dabei die Möglichkeit, daß die vor unseren Augen sich abspielende Veränderung und Verbesserung der Koordinationen auf einen *Reifungsvorgang* zurückzuführen sein könnte. Nun kann aber die sich entwickelnde Instinkthandlung eines Jungtieres ebensogut *vor* wie *nach* Erreichung ihrer endgültigen Ausbildung in Funktion treten, ganz ebenso, wie ein Organ das kann. Die Entwicklung eines Organes und diejenige der instinktmäßigen Bewegungskoordinationen, die seinen Gebrauch bestimmen, muß durchaus nicht gleichzeitig erfolgen. Wenn die Entwicklung der Handlung der des Organes vorseilt, ist der Sachverhalt leicht zu durchschauen. So haben z. B. die Kücken aller Entenvögel unverhältnismäßig kleine und ganz unbrauchbare Flügel. Trotzdem ist bei ihnen schon in den ersten Lebenstagen eine Kampfreaktion auslösbar, bei der sie genau dieselben Bewegungskoordinationen zeigen wie die erwachsenen Tiere ihrer Art, die mit eingewinkelm Handgelenk auf den Feind losschlagen, den sie mit dem Schnabel gepackt haben und in der richtigen Schlagweite vor sich halten. Die angeborene Koordination dieser Bewegungen ist aber von vornherein auf die Körperabmessungen des erwachsenen Vogels eingestellt, und der Jungvogel hält daher seinen Gegner so weit von sich ab, daß gar keine Möglichkeit besteht, ihn mit den winzigen Flügelchen zu erreichen!

Wenn umgekehrt die Entwicklung des Organes *früher* beendet ist als die der zugehörigen Instinkthandlung, so sind die Zusammenhänge nicht so durchsichtig. Bei vielen Vögeln sind die Flügel der Jungen schon lange mechanisch funktionsfähig, ehe die Koordinationen der Flugbewegungen heranreifen. Wenn dann die Reifung der Koordinationen im Begriffe ist, die vorausgeeilte

-- p. 291: --

Entwicklung der Organe einzuholen, so sieht dieser Vorgang äußerlich ganz gleich aus wie ein Lernvorgang. Außer dem stets gleichen Endresultat gibt es kein äußeres Merkmal, das uns sagen könnte, daß hier ein Reifungsvorgang auf genau vorgeschriebener Bahn fortschreitet. Daher sind hier Experimente nötig. Der Amerikaner CARMICHAEL hat Embryonen von Amphibien dauernd narkotisiert gehalten, was ihre körperliche Entwicklung nicht hemmte, aber sämtliche Bewegungen vollständig unterdrückte. Als er sie in späten Entwicklungsstadien "erwachen" ließ, zeigte es sich, daß sich ihre Schwimmbewegungen von denen normaler Kontrolltiere, die diese Bewegungen seit vielen Tagen "geübt" hatten, in nichts unterschieden. Mein Schüler GROHMANN hat entsprechende Versuche mit jungen Haustauben ausgeführt, die er in ganz engen, röhrenförmigen Kisten aufzog, in denen die Tiere nicht einmal die Flügel öffnen konnten. Er nahm außerdem an normal aufwachsenden

Jungtauben eine Kurve auf, die er folgendermaßen konstruierte: Es wurden verschiedene, vom Taubenschlag verschieden weit entfernte und von den Jungtauben bei ihren ersten Ausflügen erfahrungsgemäß bevorzugte Sitzplätze herausgegriffen. Auf der Ordinate wurde dann die Entfernung des erreichten Sitzplatzes, auf der Abszisse das Alter der Taube in Tagen aufgetragen. Es ergab sich für die normal ausfliegenden Jungtiere eine recht konstante Kurve. Trotz der bei den eingesperrten Tieren nicht zu vermeidenden Muskelatrophie zeigten diese sämtlich *steiler* ansteigende Kurven als die Kontrolltiere. Die Kurven der letzteren wurden in ganz kurzer Zeit, oft schon innerhalb von Stunden erreicht, ja, in einem Grenzversuch, in dem das Versuchstier 27 Tage nach dem normalen Ausfliegdatum in der Kiste belassen wurde, flog es aus den Händen des Experimentators auf den weitest entfernten der registrierten Sitzplätze, lieferte also als Kurve eine vertikale Linie.

Durch diese Versuche von CARMICHAEL und GROHMANN erscheint für den jeweils untersuchten Entwicklungsvorgang ein Lernen mit Sicherheit ausgeschlossen. Wenn wir umgekehrt durch Ausschließen eines Reifungsvorganges das Vorhandensein eines Lernvorganges nachweisen wollten, bliebe uns zu diesem Behufe nur ein Kriterium: es müßte die Entwicklung der werdenden Koordinationen unter dem Einfluß verschiedenartiger Erfahrung in verschiedener Weise erfolgen. Wir kennen bisher im gesamten Tierreich kein Beispiel einer derartigen Beobachtung, erst recht nicht bezüglich des Fliegenlernens junger Vögel. Niemals hat sich der Flug eines im Zimmer aufwachsenden Jungvogels in dem Sinne anders entwickelt als in der Freiheit, daß bestimmte Koordinationen in Anpassung an die gegebenen räumlichen Verhältnisse sich anders entwickelt hätten als in der Freiheit. Eine solche Anpassung wäre es z. B., wenn ein junger Wanderfalke im beschränkten Raum die Koordinationen des hier notwendigen Rüttelfluges besser ausbilden würde als im Freileben. Dergleichen findet man nie.

Ein anderes Beispiel angeblicher adaptiver Modifikation der Instinkthandlung durch persönliche Erfahrung, das schon von ALTUM als unrichtig hingestellt wurde und dennoch in der Literatur hartnäckig wiederkehrt, ist die Angabe, daß ältere, erfahrene Vögel bessere Nester bauen als junge. Sie ist auf einer mißdeuteten Gefangenschaftsbeobachtung aufgebaut. Gefangene Vögel zeigen häufig mit zunehmendem Alter, besonders nach Ablauf einer Brunstperiode, eine wesentliche Besserung ihres Allgemeinbefindens. Nun kommt es aber schon bei geringsten Graden körperlicher Minderwertigkeit sehr leicht zu *Ausfallserscheinungen* auf dem Gebiete der feineren Instinkthandlungen, wie eben auch derer des Nestbauens, und diese Ausfallserscheinungen gehen dann mit der beschriebenen Besserung des Körperzustandes wieder zurück. Darauf, und nicht auf persönlicher Erfahrung, beruht es, daß bei gefangenen Vögeln sehr oft die erste Brut mißlingt, spätere aber vollen Erfolg haben. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung brachten mir drei Gimpelpaare, die ich als junger Student hielt. Im ersten Jahre lebten zwei dieser Paare in einem großen Flugkäfig, das dritte bei einem Freund im Zimmerkäfig. Die erstgenannten Paare bauten sehr minderwertige Nester, die beide noch vor dem Schlüpfen der Jungen durch

Abstürzen verunglückten, während das Paar im Zimmerkäfig überhaupt nicht baute, obwohl die Tiere zur Paarung schritten. Im nächsten Jahre bewohnten alle drei Paare den erwähnten Freilandflugkäfig und bauten alle drei ganz gleiche und tadellose, artgemäße Nester. Ich wußte auch gar nicht mehr, welche Vögel diejenigen waren, die zum erstenmal bauten. Ich wage getrost die Behauptung, daß alle bekanntgewordenen Fälle, in denen das bessere Bauen älterer Vögel angegeben wurde, auf derselben Erscheinung beruhen.

Diese beiden und einige wenige andere, ebenso angreifbare Beispiele für die Beeinflußbarkeit der Instinkthandlung durch die Erfahrung werden nun fast stets in einer Weise angeführt, die geeignet ist, den Anschein zu erwecken, es könne der sie anführende Autor nach Belieben unzählige weitere vorbringen. Wenn man aber durch das hartnäckige Wiederkehren immer derselben, nur zu wohlbekanntem Beispiele mißtrauisch wird und nun Literatur und eigene Erfahrung nach weiteren und diesmal stichhaltigen Beobachtungsbeispielen durchpflügt, bleibt dieses Suchen gänzlich erfolglos.

Es bedarf einer gewissen Kenntnis der Veränderlichkeit der Instinkthandlung und der Gesetze, welche diese Veränderlichkeit beherrschen, wenn man der Gefahr entgehen will, Erscheinungen als Folgen der Erfahrung und Ausflüsse einer durch sie bewirkten Anpassung zu werten, die in Wirklichkeit durch ganz andere Faktoren hervorgerufen sind. Ich muß daher diese Erscheinungen hier kurz besprechen.

- - p. 292: - -

Erstens verfügen sehr viele Instinkthandlungen, und zwar besonders die einfachsten unter ihnen, wie z. B. die Koordinationen des Gehens, über eine beträchtliche Fähigkeit zu Regulationen. Regulative Plastizität muß aber keineswegs mit Lernen und Erfahrung zusammenhängen. Sie kommt vielen Organen in durchaus analoger Weise zu, und zwar auch hier wieder besonders den *wenig differenzierten* unter ihnen. Die Versuche, die BETHE über die Regulationsfähigkeit der Gehbewegungen der verschiedensten Tiere angestellt hat, haben gezeigt, daß die Regulationen in allen Fällen, in denen sie überhaupt zustande kamen, *sofort* nach dem Eingriff fertig da waren, also nicht etwa erst durch den Einfluß der Erfahrung herbeigeführt wurden. BETHE gebraucht für die von ihm festgestellte Regulationsfähigkeit wiederholt den Ausdruck "Plastizität". An sich wäre gegen ihn nichts einzuwenden, nur haben MORGAN, ALVERDES u. a. unter ihm die Möglichkeit adaptiver Veränderung der Instinkthandlung durch Erfahrung verstanden, und gerade das Bestehen dieser Möglichkeit ist durch die Versuche BETHES durchaus nicht wahrscheinlicher geworden. Eines seiner Ergebnisse spricht sogar eindeutig *gegen* diese Annahme: Ein Hund, dem die beiden Nervi ischiadici übers Kreuz miteinander vernäht worden waren, zeigte nach Wiederherstellung ihrer Leistungsfähigkeit eine vollständig normale Koordination der Gangbewegungen. Bezüglich der Sensibilität hingegen erfolgte insofern keine Regulation, als das Tier dauernd

auf Schmerzreize, die an einem Hinterbein gesetzt wurden, mit dem anderen reagierte. Das Auftreten der Regulation auf dem motorischen Gebiete, verbunden mit ihrem Ausbleiben auf dem sensiblen, ist der klarste Beweis dafür, daß die Erfahrung beim Zustandekommen der motorischen Regulation keine Rolle spielt. Hätte sie das getan, so hätte sie diesen Hund ja gerade das Falsche gelehrt.

Eine zweite Erscheinung, die oft irrtümlich mit einem regulativen Einfluß der Erfahrung in Zusammenhang gebracht wird, ist die folgende: Es kann Vorausgegangenes, wenn man will, also Erfahrung im weitesten Sinne, maßgebend dafür sein, *mit welcher Intensität* eine bestimmte Reaktion auf einen Reiz von gegebener Stärke anspricht, ja sogar dafür, welche Reaktion überhaupt durch einen bestimmten Reiz ausgelöst wird.

Wenden wir uns zunächst den Intensitätsverschiedenheiten im Ablauf der Instinkthandlungen zu. Es ist festzustellen, daß für die Instinkthandlung sozusagen das Gegenteil eines Alles-oder-nichts-Gesetzes Gültigkeit hat. So gut wie alle Instinkthandlungen einer Tierart machen sich im Benehmen des Individuums schon bei ganz geringer Reaktionsintensität als *schwache Andeutungen* der betreffenden Handlungskette bemerkbar; diese Andeutungen sagen dem kundigen Beobachter, in welcher Richtung nach Erreichen der nötigen Reaktionsintensität die Handlungen des Tieres erfolgen werden. Da sie uns also sozusagen die "Intentionen" des Tieres verraten, werden solche Handlungsinitien häufig als Intensionsbewegungen bezeichnet. Wenn wir davon absehen, daß bei bestimmten sozialen Tierformen die Intensionsbewegungen als stimmungübertragende "Verständigungsmittel" eine sekundäre Bedeutung für die Arterhaltung erlangt haben, so müssen wir sagen, daß sie weit davon entfernt sind, im Sinne der Arterhaltung irgendwelche Werte zu schaffen. Auch in dem gerade erwähnten Spezialfall leisten sie nichts in jener Richtung, in der die arterhaltend wirksame Funktion der voll ausgebildeten Reaktion liegt. Zwischen kaum angedeuteten, nur dem Kenner der betreffenden Verhaltensweise überhaupt sichtbaren Intensionsbewegungen und dem vollen, den arterhaltenden Sinn der Reaktion erfüllenden Abläufe gibt es nun *sämtliche überhaupt denkbaren Übergänge*. Ein im Vorfrühling im Geäst sitzender Nachtreier zeigt dem Kundigen das Erwachen seiner zum diesjährigen Fortpflanzungszyklus gehörigen Reaktionen dadurch an, daß er aus tiefster Ruhe ziemlich unvermittelt in offensichtliche Erregung gerät, sich vorbeugt, einen nahen Zweig mit dem Schnabel faßt, ein einziges Mal die Koordination der Einbaubewegungen vollführt, um im nächsten Augenblick "befriedigt" in die vorherige Ruhe zurück zu verfallen. Wenn wir noch schärfer beobachten, werden wir vielleicht im nächsten Jahr die ersten Orimente von Nestbauhandlungen noch früher erkennen, wir werden etwa ein vorübergehendes Fixieren eines Zweiges, verbunden mit einer Andeutung der später im Neste oft angenommenen vorgebeugten Haltung in diesem Sinne verstehen lernen. Aus solchen Orimenten entwickelt sich dann im Laufe von Tagen und Wochen der vollständige, zur Entstehung eines Nestes führende Ablauf der Bauhandlungen in einem durchaus fließenden Übergange.

Das Auftreten von solchen Intensitätsskalen ist für die Frage nach einem

Zweckbewußtsein des Tieres bedeutungsvoll. Erstens spricht die Tatsache, daß sich das Tier mit der unvollständigen, keinerlei biologischen Sinn erfüllenden Handlungsfolge ganz ebenso zufrieden gibt wie mit der ihr biologisches Ziel erreichenden, vollständigen Handlungskette, sehr deutlich dafür, daß dieses Ziel nicht der die Handlungen des Tieres unmittelbar bestimmende Faktor ist und nicht mit einem dem Tiere als Subjekt gegebenen Zweck gleichgesetzt werden darf. Besonders deutlich wird dies dann, wenn bei etwas höherer, zur Erreichung der Vollständigkeit aber doch noch unzureichender Reaktionsintensität das Tier die Handlung *ganz knapp* vor Erreichung des biologischen Zieles abbricht. In der Gefangenschaft sind solche sinnlosen, unvollständig bleibenden Instinkthandlungen bei manchen Tieren viel häufiger als voll ausgebildete, was in dem Auftreten der schon erwähnten Ausfälle bei gesundheitlicher Minderwertigkeit seine Ursache hat. Solche Unvollständigkeiten und Sinnlosigkeiten sind es auch, was uns in der

- - p. 293: - -

Praxis der Tierbeobachtungen am häufigsten auf den instinktmäßigen Charakter einer Handlung aufmerksam macht. Man kann auch dem Fernerstehenden kaum einen anderen, so überzeugenden Eindruck von dem Fehlen jeglicher Zweckvorstellung bei dem eine Instinkthandlung ausführenden Tiere verschaffen wie durch die Beobachtung dieser unvollständig bleibenden Abläufe. Bei der Beobachtung des oben als Beispiel herangezogenen Nachtträhers wird einem ganz unmittelbar klar, daß der Vogel keinerlei noch so dunkles Bedürfnis nach dem biologischen Erfolg seiner Handlung, in unserem Falle also nach einem Neste, hat, sondern nur nach dem *Ablaufenlassen der betreffenden Reaktion*, und dieses Bedürfnis ist eben bei der gegenwärtigen geringen Intensitätsstufe durch ein einmaliges Zweigschütteln befriedigt.

Es ist schwer zu verstehen, daß angesichts dieser Tatsachen immer noch von vielen Autoren der dem Tiere gegebene Handlungszweck mit dem biologischen, d. h. arterhaltenden Sinn der instinktmäßig angeborenen Verhaltensweise in Zusammenhang gebracht, ja geradezu mit ihm gleichgesetzt wird. Noch unverständlicher ist es mir, wenn ein Autor wie RUSSEL in einem erst 1934 erschienenen Buche von der Instinkthandlung sagt: "Sie wird fortgesetzt, bis entweder das Ziel erreicht oder das Tier erschöpft ist" (Übers.). Genau das Gegenteil ist richtig, was übrigens gerade von englischer Seite schon vor langer Zeit hervorgehoben und in seiner Tragweite richtig eingeschätzt wurde: ELIOT HOWARD hat die aus Mangel an Intensität unvollständig bleibende Instinkthandlung zum Gegenstand gründlichsten Studiums gemacht und die hier vertretene Anschauung mit einer großen Zahl von Beobachtungsbeispielen belegt, die durchweg in freier Wildbahn gesammelt wurden.

Sämtliche Intensitätsverschiedenheiten im Ablaufe von Instinkthandlungen sind für unsere Frage nach dem Einfluß der Erfahrung von großer Bedeutung, weil, wie wir schon

angedeutet haben, die Intensität eines Ablaufes durch Vorgegangenes bestimmt werden kann. Bei mehrmaligem Einwirken einer in sich gleichbleibenden Reizsituation kann die Reaktionsintensität eines Ablaufes ebensowohl durch Ermüdung oder durch Gewöhnung an den Reiz herabgesetzt als auch in anderen Fällen durch eine Summation der Reize erhöht werden.

Die Veränderung der Intensität instinktmäßiger Reaktionen durch Ermüdung und durch Gewöhnung an den Reiz liefert uns vollständige, sprunglose Stufenreihen von Reaktionsintensitäten. Bei allmählicher Summation der Reize reagiert das Tier meist ähnlich wie bei ihrem allmählichen Stärkerwerden. Es kommt zu ähnlichen Erscheinungen wie bei einem Einschleichen des Reizes, d. h. es ist bei schließlichem Überschwelligwerden der allmählich erfolgenden Reizsteigerung ein sprunghaftes Anwachsen der Reaktionsintensität zu verzeichnen. Daher sind es vor allem die durch Gewöhnung an den Reiz zustande kommenden vollständigen und lückenlosen Intensitätsreihen, die uns den Nachweis der Zusammengehörigkeit der verschiedenen Intensitätsstufen einer Reaktion ermöglichen. Die Erscheinungsformen einer Reaktion, die zwei weiter auseinander liegenden Intensitätsstufen entsprechen, können ja sehr verschieden aussehen. Erst das Vorhandensein sämtlicher Übergänge und damit die Unmöglichkeit, sie voneinander abzugrenzen, zwingt uns zu ihrer Zusammenfassung.

Ein allgemein bekanntes Beispiel von allmählichem Absinken der Reaktionsintensität durch Reizgewöhnung betrifft die Fluchtreaktionen zahm werdender wilder Tiere. Die Reize, die dadurch gesetzt werden, daß sich der Mensch dem Tiere bis zur Unterschreitung einer bestimmten Entfernung nähert, werden immer weniger intensiv beantwortet, bis schließlich an Stelle der ursprünglichen, ungestümen Fluchtbewegungen nur mehr ein leises Sichern oder schließlich überhaupt keine Reaktion mehr zur Auslösung kommt.

Mit der Tatsache, daß ein Reiz, der mehrmals geboten wird, objektiv derselbe bleibt, ist keineswegs gesagt, daß die verschiedenen, ihn beantwortenden Verhaltensweisen bloße Intensitätsstufen einer und derselben Instinkthandlung sein müssen. Das Tier verhält sich im Laufe der Reizgewöhnung ganz genau so, als wäre es die Intensität der Reizung, die abnimmt. Derselbe Reiz kann auf diese Weise *verschiedene* Reaktionen auslösen, die verschieden starken Reizen zugeordnet sind. Dadurch kann der Fall eintreten, daß nach allmählicher Abnahme der Intensität einer Reaktion ein plötzliches Umschlagen in eine andere zur Beobachtung kommt. So flieht z. B. ein wildes Schwanenpaar bei Annäherung eines Menschen an sein Nest. Beim allmählichen Zahmwerden sinkt die Intensität dieser Fluchtreaktion, bis sie schließlich der Reaktion der Verteidigung des Nestes, der sie bisher den Weg versperrte, Platz macht. Wir sehen dann einen plötzlichen Umschlag von wenig intensiven Fluchthandlungen in hochintensive Kampfreaktionen. Die Tiere verhalten sich dabei nicht nur so, als würden die empfangenen Reizintensitäten kleiner, sondern buchstäblich so, als würde der die Reize setzende Mensch kleiner: Sie bringen auf eine objektiv gleichbleibende Situation zuerst jene Reaktion, die sie im Freileben einem Menschen

oder etwa einem Wolf gegenüber in Anwendung bringen würden, dann aber jene, mit der sie als wild lebende Tiere die Annäherung eines Wiesels, einer Krähe oder höchstens eines Fuchses beantwortet hätten.

In allen diesen Fällen wird nun tatsächlich der Ablauf einer Instinkthandlung durch die individuelle Erfahrung beeinflusst. Diese kann bestimmen, mit welcher Intensität die instinktmäßige Reaktion abläuft, ja sie kann sogar maßgebend dafür sein, *welche* Reaktion durch einen bestimmten Reiz ausgelöst wird. In Einzelfällen mag diese Art der Beeinflussung sogar den Charakter des Adaptiven

- - p. 294: - -

tragen; dennoch müssen wir hier noch einmal betonen, daß das, worauf die SPENCER-LLOYD MORGANSche Denkrichtung ihre Theorien aufbaut, nämlich die adaptive Veränderung einer Handlung durch Dazulernen, niemals gefunden wurde. Es kommt niemals zu einer *neuen*, nicht in genau dieser Kombination von Bewegungen erblich festgelegten und vorherbestimmten Handlungsweise. Die in absteigender Reihe viele Wochen hindurch aufeinanderfolgenden Intensitätsstufen der Fluchtreaktion bei dem als Beispiel herangezogenen, allmählich zahm werdenden Tier enthält keine einzige Bewegungskombination, die nicht einer bestimmten Intensitätsstufe der Reaktion fest zugeordnet ist und durch einen bestimmten, stärkeren oder schwächeren Fluchtreiz *jederzeit*, also ohne Vorausgehen irgendwelcher Erfahrungen, auszulösen wäre. Die den einzelnen Intensitätsstufen entsprechenden Reaktionen bleiben sich selbst mit wahrhaft photographischer Treue gleich, unabhängig von den historischen Momenten ihrer Auslösung.

Entsprechendes gilt auch für den Fall, daß zwei verschiedene Instinkthandlungen durch einen objektiv gleichbleibenden Reiz zur Auslösung kommen. Auch hier kommt keine Kombination von Bewegungen vor, die nicht in haargenau gleicher Weise durch einen entsprechend gewählten Reiz *jederzeit* auslösbar wäre, wie wir an dem Beispiele des Schwanenpaares gezeigt haben.

Ein weiterer Einwand gegen die SPENCER-LLOYD MORGANSche Lehre hängt mit der weiten Fassung des von ihr vertretenen Instinktbegriffes zusammen. Sie läßt nämlich eine ganz bestimmte Erscheinung unberücksichtigt, die uns zu einem analytischen Vordringen zwingt, das eine engere Fassung des Begriffes der Instinkthandlung zur unumgänglichen Folge hat. Die Kenntnis dieser Erscheinung verdanken wir einer sorgfältigen Beobachtung der sich entwickelnden Instinkthandlungen von jungen Tieren, insbesondere von Vögeln.

Es ist eine Eigentümlichkeit sehr vieler Verhaltensweisen höherer Tiere, daß in einer funktionell einheitlichen, d. h. auf ein einheitliches, arterhaltendes Ziel gerichteten Handlungskette *instinktmäßig angeborene und individuell erworbene Glieder unvermittelt*

aufeinander folgen. Ich habe diese Erscheinung als Instinkt-Dressurverschränkung bezeichnet und betont, daß ähnliche Verschränkungen zwischen Instinkthandlung und einsichtigem Verhalten vorkommen. Hier, wo es sich um die Frage nach dem Einfluß der Erfahrung handelt, haben wir uns zunächst mit der Instinkt-Dressurverschränkung zu beschäftigen. Das Wesen einer solchen Verschränkung liegt darin, daß in dem Ablauf einer im übrigen instinktmäßig angeborenen Handlungskette an einer bestimmten, ebenfalls ererbtermaßen festliegenden Stelle eine Dressurhandlung eingeschaltet ist, die von jedem Individuum im Laufe seiner ontogenetischen Entwicklung erworben werden muß. Die angeborene Handlungskette besitzt in einem solchen Falle eine *Lücke*, in die statt einer angeborenen Instinkthandlung eine "*Fähigkeit zum Erwerben*" eingeschaltet ist. Diese Fähigkeit kann sehr spezifischer Natur sein und sich deutlich auf eine ganz bestimmte Veränderlichkeit des Lebensraumes beziehen, ja geradezu eine Anpassung an eine derartige Unbeständigkeit darstellen; ich erinnere an die Dressurfähigkeit von Bienen, die, wie v. FRISCH zeigen konnte, eine Anpassung an das Blühen verschiedener Pflanzen genannt werden kann.

Die Ausfüllung der Lücken, die in angeborenen Handlungsketten für das zu Erwerbende ausgespart sind, findet begreiflicherweise nur unter bestimmten, im Freileben der Art erfüllten Bedingungen in einer Weise statt, die die Verschränkung zu einer biologisch sinnvollen funktionellen Einheit werden läßt. Unter den Bedingungen der Gefangenschaft kommen auch ohne absichtliche experimentelle Einwirkung oft Störungen und Ausfälle des Erwerbens zur Beobachtung. Diese waren es auch, die uns auf das Vorhandensein von zwei fundamental verschiedenen Komponenten in funktionell einheitlichen Verhaltensweisen aufmerksam gemacht haben.

Ein Beispiel einer Instinkt-Dressurverschränkung bilden die Reaktionen des Herbeitragens und Verbauens von Niststoffen bei Rabenvögeln. Bei Kolkraben und ganz ebenso bei Dohlen tritt als erste Teilhandlung der verwickelten Handlungsfolgen des Nestbauens folgende Reaktion auf: Die Tiere beginnen alle möglichen Gegenstände im Schnabel zu tragen, und zwar sie fliegend auf größere Entfernung mit sich zu schleppen. Dieses Tragen verschiedener Gegenstände ist bei den Rabenvögeln zunächst eine durchaus selbständige und von weiteren Bauhandlungen unabhängige Reaktion. Es zeigt sich auch, solange sie allein den Vogel beherrscht, keinerlei Bevorzugung solcher Stoffe, die zum Nestbau geeignet sind. Kolkraben wie Dohlen trugen zuerst meist abgebrochene Stücke von Dachziegeln, die ihnen an ihrem Aufenthaltsorte auf dem Dache unseres Hauses am häufigsten unterkamen. Dabei standen den Tieren aber sehr wohl zum Bauen geeignete Aststücke am gleichen Orte zur Verfügung. Eine Bevorzugung dieser letzteren trat erst dann ein, als sich eine weitere, zum Nestbau gehörige Instinkthandlung einstellte, nämlich jene eigentümliche seitlich schiebende Zitterbewegung, mit der die meisten Vögel das Reis am Nestorte zu befestigen trachten. Bei dieser Gelegenheit findet gleichzeitig eine Ortsdressur statt, die wir hier der Übersichtlichkeit halber außer Betracht lassen wollen. Der Bewegungskoordination des seitlichen Schiebens fügen sich aber nur jene Stoffe, für welche

diese Verbaubewegung in der Phylogenese ausgebildet wurde, nämlich Äste, Halme u. dgl. Die Reaktion läuft so lange weiter, bis entweder die Handlung im Sande verläuft, was zu Beginn des Nestbauens fast die Regel ist, oder bis der zu

-- p. 295: --

verbaute Gegenstand irgendwo festhakt und dem zitternden Schieben einen gewissen Widerstand entgegensetzt, woraufhin er losgelassen wird. Dieses Ende der Reaktion wird von dem Tiere offenbar als eine Befriedigung empfunden, und da es nur nach dem Herbeitragen von brauchbaren Neststoffen eintritt, *lernen* es die Tiere überraschend schnell, die biologisch "richtigen" Stoffe schon bei der Tragreaktion zu bevorzugen.

Bei der Beobachtung eines derartigen Verhaltens wird niemand, der je das Entstehen einer absichtlich vom Menschen erzeugten Dressur mit angesehen hat, sich der Einsicht verschließen können, daß es sich hier um einen durchaus gleichartigen Vorgang handelt. Bei der vom Menschen gesetzten Dressur ist es nun erfahrungsgemäß nötig, daß Reize bestimmter Art auf das Tier einwirken, die auch von jenen Autoren, die jede subjektivierende Ausdruckweise zu vermeiden trachten, als "Lohn-" oder "Straf-"reize bezeichnet werden. Das Verhalten der Tiere beim Erwerben des Dressuranteiles einer Verschränkung zwingt uns die Frage auf, welche Faktoren denn in einem solchen Falle als Lohn oder Strafe wirksam seien.

Es hat WALLACK CRAIG in seiner Arbeit: "Appetites and aversion as constituents of instincts" als erster darauf hingewiesen, daß das Tier die Ausführungen seiner Instinkthandlungen durch ein Verhalten herbeiführt oder herbeizuführen "trachtet", das wir als *zweckgerichtetes Verhalten* bezeichnen. Unter dieser Bezeichnung verstehen wir mit TOLMAN alle jene Verhaltensweisen, welche *unter Beibehaltung eines gleichbleibenden Zieles adaptive Veränderlichkeit zeigen*. Diese objektive Definition des Zweckes ist uns zur Trennung der Dressur- und Verstandeshandlung von der Instinkthandlung ungeheuer wertvoll, gibt sie uns doch einen übergeordneten Begriff, der alle nicht-instinktmäßigen Verhaltensweisen in sich schließt. Es muß aber gleich hier gesagt werden, daß weder CRAIG noch TOLMAN eine Trennung in diesem Sinne vornehmen. Vielmehr fassen sie, wie schon aus dem Titel der CRAIGschen Arbeit hervorgeht, jenes zweckgerichtete Verhalten, durch welches das Tier in die zur Auslösung seiner Instinkthandlung nötige Reizsituation zu kommen trachtet, als einen *Bestandteil* der Instinkthandlung auf, während wir es als *etwas fundamental von ihr Verschiedenes* von ihr abtrennen.

Abgesehen von dieser Verschiedenheit der Begriffsbildung muß festgestellt werden, daß die bloße Tatsache der Instinkt-Dressurverschränkung in ganz ausgezeichneter Weise für die allgemeine Richtigkeit des CRAIGschen Ansatzes spricht. Man kann sich wirklich keinen klareren Beweis für das Angestrebttwerden der Instinktausübung vorstellen, als die Tatsache, daß der "Appetit" nach einer Instinkthandlung imstande ist, das Tier ebenso auf eine

bestimmte, nicht angeborene Verhaltensweise zu dressieren, wie der Appetit nach einem Fleischstückchen einen Zirkuslöwen auf eine solche zu dressieren vermag! Die Aussage, daß ein Tier "Appetit" nach einer Instinkthandlung bzw. der sie zur Auslösung bringenden Reizsituation hat, trifft zwar in vielen Fällen den Nagel glänzend auf den Kopf; trotzdem möchte ich doch wegen der engeren Bedeutung, die das Wort Appetit im Deutschen hat, CRAIGS Ausdruck "appetitive behavior" mit "Appetenzverhalten" übersetzen. Diesen Ausdruck werden wir im folgenden als synonym mit "zweckgerichtetem Verhalten" gebrauchen.

Die Nötigung, das Appetenzverhalten als etwas Andersartiges von der Instinkthandlung abzutrennen, entnehme ich der Tatsache der Verschränkungen. Wir haben die Möglichkeit und damit die Verpflichtung, funktionell einheitliche Verhaltensweisen einerseits in solche Teile zu zerlegen, die zweckgerichtet und durch Erfahrung veränderlich sind, und andererseits in solche, die das nicht sind, sondern allen Individuen einer Art in durchaus gleicher Weise ererbtermaßen zu eigen sind wie körperliche Organe. Wir haben keine Möglichkeit, das Verhalten, durch welches der junge Neuntöter die Kenntnis des Dornes erwirbt, von einem Dressurvorgang zu unterscheiden. Wenn wir nun finden, daß sich in einer bestimmten, bisher von uns als "Instinkthandlung" betrachteten Verhaltensweise dieser Vorgang immer *an derselben Stelle* eingeschaltet findet, die übrige Verhaltensweise unbeeinflussbar bleibt, so wäre es doch durch nichts gerechtfertigt, den Begriff der Instinkthandlung so zu erweitern, daß die unwiderruflich als solche erkannte Dressurhandlung auch noch mit einbegriffen wird. Zweifellos ist nun das Dressurverhalten nicht der einzige Typus zweckgerichteten Verhaltens, der sich in Verschränkungen mit Instinkthandlungen vorfindet.

Es war CHARLES OTIS WHITMAN, der schon 1898 gesagt hat: "Es mag Mischungen und alle nur möglichen Arten gegenseitiger Beeinflussung von Gewohnheit und Instinkt geben, und diese mögen von großer theoretischer Tragweite sein, sie ermangeln aber genauer Bestimmbarkeit und sind deshalb gefährliche Grundlagen für Theorien. Jede Theorie des Instinktes müßte sich selbstverständlich in erster Linie um die *reine Instinkthandlung* kümmern." (Übers.) Meiner Meinung nach krankten nun alle Autoren, die eine Einsicht des Tieres in den Zweck der Instinkthandlung und an einen adaptiven Einfluß der Erfahrung auf die Instinkthandlung glauben, gerade daran, daß sie unanalyisierte Verschränkungen, also "Mischungen" zur gefährlichen Grundlage ihrer Theorien gewählt haben. So kommt es, daß der Instinkthandlung alle Eigenschaften der mit ihr verschränkten erlernten und einsichtigen Verhaltensweisen zugeschrieben werden, Eigenschaften, die ihrem Wesen nicht nur fremd, sondern geradezu entgegengesetzt sind.

Wir sind stets zu dem Versuch verpflichtet, die Analyse so weit zu treiben, wie wir irgend können, und ich glaube, auf der Tatsache der Verschränkungen

eine Arbeitshypothese aufbauen zu müssen. Ich glaube, die Vermutung zur Arbeitshypothese erheben zu müssen, daß auch jene hochkomplizierten Verhaltensweisen von höheren Tieren und vom Menschen, die zwar "auf instinktiver Basis aufgebaut" sind, aber doch Verstandesmäßiges und durch Lernen Beeinflußbares in sich schließen, als Verschränkungen aufgefaßt werden müssen. Wenn auch diese verwickelt aufgebauten Handlungsfolgen den wenigen uns zur Verfügung stehenden Untersuchungsmethoden trotzen und vielleicht immer trotzen werden, so ist das kein Grund, die begriffliche Trennung der beiden Komponenten nicht streng durchzuführen. Nur durch eine solche Trennung kann weiterem analytischem Vorgehen der Weg offengehalten werden. Das begriffliche Auseinanderhalten der Komponenten deshalb abzulehnen, weil es tierische und menschliche Verhaltensweisen gibt, in denen sie nicht klar zu trennen sind, käme so ungefähr dem Versuche gleich, die Begriffe der Keimblätter deshalb verlassen zu wollen, weil es einheitlich funktionierende Organe gibt, bei denen es im ausgebildeten Zustande nicht mehr möglich ist festzustellen, welche Zellen aus einem bestimmten Keimblatt stammen. Es wurde der von mir vorgeschlagenen Trennung vorgeworfen, daß sie "atomistisch" und mit moderner biologischer Ganzheitsbetrachtung nicht vereinbar sei. Dieser Vorwurf ist genau so ungerechtfertigt, wie die Behauptung, es sei der Ganzheitsbetrachtung abträglich, an der Haut Cutis und Epidermis zu unterscheiden. So wenig die Tatsache, daß an der funktionellen Einheit eines Organes so gut wie immer mehr als ein Keimblatt teilhat, ein Gegenargument gegen die Aufstellung der Begriffe der Keimblätter abgeben kann, so wenig darf uns die Tatsache irremachen, daß an einer funktionell einheitlichen Handlungsfolge eines höheren Tieres in den allermeisten Fällen Instinkt, Dressur *und* Einsicht in Form einer Verschränkung beteiligt sind. Für unser weiteres analytisches Vorgehen bei der Erforschung der tierischen und menschlichen Handlung sind in erster Linie jene Verhaltensweisen aufschlußreich, an denen wir eine dieser drei Komponenten *rein* darstellen können, wie WHITMAN es fordert. Den Instinktforscher müssen also zunächst die reinen Instinkthandlungen und die einfachsten, am leichtesten zu überblickenden Fälle von Verschränkungen interessieren.

Wir müssen uns voll bewußt werden, um wieviel enger die neue Fassung des Instinktbegriffes ist, zu der uns das Ausschließen der in Verschränkungen enthaltenen zweckgerichteten Verhaltensweisen zwingt. Sehr viele Verhaltensweisen, die in tierischen Handlungsketten eine Rolle spielen und in Verschränkungen mit Instinkthandlungen auftreten, sind jene *richtunggebenden Bewegungen*, die das Tier nach einem bestimmten Ziel im Räume hin oder von ihm weg orientieren. Die das Tier im Raum orientierende Wendung kann prinzipiell keine instinktmäßig angeborene Handlung sein, da sie selbstverständlich in der speziellen Form des Einzelfalles nicht koordinationsmäßig festgelegt sein kann. Die richtunggebende Wendung ist die primitivste und im System am weitesten hinabreichende Form nicht instinktmäßigen Verhaltens. Sie stellt die phylogenetische Wurzel alles

Appetenzverhaltens dar. Wir sind gewohnt, in bestimmten, besonders einfach liegenden Fällen die richtunggebende Wendung als Taxis zu bezeichnen, müssen uns aber klar darüber sein, daß eine scharfe Abgrenzung dieses Verhaltens vom einsichtigen Verhalten nicht gelingt. Wenn ein Frosch auf eine Fliege mit einer richtunggebenden Wendung reagiert, indem er zuerst seine Augen und dann durch entsprechende kleine Schrittbewegungen der Eüße auch seinen Körper symmetrisch zu dieser Fliege orientiert, so können wir ganz sicher die Augenbewegung und vielleicht auch die Körperwendung in der Ausdrucksweise der Taxienlehre sehr wohl beschreiben. Wir können sein Verhalten aber nicht von einem durch die einfachste Form der Einsicht beherrschten Verhalten unterscheiden. Bei Betrachtung der ununterbrochenen Formenreihe entsprechender Verhaltensweisen, die sich in stufenloser Folge von Protozoen bis zum Menschen erstreckt, müssen wir feststellen, daß wir zwischen Taxis und einem durch einfachste Einsicht geleiteten Verhalten nicht unterscheiden können, wobei sich die Einsicht im Falle unseres Frosches vermenschlichend gesprochen auf die Erkenntnis beschränken würde: "Dort sitzt die Fliege."

Wir müssen die richtunggebende Wendung und damit auch die Taxis im engsten Sinne als prinzipiell zweckgerichtete Verhaltensweise auffassen, schon weil sie in typischer Weise die von TOLMAN geforderte Veränderlichkeit unter Beibehaltung des gleichbleibenden Zieles zeigt. Dabei ist das Ziel, der dem Tiere als Subjekt gegebene "Zweck", wie immer die Erreichung der zur Auslösung einer Instinkthandlung nötigen Reizsituation, die in unserem Beispiel vom Frosch mit der symmetrischen Einstellung zur Beute bereits gegeben ist.

Eine sehr bedeutsame Rolle spielt bei sehr vielen Verschränkungen die instinktmäßig angeborene Bereitschaft, auf eine ganz bestimmte Reizkombination anzusprechen. Bestimmte Kombinationen von Reizen stellen oft sehr spezifisch wirkende *Schlüssel* zu bestimmten Reaktionen dar; diese Reaktionen können dann auch durch sehr ähnliche Reizkombinationen nicht ausgelöst werden. Es besteht also zu bestimmten Schlüsselreizen ein rezeptorisches Korrelat, das etwa nach Art eines Kombinationsschlusses nur auf ganz bestimmte Zusammenstellungen von Reizeinwirkungen anspricht und damit die Instinkthandlung in Gang bringt. Ich habe derartige rezeptorische Korrelate an anderer Stelle als "angeborene Auslöse-Schematen" bezeichnet.

Eine besondere Bedeutung erlangen die angeborenen Auslöse-Schematen bei jenen Instinkthandlungen, die den Artgenossen zum Objekte

-- p. 297: --

haben. In diesem Spezialfalle besteht die Möglichkeit, daß bei einer Tierform parallel mit der höheren Differenzierung angeborener Auslöse-Schematen eine entsprechende Entwicklung und Spezialisierung besonderer Instinkthandlungen und Organe einhergeht, deren alleinige biologische Bedeutung in der Auslösung von sozialen Instinkthandlungen im weitesten Sinne

besteht. Auslösende Instinkthandlungen und die sie unterstützenden Farben und Strukturen habe ich kurz als "Auslöser" bezeichnet. Komplizierte Systeme von Auslösern und angeborenen Schematen bilden bei vielen Tieren, insbesondere bei Vögeln, die Grundlage der gesamten Soziologie und leisten Gewähr für die einheitliche und biologisch sinnvolle Behandlung des Geschlechtspartners, des Jungen, kurz jedes Artgenossen.

Angeborene Auslöse-Schematen spielen nun oft auch in den Verschränkungen eine große Rolle. Eine Verschränkung kann ebensogut mit dem Ansprechen eines Schemas ihren Anfang nehmen und im folgenden Zweckverhalten in sich schließen, als sie auch umgekehrt gerade in ihrer Auslösung von Erworbenem abhängig sein kann. Der eben als Beispiel herangezogene Frosch spricht auf ein instinktmäßig angeborenes Auslöse-Schema an und bringt unmittelbar darauf Zweckverhalten in Gestalt einer orientierten Bezugswendung. Umgekehrt kann ein Tier auf ein erworbenes auslösendes Moment mit einer reinen, ungerichteten Instinkthandlung ansprechen. Eine Ente kann z. B. auf den Anblick eines Gewehres, für das sie selbstverständlich kein angeborenes Schema besitzt, sondern das zu fürchten sie gelernt haben muß, mit der angeborenen und ungerichteten Bewegungskoordination des Untertauchens reagieren. Es kann sich also in einer Verschränkung das instinktmäßig angeborene wie das zweckgerichtete Verhalten auf den rezeptorischen oder auf den effektorischen Schenkel der Reaktion beschränken. Wie man sieht, führt ein folgerichtiges Herausschälen alles tierischen Appetenzverhaltens dazu, daß die große Mehrzahl aller funktionell einheitlichen Verhaltensweisen in eine Kette von Appetenzen und durch diese angestrebte Instinkthandlungen zerfällt. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß diese aufeinanderfolgenden Glieder in jedem Einzelfalle einer Verschränkung in einer endlichen, gegebenen Zahl vorhanden sind. Es ist ein Irrtum, zu glauben, daß sich eine derartige Handlungskette in eine unendliche Zahl infinitesimal kleiner Zwecke und ebenso vieler Appetenzen zerlegen lasse. TOLMAN macht diese Annahme und ist der Ansicht, daß die Kette an *jeder* Stelle von einer Steuerung durch zusätzliche richtunggebende Reize abhängig sei, die er als "behaviour supports", also als "Verhaltensunterstützung", bezeichnet. Er vernachlässigt die sicher nachzuweisende Tatsache, daß sich innerhalb aller Verschränkungen lange und hochdifferenzierte Handlungsfolgen nachweisen lassen, die jeder richtunggebenden Veränderlichkeit entbehren und von "behaviour supports" durchaus unabhängig sind, innerhalb derer sich keinerlei Appetenzen auffinden lassen, kurzum, er vernachlässigt das Vorhandensein dessen, was wir als Instinkthandlung bezeichnen. Seiner Meinung nach beschränkt sich das Angeborene auf das Ausstecken eines Weges durch Zwischenziele, die hintereinander vom Tiere durch Appetenzverhalten angestrebt werden, wobei die Art und Weise, in der das geschieht, dem Tiere überlassen bleibt. Diese Ansicht trifft sehr vollkommen auf bestimmte Verschränkungen höchster Säugetiere zu, bei denen die Rudimentierung der beteiligten Instinkthandlungen tatsächlich so weit gegangen ist, daß die letzteren eine ähnliche Funktion haben wie, um ein Gleichnis zu gebrauchen, eine Reihe von Leckerbissen, die man ausgelegt hat, um ein Tier zum Beschreiten eines bestimmten Weges zu veranlassen. Da TOLMAN aus eigener Anschauung nur höhere Säugetiere kennt und als

"Instinkthandlungen" wohl nur Verschränkungen vom letztgenannten Typus zu sehen bekommen hat, erscheint seine Definition der Instinkthandlung als "chain appetite", als Kette von Appetenzen, durchaus verständlich, nur trifft sie natürlich überhaupt nicht das, was wir als das an der Instinkthandlung Wesentliche betrachten. Gewiß ist es für die Instinkthandlung wesentlich, daß sie zum Zwecke eines Appetenzverhaltens werden kann, nicht aber, daß durch ein mehrmaliges Aufeinanderfolgen dieser beiden Glieder der Handlung eine Verschränkung zustande kommt oder gar etwa immer zustande kommen muß. Die Vernachlässigung der Möglichkeit der Verschränkung führt notwendigerweise dazu, daß alle Verhaltensweisen, an denen überhaupt nur irgend etwas Instinktmäßiges beteiligt ist, ohne den Versuch einer Auflösung als „Instinkthandlungen" aufgefaßt werden. Dadurch wird natürlich jede Grenze zwischen Instinkthandlung und zweckgerichtetem Verhalten vollkommen verwischt, jedem weiteren Fortschreiten analytischer Forschung der Weg nachhaltig verlegt, da es uns durch eine solche Begriffsbildung unmöglich gemacht wird, die wesentlichen Eigenschaften und Merkmale herauszugreifen und zu beschreiben, die für jene Teilhandlungen so ungeheuer bezeichnend sind, die *wir* als Instinkthandlungen bezeichnen.

Ein Autor, der diese folgenschwere Gleichsetzung aller noch so verwickelten Verschränkungen mit der Instinkthandlung schlechtweg mit der größten Konsequenz durchführt, ist ALVERDES. Er sagt ausdrücklich: "Manche Autoren sprechen von Instinkthandlungen bei Mensch und Tier, als ob es sich um grundsätzlich Verschiedenes handle. Demgegenüber ist festzustellen, daß in eine jede Verstandestätigkeit eine reichliche Portion Instinkthafes, Triebmäßiges sich einmischt; andererseits verläuft keine einzige Instinkthandlung völlig automatenhaft, sondern stets enthält sie außer der starren, unveränderlichen Komponente auch einen variablen, mehr oder minder situationsgemäßen Anteil." Von dieser Darstellung ALVERDES' ist

- - p. 298: - -

zweifelloso das eine richtig, daß an jeder Verstandeshandlung Instinktmäßiges beteiligt ist. Was jedoch die Beteiligung des variablen, situationsgemäßen Anteiles an *jeder* Handlung betrifft, verfällt ALVERDES hier in denselben, meiner Meinung nach durchaus irrigen Gedankengang wie TOLMAN, der eine Beeinflussung jeglicher Handlung durch richtunggebende Zusatzreize annimmt.

Die vollständige Unabhängigkeit der *rein* instinktmäßigen Handlung von richtunggebenden und im Sinne TOLMANS "verhaltensunterstützenden" Reizen läßt sich im Experiment am besten durch eine Erscheinung nachweisen, die ich als "Leerlaufreaktion" zu bezeichnen pflege. Wenn eine Instinkthandlung längere Zeit hindurch nicht zur Auslösung gelangt, erniedrigt sich bemerkenswerterweise der Schwellwert der zu ihrer Auslösung nötigen Reize, eine Erscheinung, auf die wir bei der Kritik der Reflextheorie des Instinktes

sehr genau zurückkommen werden. Die Schwellerniedrigung der auslösenden Reize kann insofern einen Grenzwert erreichen, als die lange hintangehaltene Reaktion schließlich *ohne* nachweisbaren Reiz zum Durchbruch kommt. *Man könnte sich kaum ein stärker in die Augen springende* und merkwürdigeres Charakteristikon der Instinkthandlung denken, als die Eigenschaft, mangels auslösender Reize im Leeren zu verpuffen*, unabhängig von den nach Tolmans Ansicht nötigen Zusatzreizen. Es wirkt ganz eigentümlich, daß Tolman bei seinem Argumentieren für die Zweckgerichtetheit alles tierischen Verhaltens und für seine Abhängigkeit von Zusatzreizen den Satz ausspricht: „Animal behaviour cannot ‚go off in vacuo“, d.h. „Tierisches Verhalten kann nicht im Leeren losgehen“. In seinem Bestreben, die Behauptung der Existenz nicht zweckgerichteter tierischer Handlungen ad absurdum zu führen, fordert er in diesem Satze gerade jenen Beweis für ihr Vorhandensein, den wir in Gestalt des Nachweises der Leerlaufreaktion zu erbringen vermögen.

Die Leerlaufreaktion läßt sehr klare Schlüsse darüber zu, welche Teile einer Handlungsfolge instinktmäßig angeboren sind. Besonders wertvoll ist dies dann, wenn höher spezialisierte und längere, rein instinktmäßige Ketten von Handlungen leer ablaufen. So besaß ich einst einen jung aufgezogenen Star, der den gesamten Handlungsablauf der von einer Warte aus betriebenen Fliegenjagd als Leerlaufreaktion brachte, und zwar mit einer Menge von Einzelheiten, die auch ich bis dahin für zweckgerichtete Bewegungen und nicht für instinktmäßig gehalten hatte. Er flog auf den Kopf einer bestimmten Bronzestatue in unserem Wohnzimmer und musterte von diesem Sitze aus andauernd den "Himmel" nach fliegenden Insekten, obwohl an der Decke des Zimmers keine vorhanden waren. Plötzlich zeigte sein ganzes Verhalten, daß er eine fliegende Beute erblickt hatte. Er vollführte mit Augen und Kopf eine Bewegung, als verfolgte er ein dahinfliegenes Insekt mit seinen Blicken, seine Haltung straffte sich, er flog ab, schnappte zu, kehrte auf seine Warte zurück und vollführte die seitlich schlagenden Schleuderbewegungen mit dem Schnabel, mit denen sehr viele insektenfressende Vögel ihre Beute gegen die Unterlage, auf der sie gerade sitzen, totzuschlagen pflegen. Dann vollführte er mehrmals Schluckbewegungen, worauf sich sein knapp angelegtes Gefieder etwas lockerte und in vielen Fällen der Schüttelreflex eintrat, ganz wie er nach einer wirklichen Sättigung einzutreten pflegt. Sein ganzes Verhalten ahmte so täuschend den seinen biologischen Sinn erfüllenden Ablauf nach, vor allem wirkte sein Benehmen, kurz ehe er abflog, so überzeugend, daß ich nicht nur einmal, sondern wiederholt auf einen Stuhl kletterte, um nachzusehen, ob mir nicht doch bisher irgendwelche kleinsten fliegenden Insekten entgangen wären. Es waren aber wirklich keine da. Besonders das Verfolgen eines in Wirklichkeit nicht vorhandenen beweglichen Zieles mit den Augen erinnerte zwingend an das Verhalten mancher auf optischem Gebiete halluzinierender Geisteskranker und drängte mir die Frage auf, welche subjektiven Erscheinungen für den Vogel wohl mit der Leerlaufreaktion verbunden seien. Das Verhalten dieses Stares erbrachte den Beweis, daß die orientierte Bezugswendung nach der Fliege hin, das einzige Appetenzverhalten ist, das in der beschriebenen Handlungsfolge eine Rolle spielt.

Wie TOLMAN, so versteht auch CRAIG unter "Instinkthandlung" stets den ganzen Ablauf, das zweckgerichtete Suchen nach der auslösenden Reizsituation mit eingerechnet. Da er dieses Reizsuchen als einen wesentlichen *Bestandteil* der Instinkthandlung auffaßt, betrachtet er diese, wie TOLMAN, als ein zweckgerichtetes Verhalten. Im Gegensatz zu anderen Autoren, die diese Ansicht vertreten, finden wir bei CRAIG die für uns ganz ungeheuer wichtige Erkenntnis, *daß das Ablauflassen einer Handlung* (consummation of instinctive action) *der Zweck des zweckgerichteten Verhaltens sei*. Damit ist aber die Zweiteilung in Appetenzverhalten und jene subjektiv zwecklose, um ihrer selbst willen ausgeführte Koordination von Bewegungen, die wir als Instinkthandlung bezeichnen, weitgehend angebahnt. Wenn auch CRAIG die Ansicht TOLMANS über die Auflösbarkeit aller Handlungsketten in "chain appetites" bis zu einem gewissen Grade teilt, kommt er doch unserer Begriffsbildung der Verschränkungen sehr nahe, indem er sagt: "Wenn die Handlung im höchsten Maße instinktmäßig festgelegt ist, hat sie die Form eines Kettenreflexes. Aber bei den meisten angeblich angeborenen Kettenreflexen sind die Reaktionen am Beginn der Kette oder in der Mitte der Folge nicht angeboren oder nicht vollständig angeboren, sondern müssen durch Versuch und Irrtum erworben werden. *Das Endglied der Kette, die befriedigende Handlung (consummatory action) ist stets angeboren*" (Von mir *kursiv*. Übers.)

Um dafür ein Beispiel zu bringen: Der Nahrungserwerb eines Wanderfalken ist im wesentlichen

-- p. 299: --

auf angeborenen Bewegungskoordinationen aufgebaut. Das Appetenzverhalten beschränkt sich auf ein nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum vor sich gehendes Suchen nach einer Reizsituation, in der dann die wundervoll spezialisierten Instinkthandlungen des Beuteerwerbes, die diesem Vogel eigen sind, zur Auslösung kommen. Damit ist der vom Tiere als Subjekt angestrebte *Zweck schon erreicht*, die nun noch folgenden Bewegungskoordinationen sind, von einigen Bezugswendungen abgesehen, rein instinktmäßig. Sie sind ja auch oft genug als Leerlaufreaktion zu beobachten. Im Gegensatz zum Falken bleibt beim Menschen die gesamte Motorik der arterhaltenden Funktion des Nahrungserwerbes dem zweckgerichteten Verhalten überlassen. Instinktmäßig und damit "lustvoll" und damit der Zweck der ganzen Handlungsfolge sind die rein instinktmäßigen Abläufe des Kauens, Speichelns, Schluckens usw. Man beachte, daß gerade jene Reizsituationen, die eine dieser Funktionen besonders gut auszulösen imstande sind, als besonders "appetitanregend" gelten müssen. Auch beim Menschen ist also, zumindest in sehr vielen Fällen, das biologische Ziel der Handlung durchaus nicht der Zweck der Handlung, der letztere wird nur durch das Ablauflassen instinktmäßiger Reaktionen gebildet.

Es wurde meinem Begriff der Instinkt-Dressur-Verschränkung vorgeworfen, daß er

nicht von dem PAWLOWSchen Begriff des bedingten Reflexes abgrenzbar sei. Da Inhaltsgleichheit dieser Begriffe tatsächlich besteht, so bedarf es meinerseits einer Rechtfertigung für die Einführung einer neuen Bezeichnung. O. KOEHLER hat die Nomenklatur PAWLOWS als eine "Verwässerung des Reflexbegriffes" bezeichnet, eine Kritik, der ich mich voll anschließen möchte. Bei der Besprechung der Reflextheorie der Instinkthandlung werde ich noch auseinanderzusetzen haben, aus welchen Gründen der Instinktforscher eines scharf und enge gefaßten Reflexbegriffes bedarf. Der Vorgang des "Bedingens" ist sicher von einem echten Lernvorgang nicht abgrenzbar, und auch wenn der folgende Ablauf höchst einfacher und sicher reflexmäßiger Natur ist, wie eben das Speicheln der PAWLOWSchen Hunde, so ist es doch im Grunde genommen eine aus der Luft gegriffene Annahme, daß der Erwerbungs Vorgang ebenso einfach mechanisch erklärbar sei. Gewiß liegt in manchen Fällen eine derartige Vermutung nahe, z. B. bei der überraschenden Tatsache, daß sich der Pupillarreflex des Menschen auf einen Ton "bedingen" lässt. Sicher aber ist es eine falsche Verallgemeinerung, anzunehmen, daß bei den vielen, mit Hunden angestellten Versuchen nicht sehr viel höhere, verwickeltere und mehr in das Gebiet des Bewußten hineinspielende Vorgänge beteiligt seien. Der Ausdruck "bedingter Reflex" verleitet dazu, die Wichtigkeit und Komplikation dieser Vorgänge zu übersehen. Woferne wir überhaupt die Ausdrücke "Lernen" und "Dressur" weiter verwenden, müssen wir folgerichtig den am bedingten Reflex beteiligten Erwerbungs Vorgang ebenfalls als Lern- oder Dressurvorgang bezeichnen, oder aber, wie es die englisch sprechenden Behaviouristen ja tatsächlich tun, statt von Lernen und Dressur auch bei hochdifferenzierten Vorgängen von einem "Bedingen" (conditioning) sprechen. Ich sehe nicht ein, was uns hindern sollte, von einer "Reflex-Dressurverschränkung" zu sprechen und glaube, daß diese Aufteilung sowohl dem Reflexbegriff wie dem Dressurbegriff nur förderlich sein kann. Die Vernachlässigung der Zweifelt der beteiligten Vorgänge durch Pawlow selbst erklärt sich wohl aus der absichtlichen Vermeidung aller psychologischen Fragestellungen, die für diesen Autor so bezeichnend ist. Unverständlich ist nur, warum er die durch Unterlassung dieser Zweifeltung entstehende Erweiterung des Reflexbegriffes übersah, die geradezu dessen Vernichtung bedeutet.

Bevor ich das Gebiet der Verschränkungen verlasse, muß ich noch eines eigentümlichen Erwerbungs Vorganges gedenken, der bei bestimmten Instinkthandlungen die in ihnen ausgesparten "Lücken" mit eingeschalteter Fähigkeit zum Erwerben auszufüllen hat. Es sind dies manche *auf den Artgenossen gerichtete* Instinkthandlungen von Vögeln. Es ist eine schon lange bekannte Tatsache, daß isoliert von ihresgleichen aufgezogene Vögel soziale Triebhandlungen im weitesten Sinne an irgendeinem Objekt ihrer Umgebung, meist an dem sie betreuenden Menschen oder sonst einem Lebewesen fixieren, in Ermangelung eines solchen aber auch an leblosen Gegenständen. Solche Vögel reagieren dann späterhin in keiner Weise auf ihre wirklichen Artgenossen.

Der Vorgang dieser Festlegung des Objektes der auf einen Artgenossen gemünzten

Instinkthandlungen weicht in einigen sehr wesentlichen Punkten von jenen echten Lernvorgängen ab, die wir bei Ausfüllung der Instinktlücken bei der Instinkt-Dressurverschränkung kennengelernt haben. Diese Eigentümlichkeiten haben mich veranlaßt, für ihn einen besonderen Terminus einzuführen; ich habe ihn in einer früheren Arbeit² als die "Prägung" bezeichnet.

Diesem Erwerbungs Vorgang fehlen erstens alle wesentlichen Merkmale der Dressur. Das Tier handelt nicht, wie beim Erwerben einer Instinkt-Dressurverschränkung nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum, wird auch nicht durch Lohn und Strafe auf das richtige Verhalten geführt. Vielmehr ist ein zeitlich sehr beschränktes Ausgesetztsein gegenüber gewissen Reizen für das gesamte spätere Verhalten des Tieres bestimmend, ohne — und das ist wesentlich — daß dieses Verhalten zur Zeit der Reizeinwirkung schon geübt werden muß. Dieser letztere Umstand schaltet ein Lernen mit Sicherheit aus. Er wird in solchen Fällen besonders deutlich, wo zwischen der objektbestimmenden Reizeinwirkung und der Ausführung der Instinkthandlung ein größerer Zeitraum liegt. So wird

- - p. 300: - -

nach meinen bisherigen Beobachtungen das Objekt geschlechtlicher Instinkthandlungen bei der Dohle, *Coloeus mondeula spermologus*, schon während der Nestzeit des Jungvogels festgelegt. Junge Dohlen, die um die Zeit des Flüggewerdens in menschliche Pflege kommen, lassen zwar regelmäßig ihre normalerweise auf die Eltern gerichteten Handlungen auf den Menschen umstellen, nicht mehr aber ihr geschlechtliches Verhalten. Das letztere schlägt nur dann auf den Menschen um, wenn man die Tiere wesentlich früher in Pflege nimmt. Ein mit 4 Geschwistern von einem Grauganspaar erbrüteter und etwa durch 7 Wochen geführter Türkenerpel, *Cairina moschata*, zeigte sich in der nächsten Zeit mit allen seinen sozialen Reaktionen an die Geschwister und damit an Artgenossen gebunden. Als jedoch im nächsten Jahre seine Begattungsreaktionen erwachten, zeigten sich diese auf die Spezies der seit über 10 Monaten nicht mehr beachteten Pflegeeltern eingestellt.

Eine zweite Eigentümlichkeit des in Rede stehenden Erwerbungs Vorganges liegt darin, daß er an ganz bestimmte Entwicklungszustände des Jungtieres gebunden ist, wie eben für Dohle und Türkenente festgestellt wurde. Genauere Aussagen über die Dauer der Empfänglichkeitsperiode können wir bezüglich der Objekterwerbung der Nachfolgereaktion mancher jungen Nestflüchter machen. Bei jungen Stockenten, *Anas platyrhynchos*, Jagdfasanen, *Phasianus*, und Rebhühnern, *Perdix*, dauert die Empfänglichkeitsperiode dieser Objekterwerbung nur wenige Stunden. Sie beginnt knapp nach dem Trockenwerden der Kücken.

² Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. f. Ornith. 1935, H. 2 u. 3.

Die dritte wesentliche Besonderheit der Einprägung des Objektes von auf den Artgenossen gemünzten Instinkthandlungen ist ihre Irreversibilität. Die Einstellung des Tieres zum Objekt seiner Handlungen verhält sich nach dem Verstreichen der physiologischen Erwerbungsperiode genau so, als sei sie angeboren. Sie kann nämlich, soviel wir bis jetzt wissen, *nicht vergessen* werden. Das Vergessenwerden ist aber, wie besonders Bühler betont, ein wesentliches Merkmal alles Erlernten. Ohne Vergessen wäre ja tatsächlich jede Möglichkeit eines Umlernens ausgeschlossen. Natürlich ist es bei dem verhältnismäßig sehr geringen Alter unseres Wissens genau genommen nicht angängig, die Irreversibilität des Prägungsvorganges als erwiesen hinzustellen. Wir entnehmen das Recht zu unserer Annahme einigen wenigen, zum größten Teil nur zufällig gesammelten Beobachtungen, die allerdings ausnahmslos in eine Richtung weisen.

Mein Herausheben dieser drei Eigentümlichkeiten des Prägungsvorganges deutet schon an, welche Parallelen es sind, die herauszuarbeiten ich mich bestrebe: Das Beeinflußtwerden durch artgleiches lebendes Material, das Gebundensein an eng umschriebene Phasen der Ontogenese, die Irreversibilität des ganzen Vorganges, das sind drei Merkmale, die ihn weitab von allem Lernen rücken und ihn in eine sicher nicht bedeutungslose Parallele zu Erwerbungs Vorgängen bringen, die wir aus der Entwicklungsmechanik kennen. Man ist geradezu versucht, die Terminologie der Entwicklungsmechanik in Anwendung zu bringen und von einer Determination des Objektes der Instinkthandlung durch Induktion zu sprechen.

Wie verschieden man auch diese Analogien bewerten mag, so zeigen sie doch, daß in der Ontogenese der Instinkthandlung Faktoren am Werke sind, die den bei der ontogenetischen Entwicklung von *Organen* wirksamen recht ähnlich sind, jedenfalls viel ähnlicher als jenen, die bei der Entwicklung psychischer Leistungen eine Rolle spielen. *Auch hierin verhält sich also die Instinkthandlung wie ein Organ, und auf diese eine Tatsache kommt es mir bei der Ziehung all dieser Parallelen an.*

Damit habe ich so ziemlich alles gesagt, was wir über die individuelle Veränderlichkeit der Instinkthandlungen und über die Beziehungen dieser Veränderlichkeit zu Erfahrung und Einsicht zu sagen wissen. Ich glaube zu der Behauptung berechtigt zu sein, daß die Beobachtungstatsachen, die wir bis jetzt zur Verfügung haben, sämtlich *gegen* die Annahme einer adaptiven Veränderlichkeit der Instinkthandlung durch Erfahrung und Einsicht des Einzelwesens sprechen. (Fortsetzung folgt.)

- - p. 307, Fortsetzung: - -

Wir gelangen zum zweiten Hauptpunkt der SPENCER-LLOYD MORGANSchen Anschauung, zu der Annahme, daß *phylogenetisch* die höhere Differenzierung der Instinkthandlung in fließendem Übergange zu erlerntem und einsichtigem Verhalten geführt habe. Ich möchte nun versuchen, einen Einblick in die wenigen Tatsachen zu geben, die vielleicht geeignet sind, einiges Licht auf die beiden Fragen zu werfen, wie sich 1. die Instinkthandlung als solche in der Phylogenese verhalte, und 2., welche phylogenetischen Beziehungen sie zu den erworbenen und den einsichtigen Verhaltensweisen zeige.

Bei dem Versuch, die phylogenetische Entwicklung einer Instinkthandlung zu rekonstruieren,

- - p. 308: - -

sind wir auf andere Wissensquellen angewiesen als beim Studium der Phylogenese eines Organes. Die Palaeontologie läßt uns im Stich, die ontogenetische Wiederholung von Ahnentypen ist kaum je angedeutet. Immerhin gibt es einige derartige Fälle. So vermuten wir z. B. von Piepern, Lerchen, Rabenvögeln und einigen anderen Passeres, die auf dem Erdboden einen Fuß vor den anderen setzen, also laufen und gehen statt zu hüpfen, daß diese Bewegungsweise eine sekundäre Erwerbung sei und nicht gegenüber dem beidbeinigen Hüpfen der großen Mehrzahl aller Sperlingsvögel ein primitives Verhalten darstelle. Da das Laufen in der Klasse der Vögel doch wohl als die primitivere Bewegungsweise zu gelten hat, ist es eine wichtige Bestätigung obiger Anschauung, dass eben flügge Junge von Piepern, Lerchen und Raben zuerst eine Zeitlang wie andere Sperlingsvögel beidbeinig hüpfen, bevor die Koordinationen des schrittweisen Gehens heranreifen.

In einzelnen Fällen erlaubt das Verhalten von Bastarden Rückschlüsse auf den Gang der Phylogenese von Instinkthandlungen. Wir wissen, daß Mischlinge häufig in ihrem instinktmäßigen Verhalten wie in manchen körperlichen Merkmalen nicht intermediär zwischen den Elternarten stehen, sondern einen Rückschlag auf stammesgeschichtlich ältere Stufen zeigen. So konnte HEINROTH nachweisen, daß ein Mischlingspaar von Tadorna und Nilgans in seinen Paarungszeremonien durchaus dem gewöhnlichen, unter Anatiden sehr weitverbreiteten, also wohl stammesgeschichtlich älteren Typus entsprach, obwohl beide Elternarten gänzlich andere, weit höher differenzierte und voneinander durchaus verschiedene Paarungseinleitungen haben.

Im wesentlichen aber sind wir bei der Erforschung der Stammesgeschichte der Instinkthandlungen auf ihr Verhalten im System angewiesen. Es tritt uns hier ein Arbeitsgebiet entgegen, dessen ungeheure Größe etwa der der vergleichenden Anatomie

entspricht. Dieses Gebiet ist heute so gut wie unerforscht. Es gibt bisher meines Wissens vier Arbeiten, zwei von HEINROTH eine von WHITHMAN und eine von KRAMER, die es sich zur ausschließlichen Aufgabe gestellt haben, das Verhalten der Instinkthandlungen in einer ausgewählten Gruppe von Formen systematisch zu bearbeiten. Ferner hat VERWEY in seiner bekannten Fischreiharbeit das Verhalten bestimmter Instinkthandlungen innerhalb der Gruppe der Reiher untersucht. So lächerlich gering diese Literatur im Verhältnis zu dem ungeheueren unerforschten Gebiet ist, hat sie doch übereinstimmend ein Ergebnis gezeitigt, das hier für uns von größter Wichtigkeit ist: Es hat sich einwandfrei zeigen lassen, daß jede Instinkthandlung, die man durch einen größeren oder kleineren Abschnitt des zoologischen Systemes verfolgen konnte, sich ebensogut als ein taxonomisches Merkmal verwenden ließ, wie die äußere Form nur irgendeines Skelettstückes oder sonstigen Organes. Beim Studium von solchen Gruppen, deren systematisch-verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit auch sonst einigermaßen gut bekannt ist, stellt sich sogar heraus, dass in sehr vielen Fällen eine bestimmte instinktmäßige Verhaltensweise sich als ein *besonderes konservatives* Merkmal erweist, indem sie einer *größeren* Gruppe von Formen in gleicher Ausbildung zukommt als irgendein körperliches Organ. In sehr vielen größeren Gruppen gibt es kein einziges Organ, ja nicht einmal eine bestimmte Kombination der Ausbildungsweisen von mehreren Organen, die sich in der betreffenden Gruppe wirklich ausnahmslos findet, während oft eine Instinkthandlung sich buchstäblich bei jeder einzelnen Art der Gruppe vorfindet. Ich entnehme einem modernen Lehrbuch der Zoologie folgende Diagnose der in sich sehr gut geschlossenen Ordnung der Columbidae: Carinate Nesthocker mit schwachem, in der Umgebung der Nasenlöcher blasig aufgetriebenen Schnabel, mit mittellangen zugespitzten Flügeln und niedrigen Sitz- oder Spaltfüßen. Kein einziges der angeführten Merkmale findet sich durchgängig. Die Krönteube, Goura, ist kein Nesthocker, Didunculus hat einen abweichend gebauten Schnabel, kurze, runde, in jeder Hinsicht hühnervogelartige Flügel finden sich wieder bei Goura, und eine ganze Reihe von Bodenformen hat durchaus keine niedrigen Füße. Also nicht einmal in einer Kombination von Organformen läßt sich eine ausnahmslos gültige Diagnose der Gruppe finden. Wenn wir hingegen die Tauben dadurch charakterisieren, daß beim Brutgeschäft das Männchen vom frühen Vormittag bis zum späten Nachmittag, das Weibchen die übrige Zeit des Tages auf den Eiern sitzt, so finden wir weder ein Ordnungsglied, das eine Ausnahme von diesem Verhalten zeigt, noch wüßte ich eine andere Vogelordnung, die durch ein gleiches Verhalten bei der Brutablösung zu einer Verwechslung führen könnte. Es liegt mir natürlich fern, eine Systematik vorschlagen zu wollen, die nur Instinkthandlungen als taxonomische Merkmale benutzt. Was ich zeigen will ist nur, daß die Instinkthandlung als *ein* taxonomisches Merkmal unter vielen ernstest Beachtung verdient.

Ganz besonders gilt dies für jene höchst eigenartige Gruppe von Instinkthandlungen, deren Funktion in der *Auslösung sozialer Reaktionen* beim Artgenossen besteht. Wenn man speziell diese Auslösehandlungen innerhalb einer größeren systematischen Einheit vergleichend studiert, so stellt sich heraus, daß sie noch konstantere, schwerer veränderliche

Gruppenmerkmal darstellen als andere Instinkthandlungen, offenbar ist dies deshalb so, weil durch die Auslösehandlung und die auf sie ansprechende Antworthandlung sozusagen ein "Übereinkommen" innerhalb einer Art dargestellt wird, das als solches von Umgebungsfaktoren besonders unabhängig ist. Daß das Schwanzwedeln der hundeartigen Raubtiere ein besänftigendes Friedenszeichen ist, während eine ganz ähnliche Bewegung bei katzenartigen eine Drohung

- - p. 309: - -

bedeutet, ist eine reine "Konvention" zwischen Auslöser und angeborenem Schema der betreffenden Tierform, die Übereinkunft könnte, was ihre Funktion betrifft, geadesogut umgekehrt sein. Es ist nicht in ihrer Funktion begründet, daß sie gerade so und nicht anders ist. Da ihre spezielle Form also wie die der Zeichen eines Chiffre- oder Morse-Alphabetes nur geschichtlich bedingt ist, bedeutet Gleichheit zweier Auslösehandlungen so gut wie *immer Homologie*. Es ist fast unendlich unwahrscheinlich, daß je bei zwei verschiedenen Tierstämmen Gleichheit der auslösenden Zeremonien durch Konvergenz entstanden sei. Im Einklang mit dieser Auffassung steht die Tatsache, daß wir bei vergleichender Behandlung größerer Gruppen oft Reihenbildungen von solcher Vollständigkeit und so deutlichem innerem Zusammenhang finden, daß sie uns unmittelbarer von genetischen Zusammenhängen überzeugen als irgendwelche Reihenbildungen, die ich aus der vergleichenden Anatomie kenne. Die Möglichkeit, Konvergenzen mit Sicherheit auszuschließen, berechtigt den vergleichenden Instinktforscher in manchen Fällen zu Aussagen über genetische Zusammenhänge, wie sie in gleicher Bestimmtheit dem Phylogenie treibenden Morphologen kaum je erlaubt sind.

Wir halten (S. 292) bei Besprechung der Intensitätsverschiedenheiten instinktmäßiger Reaktionen schon angedeutet, daß Handlungsinitien, die eigentlich nur unvollständige Abläufe bestimmter Handlungen sind, dadurch eine sekundäre Bedeutung erlangen können, daß sie bei sozialen Arten gewisse Stimmungen von einem Individuum auf das andere übertragen. Das Primäre ist in solchen Fällen zweifellos die Ausbildung des instinktmäßigen "Verstehens", der "Resonanz" auf die Intentionbewegungen des Artgenossen. Dadurch bekommt die ursprünglich sinnlose Intentionbewegung eine neue Bedeutung. Offenbar kann es dann auf dieser Grundlage zur höheren Differenzierung der Intentionbewegung, zu einer Auslösehandlung kommen. In Parallele mit diesem Entwicklungsvorgang der reizaussendenden Momente differenziert sich die Resonanzbereitschaft zu einem schärfer umschriebenen auslösenden Schema, zu einem der speziellen Auslösungsweise in erstaunlich vielen Einzelheiten entsprechenden rezeptorischen Korrelat.

Einen solchen Entwicklungsvorgang haben aller Wahrscheinlichkeit nach jene Reaktionen durchlaufen, durch welche bei manchen sozialen Entenvögeln das gemeinsame

Auffliegen zusammengehöriger Stücke gesichert wird. Die Auslösehandlungen, die bei der Stockente das Auffliegen der Schar vorbereiten, sind ohne weiteres als ein Ansetzen zu einem im letzten Augenblick nicht ausgeführten Auffliegen zu erkennen. Sie sagen auch einem Vogelkenner, der ihre spezielle Bedeutung als Auslöser nicht kennt, daß der Vogel in absehbarer Zeit auffliegen wird. Es wird aus einer wie zum Abspringen vom Boden geduckten Körperhaltung Kopf und Vorderkörper kurz nach oben gestoßen, ganz ähnlich wie beim wirklichen Auffliegen, — aber interessanterweise doch schon etwas anders. Bei der Graugans hingegen hat sich die Bewegung weit von der ursprünglichen Form der Intentionsbewegung entfernt und würde niemandem, der ihre Bedeutung nicht kennt, die Auffliegestimmung des Vogels verraten. Sie besteht in einem eigentümlich kurzen seitlichen Schnabelschütteln, das aussieht, als wolle die Gans Wasser vom Schnabel abschleudern. Der Zusammenhang mit der Intentionsbewegung der Stockente wird aber durch das Verhalten anderer Anatiden sehr wahrscheinlich, die verschiedene Zwischenformen der Bewegungen zeigen. So ist die Auffliegebewegung der Nilgans, Alopochen, wie die von Anser, auf den Kopf beschränkt, geht aber nicht seitlich, sondern "noch" wie bei den Enten von unten nach oben. Die Reihenbildung ist sehr eindrucksvoll. Ein Kenner des Verhaltens von Alopochen würde zweifellos die Bewegungen sowohl von Anas wie die von Anser unmittelbar verstehen.

In einzelnen Fällen erlaubt uns das Verhalten auslösender Instinkthandlungen im zoologischen System Aussagen über ihr Alter, wenn auch nur im Verhältnis zu gewissen Strukturen der betreffenden Arten. So haben z. B. eine Anzahl von sehr nahe miteinander verwandten Enten der Gattung Anas, darunter auch unsere heimische Stockente, eine bestimmte, sehr hoch differenzierte, soziale Balzzeremonie in photographisch getreu gleicher Weise. Diese Arten sind keineswegs gleichgefärbt, wohl aber lassen sich bei den auffallenden Strukturen und Farben, die einzelnen Arten im männlichen Geschlecht eigen sind, Beziehungen zu dieser Balzzeremonie nachweisen: Sie sitzen nämlich sämtlich an Stellen, die bei den allen Arten gemeinsamen Bewegungen besonders in Erscheinung treten. Da aber Arten *ohne* solche bunten Abzeichen die gleichen Balzbewegungen haben, glaube ich zu dem Schlusse berechtigt zu sein, daß die instinktmäßig festgelegten *Bewegungen* der Zeremonie *älter* sind als die Strukturen und Farben, die ihre auslösende Wirkung bei vielen Formen unterstützen. In einem Falle können wir vielleicht sogar Vermutungen über das absolute Alter einer Zeremonie aussprechen, nämlich bezüglich des Alters einer Begrüßungszeremonie, die sämtlichen Nachtreiher der Gattung Nycticorax und außerdem der sehr abweichenden südamerikanischen Nachtreiherform Cochlearius in durchaus gleicher Weise arteigen ist. Die diese Zeremonie unterstützenden Strukturen, nämlich verlängerte und eigentümlich differenzierte Kopffedern, sind bei Cochlearius und Nycticorax durchaus verschieden, aber doch bei beiden so gestaltet, daß sie bei der gleichen Bewegungskoordination ihre volle Wirkung entfalten. Da man über das Alter der Abtrennung der Gattung Cochlearius vom Nachtreiherstamm gewisse Vorstellungen bilden kann, dürfen wir hier eine Vermutung über das erdgeschichtliche Mindestalter einer Instinkthandlung aussprechen!

Ich glaube es durch die wenigen Beispiele, die leider an sich schon einen ganz wesentlichen Teil unserer gesamten Kenntnisse darstellen, wahrscheinlich gemacht zu haben, daß man vergleichende Instinktlehre zunächst nach denselben Gesichtspunkten betreiben müßte, wie vergleichende Anatomie, nämlich als eine beschreibende Wissenschaft. Wir müßten also zunächst Instinkthandlungen der verschiedensten Tiere *sammeln* und *beschreiben*. Schon die Tätigkeit des Sammelns bringt die Notwendigkeit des Experimentes mit sich, ohne welches wir nicht wissen können, ob eine Handlung instinktmäßig angeboren sei oder nicht. Die Feldbeobachtung sagt uns darüber meist nichts aus, wodurch wir uns in die Notwendigkeit versetzt sehen, Tiere zu halten, und zwar sie tiergärtnerisch besonders gut zu halten, da die geringste körperliche Schädigung des Tieres zu weitgehenden Ausfällen auf dem Gebiete der Instinkthandlungen führt. Das bloße Sammeln von Kenntnissen über Instinkthandlungen ist daher sehr mühsam und vor allem auch sehr kostspielig. Abgesehen hiervon macht die eindeutige Beschreibung, nach der eine Verhaltensweise mit wirklicher Sicherheit wiedererkannt werden kann, die größten Schwierigkeiten. Es erhebt sich da zunächst die Forderung nach einer brauchbaren und einheitlichen Nomenklatur. Die von selbst entstandene Ausdrucksweise, die Tierkenner unter sich gebrauchen, erinnert oft in sehr vielsagender Weise an die der älteren Morphologie. Man benennt Instinkthandlungen ganz wie Organe, oft auch mit dem Namen des Erstbeschreibers, diskutiert z. B., ob die VERWEYSche "Schnappbewegung" des Fischreihers der von mir beschriebenen ähnlichen Reaktion des Nachtreihers homolog sei usw. Auch beschreibt man nie eine Reaktion in der Form, daß man etwa sagt: "Diese oder jene Art pflegt so oder so zu handeln", sondern s. cts: "Die Art *hat* diese oder jene Reaktion". Auch mit Schaffung einer brauchbaren Nomenklatur ist die Verständigung über Beobachtetes, vor allem das Vergleichen von Beobachtungen, sehr schwierig. Es ist ein trauriger Anblick, wie durchaus ernste Forscher sich in stimmlichen und tänzerischen Nachahmungen tierischen Verhaltens ergehen müssen, um sich gegenseitig überhaupt zu verstehen. Aus diesen Mißlichkeiten gibt es natürlich nur einen Ausweg, und das ist das Lichtbild, womöglich der Film. In dieser Richtung plane ich eben jetzt einen bescheidenen Vorstoß, der das früher genannte soziale Balzverhalten der Enten der Gattung *Anas* zum Gegenstand hat. Es sollen die sehr ähnlichen Zeremonien von etwas fernerstehenden Arten sowie die von Blendlingen zwischen ihnen studiert und im Filme festgehalten werden, um dadurch eine Stütze für meine oft angefochtenen Aussagen über die Homologie von Instinkthandlungen zu schaffen. Ich meine nämlich, daß ein intermediäres Verhalten des Mischlings für eine echte Homologie zweier Instinkthandlungen der Elternarten spricht.

Wenn wir die gesamten Tatsachen, die uns über das Verhalten der Instinkthandlungen im zoologischen System zur Verfügung stehen, überblicken, so müssen wir sagen, daß sie ganz ebenso wie jene Tatsachen, die wir über die Ontogenese der Instinkthandlungen

zustande bringen konnten, durchwegs dazu angetan sind, die Entwicklung der Instinkthandlungen in Parallele mit der Entwicklung der Organe zu bringen. Wir werden WHITMAN voll beistimmen, der schon 1889 gesagt hat, daß sich Instinkthandlungen in der Phylogenese nach denselben Gesetzen und in *denselben Zeiträumen* entwickeln wie Organe. Welche Faktoren es sind, die die phylogenetische Entwicklung von Organen und Instinkthandlungen beherrschen, wissen wir nicht. Das eine aber dürfen wir behaupten, daß keinerlei Berechtigung dazu vorliegt, die individuelle Erfahrung unter diese Faktoren zu zählen.

Eine ganz andere Frage als die nach dem phylogenetischen Verhalten der Instinkthandlungen ist die nach ihren phylogenetischen Beziehungen zur erlernten und zur verstandesmäßigen Handlung. Wir sind oben sehr energisch der SPENCERSchen Meinung entgegengetreten, daß gerade die hochkomplizierte und hochdifferenzierte Instinkthandlung zu der variablen Verhaltensweise überleite.

Wenn wir uns fragen, worauf sich überhaupt die Anschauung aufbaue, daß die Instinkthandlung der phylogenetische Vorläufer der erlernten und der verstandesmäßigen Verhaltensweise sei, so finden wir nur die eine Tatsache, daß sich zweifellos im Reiche der höheren Wirbeltiere Formen mit höheren Verstandesfähigkeiten aus solchen entwickelt haben, die gegenüber jenen über höher differenzierte Instinkthandlungen verfügten. Diese Tatsache beschränkt sich aber durchaus auf die Wirbeltiere. Schon eine ganz oberflächliche Übersicht über das System muß uns zu der Überzeugung bringen, daß zwischen der höheren Spezialisierung der Instinkthandlungen und der Entwicklung der Fähigkeit zur erlernten und verstandesmäßigen Handlung keine Beziehungen bestehen, die sich in einem so einfachen Satze ausdrücken lassen. Am ehesten könnte man noch sagen, daß sich eine umgekehrte Proportionalität in der Ausbildung der beiden Verhaltenstypen nachweisen läßt, was allerdings nur für Extremfälle gilt, etwa für staatenbildende Insekten auf der einen, Anthropoiden auf der anderen Seite. Für solche nach einer oder nach der anderen Richtung besonders hochdifferenzierten Formen gilt aber zweifellos der Satz, daß hohe Entwicklung und Spezialisierung der Instinkthandlungen die Höherentwicklung der variablen Verhaltensweisen *hemmt*, und daß umgekehrt die Entwicklung dieser letzteren offensichtlich eine weitgehende Reduktion der Instinkthandlungen zur Voraussetzung hat. Bei höheren Wirbeltieren hat sicher die Herausbildung der Verstandestätigkeit parallel mit einer entsprechenden Rückbildung der Instinkthandlungen stattgefunden, und der funktionelle Ersatz

-- p. 311: --

der instinktmäßig festgelegten Verhaltensweise durch die plastische Zweckhandlung verleitet leicht zu der Annahme, daß sich die letztere aus der ersteren entwickelt habe. Wenn

wir aber an Stelle der Wirbeltiere die Insekten betrachten und dabei ebenso einseitig vorgehen würden wie SPENCER, so würden wir zu genau umgekehrten Ergebnissen gelangen, denn bei diesen Tieren haben sich sicher Formen, mit hochspezialisierten Systemen von Instinkthandlungen aus solchen entwickelt, bei denen die Variabilität des Verhaltens größer war. Die Fähigkeit einer Küchenschabe zu Dressurhandlungen steht nicht hinter der einer Biene zurück, übertrifft sie sogar vielleicht in mancher Beziehung. Wollten wir SPENCERS Vorgehen hier wiederholen, so würden wir zu dem Ergebnis gelangen, daß sich die Instinkthandlung aus erlerntem und einsichtigem Verhalten entwickelt habe, eine Anschauung, die tatsächlich von lamarckistischer Seite auch vertreten wurde: ich erinnere an die "Gewohnheitstheorie" des Instinktes von ROMANES.

Wenn wir aber nicht Extremformen, wie Insekten und Anthropoiden, in Gegenüberstellung bringen, sondern nahe verwandte Tiere mit fast gleichen Instinkthandlungen miteinander vergleichen, so stellt sich heraus, daß die Fähigkeit zu erlerntem und verstandesmäßigem Verhalten trotz der Gleichheit der Instinkthandlungen bei solchen Formen ganz erstaunlich verschieden sein kann. Diese Verschiedenheit der höheren Leistungen bei durchaus gleichen instinktmäßigen Koordinationen möchte ich an der Versteckreaktion zweier nahe verwandter Rabenvögel erläutern. Kolkkraben und Dohlen, von der älteren Nomenklatur noch in eine Gattung vereinigt, haben genau die gleiche instinktmäßige Bewegungskoordination zum Verstecken von Nahrungsresten. Dabei zeigen beide Arten folgende Verschiedenheiten in der *Anwendungsweise* dieser gänzlich gleichen Bewegungen. Wenn eine Dohle einen zu versteckenden Nahrungsbrocken im Kehlsack hat, so zeigt sie Appetenz nach jener Situation, in der sie verstecken kann, also nach einer kleinen Höhlung irgendwelcher Art. Dieses Appetenzverhalten beschränkt sich im allgemeinen auf eine bloße Bezugswendung, dies-o gut wie stets nach dem tiefsten und finstersten der just erreichbaren Löcher und Winkel erfolgt. Die Dohle ist außerstande, durch Erfahrung zu lernen, dass der Sinn der Versteckaktion verlorengelht, wenn sie sich von anderen Dohlen beim Verstecken zusehen lässt. Auch kommt sie nie dahinter, daß gewisse, nur im Fluge zu erreichende Örtlichkeiten für ihre menschlichen Freunde unzugänglich and dort versteckte Gegenstände vor Konfiskation gesichert sind. Dagegen erfaßt der Kolkkrabe schon in früher Jugend, daß die Versteckreaktion nur dann zum Wiederauffinden der Nahrung führt, wenn einem niemand dabei zusieht. Ebenso genügt ein mehrmaliges Wegnehmen des Versteckten durch den Pfleger, um den Vogel zu veranlassen, nur an hohen, dem Menschen unzugänglichen Orten zu verstecken. Die Bewegungskoordinationen des Raben sind um nichts weniger starr als die der Dohle. Ebenso kann im Experiment leicht gezeigt werden, daß auch bei ihm die Versteckreaktion ein Selbstzweck ist, da sie unter entsprechenden Gefangenschaftsbedingungen bis zum Überdruß sinn- und zwecklos ausgeführt wird, ganz genau so wie bei der Dohle. Auch läßt sich nachweisen, daß der Rabe keinerlei Einsicht in das Wesen des "Versteckens", im Sinne des Unsichtbarmachens des Versteckten, besitzt.

Der Unterschied im Verhalten zwischen Dohle und Rabe beschränkt sich also auf jene

Teile der Handlungskette, die wir als Appetenzverhalten bezeichnet haben, im vorliegenden Falle also auf eine bestimmte Bezugswendung, die in einer instinktmäßigen Handlungskette eingeschaltet ist. Wir finden zwei in ihrer Wirkungsweise sehr verschiedene Verschränkungen, deren instinktmäßig angeborene Teile bei beiden Vögeln *absolut gleich* sind. Was eine durchgreifende Änderung erfahren hat, sind die eingeschalteten nicht-instinktmäßigen Verhaltensweisen, die aus einer einfachen Bezugswendung, die eigentlich als bloße Taxis imponiert, zu einem erlernten, ja vielleicht verstandesmäßigen Verhalten geworden sind, sofern wir annehmen dürfen, daß das Verhalten der Dohle gegenüber dem des Raben als primitiv aufzufassen ist. Während wir für die phylogenetische Veränderlichkeit der Instinkthandlung nach allem, was wir über ihr Verhalten im System wissen, ein höchst langsames Tempo annehmen müssen, genau wie für die Veränderlichkeit irgendeines recht konservativen körperlichen Organes, tritt die Fähigkeit zu Verstandeshandlungen im System durchaus unberechenbar und *sprunghaft* auf. Jene Sprunghaftigkeit der Entwicklung höherer psychischer Fähigkeiten, der der Mensch seinen ungeheuren Vorsprung vor seinen nächsten zoologischen Verwandten verdankt, finden wir in geringerem Ausmaße im Tierreich zu wiederholten Malen. Man könnte eine Unmenge von Beispielen anführen, wo zoologisch nahe beieinanderstehende Formen überraschend große Verschiedenheiten in der Befähigung zu erlernten und verstandesmäßigen Handlungen zeigen, genau so, wie wir es eben für Dohle und Rabe beschrieben haben.

Da manche Autoren, wie wir gesehen haben, den Begriff der Instinkthandlung so weit fassen, daß das Appetenzverhalten als ein bloßer Teil des Instinktverhaltens mit einbegriffen wird, ist es von ihrem Standpunkt betrachtet nur folgerichtig, wenn sie sagen, das höhere, verstandesmäßige Verhalten entwickle sich aus dem, was sie eben als Instinkthandlung bezeichnen. Immerhin vermißt man, zumindest bei CRAIG, der die Instinkthandlung ausdrücklich in Appetenzverhalten und Instinktausübung (consummatory action) teilt, die Feststellung, daß nur das Appetenzverhalten dasjenige ist, was der erlernten und verstandesmäßigen Verhaltensweise vergleichbar und als ihr Vorläufer zu betrachten ist.

-- p. 312: --

Diese Feststellung, gegen die Prof. CRAIG selbst wohl kaum etwas einzuwenden haben dürfte, wollen wir nun mit aller Betonung nachholen. Ich glaube, daß prinzipiell jedes tierische Verhalten in Appetenzverhalten und Instinktausübung zerfällt, soweit es eine ganzheitliche funktionelle Einheit darstellt. Die Erreichung des biologischen arterhaltenden Sinnes bleibt beiden Verhaltenstypen gemeinsam überlassen. Es kann der eine wie der andere eine höhere Spezialisierung erfahren, innerhalb einer bestimmten Verhaltensweise dann sehr häufig auf Kosten des anderen, in einzelnen Fällen bis zum vollständigen Verschwinden des anderen. Tiere mit sehr hoch spezialisierten Instinkthandlungen, wie etwa Bienen, werden so

in die auslösenden Reizsituationen hineingeboren, daß wir bei vielen ihrer Instinkthandlungen nichts von einem Appetenzverhalten zu sehen bekommen, das die zur Auslösung der betreffenden Reaktion nötige Reizsituation erst herbeiführen müßte. Im entgegengesetzten Extremfalle kann die Instinkthandlung, deren Ablauf den subjektiven Zweck der Handlungskette darstellt, sich so gegen das Ende dieser Kette zurückziehen, daß die gesamte Motorik, welche die im Sinne der Arterhaltung wertvolle Arbeit zu leisten hat, dem zweckgerichteten Verhalten überlassen bleibt. Je höher die geistigen Fähigkeiten einer Tierform sind, desto weiter kann ihrem zweckgerichteten Verhalten das Ziel gesteckt werden, bis schließlich von dem stets instinktmäßigen Ende der Handlungskette nur eine affekt- oder gefühlsbetonte Situation übrigbleibt. Bei einem Webervogel reichen die höheren geistigen Fähigkeiten eben hin, um jene Reizsituation herbeizuführen, in der die hochspezialisierten Instinktabläufe seines Nestbauens zur Auslösung kommen. Das am Nestbau beteiligte Appetenzverhalten beschränkt sich bei diesem Tier im wesentlichen, nämlich abgesehen von einigen wenigen, später noch erfolgenden Bezugswendungen, auf das Erreichen dieser Reizsituation, in der das Vorhandensein passender Niststoffe, einer Astgabel usw. eine Rolle spielt. Ein Mensch in der annähernd analogen biologischen Lage leistet die gesamte Arbeit der Erwerbung einer Behausung durch zweckgerichtetes Verhalten. Das instinktmäßig gegebene Ende seiner Handlungsfolge ist die affektbetonte Situation des Zuhause- und Geborgenseins. BÜHLER nimmt an, daß die Affektbesetzung solcher Endsituationen mit fortschreitender Rudimentierung der instinktmäßig festgelegten Motorik eine intensivere wird, daß die Vergrößerung der dem Appetenzverhalten gestellten Aufgabe durch eine Verstärkung seiner Motivierung kompensiert wird.

Ich betrachte es als *wesentliches* Merkmal der Instinkthandlung, daß sie Aufgaben meistert, denen die geistigen Fähigkeiten einer Tierart nicht gewachsen sind. Schon deshalb erscheint es unmöglich, daß ein Tier durch Lernen oder Einsicht seine eigenen Instinkthandlungen verbessern könne. Wir können eigentlich gar nicht darüber entscheiden, ob die Instinkthandlung prinzipiell unveränderlich durch Lernen und Einsicht sei. Wir können nur feststellen, daß eine solche adaptive Veränderung bei keinem Tier vorkommt, weil die durch Instinkthandlungen gegebenen Lösungen der vom Lebensraum des Tieres gestellten Aufgaben *immer* weit über die geistigen Möglichkeiten der Art hinausgehen. Die Fähigkeit, eine solche Aufgabe durch Lernen oder Einsicht zu lösen, besteht offensichtlich niemals *neben* dem Vorhandensein einer dieselbe Aufgabe bewältigenden instinktmäßigen Bewegungskoordination. Der Grund für diese Tatsache liegt aller Wahrscheinlichkeit nach darin, daß, *wenn* einmal die Fähigkeit zur erlernten oder einsichtigen Lösung einer Aufgabe in der Phylogenese einer Tierform auftritt, diese Lösung infolge ihrer adaptiven Plastizität im Sinne der Arterhaltung weit *günstiger* sein muß als jede durch starre Instinkthandlungen festgelegte Bewältigung der gleichen Aufgabe. Hierin dürfte wohl der Hauptgrund für die Rudimentierung der Instinkthandlungen geistig hochstehender Formen liegen.

Auch scheint das Vorhandensein einer Instinkthandlung der Entwicklung einer Lern-

und Verstandesleistung gleicher Funktion hinderlich zu sein. Zum mindesten beim Menschen ist das so. Man betrachte das Verhalten von hochstehenden und sonst mit guter Fähigkeit zur Selbstkritik begabten Menschen bei der sicher instinktmäßigen Reaktion der Gattenwahl durch das "Sich-Verlieben", und man wird von der Richtigkeit dieser Behauptung überzeugt sein. Das früher erwähnte Beispiel von Dohle und Kolkrabe zeigt zwar, daß auch ohne Reduktion der instinktmäßig angeborenen Glieder eine Handlungsfolge innerhalb gewisser Grenzen eine geistige Höherentwicklung möglich ist. Zweifellos müssen aber bei weiterem Fortschreiten dieser Entwicklung die Instinkthandlungen schließlich weichen.

Diesen Reduktionsvorgang stelle ich mir nun im wesentlichen so vor, daß *innerhalb* der vorhandenen rein instinktmäßigen Abläufe und der instinktmäßig festgelegten Teile von Verschränkungen *neue Lücken* mit eingeschaltetem Appetenzverhalten auftreten. Eine ähnliche Ansicht wurde von WHITMAN ausgesprochen, der über die leicht nachweisbare Reduktion von Instinkthandlungen bei Haustieren folgendes sagt: "Bei undomestizierten Arten muß in bezug auf die Instinkte ein höherer Grad der Unveränderlichkeit gewahrt bleiben, während sie bei domestizierten Arten zu verschiedenen Graden der Veränderlichkeit *reduziert* (von mir *kursiv*) werden, so daß bei ihnen eine entsprechend größere Freiheit des Handelns vorgefunden wird, natürlich auch gleichzeitig eine größere Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Unregelmäßigkeiten und sogenannten 'Fehlern'. Diese 'Instinktfehler', weit davon entfernt, Zeichen einer psychischen Rückbildung zu sein, stellen meines Erachtens die ersten Zeichen einer größeren Plastizität angeborener Bewegungskoordinationen

- - p. 313: - -

dar." An anderer Stelle sagt er, der Verstand zeige das Bestreben, Instinkthandlungen "entzweizubrechen" (to break up instinctive action), an wieder anderer macht er folgende Aussage: "Plastizität des Instinktes ist nicht Verstand, aber sie ist das offene Tor, durch das die große Erzieherin Erfahrung Zutritt erhält, um alle Wunder des Verstandes zu bewirken". Wenn wir statt des Ausdruckes "Plastizität" unseren schärfer umschriebenen Begriff der in eine Folge instinktmäßiger Bewegungskoordinationen eingeschalteten "Fähigkeit zum Erwerben" einsetzen, so können wir der in obigen Sätzen niedergelegten Anschauung WHITMANS voll beistimmen.

Wir dürfen nicht vergessen festzustellen, daß die Rudimentierung des instinktmäßigen Anteils jeder tierischen und auch wohl jeder menschlichen Handlung vor einem bestimmten Punkte haltmacht. Ich erinnere an den S. 298 zitierten Satz WALLACE CRAIGS, daß das Ende der Handlungsfolge stets instinktmäßig sei. In sehr vielen Fällen bleiben auch beim Menschen motorische Abläufe instinktmäßiger Natur erhalten, die den Zweck des auf sie gerichteten Appetenzverhaltens darstellen, deren auslösende Reizsituationen angestrebt werden. Ich erinnere an die Tatsache, daß die am meisten "appetitanregenden" Speisen deutlich solche

sind, die die auslösenden Reize des Speichelns, des Kauens oder des Schluckens in besonders intensiver Weise aussenden. Manche Speisen gelten als besondere Leckerbissen, obwohl sie nur eine dieser Funktionen, diese aber besonders gut, auslösen, wie z. B. die gut schluckbare Auster, oder gewisse, fast geschmacklose, aber wegen ihrer besonders "knusprigen" Beschaffenheit das Kauen lustvoll auslösende Bäckereien. In anderen Fällen kommt es, wie S. 312 auseinandergesetzt wurde, bis zum vollständigen Verschwinden instinktmäßiger Bewegungen, zu einer Rudimentierung des instinktmäßigen Handlungszieles, zu einer affektbetonten und deshalb angestrebten Reizsituation, in der weiter keine Abläufe ausgelöst werden.

Bei der Lösung einer bestimmten, vom Lebensraum des Tieres gestellten Aufgabe beteiligen sich Appetenzverhalten und Instinktausübung insofern; *vikariierend*, als die größere Beteiligung des einen Verhaltenstypus an der zu leistenden Arbeit natürlich stets eine Entlastung und damit ein Zurücktreten des anderen bedingt. In diesem Sinne stellt die besonders hohe Differenzierung des einen oder des anderen je eine gesonderte Entwicklungsmöglichkeit und *Entwicklungsrichtung* der tierischen Handlung dar. Bei höheren Graden ist die Spezialisierung in einer dieser Richtungen wohl sicher irreversibel und schließt eine spätere Entwicklung in der anderen aus, führt auch wohl stets zu einer *Reduktion* der in der anderen Richtung differenzierten Verhaltensweisen.

Unser Ergebnis bezüglich der phylogenetischen Beziehungen zwischen Instinkthandlung und zweckgerichtetem Verhalten widerspricht demnach der Anschauungsweise der SPENCER-LLOYD MORGANSchen Schule ebenso, wie unsere Ergebnisse bezüglich der Einflüsse individueller Erfahrungen auf die ontogenetische Entwicklung instinktmäßiger Handlungsabläufe.

II. Die McDougallsche Instinktlehre.

Die Instinktlehre MCDUGALLS schließt sich insofern an die SPENCERS und LOYD MORGANS an, als alle möglichen fließenden Übergänge zwischen Instinkthandlung einerseits und erlernter wie verstandesmäßiger Verhaltensweise andererseits angenommen werden. Wir finden bei diesem Autor eine besonders weite Fassung des Begriffes vom Instinkte. Jede Verhaltensweise, an der nur irgend Instinktmäßiges beteiligt ist, wird als instinktmäßig schlechtweg bezeichnet. Daher erscheint es verständlich, wenn die Instinkthandlung als ein im wesentlichen zweckgerichtetes Verhalten (*essentially purposive behaviour*) aufgefaßt wird.

Vor allem aber zeichnet sich die Lehre MCDUGALLS durch die Annahme von übergeordneten "Instinkten" aus, die sich untergeordneter "Motor mechanisms" als *Mittel zum Zweck* bedienen. In Amerika, wo in neuerer Zeit der Gebrauch des Wortes "Instinkt" unmodern geworden ist, werden in gleicher oder sehr ähnlicher Bedeutung, wie MCDUGALL die Ausdrücke "Instinkt" und "Motor mechanism" gebraucht, die Termini "First order drives"

und "second order drives" gebraucht, also Triebe erster und zweiter Ordnung. In der Beziehung zwischen beiden, die dadurch gegeben sein soll, daß ein übergeordneter, auf ein bestimmtes Ziel gerichteter Instinkt sich der angeborenen Bewegungskoordinationen als Mittel zum Zwecke bedient, sehen MCDUGALL wie auch neuere Autoren den Beweis für ein wirkliches Zweckgerichtetsein des Instinktes erster Ordnung.

MCDUGALL gruppiert nach rein funktionellen Gesichtspunkten die Instinkthandlungen von Menschen und von Tieren unter die Begriffe von ausgerechnet dreizehn übergeordneten Instinkten. Es liegt ihm ziemlich fern, die Phylogenese der Instinkthandlungen sowie ihr Verhalten im zoologischen System zu berücksichtigen und in Betracht zu ziehen, daß funktionell analoge Instinkthandlungen bei verschiedenen Tierstämmen unabhängig voneinander entstehen können. Die für unsere Betrachtungsweise so wichtigen Homologieerscheinungen, sowie überhaupt die vergleichend zoologische Fragestellung sind für ihn ohne Belang. Daher ist für ihn die Funktion nicht einfach ein Einteilungsprinzip, sondern das Wesen des Instinktes. Es wird daher auch nie gesagt, man könne die Instinkthandlungen von Tieren und Menschen in soundso viele funktionelle Gruppen einteilen, sondern ziemlich dogmatisch die Existenz von dreizehn Instinkten behauptet.

Betrachten wir zunächst den Begriff des über- und untergeordneten Instinktes genauer. MCDUGALL nimmt z. B. einen "elterlichen Instinkt" (parental instinct) an, der sich sämtlicher einzelnen, instinktmäßig angeborenen Bewegungskoordinationen,

- - p. 314: - -

die bei irgendeinem Tier in der Brutpflege Anwendung finden, als Mittel zum Zwecke bedient. Wir haben schon bei der Besprechung der Verschränkungen von instinktmäßigem und zweckgerichtetem Verhalten erläutert, wie die einzelnen instinktmäßig angeborenen Teilfunktionen und das auf sie gerichtete Appetenzverhalten in feiner biologischer Abgestimmtheit unter normalen Bedingungen eine funktionelle Einheit ergeben. Wir haben aber auch gesehen, wie leicht diese Einheit durch das Ausfallen eines scheinbar ganz unwichtigen Gliedes der Kette vollständig zerbrochen wird. Hierfür noch ein Beispiel: An Junge führenden weiblichen Entenvögeln konnte ich experimentell beweisen, daß die verschiedenen Betreuungsreaktionen, die sie ihren Jungen gegenüber beobachten lassen, in ihrer Auslösung vollständig unabhängig voneinander sind und nur dadurch zu einer planmäßigen funktionellen Einheit zusammengefaßt werden, daß die sie auslösenden Merkmale sich in dem artgleichen Jungen vereinigt finden. Die Ganzheit ist sofort zerstört, wenn diese auslösenden Momente an *getrennten* Objekten geboten werden. So verteidigt eine Türkenente, *Cairina moschata*, ein Stockentenküken ganz ebenso wie ein artgleiches Junges, behandelt es aber, gleich nachdem sie es "voll Mut" aus den Händen des Experimentators "gerettet" hat, durchaus feindlich.

Dieses Verhalten ist so zu erklären, daß der Notruf des Kückens, der die Verteidigungsreaktion reflexartig auslöst, bei Stock- und Türkenentenkücken nahezu gleich ist, während die artbezeichnende Kopf- und Rückenzeichnung, an die andere Betreuungsreaktionen gebunden sind, bei den Jungen beider Arten ziemlich verschieden sind. Daß die funktionelle Einheit der angeblich von einem "elterlichen Instinkt" beherrschten Teilfunktionskreise durch den Ausfall eines kleinen körperlichen Merkmals zerschlagen werden kann, beweist meiner Meinung nach die Autonomie und Gleichwertigkeit der beteiligten Einzelhandlungen. *Zur Annahme eines ganzmachenden, richtunggebenden und allen Teilreaktionen übergeordneten Instinktes wären wir doch offenbar nur dann berechtigt, wenn wir einen über die experimentell nachweisbare Regulationsfähigkeit der Einzelreaktionen hinausgehenden regulativen Faktor in seinen Auswirkungen beobachten könnten.* Die Auswirkung eines solchen Instinktes erster Ordnung, der Störungen in der Zusammenarbeit der Teilreaktionen wieder gutmachen, durch Koordination der Einzelreaktionen die Ganzheit wiederherzustellen vermöchte, haben wir nie gesehen und glauben keine Berechtigung zu seiner Annahme zu haben. Unsere Auffassung, daß eine große Zahl autonomer Einzelreaktionen nur dadurch zu einer funktionellen Einheit werden, daß der phylogenetisch "gewordene" Bau- und Funktionsplan der Species sie zu einer solchen zusammenfaßt, erscheint demjenigen weit hergeholt, der die Instinkthandlungen nur in ihrem normalen, ihren biologischen Sinn erfüllenden Ablaufe kennt, nicht aber die experimentell so leicht herbeizuführenden Fehlleistungen, die so deutlich für die hier vertretenen Annahmen sprechen.

Von "einem Instinkt" spricht MCDUGALL dann, wenn ein System arteigener Instinkthandlungen durch gemeinsame Funktion zu einer Einheit zusammengefaßt erscheint. Wir können zweifellos vom rein funktionellen Gesichtspunkt eine derartige Gliederung vornehmen und beispielsweise alle an der Brutpflege beteiligten Instinkthandlungen als "elterliche Instinkte" bezeichnen. Für die *Einzahl* dieses Ausdruckes aber fehlt uns jede Anwendungsmöglichkeit. Alles, was wir hier als Instinkthandlungen bezeichnen, würde nach MCDUGALL unter den Begriff der "motor mechanisms" fallen!

Irgendeine der an einer längeren, funktionell einheitlichen Handlungsfolge beteiligten Instinkthandlungen als einer anderen über- oder untergeordnet aufzufassen, ist nur nach einem ganz bestimmten Gesichtspunkte möglich, der aber meines Wissens von MCDUGALL nirgends eingenommen wird, den wir vielmehr WALLACE CRAIG verdanken. Um ihn an einem Beispiele zu erörtern, nehmen wir an, daß eine Amsel nach längerer Ruhe Appetenz nach jener Reizsituation zeige, in der die Koordinationen der Futtersuche zur Auslösung kommen. Die Amsel wird also im folgenden ein zweckgerichtetes Verhalten zeigen, durch das sie in die Lage zu kommen trachtet, das vielen Drosseln eigene Regenwurmbohren zur erfolgreichen Durchführung zu bringen. Dieses zweckgerichtete Verhalten wird nun eine ganze Menge instinktmäßiger Bewegungskoordinationen in sich schließen, wie die des Laufens, Hüpfens, Fliegens usw. In seiner Gesamtheit, einschließlich der angestrebten Endreaktion des

Regenwurmbohrens, stellt das Ganze den typischen Fall einer Verschränkung dar. Wir müssen nun die Feststellung machen, daß es eine ganze Reihe von Instinkthandlungen gibt, die normalerweise so gut wie ausschließlich in Verschränkungen auftreten, deren zweckbildendes Ende durch den Ablauf *einer anderen* Instinkthandlung dargestellt wird. Sie bilden also normalerweise nicht den Zweck eines nur auf sie gerichteten Appetenzverhaltens. Solche Handlungen sind meist "einfache" Koordinationen, wie vor allem die der verschiedenen Arten der Ortsbewegung, ferner die des Blickens, Greifens, Pickens usw. Diese Koordinationen funktionieren tatsächlich wie *Werkzeuge*, wie *Organe*, die zu verschiedenen Zwecken vom Tiere verwendet werden können. Sie sind aber, und das muß hier ganz besonders betont werden, nicht als Mittel eines "übergeordneten Instinktes" tätig, sondern sind *Werkzeuge des zweckgerichteten Verhaltens*, wenn auch der Zweck dieses Appetenzverhaltens der Ablauf einer Instinkthandlung ist. Sehr bezeichnend für die Werkzeugreaktionen ist es, daß sie wie Organe im Dienste *verschiedener* Appetenzen Anwendung finden können, ohne deshalb selbst abgeändert zu werden. Sowenig der Schnabel eines Vogels bei seinen verschiedenartigsten

-- p. 315: --

Verwendungsweisen bei Nahrungssuche, Kampf, Nestbau usw. in seiner Form irgendwelche "adaptive Veränderlichkeit" zeigt, sowenig wird an der ererbten Bewegungskoordination dieser Handlungen je etwas geändert. Wenn ein Fliegenschnäpper Junge zu füttern hat, führt er die Bewegungen seiner gewöhnlichen Fliegenjagd aus, "um" seine Fütterreaktion ablaufen lassen zu können, statt, wie sonst, der Freßreaktion halber. Die angewandte Bewegungskoordination aber ist in beiden Fällen gleich. Die Gleichheit der Bewegung, ihr Mangel an Beeinflußbarkeit durch Lernen, geht besonders schön aus folgendem Beispiel hervor. Ein Kanarienvogel, das ich nicht zur Zucht angesetzt hatte, vollführte die Bewegungen des Befestigens der Nestgrundlage mit dem ihr gereichten Grünfutter. Bei diesen Bewegungen tritt der Vogel mit dem Fuß auf die zu verwebenden Halme und bearbeitet ihre frei vorragenden Enden mit dem Schnabel, bis sie um den Ast gewickelt und so befestigt sind. Da es sich um freßbares Grünzeug handelte, lernte dieser Vogel bald, Grünfutter mit dem Fuß festzuhalten und dann Stückchen davon abzubeißen, lernte es also, die eigentlich dem biologischen Ziel des Nestbauens dienende Koordination, die in dieser Form durchaus nicht den Eindruck einer Werkzeugreaktion macht, einer anderen Appetenz, nämlich der nach dem Fressen, dienstbar zu machen. Die Bewegungen, die der Vogel nun vollführte, glichen durchaus denen einer Meise, eines Raben oder sonst eines Sperlingsvogels, der über die Bewegungskoordination des Festhaltens großer Nahrungsbrocken mit dem Fuße als arteigene Instinkthandlung verfügt. Interessanterweise "konnte" dieses Kanarienvogelchen das so erworbene Festhalten der Nahrung mit dem Fuße nur, solange es sich in dem physiologischen Stadium des Nestbauens befand. Gegen den Sommer zu verlor es diese

Fähigkeit wieder, obwohl ich ihm absichtlich täglich durch Darreichung großer Salatblätter Gelegenheit zu ihrer Ausübung gab. Zu dieser Zeit "hatte" der Vogel eben die Reaktion des Drauftretens mit dem Fuße nicht, seine geistigen Fähigkeiten reichten nicht hin, diese Werkzeugreaktion nachzubilden, sie hatten aber ausgereicht, diese Bewegung, solange sie vorhanden war, auch zu anderen Zwecken als ihrem eigentlichen biologischen Ziele anzuwenden. Zwischen dem Erlernen einer neuen Verwendung eines ererbten Werkzeuges und der freien Erschaffung eines neuen Werkzeuges ist eben ein beträchtlicher Unterschied.

Diese Beobachtungen an dem Kanarienweibchen zeigen deutlich, daß auch Instinkthandlungen, die im Freileben der Art sicher nicht als "Werkzeugreaktionen" oder "Instinkthandlungen zweiter Ordnung" aufzufassen sind, gelegentlich durch Lernen ein neues Anwendungsgebiet bekommen können, einer andersartigen Appetenz untergeordnet werden können. Umgekehrt aber können Instinkthandlungen, die normalerweise so gut wie ausschließlich im Dienste der Appetenz nach einem anderen Ablauf ausgeführt werden, unter den Bedingungen des Versuches jederzeit zum Selbstzweck werden und das Ziel eines besonderen, nur auf sie gerichteten Appetenzverhaltens darstellen. Um die Behauptung aussprechen zu dürfen, eine Instinkthandlung sei einer anderen untergeordnet, werde nur um der letzteren willen ausgeführt, muß man stets eine Analyse des Einzelfalles durchführen. Die Aussage, eine bestimmte Reaktion sei generell eine untergeordnete Instinkthandlung, ist von vornherein unrichtig, wie ich gleich auseinandersetzen werde. Daher erscheint es durchaus irreführend, die "Werkzeugreaktion" mit einem anderen Terminus zu belegen als die "eigentliche" Instinkthandlung, wie z. B. TOLMAN, der das, was wir hier als untergeordnete Instinkthandlung bezeichnet haben, als "innate skill", als "angeborene Geschicklichkeit" bezeichnet und als solche vom Instinkt unterscheidet. Eine solche scharfe Abgrenzung ist deshalb undurchführbar, weil ebensowohl Reaktionen, die in ihrer gewöhnlichen Funktion als Werkzeug einer andersartigen Appetenz dienen, um ihrer selbst willen angestrebt werden können, wie auch umgekehrt Instinkthandlungen, die normalerweise durchaus autonom sind, zur untergeordneten Instinkthandlung herabsinken und als Werkzeug durchaus neuer Zweckverhaltens gebrauch werden können, wie in dem Beispiel vom Kanarienweibchen dargetan wurde. Die in unserem früheren Beispiel angeführte Amsel hüpf und fliegt unter den Bedingungen des Freilebens immer nur, um irgendwohin zu kommen, die gekäfigte Amsel aber hüpf und fliegt rastlos in ihrem Gelaß auf und ab. Man darf aber durchaus nicht glauben, daß die unnormalen Bedingungen der Gefangenschaft dazu nötig sind, um die Bewegungskoordinationen der Lokomotion zum Selbstzweck werden zu lassen. Schon bei einer sehr geringen Entlastung von ihrem Dienste im Joch anderer Appetenzen kommt es deutlich zum Ausdruck, daß sie selbst zum Ziele zweckgerichteten Verhaltens werden können. Einen temperamentvollen Hunde oder einem gesunden Kolkrebs kann schier überhaupt nicht so viel Ortsbewegung im Dienste zweckgerichteten Verhaltens aufgezwungen werden, daß er in seiner freien Zeit die um ihrer selbst willen ausgeführten Bewegungen des Laufens oder Fliegens vollständig unterläßt. Schalten wir im Versuche die zweckgerichtete Nötigung zu solchen Bewegungen ganz aus, so machen wir bei den meisten Tieren die

Erfahrung, daß sie als Leerlaufreaktion fast ebenso ausdauernd und häufig ausgeführt werden, wie unter dem Drucke des zu erreichenden Zweckes. Gerade typische Werkzeugreaktionen zeigen im Versuche in ihrem Auftreten die größte Unabhängigkeit von dem die Handlungskette normalerweise sinnvoll abschließenden Ende. Bei der Graugans sind die Bewegungen des Grasrupfens und die des Gründelns, deren Ausführung einen großen Teil des Tageslaufes dieser Vögel ausfüllt, von dem biologischen Ziel, das in beiden Fällen der Nahrungserwerb ist, durchaus

-- p. 316: --

unabhängig. Bringt man eine Graugans, die den ganzen Tag im Freien geweidet hat, abends ins Zimmer, so beginnt sie schon nach wenigen Minuten wieder, die rupfenden Weidebewegungen an allen möglichen und unmöglichen Gegenständen auszuführen. Man muß die Intensität dieser Leerlaufreaktionen selbst mit angesehen haben, um einen Eindruck von der wahrhaft elementaren Gewalt zu bekommen, mit der auch solche einfachsten Bewegungsweisen zum Hervorbrechen drängen. Ebenso eindrucksvoll ist es, wenn eine Schar von Graugänsen auf einem gänzlich vegetationslosen Teich die Bewegungen des Gründelns fast ebenso ausdauernd ausführt, als hätten sie den gesamten Nahrungserwerb zu bestreiten, wiewohl die einzige wirkliche Nahrungsquelle in Gestalt des gefüllten Futternapfes am Ufer steht. Von uneingeweihten Beobachtern hört man dann stets verwunderte Mutmaßungen darüber, was die Tiere wohl in dem klaren Wasser fänden. Es kann also das Gründeln, ebenso wie die Rupfbewegung, als durchaus autonome Instinkthandlung auftreten. Andererseits kann das Tier natürlich über das Bedürfnis hinaus, das es nach der Reaktion um ihrer selbst willen hat, dieselben Bewegungskoordinationen als Werkzeug zur Erlangung der einer anderen Instinkthandlung zugeordneten Reizsituation benützen. Es kann also eine Graugans sehr wohl auch Gründeln, *um* in die Reizsituation des Fressens zu gelangen. Wenn der menschliche Beobachter nun, um bei demselben Beispiel zu bleiben, die Gans erst Gründeln und dann das Heraufgeholtte auffressen sieht, so ist er nur zu geneigt, unbedenklich die letzterwähnte Annahme zu machen, aus dem einfachen Grunde, weil *beim Menschen* die Reaktionen des Essens instinktmäßige Abläufe und als solche lustbetont sind, die des Nahrungserwerbes aber im allgemeinen nicht. Genau genommen trifft diese Annahme schon für den Menschen selbst nicht ausnahmslos zu. So war meine Tochter im Alter von 5 Jahren im Essen von Beeren durchaus maßvoll, wenn ihr diese auf einer Schüssel vorgesetzt wurden, überaß sich aber, wenn man sie in einem Blaubeerenbestande unbewacht sich selbst überließ. Man kann wirklich sagen, daß sie dann nicht des Essens halber Beeren pflückte, sondern sie des Pflückens halber aß, also ein gegenüber dem gewöhnlichen geradezu umgekehrtes Verhältnis zwischen den Reaktionen des Nahrungserwerbes und denen der Nahrungsaufnahme zeigte. Ein ganz ähnliches Verhalten konnte ich bei den Graugänsen nachweisen. Wenn ich Pflanzennahrung in eine dem Gründeln angemessene Wassertiefe versenke, so kann der Fall

eintreten, daß die gründellustigen Tiere die Pflanzen heraufholen und, wenn sie sie dann im Schnabel haben, auch kauen und schließlich schlucken, obwohl sie sich in einem Sättigungszustande befinden, in dem es ihnen nicht einfallen würde, dieselben Pflanzen aufzunehmen und zu fressen, wenn sie in einer Schüssel geboten würden. Dieses Verhalten zwischen den Reaktionen des Nahrungserwerbes und der Nahrungsaufnahme, das bei Graugans und Mensch immerhin als "Gefangenschaftserscheinung" aufgefaßt werden kann, stellt nun bei sehr vielen Tieren die kaum abzuändernde Norm dar. So sind bei vielen räuberischen Tieren, die über hochspezialisierte Instinkthandlungen des Nahrungserwerbes verfügen, diese letzteren intensiv lustbetont und das eigentliche Ziel des Appetenzverhaltens, während die eigentlichen Freßreaktionen bloß ein mechanisches Weiterlaufen der einmal begonnenen Handlungskette bedeuten. Solche Tiere fressen dann in Gefangenschaft oft ungenügend, weil die Reizsituation, die das eigentliche Ziel ihres "Appetites" darstellt, gänzlich fehlt. Es ist eine durchaus unberechtigte Vermenschlichung, anzunehmen, daß bei jedem Tier die Analoga jener Handlungen das Ziel des Appetenzverhaltens sind, die es beim Menschen darstellen. Gerade diese Annahme liegt aber, ausgesprochen oder unausgesprochen, den Ausführungen fast aller jener Autoren zugrunde, welche mit den Begriffen des über- und untergeordneten Instinktes operieren. Stets vermissen wir die Analyse des Einzelfalles, die uns allein und selbst dann nur für den untersuchten Fall, zu der Aussage berechtigt, daß eine Reaktion einer anderen untergeordnet sei, von dem Tiere als Mittel zu der zweiten Reaktion benutzt werde.

Die Notwendigkeit einer solchen Analyse scheint MCDUGALL nicht zu sehen, vor allem wohl deshalb, weil er den biologischen Sinn einer Handlungsfolge von vornherein mit dem einem tierischen Subjekt gegebenen Zweck der Handlungsfolge gleichsetzt. Die Erscheinungen, die wir eben besprochen haben, scheinen ihm durchaus unbekannt zu sein, wie aus folgendem, auf S. 101 seines Buches "Outline of Psychology" aufgestellten und durchaus irrigen Satze hervorgeht: "Es ist wahrscheinlich, daß jede Instinkthandlung zu einem gewissen Grade vom Appetit abhängt. Das Raubtier jagt nur, wenn es hungrig ist. Die satte Katze erlaubt manchmal den Mäusen, auf ihrem Schwanz zu spielen" (Übers.). Die gänzliche Unrichtigkeit dieser Sätze geht aus dem bereits Gesagten hervor, das wir in ihrer Richtigstellung kurz zusammenfassen können. Das Raubtier jagt dann nicht, wenn es seine Jagdreaktionen gründlich abreagiert hat, und außerdem satt ist. Ist es hungrig, so wird es, vorausgesetzt, daß es sich um eine geistig höherstehende Art handelt, unter Umständen die Jagdreaktionen "um des Fressens willen" ausführen, obwohl es eigentlich "keine Lust zum Jagen" hat. Die "Lust zum Jagen" aber, die Appetenz nach den betreffenden Instinkthandlungen, tritt durchaus unabhängig von der Ernährung des Tieres auf. MCDUGALL hätte doch wohl wissen können, daß eine gute Ernährung, solange sie nicht etwa durch Fettansatz die Beweglichkeit des Tieres hindert, auf die Jagdleidenschaft eines Hundes nicht den geringsten Einfluß ausübt! Ein geistig weniger hochstehendes Tier,

wie z. B. ein Steißfuß, jagt nur aus Appetenz nach der Reaktion selbst, ohne etwa bei schlechterem Ernährungszustände seine diesbezüglichen Reaktionen intensiver ablaufen zu lassen. Fr frißt sozusagen immer nur um des Jagens willen und hungert sich in Bälde zu Tode, wenn ihm das Futter in einer Weise geboten wird, die seine artgemäße Instinkthandlung des Beuteerwerbes unmöglich macht.

Was wir aber bei MCDUGALL und auch bei vielen anderen, ihm nahestehenden Autoren am meisten vermissen, sind irgendwelche bestimmten Aussagen darüber, wie die Relation zwischen Instinkt und Instinkthandlung eigentlich gedacht wird. Auch bei modernen Autoren, die sich des Wortes "drive" bedienen, bin ich mir darüber im Unklaren. Es muß erstaunen, daß diese Forscher, die sonst so radikal nach Beschränkung aller Aussagen auf objektiv Erfahrbares streben, nicht auf Aussagen über "den Instinkt" verzichten und die tierische *Handlung* and ihre Gesetzmäßigkeiten zum alleinigen Gegenstand ihrer Betrachtung machen.

Da alle die oben besprochenen Beobachtungstatsachen MCDUGALL unbekannt wann oder zum mindesten von ihm in keiner Weise berücksichtigt werden, so erhebt sich die Frage, welche Erscheinungen es denn waren, deren Beobachtung diesen Autor zur Annahme von über- und untergeordneten Instinkten und insbesondere der Annahme einer ganz bestimmten Zahl der ersteren geführt hat. Die Einheitlichkeit der arterhaltenden Funktion einer Gruppe von Instinkthandlungen kann, wie wir gesehen haben, nicht hierzu veranlassen, man konnte ja auch mit gleicher Berechtigung noch viel weitere funktionelle Kategorien aufstellen, wie es z. B. die Umgangssprache tut, wenn sie von Selbsterhaltungstrieb u.ä. spricht. Ähnliche Begriffsfassungen finden sich in der Psychoanalyse. Auf diesem Wege ist aber MCDUGALL nicht zu seinem Begriff der richtunggebenden Instinktes gelangt, —es wäre eine wesentliche Unterschätzung seiner Bedeutung, dies anzunehmen. Was ihn vielmehr zur Annahme einer bestimmten Zahl von Instinkten gedrängt haben dürfte, ist in ganz grober Wiedergabe folgendes: Es ist das große und unvergängliche Verdienst MCDUGALLS, die nahen Beziehungen gesehen zu haben, die zwischen der Instinkthandlung auf der einen, Gefühl und Affekt auf der anderen Seite bestehen. (Der englische Ausdruck "emotion" entspricht ungefähr einem Begriff, der dem des Gefühles und dem des Affektes übergeordnet ist, läßt sich daher am besten durch beide Wörter übersetzen.) In diesen subjektiven Erscheinungen sieht MCDUGALL die Erlebniskorrelate der Instinkte und schließt nun aus der Zahl der qualitativ deutlich voneinander trennbaren Gefühle und Affekte des Menschen auf die Zahl seiner Instinkte, ursprünglich sollen die so gewonnenen Instinktarten die Instinkte der Säuger und des Menschen darstellen, werden aber im übrigen durchaus als die einzigen im Tierreich überhaupt vorhandenen "Instinkte erster Ordnung" behandelt.

In bezug auf die Grundanschauung, *daß* instinktmäßige Reaktionen von subjektiven

Erscheinungen begleitet werden und daß der Einzelreaktion ein spezifisches Erlebniskorrelat in Gestalt eines bestimmten Gefühles oder Affektes zugeordnet sei, sind alle guten Tierkenner bewußt oder unbewußt Anhänger der MCDOUGALLSchen Lehre. So definiert VERWEY die Instinkthandlung als einen Reflexvorgang, der "mit subjektiven Erscheinungen einhergeht"; eine etwas kühne, aber ganz ausgezeichnete Instinktdefinition. HEINROTH, der sich subjektivierender Ausdrucksweisen durchaus nicht enthält, spricht von "Stimmungen" der Tiere, die bestimmten Erregungsarten zugeordnet sind, indem er aus der Bezeichnung der Instinkthandlung und dem Wort "Stimmung" zusammengesetzte Wörter bildet, wie Flugstimmung, Nestbaustimmung usw.

Diese so ungeheuer verwendbaren Neubildungen HEINROTHS deuten schon darauf hin, in welchen Punkten der Tierkenner sein Auslangen mit den MCDOUGALLSchen Instinktbezeichnungen nicht finden kann Die Zahl und Art der von diesem Autor angenommenen übergeordneten Instinkte sind, wie erwähnt, von derjenigen der voneinander trennbaren "Emotionen" des Menschen abgeleitet. In der Übertragung dieses Ergebnisses auf Tiere liegt nun jener Fehler, den HEINROTH durch seine neugebildeten Ausdrücke in feinsinniger Weise vermeidet. Da auch die scheinbar unwichtigeren Glieder einer Reihe einheitlich wirkender Handlungen als selbständige Mosaiksteine für die Funktion der Ganzheit ebenso wichtig sind wie nur irgendwelche anderen und durchaus unabhängig von diesen ausgelöst werden können, so müssen wir folgerichtigerweise auch für sie qualitativ gesonderte und selbständige Gefühle und Affekte annehmen. Wir müssen dem Tiere also in den meisten Fällen *viel mehr* einzelne Arten von Gefühlen und Affekten zuschreiben, als wir vom Menschen kennen, für dessen Gefühlsleben wir einen ebensolchen Vereinfachungs- und Entdifferenzierungsvorgang annehmen müssen, wie wir ihn für seine Instinkthandlungen nachweisen können. Die von MCDOUGALL aufgezählten, dem menschlichen Innenleben entsprechenden Bezeichnungen sind von vornherein *zu wenige an der Zahl*, wenn die subjektiven Vorgänge von Tieren mit ihnen beschrieben werden sollen.

Um hierfür ein Beispiel zu bringen: Bankivahühner und Haushühner, *Gallus bankiva*. haben zwei verschiedene Warnlaute, je nachdem, ob sie einen fliegenden Raubvogel oder einen nicht flugfähigen Bodenräuber erblickt haben. Erreicht die Erregung, die dem Raubvogelwarnlaut entspricht, höhere Intensitäten, so erfolgt eine Fluchtreaktion nach unten, bodenwärts ins Finstere, womöglich eine Deckung. Diese Erregungsart ist mit Blicken nach oben zwangsläufig gekoppelt

-- p. 318: --

und drückt sich bei geringsten Intensitäten nur in dieser Augenbewegung aus. Die dem anderen, dem Bodenfeindwarnlaut entsprechende Erregungsqualität hingegen führt bei höherer Intensität zum Auffliegen des Huhnes, in den meisten Fällen zum Aufbaumen und

nicht zur Flucht über weitere Strecken. Diesen beiden voneinander gänzlich unabhängigen Reaktionen dürfen wir sicher nicht ein einheitliches Erlebnis zuordnen, ohne uns eines nicht zu rechtfertigenden Anthropomorphismus schuldig zu machen. Der Ausdruck "Furcht" genügt sicher nicht, um die beiden scharf voneinander gesonderten Erregungsarten des Vogels zu bezeichnen. Mit der Annahme einer einheitlichen Erregungsqualität fällt aber, nach MCDUGALLS eigenem Vorgehen, jede Berechtigung zur Annahme eines einheitlichen "Instinktes, zu entkommen" (Instinct of escape), wie ihn dieser Autor annimmt. Wir können zwar, wie schon gesagt, in der Mehrzahl von solchen Instinkten sprechen, — in der Einzahl ist es ein bloßes Wort, dem ein Begriff durchaus fehlt.

Als Bezeichnungen von nach funktionellen Gesichtspunkten zusammengefaßten Gruppen von Reaktionen sind die MCDUGALLSchen Instinktbezeichnungen sehr brauchbar, denn Instinkthandlungen, die das Entkommen bei Gefahren, die Fürsorge für die Jungen usw. sichern, finden sich natürlich bei den weitaus meisten Tieren. Immerhin aber bergen alle diese Bezeichnungen die Gefahr, daß bloße Worte für Begriffe hingenommen werden, sobald übersehen wird, daß jede dieser Bezeichnungen nur als Plurale tantum gebraucht werden darf. (Schluß folgt.)

- - p. 324, Schluß: - -

III. Die Reflextheorie der Instinkthandlung.

Den SPENCER-LLOYD MORGANSchen Anschauungen über die Instinkthandlung steht in scharfem Gegensatz die ZIEGLERSche gegenüber. H. E. ZIEGLER sagt von der Instinkthandlung: "Ich habe den Unterschied zwischen instinktmäßigen und verstandesmäßigen Verhaltensweisen in folgender Weise definiert: die ersteren beruhen auf angeborenen, die letzteren auf individuell erworbenen Bahnen. So tritt an Stelle der psychologischen Definition eine histologische Begriffsbestimmung".

Wir wollen davon absehen, daß hier eine Aussage über die "verstandesmäßige" Verhaltensweise gemacht wird, der wir nicht ohne weiteres beistimmen können. Sie ist eine Behauptung, die man vielleicht als Arbeitshypothese vertreten, vorläufig aber ebensowenig beweisen wie widerlegen kann. Ich möchte aber auf die interessante und durchaus nicht selbstverständliche Tatsache hinweisen, daß sich die Auffassung der Instinkthandlung als Kettenreflex so gut wie ausschließlich bei radikal mechanistisch eingestellten Autoren findet. Nichtmechanistische Biologen pflegen mit einer gewissen Affektbetontheit gegen die Annahme aufzutreten, daß die Instinkthandlungen vielleicht als reflektorische Vorgänge erklärbar seien. Besonders MCDUGALL argumentiert gegen die Reflextheorie der Instinkthandlung stets so, als ob ihre Annahme gleichbedeutend mit einer Gleichsetzung von Organismus und Maschine wäre. Diese Einstellung ist dadurch zu erklären, daß die Autoren, gegen die sich MCDUGALL mit Recht wendet, diese Gleichsetzung in höchst dogmatischer

Weise durchzuführen versuchten. Da die Instinkthandlung ganz sicher nur einen *Teil* der tierischen Verhaltensweisen darstellt, wird das Tier in Wirklichkeit sicher nicht zu einer Maschine "herabgewürdigt", wenn es uns gelingen sollte, die instinktmäßigen Abläufe reflexphysiologisch zu erklären. Das Tier wird dadurch genau so wenig zur Maschine gestempelt, wie, grob gesprochen, der Mensch dadurch zur Maschine wird, daß wir die Funktion eines Teiles seiner Organisation, beispielsweise seines Ellenbogengelenkes, ziemlich vollständig mechanisch erklären können. Der Umstand, daß die Reflextheorie von Mechanisten, die anderen Anschauungsweisen von Vitalisten vertreten wurden, hat sich auf die Diskussion höchst ungünstig ausgewirkt.

Bevor wir uns mit der Frage befassen können, inwieweit der Begriff, den wir uns von der Instinkthandlung gebildet haben, mit dem des Reflexes vergleichbar sei, müssen wir uns klar darüber werden, welchen Inhalt wir diesem Begriffe zu geben gedenken. Es wäre ein Irrtum, zu glauben, daß das Wort Reflex immer nur für einen Begriff gleichen Inhaltes gebraucht werde, wenn auch die Sprachverwirrung hier nicht jenes Ausmaß angenommen hat, wie bezüglich der Bezeichnung Instinkt. Für die Ziehung eines Vergleiches dürfte es sich empfehlen, einen möglichst *eng* gefaßten Reflexbegriff zu verwenden, denn Gleichsetzungen, die mit einer *Erweiterung* eines der beiden gleichgesetzten Begriffe einhergehen, sind Scheinlösungen der jeweils aufgeworfenen Fragen. Wenn wir den Begriff des Reflexes so weit fassen wie BECHTEREW, der schlechterdings jeden an einem lebenden Organismus sich abspielenden Bewegungsvorgang als Reflex bezeichnet, also auch Bewegungen von Protozoen, Tropismen von Pflanzen und sogar Wachstumsvorgänge mit diesem Terminus belegt, dann wird unsere Aussage, die Instinkthandlung sei ein Reflexvorgang, zwar unleugbar formal richtig sein, zugleich aber vollkommen wertlos werden. Daß es möglich sein muß, über Instinkthandlung und den landläufigen Begriff des Reflexes einen übergeordneten Begriff zu bilden, ist selbstverständlich. Wenn wir aber diesen übergeordneten Begriff kurzweg mit dem Worte Reflex bezeichnen, so machen wir uns einer Erweiterung des Reflexbegriffes schuldig, der vorzuwerfen ist, daß sie die schon gewonnenen, auf gesicherten Forschungsergebnissen begründeten Umgrenzungen des ursprünglichen, engeren Begriffes zerstört, ohne Entsprechendes an ihre Stelle zu setzen. Dieser Schaden wird durch den Gewinn eines neuen Einteilungsgesichtspunktes sicher nicht wettgemacht. Diese Kritik richtet sich ausschließlich gegen die von BECHTEREW angewandte allgemeine Terminologie. Was er im Speziellen über die "erborganischen Reflexe", wie er die Instinkthandlungen bezeichnet, aussagt, ist zum größten Teil sehr beachtenswert.

Wir wollen aus den besprochenen Gründen in der nun folgenden Diskussion der ZIEGLERSchen Reflextheorie der Instinkthandlung den *engsten* der gangbaren Reflexbegriffe gebrauchen und unter einem "Reflex" nur einen solchen Vorgang verstehen, dem als anatomisches Substrat ein "Reflexbogen" zugrunde liegt, der aus einer zentripetalen

und einer zentrifugalen Leitung besteht, sowie aus einem dazwischengeschalteten, größeren oder kleineren Abschnitt des Zentralnervensystems, welcher als "Reflexzentrum" der Übertragung der Erregung vom zentripetalen auf den zentrifugalen Schenkel des Bogens dient. Tatsächlich dachte sich ZIEGLER die Instinkthandlung aus solchen in ihrer anatomischen Grundlage erfaßbaren Reflexvorgängen aufgebaut.

Der am nächsten liegende Einwand gegen die Reflextheorie der Instinkthandlung in dieser schärfsten Formulierung liegt in den *Regulationserscheinungen*, die sich bei vielen Instinkthandlungen, besonders bei den einfacheren unter ihnen, nachweisen lassen. Ich erinnere an die Versuche von BETHE, die zum großen Teil nur angestellt wurden, um die Unnahbarkeit von Bahntheorie und Zentrenlehre aufzuweisen. BETHE hat durch Amputationsversuche zeigen können, daß die Gangkoordinationen der verschiedensten Tiere einer großen Zahl von Regulationen fähig sind. Bei vielfüßigen Tieren, wie bei Krebsen, war die Zahl der möglichen Koordinationen des Schreitens so groß, daß BETHE mit Recht auf die Unwahrscheinlichkeit der Annahme hinweist, daß jeder von ihnen eine besondere "Bahn" zugrunde liege. Man kann schwer annehmen, daß ein Flußkrebs "für den Fall" jeder der experimentell erzeugten Kombinationen von Beinverlusten eine spezielle "Reservebahn" bereitliegen hat! Es fragt sich aber, ob zum Zustandekommen dieser "ganzheitlichen" Regulationsvorgänge wirklich notwendigerweise der Organismus als ganzes reagieren muß, ob man die Möglichkeit ganz von der Hand weisen darf, daß vielleicht hochkomplizierte Systeme von Reflexen im engsten Sinne zu ihrer Erklärung ausreichen. Ein enthirnter Frosch, der doch wohl nicht als ganzheitlicher Organismus gelten kann, und dessen Reaktionen von allen Physiologen als reine Reflexvorgänge aufgefaßt werden, reagiert bei seinem "Wischreflex" auch ganzheitlich, indem er mit seiner Hinterpfote zielsicher stets die gereizte Stelle trifft, wo immer der Reiz gesetzt wurde, und bei Fesselung des gleichseitigen Hinterbeines sofort das der Gegenseite heranzieht. Die von BETHE erhobenen Bedenken gegen die bahntheoretische Deutung der Instinkthandlung bestehen somit auch Vorgängen gegenüber, die von der Physiologie allgemein als Reflexe aufgefaßt werden.

Der Nachweis des anatomischen Substrates in Gestalt eines Reflexbogens ist mit einiger Genauigkeit nur in den allereinfachsten Fällen gelungen. Die von den Neurologen in ihrem Bahnverlauf genau erforschten Reflexe, wie etwa ein Sehnenreflex, der Bauchdeckenreflex usw., sind durchweg Erscheinungen, die nur in einem vom Gesamtgeschehen im Organismus isolierten Ablauf genau bekannt sind, so daß ihre bahntheoretische Erklärung, genau genommen, nur für diesen Sonderfall als sicher gültig angesehen werden darf. Von solchen einfachsten und im Sinne der Bahntheorie ziemlich vollständig erfaßbaren Abläufen bestehen nun alle nur denkbaren Übergänge zu solchen "Reflexen", die, wie der Wischreflex des Frosches, durchaus die für die Instinkthandlung bezeichnende Regulationsfähigkeit besitzen.

Der Einwand, welcher der Reflextheorie der Instinkthandlung aus den

Regulationserscheinungen erwächst, ist somit gegen die bahntheoretische Erklärung sehr vieler, ganz allgemein als Reflexvorgänge betrachteter Abläufe ganz ebenso zu erheben. Zu einem Versuch, die Instinkthandlung vom Reflex abzugrenzen, können die Regulationserscheinungen demnach nicht herangezogen werden, man wollte denn Vorgänge, wie den Wischreflex des Frosches, ebenfalls als "Instinkthandlungen" vom Reflexe abgliedern. Es läßt sich tatsächlich einiges für eine derartige Abgrenzung anführen. Die wenigsten der in ihrer anatomischen Grundlage einigermaßen genau erfaßten Reflexe können in ihrem experimentell isolierten Ablauf als arterhaltend sinnvolle Verhaltensweisen gelten. So groß ihre Bedeutung für den Neurologen ist, müssen sie vom Biologen eigentlich als Zufallserscheinungen gewertet werden. Immerhin sind sie arterhaltend wertvollen Vorgängen so offensichtlich nahe verwandt, daß trotz der vorläufig mangelhaften Auflösbarkeit der letzteren kein Physiologe ernstlich daran denken wird, zwischen beiden eine Grenze ziehen zu wollen. VERWORN hat in seine Definition des Reflexes dessen arterhaltenden Wert sogar als ein wesentliches Merkmal mit aufgenommen. Er sagt: "Das Wesen des Reflexes besteht darin, daß ein den Reiz perzipierendes und ein den Reiz in *zweckmäßiger* (von mir *kursiv*) Weise beantwortendes Element durch ein zentrales Verbindungsstück so untereinander in Beziehung gesetzt werden, daß usw." Die oben besprochene Abgrenzung der Instinkthandlung vom Reflexe käme einer Bestimmung beider Begriffe nach der *Erfafbarkeit* der anatomischen Grundlage gleich und wäre somit ziemlich sinnlos, da jedes neue Ergebnis analytischer Forschung Vorgänge, die bisher für Instinkthandlungen galten, unter den Reflexbegriff bringen könnte.

Schließlich möchte ich feststellen, daß ein absolut zwingendes Argument gegen die *Möglichkeit* einer bahntheoretischen Erklärung der Instinkthandlung in den besprochenen Regulationserscheinungen *nicht* gegeben ist. Es erscheint durchaus denkmöglich, mechanische Modelle zu konstruieren, welche die von BETHE beobachteten Regulationen der Gangkoordinationen nachzuahmen imstande sind. Ein derartiges mechanisches Modell eines Systems von Reflexen müßte ganz sicher eine ungeheure Komplikation des Aufbaues erreichen, aber es wird sich ja auch kein mit den Tatsachen vertrauter Vertreter der Reflextheorie eine Instinkthandlung anders als auf einem sehr hochdifferenzierten System von Reflexbahnen aufgebaut denken. Auch ZIEGLER hat dies sicher nicht getan. Die Regulationserscheinungen sprechen also, genau

-- p. 326: --

genommen, nicht gegen die Bahntheorie an sich, sondern nur gegen die Annahme, daß eine Instinkthandlung in einer einzigen Bahn, oder einigen wenigen Bahnen festgelegt sei.

Wenn ich hier die Reflextheorie der Instinkthandlung verteidige und mich sogar, mit gewissen Vorbehalten, als ihr Anhänger bekenne, so soll das nicht besagen, daß ich sie als

Arbeitshypothese besonders hoch einschätze. Beim Studium der instinktmäßigen Handlungen stützen wir uns auf ein Tatsachenmaterial, das einer Wissensquelle entstammt, die von derjenigen recht verschieden ist, aus der die Reflexphysiologie ihre Kenntnisse schöpft. Eine Erforschung der Instinkthandlung durch die Methodik der Reflexphysiologie erscheint sehr wenig aussichtsreich, da das sofortige Ausfallen der höher differenzierten Instinkthandlungen bei körperlichen Schädigungen geringsten Grades es vollständig unmöglich macht, aus dem Ausfallen einer Funktion nach einem vivisektorischen Eingriff irgendwelche Schlüsse zu ziehen. Durch diese rein technische Schwierigkeit wird der Wert der Reflextheorie der Instinkthandlung als Arbeitshypothese stark herabgesetzt.

Ein ähnlicher Einwand gegen die Reflextheorie der Instinkthandlung, wie der auf Grund der Regulationserscheinungen erhobene, gründet sich auf die S. 292 besprochenen *Intensitätsverschiedenheiten* im Ablaufe instinktmäßiger Reaktionen. Wir haben gesehen, daß die Erscheinungsformen einer und derselben Reaktion je nach Intensität der Erregung des Tieres beträchtlich voneinander abweichen können. Da diese Erscheinungsformen in stufenlosem Übergang ineinanderfließen, kann man behaupten, daß sie in unendlicher Zahl vorhanden seien und kann diese Zahl gegen die Annahme eines anatomischen Substrates für den Ablauf anführen. Andererseits drückt sich aber gerade in diesen Intensitätsskalen eine so zwangsläufige, man ist versucht zu sagen "maschinenmäßige" Gesetzmäßigkeit aus, daß einem physikalische Gleichnisse ganz unbewußt in die Feder fließen und man von einem "Erregungsdruck" u. dgl. spricht.

Eine andere Eigenheit der Instinkthandlung, die, ohne eigentlich einen Einwand gegen die Reflextheorie darzustellen, doch nicht aus der Reflexnatur der instinktmäßigen Abläufe erklärt werden kann, ist die S. 298 besprochene Senkung des Schwellwertes der eine Instinkthandlung auslösenden Reize. Diese Schwellerniedrigung tritt, wie wir gesehen haben, ein, wenn die normalerweise zur Auslösung einer Reaktion nötigen Reize längere Zeit ausbleiben. Sie führt schließlich zu einem reiz-unabhängigen Hervorbrechen der Instinkthandlung, welche Erscheinung wir als "Leerlaufreaktion" bezeichnet haben. Alle diese Erscheinungen sind nicht aus dem Reizreaktionsschema des Reflexes ableitbar und bedürfen deshalb für den, der sich zur Reflextheorie der Instinkthandlung bekennt, einer zusätzlichen Erklärung.

Möglicherweise hat eine solche Erklärung einiges mit den Beziehungen zu tun, die zwischen der Schwellerniedrigung der auslösenden Reize und dem im Appetenzverhalten liegenden Suchen nach diesen Reizen bestehen. Abgesehen von ihrem rein funktionellen Zusammenwirken können nämlich Beziehungen zwischen Schwellerniedrigung und Appetenzverhalten darin gesucht werden, daß wohl beide mit den subjektiven Erscheinungen in Zusammenhang stehen, die jeden instinktmäßigen Ablauf begleiten und zweifellos nach längerer "Stauung" einer Instinkthandlung eine wesentliche Steigerung ihrer Intensität erfahren. Weiter möchte ich über die Erlebenseite der in Rede stehenden Erscheinungen noch aussagen, daß augenscheinlich die Wahrnehmung derjenige Teil des "Reflexbogens" ist, an

dem die Veränderung der Reaktion angreift. "Du siehst, mit diesem Trank im Leibe, bald Helenen in jedem Weibe", sagt Goethe, oder, um ein prosaischeres Beispiel anzuwenden, unser Speichelreflex spricht nach längerem Hungern auch auf den Geruch einer Speise an, von der wir uns für gewöhnlich mit Ekel abwenden. ELIOT HOWARD sagt, daß sich mit Verschiedenheit der Intensität einer Reaktion das Wahrnehmungsfeld (perceptual field) des Tieres ändere und meint damit ganz offensichtlich dasselbe, was ich hier auszudrücken versuche.

Die Schwellerniedrigung der auslösenden Reize wird von CRAIG als eine Teilerscheinung des "Appetites" gewertet, dessen hauptsächlichster Ausfluß das zweckgerichtete Suchen nach diesen Reizen, also das Appetenzverhalten ist. Da Craig dieses Reizsuchen dem Begriff der Instinkthandlung einordnet, es als einen Teil dieser letzteren auffaßt, erscheint dieses Vorgehen bei ihm durchaus folgerichtig; tatsächlich *wirken* beide einheitlich, im Sinne einer Vergrößerung der *Bereitschaft* des Tieres zu der betreffenden Handlung. Da wir aber durch unsere engere Fassung des Instinktbegriffes gezwungen werden, derartige funktionell einheitliche Verhaltensweisen weiter zu analysieren, müssen wir die Schwellerniedrigung der auslösenden Reize als eine Eigenschaft der Instinkthandlung scharf von dem reizsuchenden Appetenzverhalten trennen, das uns auch in seiner primitivsten Form als Vertreter der höheren, zweckgerichteten Verhaltensweisen zu gelten hat. Die Beziehungen, die, wie oben angedeutet, möglicherweise zwischen beiden bestehen, haben auf diese Trennung der Begriffe keinen Einfluß, stehen auch in keinerlei Widerspruch zu ihr.

Schon in den oben herangezogenen, von der subjektiven Seite her beleuchteten Beispielen stellt sich die in Rede stehende Erscheinung nicht nur als eine Erniedrigung der Schwellwerte auslösender Reize dar, sondern auch als eine Verminderung der Selektivität des Organismus, als eine Bereitschaft, auf nicht ganz adäquate Reize anzusprechen. Bei objektgerichteten Abläufen kann dies dazu führen, daß bei längerem Fehlen des adäquaten, biologisch richtigen Objektes die Reaktion

- - p. 327: - -

mit einem anderen, nicht ganz entsprechenden Objekte sozusagen "vorlieb" nimmt. Solche am Ersatzobjekt ablaufenden Instinkthandlungen verursachen, genau wie der biologisch richtige Ablauf, ein sofortiges Wiederansteigen der abnorm erniedrigten Reizschwelle, wenn auch wohl nicht eine Rückkehr der Schwellwerte zur Norm. Dieses Steigen der Reizschwelle, oder, wenn man so will, diese Erhöhung der Selektivität des perzeptorischen Schenkels der Reaktion, hat nun zur Folge, daß das Reagieren auf die nicht ganz adäquate Reizsituation schon nach ganz kurzem Reaktionsablauf wieder verschwindet. Eine Instinkthandlung, die dem normalen Objekt gegenüber durch lange Zeit und sehr oft hintereinander ausgeführt wird, wird daher am Ersatzobjekt nur ganz kurz, oder nur wenige Male betätigt. So konnte

LISSMANN zeigen, daß die Kampfreaktionen einzeln gehaltener Kampffischmännchen, *Betta splendens*, zunächst durch recht plumpe Plastilinattrappen auslösbar waren, aber sehr rasch ermüdeten, und zwar um so rascher, je weniger diese Ersatzobjekte dem artgleichen Kampfgegner entsprachen. Ein Nachtreiher, dessen Junges wir aus dem Neste nahmen und frei auf eine Wiese setzten, beantwortete diese unnormale Reizsituation damit, daß er das Junge für einen Augenblick huderte, um sofort wieder aufzustehen und von ihm wegzugehen. Kurz darauf verteidigte er es *einmal* gegen einen Pfauhahn, wandte aber, trotz Weiterbestehens der Bedrohung des Jungen durch diesen Vogel, seine Aufmerksamkeit sogleich wieder von beiden ab und der still danebenstehenden Pfliegerin zu, um diese um Futter anzubetteln. Als wir das Junge ins Nest zurückbrachten, wurde es dort besonders lange und intensiv "freudig" begrüßt, sofort andauernd gehudert und ebenso mit größter Wut und durchaus unermüdlich gegen mich verteidigt.

Ich bin im allgemeinen kein großer Freund physikalischer Denkmodelle für biologische Vorgänge, weil man durch sie allzuleicht in den Glauben gewiegt werden kann, man habe einen Vorgang voll kausal-analytisch erfaßt, von dem man in Wirklichkeit nur ein sehr unvollkommen zutreffendes Modell verstanden hat. Trotzdem glaube ich, mit obigem Vorbehalt, ein physikalisches Gleichnis dafür gebrauchen zu dürfen, wie sich die Instinkthandlung und die sie auslösenden Reize bei und zwischen den Abläufen verhalten. Wir haben schon mehrmals gleichnismäßig von einem "Erregungsdruck" gesprochen, und tatsächlich verhält sich das Tier während der Zeit, in der ein bestimmter Ablauf ungebraucht bleibt, ganz genau so, als würde irgendeine reaktionsspezifische Energie *kumuliert*. Es ist, als würde ein Gas dauernd in einen Behälter gepumpt, in dem der Druck daher kontinuierlich im Wachsen ist, bis es, unter ganz bestimmten Umständen zu einer Entladung kommt. Die verschiedenen Reize, die zur Entladung des kumulierten "Erregungsdruckes" führen, möchte ich als Hähne symbolisieren, die das angesammelte Gas wieder aus dem Behälter strömen lassen. Dabei entspricht der adäquate Reiz, genauer gesagt, die adäquate Kombination von Reizeinwirkungen, einem einfachen Hahn, der den Druck im Behälter bis auf das Maß des Außendruckes zu erniedrigen imstande ist. Allen anderen, mehr oder weniger unadäquaten Reizen, entsprechen Hähne, denen ein Hindernis in Gestalt eines Federventiles vorgeschaltet ist, das erst von einem bestimmten Binnendruck aufwärts Gas ausströmen läßt. Daher vermögen diese Hähne den innerhalb des Behälters herrschenden Druck nie vollständig zu entspannen, und zwar um so weniger, je stärker die Feder des vorgeschalteten Ventiles ist, d. h., je unähnlicher der auslösende Ersatzreiz der normalen, adäquaten Reizsituation ist. Die rasche Ermüdbarkeit, die der instinktmäßige Ablauf bei unadäquater Auslösung zeigt, läßt sich auf diese Weise sehr gut und wahrscheinlich auch in einer ihr Wesen treffenden Weise versinnbildlichen. Unser Vergleich hinkt aber in bezug auf einen wichtigen Punkt, weil er die Leerlaufreaktion nicht, oder nur schlecht modellmäßig darzustellen vermag. Das elementare, geradezu explosive Hervorbrechen der Reaktion, welches das Tier bis zur Erschöpfung "auspumpt", läßt sich unmöglich als ein Druckabblasen durch eine Art Sicherheitsventil darstellen, ließe sich noch am besten durch ein Platzen des ganzen Behälters

versinnbildlichen.

Dieses Verhalten der Instinkthandlung, das den Gedanken an innere Kumulationsvorgänge so ungemein nahelegt, ist bei allen jenen Reaktionen leicht zu verstehen, die einen *Bedarf* des Körpers zu decken haben, wie die Instinkthandlungen der Nahrungs- und Wasseraufnahme, des Absetzens von Fäkalien, Exkreten und Geschlechtsprodukten. Man weiß in vielen dieser Fälle sehr genau, wie der innere Reiz auf dem Wege mehr oder weniger komplizierter Systeme von Indikatoren zum subjektiven Bedürfnis wird und dem äußeren einen größeren oder kleineren Teil der Reaktionsauslösung abnimmt. Wir müssen aber hier betonen, daß sich das Tier bei sehr vielen, ja vielleicht bei *allen* instinktmäßigen Reaktionen, durchaus analog verhält, also auch bei solchen, bei denen die Existenz eines derart einfach zu fassenden inneren Reizes mit Sicherheit auszuschließen ist. Besonders auffallend ist die Unabhängigkeit von nachweisbaren inneren Reizen bei den sog. negativen Reaktionen, bei den Flucht- und Abwehrhandlungen vieler Tiere. Gerade an ihnen kann man die Schwellerniedrigung auslösender Reize am allerbesten demonstrieren, da sie bei gefangenen Tieren fast regelmäßig auftritt, besonders bei solchen, die in menschlicher Pflege großgeworden sind. Ich konnte zeigen, daß bei Vögeln jungaufgezogene Individuen besonders bei solchen Arten eine auffallende Schwellerniedrigung der Fluchtreize zeigten, bei denen die Fluchtreaktion des Jungvogels nicht durch den Anblick instinktmäßig "erkannter" Feinde, sondern

-- p. 328: --

vielmehr durch das Warnen, oder überhaupt durch das Erschrecken und Fliehen der Elterntiere ausgelöst wird. Solche Jungvögel sind daher in der Obhut des Menschen *jeder* adäquaten Auslösung der Fluchtreaktion entzogen und können diese sozusagen nicht loswerden. Sie zeigen, wie zu erwarten, eine in der Praxis der Tierhaltung höchst lästige Neigung, die geringfügigsten Ersatzreize zum Anlaß einer ganz gefährlichen Panik zu nehmen, oder selbst ohne nachweisbaren Reiz plötzlich loszurasen. Sehr ähnlich verhalten sich viele Huftiere, besonders manche Antilopen. Auch hier sind es, wie mir ANTONIUS mitteilte, vor allem die durch den Menschen isoliert großgezogenen Stücke, die sich in blinder und grundloser Panik am Gehegegitter totrennen.

Wir haben angedeutet, daß sich die Leerlaufreaktion im allgemeinen durch hohe Erregungsintensität auszeichnet, ja vielleicht bei manchen Instinkthandlungen stets von *maximaler* Intensität ist. wie z. B. bei den eben besprochenen Fluchtreaktionen. Man darf wohl sagen, daß bei geringer Intensität des Bedürfnisses nach einer bestimmten Reaktion und gleichzeitiger Darbietung optimaler äußerer Gelegenheit zu ihrem Ablauf typisch die S. 292 beschriebenen Reaktionsinitien und unvollständigen Abläufe in Erscheinung treten, während bei hohem inneren Erregungsdruck und mangelhafter oder ganz fehlender äußerer

Gelegenheit deutlich andersgeartete Fehlhandlungen zur Beobachtung kommen. Während im ersten Falle die Unvollständigkeit des Ablaufes die Erreichung des arterhaltenden Zieles verhindert, wird es im zweiten oft in sehr anschaulicher Weise klar, daß es die Starrheit des an sich vollkommenen Ablaufes ist, die die Erfüllung des biologischen Sinnes unmöglich macht, sowie auch nur der geringste Grad der Anpassungsfähigkeit von der Handlungskette verlangt wird. *Beide gegensätzlichen Fälle sind klarste Beweise für das vollständige Fehlen jedes Zusammenhanges zwischen dem biologischen Sinn einer instinktmäßigen Verhaltensweise und jenem Zweck, den das Tier als Subjekt verfolgt.* In einem Fall bleibt das arterhaltende Ziel der Reaktion unerreicht, weil trotz Erfülltsein aller äußeren Bedingungen der innere "Erregungsdruck" des Tieres nicht ausreicht, um es durch alle Einzelhandlungen der Kette "hindurchzutreiben", im anderen führt es die lückenlose Folge dieser Handlungen mit allerhöchstem Eifer durch, obwohl alle angeblich als "Verhaltensunterstützung" nötigen Reize und oft sogar die rein physikalischen Bedingungen des Ablaufes fehlen.

Die Vollständigkeit des Ablaufes der Handlungskette bei der Leerlaufreaktion mag zunächst im Sinne einer bahntheoretischen Deutung bestechend erscheinen. Die Erniedrigung der Reizschwelle aber, die als der jeder Leerlaufreaktion zugrunde liegende Vorgang zu gelten hat, ist etwas dem einfachen Reizreaktionsschema des Reflexes durchaus Fremdes und bedarf, wie schon angedeutet wurde, zum mindesten einer besonderen Erklärung. Ebenso, wie die schon besprochenen Regulationserscheinungen, spricht die Schwellerniedrigung nicht gegen die grundsätzliche Richtigkeit, sondern nur gegen das alleinige Ausreichen der Reflextheorie der Instinkthandlung.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, ob wir die Erscheinungen der Schwellerniedrigung zu einer begrifflich scharfen Abtrennung der Instinkthandlung vom Reflexe im engsten Sinne verwenden können, so müssen wir verneinend antworten. Es ist ja jede Ermüdungserscheinung als derselbe Vorgang mit umgekehrtem Vorzeichen auffaßbar; während der Erholungszeit nach längerer Beanspruchung zeigen die verschiedensten, animalischen Funktionen dienenden Gewebe die Erscheinung eines allmählichen Anwachsens der Erregbarkeit, einer Schwellerniedrigung auslösender Reize, zwar in quantitativ sehr verschiedener, aber doch unverkennbar analoger Weise. Die Erscheinung ist also ganz sicher nichts, was dem anatomischen Substrat der instinktmäßigen Abläufe allein zukommt.

Die wichtigste Eigenheit des instinktmäßigen Bewegungsablaufes, die ebenfalls im Reizreaktionsschema des Reflexes ihre Erklärung nicht finden kann, liegt in seinem *Angestrebtwerden* durch jene Verhaltensweisen, die wir S. 295 als *zweckgerichtetes* oder *Appetenzverhalten* bereits ausführlich besprochen haben. Die Tatsache, daß der Ablauf der Instinkthandlung den Zweck des zweckgerichteten Verhaltens darstellt, spricht an sich *nicht* gegen die Kettenreflexnatur ihrer Bewegungskoordinationen. Nur ist es zunächst noch gänzlich unklar, wieso es kommt, daß das Tier den Ablauf dieser Kettenreflexe anstrebt, was es ja durchaus nicht *allen* seinen Reflexen gegenüber tut! Es fällt keinem Menschen ein, sich um die Reizsituation, in der sein Patellarreflex ausgelöst wird, um des Reflexablaufes selbst

willen zu bemühen. Es gehört eigentlich zu dem Begriff des Reflexes, daß er, wie eine ungebrauchte Maschine, dauernd bereitliegt und nur dann in Tätigkeit tritt, wenn bestimmte Schlüsselreize auf die Rezeptoren des Tieres einwirken. Daß die Reaktion sich sozusagen selbst meldet, das Tier in Unruhe versetzt und veranlaßt, nach diesen Schlüsselreizen aktiv zu *suchen*, gehört nicht zum Wesen des Reflexes, ohne aber *gegen* die Reflexnatur des schließlichen Ablaufes zu sprechen. Im einfachsten Fall ist dieses Suchen nicht mehr als eine motorische Unruhe, die allerdings auch schon als ein Suchen nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum wirkt, im entgegengesetzten Grenzfall kann es durch die höchsten Leistungen von Lernen und Einsicht geleitet sein, die wir im Tierreich überhaupt finden. Jenes In-Unruhe-Versetzen des Tieres, jener *Ansporn* zu gerichtetem oder ungerichtetem Suchen nach einer ganz bestimmten Reizsituation, in welcher dann erst das angeborene Auslöseschema der angestrebten Reaktion zum Ansprechen gebracht wird, ist

- - p. 329: - -

dasjenige, was ich mit dem Worte *Trieb* bezeichnen möchte, wobei ich mir voll bewußt bin, daß dieser Triebbegriff noch weniger als der von mir angewandte Begriff der Instinkthandlung der herkömmliche ist.

Zweifellos sind es zwei Faktoren, die das Tier unmittelbar veranlassen, die den instinktmäßigen Ablauf auslösende Reizsituation anzustreben. Der erste ist das, was wir eben als "Trieb" bezeichneten, den zweiten stellen, nach vorangegangener Erfahrung, jene Lustgefühle dar, die den Ablauf der Instinkthandlung begleiten. So wenig es je gelingen kann, für diese subjektiven Erscheinungen eine kausale Erklärung zu geben, so nahe liegt es, ihnen eine — natürlich nur im Sinne der Arterhaltung — finale Deutung zu unterlegen. Das Tier wird zum Ablauflassen der für die Arterhaltung notwendigen Bewegungskoordinationen "getrieben und gelockt", über die Art und Weise, wie bei der Erwerbung der Instinkt-Dressurverschränkungen die Funktionslust als Köder wirkt, der das Subjekt zum Beschreiten des von der Arterhaltung vorgeschriebenen Weges veranlaßt, haben wir schon (S. 297) gesprochen. Ohne diese doppelte Motivierung alles Appetenzverhaltens wäre ein genügendes Ausmaß der Ausübung instinktmäßiger Abläufe nicht genügend gesichert, man kann behaupten, daß eine Tierart ohne sie zum baldigen Aussterben verurteilt wäre.

Während sich weder die Erscheinung der Regulationsfähigkeit, noch die der Schwellerniedrigung auslösender Reize zur begrifflichen Abgrenzung der Instinkthandlung vom Reflex bei näherer Betrachtung als brauchbar erwiesen hat, ist ihr Angestrebterwerden, ihre Funktion als Ziel des Appetenzverhaltens zweifellos zu einer definitionsmäßigen Abtrennung der Instinkthandlung als einer besonderen Art reflektorischer Vorgänge verwendbar. Es könnte auf den ersten Blick störend erscheinen, daß eine derartige Definition der Instinkthandlung Subjektives zu ihrer Charakterisierung heranzieht, daher sei hier

nochmals betont, daß sich der Begriff des zweckgerichteten Verhaltens nach TOLMAN durchaus objektiv, vom Standpunkt der Verhaltenslehre aus, definieren läßt, wie S. 295 auseinandergesetzt wurde. Die Definition der Instinkthandlung als "angestrebter Reflexablauf" bedeutet eine schärfere Präzisierung jener Fassung des Instinktbegriffes, die VERWEY gibt, indem er sagt: "Wo sich Reflexe und Instinkte überhaupt unterscheiden lassen, verläuft der Reflex mechanisch, während die Instinkthandlung von subjektiven Erscheinungen begleitet wird". So wertvoll es uns sein muß, den Zweck in der Terminologie und von dem Standpunkt objektiver Verhaltenslehre definieren zu können, so glaube ich doch, es hieße an etwas Wesentlichem absichtlich vorbeisehen zu wollen, wenn wir die Feststellung unterließen, daß gerade die *subjektiven* Begleiterscheinungen des Instinktablaufes den *unmittelbaren* Zweck des Appetenzverhaltens darstellen.

Ich bin mir bewußt, daß die Definition der Instinkthandlung als angestrebter Reflexablauf nicht ganz ohne philosophische Schwierigkeiten ist. Die Zusammenstellung des Strebens, eines trotz seiner objektiven Erfäßbarkeit doch essentiell seelischen Vorganges, mit dem physiologischen Begriff des Reflexes, hat etwas von der Naivität der DESCARTESschen Anschauung, daß die Zirbeldrüse der Angriffspunkt psychischer Einflüsse auf körperliche Vorgänge sei. Gerade das aber bezeichnet gut die philosophisch-schwierige, aber eben deshalb wichtige und vielleicht auch aufschlußreiche Stellung des instinktmäßigen Bewegungsablaufes in der Theorie der tierischen und menschlichen Handlung; vielleicht wird dadurch eine Frage in schärferer Weise gefaßt, die der Naturphilosoph an den Biologen zu stellen hat.

Zusammenfassung.

Was mich zu der vorliegenden Kritik so ziemlich sämtlicher herkömmlichen Anschauungen über das instinktmäßige Verhalten der Tiere berechtigt und zur Umgrenzung eines neuen Begriffes der Instinkthandlung veranlaßt, sind fast ausschließliche *neue Beobachtungstatsachen*. Diese entstammen zwar durchaus nicht ausschließlich eigenen Forschungen, aber doch denen eines so engen und mir so gut bekannten Kreises gleichsinnig arbeitender Tierkenner, daß ich wohl annehmen darf, sie seien bei der Bildung des Begriffes von dem, was eine Instinkthandlung so recht eigentlich ist, noch niemals berücksichtigt worden. Ich darf wohl nicht unerwähnt lassen, daß mir die allermeisten dieser Tatsachen um vieles länger bekannt sind als die mit ihrer Hilfe hier kritisierten Theorien, und daß ich die in vorliegender Abhandlung dargestellten Anschauungen, wenn auch nicht in wissenschaftlicher Formulierung, so doch in allen wesentlichen Grundzügen fertig gebildet hatte, bevor ich auch nur die Namen der großen Instinkttheoretiker gehört hatte.

Da nun jede einzelne dieser mit so vielen herkömmlichen Meinungen nicht vereinbaren Beobachtungstatsachen in vorliegender Arbeit *wiederholt* vorkommt und in bezug auf ihre Bedeutung in verschiedenen Hinsichten an verschiedenen Orten besprochen

wurde, glaube ich, die übersichtlichste Zusammenfassung des Sinnes meiner Arbeit zu geben, indem ich diese Tatsachen in gedrängter Wiederholung vorführe. Dabei will ich ihrer nicht in der Reihenfolge gedenken, in der sie in meiner Abhandlung vorkommen, sondern in derjenigen, die, wie ich glaube, der Abstufung ihrer Wichtigkeit und Tragweite entspricht.

Bei einem solchen Vorgehen muß ich unbedingt der *ihren biologischen Sinn nicht erfüllenden Instinkthandlung* den ersten Platz einräumen. Sowohl die aus Mangel an innerer Reaktionsintensität unvollständig bleibende (S. 292) als auch die aus Mangel äußerer Bedingungen ihres Ablaufes biologisch sinnlos werdende (S. 298) Instinkthandlung sind bei gefangenen Tieren

- - p. 330: - -

ungemein häufig zu beobachten, um sie waren es, die mir schon sehr früh die grundlegende Überzeugung beibrachten, daß der biologische Sinn der Reaktion und der dem Tiere als Subjekt gegebene Zweck nichts miteinander zu tun haben und keinesfalls gleichgesetzt werden dürfen. Der Grenzfall der aus Mangel an äußeren Bedingungen sinnlosen Instinkthandlung, die objektlos ablaufende *Leerlaufreaktion*, beweist durch die wahrhaft photographische Gleichheit der ausgeführten Bewegungen mit denen des normalen, den biologischen Sinn der Handlung erfüllenden Ablaufes, daß die Bewegungskoordinationen der Instinkthandlung bis in kleinste Einzelheiten ererbtermaßen festgelegt sind. Die Leerlaufreaktion gestattet uns, am isoliert aufgezogenen, gefangenen Tier die Instinkthandlung sozusagen in Reinkultur zu studieren. Sie ist als eine unumstößliche Grundtatsache zu betrachten, durch die eine auch heute noch in Amerika Anhänger zählende Denkrichtung, die alles tierische und menschliche Verhalten aus bedingten Reflexen abzuleiten bestrebt ist, widerlegt wird. Die Gleichheit der Bewegungen bei Leerlaufreaktion und normalem, biologisch sinnvollem Ablaufe verbietet uns von vornherein, die Instinkthandlung als eine Form des zweckgerichteten Verhaltens aufzufassen: Es ist unrichtig, daß an einer Instinkthandlung je irgendwelche Veränderungen nachgewiesen wurden, die Bezug auf ein bestimmtes, vom Tier als Subjekt erfaßtes Ziel hatten.

Als zweite Grundtatsache möchte ich das (S. 307 — 310 besprochene) *Verhalten der Instinkthandlung im zoologischen System* in Erinnerung rufen, das uns zeigt, daß sich die instinktmäßige Bewegungskoordination in ihrer stammesgeschichtlichen Veränderlichkeit durchaus wie ein Organ verhält und wie ein solches vergleichend systematisch erfaßt werden kann und muß. Das Verhalten der Instinkthandlung im System zeigt uns eindringlich, wie sinnlos es ist, über "den Instinkt" Aussagen zu machen, und daß sich unsere Feststellungen stets nur auf die ererbten Bewegungsweisen, auf die *Instinkthandlungen* beziehen können, und zwar immer nur auf diejenigen einer bestimmten, größeren oder kleineren Einheit des zoologischen Systemes.

Beide Tatsachen, sowohl die Vollständigkeit der Bewegungen bei biologisch sinnlosen Abläufen, wie auch das organähnliche Verhalten der Instinkthandlungen im zoologischen System, müssen uns ihrem Wesen nach gegen alle Angaben über adaptive Veränderlichkeit der Instinkthandlung durch individuelle Erfahrung mißtrauisch machen.

Wir dürfen es auf Grund unserer Untersuchungen über die Phylogenese (S. 308) und unserer Experimente über die Ontogenese (S. 291) der instinktmäßigen Bewegungsabläufe als überaus wahrscheinlich hinstellen, daß in allen Fällen, in denen über eine scheinbare adaptive Veränderung einer Instinkthandlung durch individuelle Erfahrung berichtet wurde, Verwechslungen mit *Reifungsvorgängen* vorliegen.

Eine weitere Organähnlichkeit in der ontogenetischen Entwicklung der Instinkthandlung, deren Bedeutung zu beurteilen ich gerne anderen überlassen möchte, haben wir in jenem eigentümlichen Erwerbungs Vorgange vor uns, den wir als *Prägung* bezeichnet haben (S. 290). Durch seine Abhängigkeit von artgleichem lebendem Material, seine Gebundenheit an kurzdauernde Entwicklungszustände und vor allem durch seine Irreversibilität zeigt er unverkennbare Parallelen zu dem aus der Entwicklungsmechanik bekannten Vorgang einer induktiven Determination.

Schließlich muß ich noch der *Verschränkungen* instinktmäßiger und zweckgerichteter Verhaltensweisen gedenken (S. 294). Die Tatsache, daß in einer funktionell einheitlichen Handlungsfolge instinktmäßig angeborene und zweckgerichtete, adaptiv veränderliche Einzelhandlungen in unvermittelter Weise aufeinanderfolgen können, ist in zwei Belangen von der größten Tragweite. Erstens hat uns die Durchführung einer genauen Analyse solcher Handlungsfolgen davor bewahrt, fließende Übergänge zwischen der Instinkthandlung und dem zweckgerichteten Verhalten anzunehmen und dadurch in den Fehler so vieler Autoren zu verfallen, einen allzu weiten, weil das Appetenzverhalten miteinbeziehenden Instinktbegriff zu bilden. Zweitens hat uns die Beobachtung der ontogenetischen Entstehung einer bestimmten Art von Verschränkungen, nämlich der Instinkt-Dressurverschränkungen, zum Nachweis der schon vor langer Zeit von WALLACE CRAIG festgestellten Tatsache geführt, daß das Ablaufenlassen der Instinkthandlung das Ziel und der dem Tier als Subjekt gegebene Zweck jeglichen zweckgerichteten Verhaltens ist (S. 295 und 328). Damit ist uns die einzige Möglichkeit in die Hand gegeben, die Instinkthandlung als den "angestrebten Reflexablauf" begrifflich von anderen, "rein" reflektorischen Vorgängen zu trennen (S. 329).

Es mag scheinen, daß diese verhältnismäßig wenigen wirklichen neuen Ergebnisse nicht zur Bildung einer von den meisten herrschenden Anschauungen so grundlegend abweichenden Meinung berechtigen. Ich sehe jedoch keine Gefahr darin, meine Ansichten in schärfster Weise zu formulieren, solange wir uns bewußt bleiben, daß sie zum Teil noch reine Arbeitshypothesen sind, die zu ändern neue Tatsachen uns jederzeit zwingen können.

Eines aber hoffe und glaube ich, in überzeugender Weise dargetan zu haben: Daß die Erforschung der Instinkthandlung kein Feld für großangelegte geisteswissenschaftliche

Spekulationen ist, sondern ein Gebiet, auf dem, wenigstens vorläufig, die experimentelle Einzelforschung allein das Wort hat.

Literatur:

F. ALVERDES, Tiersoziologie. Leipzig 1925. — W. BECHTEREW, Reflexologie des Menschen. Leipzig u. Wien 1926. — A. BETHE, Anpassungsfähigkeit (Plastizität) des Nervensystems. Bethes Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie 15 II, 1045—1130, Berlin 1931

- - p. 331: - -

— Plastizität und Zentrenlehre. Bethes Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie 15 II, 1175—1222, Berlin 1931. — J. A. BIERENS DE HAAN, Der Stieglitz als Schöpfer. J. Ornith. 81, H.1 (1933) — Probleme des tierischen Instinktes. Naturwiss. 23, H. 42/43 (1935) — C. BÜHLER, Das Problem des Instinktes. Z. Psychol 103 (1927). — W. CRAIG, Appetites and aversions as constituents of instincts. Biol. Bull. 34 — A note on Darwin's work on the expression of emotions etc. J. abnorm, a. soc. Psychol. 1921 (Dezember); 1922 (März) — The voices of pigeons regarded as a means of social control. Amer. J. Sociology 14 (1908) — The expression of emotions in the pigeons. J. comp. Neur. a. Psychol. 19 (1909) — Observations on young doves learning to drink. J. Animal Behaviour 2, Nr 4 (Juli-August) (1912) — Male doves reared in isolation. J. Animal Behaviour 4, Nr 2 (März-April) (1914). — L. CARMICHAEL, The development of behaviour in vertebrates experimentally removed from the influence of external stimulation. Psychol. Rev. 33 (1926); auch in 34 u. 35. — F. DOFLEIN, Der Ameisenlöwe, eine biologische, tierpsychologische und reflexbiologische Untersuchung. Jena 1916. — H. FRIEDMANN, The instinctive emotional life of birds. Psychoanalytic Rev. 21, Nr 3 u. 4 (1934). — K. GROOS. Die Spiele der Tiere. 2. Aufl. 1907. — H. HEDIGER, Zur Biologie und Psychologie der Zahmheit. Arch. f. Psychol. 93 (1935). — O. HEINROTH, Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. d. V. Internat. Ornith. Kongr. Berlin 1910 — Reflektorische Bewegungen bei Vögeln. J. Ornith. 1918 — Über bestimmte Bewegungsweisen bei Wirbeltieren. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin 1930 (Februar). — O. HEINROTH u. M. HEINROTH, Die Vögel Mitteleuropas. Berlin-Lichterfelde 1924—1928.— F.H. HERRICK, Instinct. Western Res. University Bull. 22, Nr 6 — Wild birds at home. New York a. London 1935 — E. HOWARD, Introduction to bird behaviour. Cambridge 1928 — The nature of a bird's world. Cambridge 1935. — H. S. JENNINGS, Behaviour of the lower organisms, 2nd ed. New York 1915 — D. KATZ, Hunger und Appetit. Leipzig 1931. — G. KRAMER, Bewegungsstudien an Vögeln des Berliner Zoologischen Gartens. J. Ornith. 78, H. 3 (1930) — O. KOEHLER, Die Ganzheitsbetrachtung in der modernen Biologie. Verh. der Königsberger gelehrten

Gesellschaft 1933. — H. LISSMANN, Die Umwelt des Kampffisches, *Betta splendens* Regan. Z. vergl. Physiol. 18, H. 1. — K. LORENZ, Beobachtungen an Dohlen. J. Ornith. 75, H. 4 (1927) — Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. J. Ornith. 79, H. 1 (1931) — Betrachtungen über das Erkennen der art eigenen Triebhandlungen der Vögel. J. Ornith. 80, H. 1 (1932) — Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (der Artgenosse als auslösendes Moment sozialer Verhaltensweisen). J. Ornith. 83, H. 2/3 (1935). — W. MCDUGALL, An outline of psychology. London 1923 — The use and abuse of instinct in social psychology. J. abnorm. a. soc. Psychol. 16, Nr 5/6 (1922). — C. LLOYD MORGAN, Instinkt und Erfahrung. Deutsch von R. THESING. Berlin 1913. — E. R. RUSSEL, The behaviour of animals. London 1934. — E. C. TOLMAN, Purposive behaviour in animals and men. New York 1932. — J. v. UEXKÜLL, Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin 1909. — J. VERWEY, Die Paarungsbiologie des Fischreihers. Zool. Jb. (Abt. f. allg. Zool.) 48 (1930). — C. O. WHITMAN, Animal behaviour. 16th Lecture from "Biological Lectures from the Marine Biological Laboratory". Woods Hole, Mass. 1898. — H. ZIEGLER, Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Jena 1920.