

Konrad Lorenz 1937

Über den Begriff der Instinkthandlung

Folia Biotheoretica II(17): 17-50.

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

Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

p. 17: Inhaltsverzeichnis

Über den Begriff der Instinkthandlung¹

Doch ein B e g r i f f muss bei dem Worte sein.

GOETHE

EINLEITUNG

So gerne ich seinerzeit der Aufforderung Herrn Prof. Dr C. J. VAN DER KLAUW's gefolgt bin, auf dem tierpsychologischen Symposium in Leiden über das Problem der Instinkthandlungen zu sprechen, so gerne folge ich nun seiner Einladung, aus meiner jüngst in den „Naturwissenschaften“ erschienenen Arbeit über dieses Thema das rein Begriffliche herauszuheben und in einer für die „Folia Biotheoretica“ geeigneten Weise zusammenzustellen. Natürlich werde ich dabei die Gelegenheit nicht unbenutzt vorbeigehen lassen, an jenen Stellen Verbesserungen vorzunehmen, an denen ich durch die lebhafteste Diskussion, die dem Erscheinen jener Abhandlung folgte, Neues zugelehrt zu haben glaube.

Instinkt ist ein Wort, nichts sonst, und der Versuch „den Instinkt“ zu definieren, dreht nur zu oft im Zirkel: Die Taube hat einen Heimkehrinstinkt, weil sie nachhause fliegt, sie fliegt nachhause, weil sie einen Heimkehrinstinkt hat. Eine solche Verbindung des Wortes „Instinkt“ mit der Bezeichnung einer Tätigkeit kann nun dadurch schädlich werden, dass sie für eine Erklärung des Vorganges gehalten wird. Solche Scheinerklärungen versperren dann häufig weiterer analytischer Forschung den Weg. Zur Annahme „eines Instinktes“ wird in den meisten Fällen dann Zuflucht genommen, wenn das Verhalten eines Tieres aus jenen psychischen Leistungen, die wir aus unserem eigenen Erleben kennen, nicht erklärt werden kann, z.B. wenn ein Organismus arterhaltend zweckmässige Handlungen vollbringt, zu deren Beherrschung sein „Verstand“ und seine Lernfähigkeit offensichtlich nicht ausreichen, oder wenn ein Tier ohne Vorangehen irgendwelcher Erfahrung solche Handlungen in durchaus vollkommener Weise durchführt. So wird ganz besonders jede a n g e b o r e n e zweckmässige Handlung als Ausfluss eines „Instinktes“ gewertet. Eine genauere Analyse zeigt aber, dass sich schon unter den angeborenen Verhaltensweisen zwei Typen von Bewegungsweisen ungemein scharf voneinander abgrenzen. Die einen sind die O r i e n t i e r u n g s r e a k t i o n e n oder T a x i e n, die anderen die a u f E r b k o o r d i n a t i o n e n beruhenden Bewegungsweisen. Taxien sind insofern angeboren, als sie von der persönlichen Erfahrung des Tieres unabhängige N o r m e n d e s R e a g i e r e n s a u f r i c h t u n g s g e b e n d e R e i z e darstellen. Diese Reaktionsnormen orientieren das Tier im Raume und die durch sie gesteuerten Bewegungen erzielen eine unmittelbare Anpassung der lageverändernden

¹ Ausarbeitung des Vortrages gehalten auf dem zweiten Symposium der Prof. Dr Jan van der Hoeven-Stiftung für theoretische Biologie am 28. November 1936 in Leiden. Thema dieses Symposium war der Instinktbegriff.

Bewegungen des Tierkörpers an die räumlichen Gegebenheiten seiner jeweiligen Umgebung. Die Form der Bewegung hängt unmittelbar von den jeweils gegebenen äusseren Reizen ab, die Koordination und Aufeinanderfolge der Muskelkontraktionen ist nicht starr, sondern vom Einzelfall der Reizsituation adaptiv beeinflusst. Die Erbkoordination dagegen ist keine Reaktionsnorm, sondern eine Bewegungsnorm, eine bei der betreffenden Tierart ein für allemal festgelegte Bewegungsfolge bestimmter Muskeln und Muskelgruppen, deren Koordination und Kontraktionsrhythmus nicht von der Art und Richtung der im Augenblick wirksamen äusseren Reize beeinflusst wird. Die Form der Bewegung ist von den Reizen unabhängig; diese vermögen nur zu bestimmen, ob und mit welcher Intensität die Formel der erbmassig koordinierten Bewegungen abläuft. Die gesetzmässigen Skalen der den verschiedenen Intensitäten der gleichen Reaktion zugeordneten Erscheinungsformen werden an anderer Stelle zu besprechen sein.

Je weiter wir in der Analyse tierischen Verhaltens vordringen, desto tiefer erweist sich die Kluft, welche die durch Erbkoordinationen bestimmten Bewegungsweisen von jenen trennt, die von den höheren psychischen Leistungen, von Lernfähigkeit und Verstand beherrscht werden. Hingegen gelingt es nicht, und zwar um so weniger, je schärfer und je objektiver man die Begriffe zu fassen sucht, eine scharfe und im Verhalten der Organismen äusserlich feststellbare Grenze zwischen den Orientierungsreaktionen auf der einen, der erlernten und verstandemässigen Handlungen auf der anderen Seite zu ziehen. Gerade dieser Umstand lässt es als berechtigt erscheinen, die auf Erbkoordinationen beruhenden Verhaltensweisen begrifflich scharf von allen anderen zu trennen, und sie sowohl den Orientierungsmechanismen, als auch den erlernten und den verstandemässigen Handlungen als etwas Andersartiges gegenüberzustellen. Die Möglichkeit einer wirklichen Begriffsbildung berechtigt ihrerseits zur Wahl einer Bezeichnung und da die in ererbten Koordinationen festliegenden Bewegungsweisen so recht den Kern dessen bilden, was man als die Auswirkung „des Instinktes“ zu betrachten pflegte, habe ich sie als Instinkthandlungen bezeichnet.

Es ist vorläufig und vielleicht sogar grundsätzlich nicht möglich, für irgend eine biologische Erscheinung eine implizite Definition zu geben. Ihre explizite Definition kann nur in der Aufzählung sehr vieler ihrer Kennzeichen gelegen sein und eine solche Aufzählung der die Instinkthandlung möglichst scharf kennzeichnenden Tatsachen soll in der vorliegenden Abhandlung versucht werden. Diese aus Beobachtungstatsachen sich aufbauende Fassung des Begriffes der Instinkthandlung muss die Begründung

ihrer Abtrennung von allen anderen Verhaltensweisen in sich schliessen, woferne diese Abtrennung gerechtfertigt erscheinen soll. In ähnlicher Weise soll eine Trennung des Begriffes der Instinkthandlung von dem des Reflexes versucht werden. Ein besonderer Abschnitt soll der Besprechung und Abgrenzung jener Elemente tierischen Verhaltens gewidmet werden, die nach der hier vertretenen Fassung des Begriffes der Instinkthandlung von ihr zu trennen sind, von älteren Begriffsfassungen aber als instinktmässig gewertet werden. Die Art und Weise, wie diese Abgrenzungen einer Analyse tierischen Verhaltens weitere Möglichkeiten geben, soll die zur Diskussion gestellte Berechtigung unserer neuen Begriffsbildung erweisen.

I. DIE KENNZEICHEN DER INSTINKTHANDLUNG

A) Das Verhalten der Instinkthandlung im zoologischen System

Das für jeden biologisch Denkenden auffälligste und vielleicht überhaupt wichtigste Charakteristikon der Instinkthandlung ist ihr Verhalten im zoologischen System. Es ist eine der merkwürdigsten Tatsachen, dass es *Bewegungsweisen* gibt, die nicht nur allen Individuen einer Art in gleicher Weise zu eigen sind, sondern auch für viel grössere Gruppenkategorien, für Gattungen, Ordnungen, ja sogar für ganze Klassen bezeichnende Merkmale sein können, die unter Umständen die meisten morphologischen Kennzeichen an taxonomischem Wert übertreffen. Wenn man z.B. in einem modernen Lehrbuch der Zoologie die Diagnose der Ordnung der Tauben nachsieht, so findet man folgende Zusammenstellung morphologischer Kennzeichen: „Carnate Nesthocker mit schwachem, weichhäutigem, in der Umgebung der Nasenöffnungen blasig aufgetriebenem Schnabel, mit mittellangen, zugespitzten Flügeln und niedrigen Sitz- oder Spalftüssen“. Nicht einmal eine solche Kombination von verschiedenartigen Merkmalen genügt, um die Gruppe ausnahmslos zu charakterisieren. Die Krönteube, *Goura*, ist kein eigentlicher Nesthocker, die Zahntaube, *Didunculus*, hat einen durchaus andersartigen Schnabel; kurze, runde und in jeder Hinsicht denen von Hühnervögeln ähnliche Flügel finden sich wiederum bei *Goura* und eine ganze Reihe von bodenbewohnenden Tauben hat ganz und gar keine niedrigen Füsse. Wenn man dagegen sagt, dass die Koordination der Bewegungen des Trinkens bei den Tauben ein rhythmisch pumpendes Aufsaugen des Wassers bei stillgehaltenem und dauernd eingetauchtem Schnabel bedinge, so bezeichnet diese Angabe die Gruppe vollkommen. Es ist bis jetzt weder eine Taubenform bekannt, die über eine

andersartige Trinkbewegung verfügt, noch auch ein anderer Vogel, der durch die gleiche Bewegungsweise zu Verwechslungen Anlass geben könnte. Alle anderen Vögel trinken, soweit sie es überhaupt tun, entweder in der vom Haushuhn her wohlbekanntem Weise durch Eintauchen und schöpfendes Hochheben des Schnabels, oder aber durch Bewegungen der Zunge, wie Kolibris und Nektarvögel. Es erweist sich demnach die Bewegungsweise des Trinkens in der Ordnung der Taubenvögel als stammesgeschichtlich konservativer und damit als taxonomisch gewichtiger, als irgend ein einzelnes der in der morphologischen Diagnose angeführten Merkmale, ja sogar als die Summe dieser Merkmale.

Aus der taxonomischen Verwendbarkeit der Instinkthandlungen ergibt sich die Forderung nach ihrer stammesgeschichtlich-vergleichenden Untersuchung, eine Forderung die von WHITMAN schon im Jahre 1898 in den Satz zusammengefasst wurde: „Instincts and organs are to be studied from the common viewpoint of phyletic descent“ (Instinkte und Organe müssen vom gemeinsamen Gesichtspunkte des stammesgeschichtlichen Zusammenhanges betrachtet werden). HEINROTH hat in seiner erst 1910 erschienenen Arbeit „Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden“ den Beweis erbracht, dass die taxonomische Berücksichtigung der Instinkthandlungen in vielen Fällen zu Aussagen über stammesgeschichtliche Zusammenhänge berechtigt, wie sie mit gleicher Bestimmtheit dem vergleichenden Morphologen kaum je gestattet sind. Seine Ergebnisse fanden eine schlagende Bestätigung durch die Untersuchungen von POLL, der die verschiedenen Störungen der Samenreifung bei männlichen Mischlingen zwischen verschiedenen Formen von Entenvögeln untersuchte und den Grad der Vollständigkeit ihrer Spermatogenese als brauchbares und äusserst scharfes Mass der Verwandtschaft zwischen den beiden Elternarten benutzte: In allen Fällen, wo beide Forscher von der herkömmlichen Systematik der Anatiden abwichen, stimmten sie untereinander überein. HEINROTH hat später die stammesgeschichtliche Fragestellung auf die Instinkthandlungen weit grösserer Gruppenkategorien ausgedehnt und in seiner Arbeit „Über bestimmte Bewegungsweisen bei Wirbeltieren“ gezeigt, dass eine ganze Reihe von Erbkoordinationen gemeinsame Merkmale ganzer Klassen, ja geradezu ganzer Phyla sein können. Aus dem reichen Inhalt der genannten Abhandlung sei nur das Verhalten einer einzigen Bewegungskoordination im zoologischen System herausgegriffen. Die *K r a t z b e w e g u n g* ist bei Lurchen, Sauropsiden und Säugern im wesentlichen gleich, es wird das kratzende Hinterbein lateral an dem auf dem Erdboden stehenden Vorderbein vorbei zum Kopfe geführt, wie jeder es am Haushunde gesehen hat. Besonders interessant

verhält sich diese Bewegungskoordination in der Klasse der Vögel. Obwohl bei diesen die vordere Extremität nicht mehr „auf dem Erdboden steht“, sondern weit dorsal und gar nicht im Wege der kratzenden Hinterextremität liegt, wird dennoch bei einer grossen Anzahl von Formen die ursprüngliche Lagebeziehung der Extremitäten wiederhergestellt, ehe die Bewegungsformel des Kratzens ablaufen kann. Es wird der Flügel gesenkt und der Fuss seitlich an ihm vorbei zum Kopfe geführt. Bei anderen Vögeln finden wir diese offenbar ursprünglichere Bewegungsweise dahin abgeändert, dass der Flügel in seiner Ruhelage verbleibt und der Fuss einfach vorneherum nach kopfwärts wandert. Die Verteilung des „Vorneherum“- und „Hintenherum“-Kratzens in der Klasse der Vögel entspricht durchaus systematischen Beziehungen und erweist sich als vollkommen unabhängig von den Proportionen oder den sonstigen anatomischen Eigenheiten der einzelnen Arten und Gattungen. Formen verschiedener Gruppenzugehörigkeit, die durch Konvergenz in ihrer anatomischen Form und in ihrer sonstigen Bewegungsweise einander ungemein ähnlich geworden sind, können gegensätzliche Kratzreaktionen zeigen, umgekehrt kratzen sich oft anatomisch extrem verschiedene Formen in gleicher Weise. Beides spricht unbedingt dafür, dass für die Frage Vorne- oder Hintenherum überhaupt keine funktionellen Momente, sondern ausschliesslich stammesgeschichtliche Zusammenhänge massgebend sind.

Ein ganz besonders hoher taxonomischer Wert kommt einer bestimmten Gruppe von Instinkthandlungen zu, deren arterhaltender Wert in einer Signalwirkung, — d.h. in der Auslösung bestimmter anderer Instinkthandlungen von Seiten eines Artgenossen besteht. Diese als Signale wirkenden Bewegungsweisen sind deshalb systematisch besonders gut verwertbar, weil ihre spezielle Form vom Umgebungsfaktoren nicht direkt beeinflusst wird und fast rein historisch bedingt ist, so wie etwa die der Zeichen des Morsealphabetes. Dass z.B. das Schwanzwedeln vieler hundeartiger Raubtiere ein Friedenangebot bedeutet, eine ähnliche Bewegung bei Katzenartigen aber feindselige Gespantheit, ist reine „Konvention“ und könnte, was die Funktion beider Signale anlangt, ebenso gut umgekehrt sein. Aus diesen Umständen ergibt sich, dass die Gleichheit auslösender Instinkthandlungen bei verschiedenen Arten so gut wie immer Homologie bedeutet, da ja ihre genau gleiche Ausbildung bei zwei verschiedenen Tierformen durch Konvergenz geradezu unendlich unwahrscheinlich ist.

Die unbestreitbare systematische Verwertbarkeit der Instinkthandlung ist in zwei verschiedenen Belangen von grosser Wichtigkeit: Erstens beweist sie einwandfrei, dass sich die Instinkthandlungen in ihrer stammesgeschichtlichen Veränderlichkeit durchaus wie Organe verhalten, ja in vielen Fällen

die Einzelheiten ihrer besonderen Form noch zäher festhalten, als Organe es tun. Dieses organähnliche Verhalten in der Phylogenese legt schon für sich genommen den Gedanken einer engen **G e b u n d e n h e i t** der Bewegungsform an **S t r u k t u r e n** des zentralen Nervensystemes nahe. Zweitens spricht die Möglichkeit, die Instinkthandlungen als taxonomische Merkmale zu verwenden sehr stark gegen die Annahme ihrer Veränderlichkeit durch die persönlichen Erfahrungen des Tieres. Wo wären WHITMAN und HEINROTH, die beide kleinste und allerfeinste Einzelheiten von Bewegungsformen zu taxonomischen Merkmalen höchster Dignität erhoben haben, mit ihren Schlussfolgerungen hingeraten, wenn die Instinkthandlung in ihrer Form von der persönlichen Erfahrung des Einzelwesens beeinflussbar wäre! Beide haben ihre Beobachtungen an gefangenen und in den meisten Fällen sogar jung aufgezogenen Tieren angestellt, und dennoch haben ihre Schlüsse so überzeugende Bestätigungen erfahren.

B) Das Verhalten der Instinkthandlung in der Ontogenese

Wenn man aus eigener Anschauung und auf Grund einer genügend grossen Zahl von Einzelbeobachtungen mit dem eben besprochenen Verhalten der Instinkthandlungen im zoologischen System vertraut ist, so erscheint einem jenes Merkmal der Instinkthandlung, das von den meisten Autoren als erstes, wichtigstes und merkwürdigstes behandelt wird, als recht selbstverständlich: Die Tatsache, dass die Instinkthandlung bei einem jungen Tier ohne vorhergehende Erfahrung und ohne das Beispiel eines älteren Artgenossen sich entwickeln, ja sogar ganz plötzlich in ihrer arterhaltenden Vollkommenheit in Erscheinung treten kann. Die von DRIESCH gegebene Definition der Instinkthandlung bedarf dennoch einer Einschränkung. Wenn dieser Autor sagt: „Instinkt ist eine Reaktion, die von Anfang an vollendet ist“, so muss dem entgegengehalten werden, dass die Instinkthandlung, ganz wie jedes Organ, in der Ontogenese des Tieres einen Reifungsprozess durchläuft, der bei der Geburt des Tieres abgeschlossen sein kann, aber durchaus nicht in allen Fällen wirklich ist. Das Heranreifen einer Instinkthandlung kann mit demjenigen des Skelet- und Muskelsystems, dessen Bewegungen sie koordiniert, gleichzeitig erfolgen. In einem solchen Falle vermag man nicht ohne weiteres zu entscheiden, ob die Unvollständigkeit der Bewegung oder die des Organes der Grund des noch mangelhaften Funktionierens sei. Es kann aber auch die Reifung der Bewegungskoordination der des Organes weit vorseilen, was manchmal zu ganz eigenartigen Erscheinungen führt. So haben die ganz kleinen Kücken mancher Entenvögel zwar im Verhältnis zu den übrigen Körpermassen

winzig kleine und gänzlich funktionsunfähige Flügel, zeigen aber dennoch von ihren ersten Lebenstagen an alle Bewegungsweisen dieser Organe, die wir am erwachsenen Vogel beobachten können. Besonders auffallend ist dies bei der Kampfreaktion, bei der der Gegner mit dem Schnabel festgehalten und mit dem Flügelbug geschlagen wird. Wenn kleine Kücken diese Bewegung ausführen, so erreichen sie den Feind gar nicht mit dem Flügel, weil die auf die Körperproportionen des erwachsenen Vogels abgestimmten Koordinationen es mit sich bringen, dass der Schnabel den Gegner viel zu weit von Körper des Jungvogels entfernt hält. In solchen Fällen ist die unabhängige Reifung der Instinkthandlung sehr klar nachzuweisen. Es kann aber auch der umgekehrte Fall eintreten, nämlich der, dass die Reifung des Organes dem der Bewegungskoordination vorausseilt. Wenn wir dann ein Jungtier sehen, das mit bereits durchaus funktionstüchtigen Bewegungsorganen unkoordinierte Bewegungen ausführt, deren Koordination im Laufe der Ontogenese allmählich vollkommener wird, so vermögen wir auf den ersten Blick nicht zu entscheiden, ob wir Zeugen eines R e i f u n g s - oder eines L e r n vorganges sind. Von Autoren, die an eine Veränderlichkeit der Instinkthandlung durch persönliche Erfahrung glauben, werden solche Beobachtungen oft in recht wenig kritischer Weise als Argumente für diese Annahme gewertet. Die Frage: Reifungsvorgang oder persönliches Lernen? kann nur experimentell entschieden werden und die wenigen experimentellen Arbeiten, welche die ontogenetische Vervollständigung angeborener und gut umschreibbarer Bewegungsweisen untersuchten, sprechen eindeutig für die Annahme eines Reifungsvorganges. CARMICHAEL verhinderte durch Dauernarkose während eines längeren Zeitraumes Amphibienlarven daran, ihre natürlichen Schwimmbewegungen auszuführen, GROHMANN liess junge Tauben in sehr engen Kisten heranwachsen, in denen sie die Flügel nicht öffnen und keine Flugbewegungen üben konnten. In beiden Fällen erlitt die ontogenetische Vervollständigung der Bewegungskoordinationen im Vergleiche zu derjenigen der normal aufwachsenden Kontrolltiere keine Einbusse.

In Anbetracht der sonstigen Organähnlichkeit, welche die Instinkthandlung in ihrer Ontogenese zeigt, erscheint es nicht unwichtig, dass sie unter Umständen, ganz wie Organe es manchmal tun, eine Tendenz zeigt, im Laufe ihrer Entwicklung stammesgeschichtlich alte Formzustände zu wiederholen. So findet man bei Rabenvögeln, Piepern und Lerchen, die alle im erwachsenen Zustande Schritt für Schritt gehen, statt wie andere Sperlingsvögel beidbeinig zu hüpfen, an den Jungvögeln ein zeitlich eng begrenztes Stadium, in dem sie die letztgenannte Bewegungsweise als „palingenetisches“ Merkmal beobachten lassen. Immerhin ist eine solche

ontogenetische Wiederholung der Bewegungsweisen von Ahnentypen nicht sehr häufig.

C) Die Regulationserscheinungen der Instinkthandlung

Eine Eigenheit mancher Instinkthandlungen, die oft irrtümlicherweise als Argument für die Verwischung aller Grenzen zwischen Instinkthandlung und erlernten Verhaltensweisen benutzt wurde, liegt in ihrer Fähigkeit zu gewissen Regulationen. Gerade die Regulationserscheinungen, die an Instinkthandlungen auftreten, ähneln aber in vielen Punkten denen, die man auch an der äusseren Form körperlicher Organe beobachten kann, z. B. darin, dass die einfachsten und am wenigsten hoch differenzierten eine weit höhere Regulationsfähigkeit besitzen, als die höher entwickelten. So sind die verhältnismässig einfachen Koordinationen des Gehens bei Arthropoden von BETHE auf ihre Fähigkeit zu Regulationen untersucht worden. An dekapoden Krebsen liessen sich durch verschiedenartige Amputationen von Beinen eine schier unerschöpfliche Zahl verschiedener, aber stets ganzheitsgemässer, regulativer Koordinationen der Schreitbewegungen an den noch übrigen Beinen erzielen.

Es sei noch ausdrücklich darauf hingewiesen, dass die von BETHE festgestellten Regulationserscheinungen im wesentlichen von Lernen und Erfahrung unabhängig sind. In den meisten Fällen, in denen eine Regulation überhaupt auftrat, war sie sofort nach dem Eingriff vollkommen fertig vorhanden, besonders bei Arthropoden. Bei einem Hund, dem die beiden Nervi ischiadici übers Kreuz miteinander vernäht worden waren, stellte sich eine vollkommene Regulation auf motorischem Gebiete her, blieb aber in Bezug auf die Sensibilität aus. Der in seiner Bewegungsweise normale Hund reagierte auf Schmerzreize, die an einem Hinterbein gesetzt wurden, stets nur mit dem anderen, verwechselte also entsprechend der Nervenkreuzung die von den beiden Beinen kommenden sensiblen Erregungen. Der Versuch zeigt, dass in diesem Fall die Erfahrung, die ja das Tier gerade das Verkehrte hätte lehren müssen, keine Rolle beim Zustandekommen der motorischen Regulation spielte.

D) Die Intensitätsverschiedenheiten der Instinkthandlung

Eine Instinkthandlung macht sich im Verhalten des Einzeltieres sehr oft als eine leise Andeutung jener Bewegungen bemerkbar, mit denen die auf Grund einer ererbten Koordination festgelegte Bewegungskette beginnt. Das Tier bricht aber bei „geringer Intensität“ der ganzen Reaktion die begonnene Kette schon nach den ersten, einleitenden Gliedern wieder ab.

Umgekehrt können bei hoher Intensität gerade die einleitenden Bewegungen eine Handlungskette übersprungen und weggelassen werden. Unvollendet bleibende Handlungsbeginne sagen uns häufig, dass der einer bestimmten Instinkthandlung zugeordnete Erregungszustand in einem Tier zu erwachen beginnt und verraten uns so seine „Intentionen“. Deshalb werden sie oft als Intensionsbewegungen bezeichnet. Zwischen solchen kaum angedeuteten, nur dem Kenner der betreffenden Instinkthandlung überhaupt bemerkbaren Anfängen und dem vollen, den arterhaltenden Sinn der Bewegungsformel erfüllenden Abläufe gibt es nun sämtliche überhaupt denkbaren Übergänge. Besonders deutlich lassen sich ganze Intensitäts-Skalen beim jährlichen Neuerwachen bestimmter, zum Fortpflanzungszyklus gehöriger Bewegungsweisen beobachten, z. B. an den Nestbauhandlungen sehr vieler Vögel. Weil die den einzelnen Intensitätsstufen zugeordneten Erscheinungsformen einer Reaktion in stufenlosem Übergange miteinander verschmelzen, kann man behaupten, dass sie in unendlicher Zahl vorhanden seien und kann diese Zahl als Argument gegen die Annahme eines an Bahnen gebundenen Reflexablaufes anführen. Andererseits drückt sich aber gerade in diesen Intensitätsskalen eine so starre, man wäre versucht zu sagen: maschinenmässige Gesetzmässigkeit aus, dass man bei ihrer Beschreibung ganz unwillkürlich zu physikalischen Gleichnissen greift, von einem inneren „Erregungsdruck“ u. dergl. spricht. Die Verschiedenheit der Intensität, mit der die gleiche Reaktion auf gleiche Reize ansprechen kann, ist durchaus nicht einer regellosen Willkür des Tieres unterworfen, sondern gehorcht eigenen Gesetzen, die sich jedoch nicht aus dem Reiz-Reaktionsschema des Reflexes ableiten lassen und daher für denjenigen, der die Instinkthandlung als einen reflektorischen Vorgang aufzufassen geneigt ist, einer besonderen Erklärung bedürfen.

E) Schwellerniedrigung und Leerlaufreaktion

Eine der eigenartigsten Erscheinungen, die wir am Ablauf der Instinkthandlungen feststellen können, ist eine gesetzmässige Schwankung des Schwellwertes der sie auslösenden Reize. Die Regel, welche diese Schwankungen beherrscht, könnte man kurz zusammenfassen, indem man sagt, die Instinkthandlung sei umso leichter auszulösen, je längere Zeit seit ihrem letzten Abflauen verstrichen ist. Wenn die adäquaten Reize, die eine Instinkthandlung normalerweise auslösen, während eines längeren Intervalls ausbleiben, als es den Bedingungen des natürlichen Lebensraumes im allgemeinen entspricht, so macht sich eine allmählich zunehmende Bereitschaft des Tieres bemerkbar, mit der betreffenden Reaktion auf andere, ähnliche Reizsituationen anzusprechen, die normalerweise nicht

mit der Ausführung dieser Instinkthandlung beantwortet werden. Je länger die Auslösung unterbleibt, desto mehr sinkt die Selektivität des Ansprechens jeder Instinkthandlung, ebenso aber in Fällen, wo sich die Stärke einzelner Reize quantifizierend einigermaßen bestimmen lässt, der Schwellwert der nötigen Reizstärke. Beide Erscheinungen können im Grenzfalle dazu führen, dass die Instinkthandlung ohne nachweisbaren Reiz „freisteigend“ ausgeführt wird. Dieses Ablaufen der ganzen Bewegungsfolge, unabhängig von auslösenden Reizen und unabhängig von der Gesamtsituation, in welcher die Instinkthandlung ihren arterhaltenden Sinn erfüllt, ist in mehrfacher Richtung von grösster theoretischer Bedeutung.

Die „Leerlaufreaktion“, wie ich das reizunabhängige Hervorbrechen einer erbkoordinierten Bewegungsfolge bezeichnet habe, ist dem Reiz-Reaktionsschema des Reflexes nicht ableitbar, ja, das Wesentliche und die Namengebung des „Reflexes“ Bestimmende, nämlich das Herausspiegeln von etwas Hineinströmenden, fehlt hier vollkommen. Bei ganz bestimmten Instinkthandlungen liegt es nahe, an innere Reize zu denken, deren Intensität sich mit der Länge der „Stauung“ einer Instinkthandlung steigert. Die Bewegungsfolgen des Ausstossens von Fäkalien, Geschlechtsprodukten usw., wie auch die der Nahrungs- und Wasseraufnahme können von solchen inneren Reizen abhängig sein und sind es sicher in vielen Fällen. Es ist aber von grösster Wichtigkeit festzustellen, dass Schwellerniedrigung und Leerlaufreaktion aller Wahrscheinlichkeit nach für alle Instinkthandlungen bezeichnend sind, also auch für solche, für die ein so einfach zu fassender chemisch-physikalischer Innenreiz mit Sicherheit auszuschliessen ist, wie z. B. bei den Fluchtreaktionen sehr vieler Tiere, die ganz besonders zum Hervorbrechen als Leerlaufreaktion neigen. Das gesetzmässige Ansteigen der Bereitschaft des Organismus zu einer ganz bestimmten Bewegungsfolge geht mit einem ebensolchen Ansteigen der Intensität der Handlung einher, wenn diese schliesslich ausgelöst wird oder als Leerlaufreaktion durchbricht. Beides legt den Gedanken an eine innere Kumulation eines reaktionsspezifischen Erregungsstoffes nahe, der durch das Ablaufen der Bewegung vernichtet oder unwirksam gemacht wird. Auf diese Dinge werden wir in dem Abschnitt über Instinkthandlung und Reflex zurückkommen müssen.

Die Leerlaufreaktion ist ferner deshalb wichtig, weil sie in besonders klarer Weise zeigt, dass die durch eine Erbkoordination festgelegte Bewegungsfolge von irgendwelchen zusätzlichen Reizen, nach den das Tier etwa steuern könnte, durchaus unabhängig ist. TOLMAN sagt in seinem Buche „*Purposive behaviour in animals and men*“ in welchem alles tierische Verhalten als zweckgerichtetes Verhalten hingestellt und das Wort

“behaviour” an sich schon in dieser Bedeutung gebraucht wird, bei der Besprechung solcher verhaltensunterstützenden Reize (“behaviour supports”): „behaviour cannot go off in vacuo” (Tierisches Verhalten kann nicht im Leeren ablaufen). Man könnte sich kein stärker hervorstechendes Merkmal der Instinkthandlung denken, als die Fähigkeit, ohne die ihren normalen und arterhaltenden Ablauf begleitenden Reize „im Leeren zu verpuffen”, keine bessere Bezeichnung der Leerlaufreaktion, als „to go off in vacuo”. TOLMAN fordert da in seinem Bestreben, die Annahme eines nicht subjektiv zweckgerichteten Verhaltens ad absurdum zu führen, gerade jenen Beweis für seine Existenz, den wir in Gestalt des freisteigenden Ablaufes einer Instinkthandlung zu erbringen vermögen. Die Instinkthandlung ist zwar arterhaltend zweckmässig, aber kein subjektiv zweckgerichtetes Verhalten.

Für die Erscheinung der Schwellerniedrigung und der Leerlaufreaktion finden sich auch in der Literatur Beispiele. So hat ELIOT HOWARD früh darauf hingewiesen, dass die Intensität der Reaktion ebenso wie die Bereitschaft des Tieres zu der betreffenden Reaktion gesetzmässigen Schwankungen unterliege und hat auch als erster die Vermutung ausgesprochen, dass die Wahrnehmung derjenige Teil der Reaktion sei, an dem die Schwellerniedrigung unmittelbar angreift. Tatsächlich ändert sich beim Menschen nach längerer Stauung einer Reaktion das Wahrnehmungsfeld, indem man z. B. bei sehr grossem Hunger einen nicht mehr frischen Braten als wohlriechend wahrnimmt, der einen im satten Zustande abstossen würde. Einer quantifizierenden Auswertung bezüglich des Wiederansteigens einer erniedrigten Reizschwelle, sind die Versuche von LISSMANN zugänglich, der die Auslösbarkeit der Kampfreaktion des Kampffisches, *Betta splendens*, mittels Attrappen untersuchte.

F) Das Appetenzverhalten

Intensitätssteigerung und Schwellerniedrigung der auslösenden Reize sind jedoch nicht die einzigen Faktoren, die den Organismus zum Ablaufenlassen einer Instinkthandlung bringen. Es ist eine der wichtigsten und merkwürdigsten Eigenheiten der Instinkthandlung, dass der Organismus nicht passiv auf Reize wartet, die zu ihrer Auslösung führen, sondern **a k t i v n a c h d i e s e n R e i z e n s u c h t**. Es hat WALLACE CRAIG als Erster gezeigt, dass das Tier das Ablaufen seiner eigenen Instinkthandlungen durch ein zweckgerichtetes Verhalten herbeizuführen bestrebt ist, das er als „appetitive behaviour” bezeichnet. Das Anstreben einer bestimmten Instinkthandlung ist uns allen in Form des Appetites

bekannt. Wegen der engeren Bedeutung dieses Wortes im Deutschen habe ich den Ausdruck CRAIG'S mit „Appetenzverhalten“ übersetzt. Appetenzverhalten ist ein Verhalten, das einen dem Organismus als Subjekt gegebenen Zweck verfolgt, ein typischer Fall von zweckgerichtetem Verhalten. Unter dieser Bezeichnung verstehen wir mit TOLMAN alle jene Verhaltensweisen, die unter Beibehaltung eines gleichbleibenden, vom Subjekte angestrebten Zieles adaptive Veränderlichkeit zu seiner Erreichung zeigen. Wenn z. B. ein Tier ein räumlich gegebenes Ziel zuerst auf einem Wege anstrebt und dann, nach dessen Versperrung, einen anderen versucht, so haben wir darin die objektive Manifestation des subjektiv angestrebten Zweckes vor uns. Diese Möglichkeit, den subjektiven Zweck in der Terminologie objektiver Verhaltenslehre zu definieren, ist für uns sehr wichtig.

Die Tatsache, dass der Ablauf der Instinkthandlung ein Ziel für zweckgerichtetes Verhalten darstellt, wirft eine schwer zu beantwortende Frage auf. Die Auslösung, oder vielleicht besser gesagt, die Enthemmung des Ablaufes einer Instinkthandlung hat, wie wir im nächsten Abschnitt zeigen werden, in vielen Fällen so viel mit Reflexvorgängen gemein, dass wir gewohnt sind, zumindestens diesen Teil der Reaktion als einen unbedingten Reflex im eigentlichen Sinne des Wortes zu betrachten. Nur ist es vorläufig durchaus nicht erklärbar, woher es kommt, dass der Organismus als Subjekt nach der Auslösung gerade dieser Reflexe strebt, was er ja ganz und gar nicht allen seinen Reflexen gegenüber tut. Es fällt keinem Menschen ein, sich besonders um die Reizsituation zu bemühen, in der sein Patellarreflex ausgelöst wird, während fast alle Organismen die Auslösung der Reflexe, die zur Entleerung der Geschlechtsprodukte führen gegebenfalles unter Hintansetzung der Sicherheit des Individuums anstreben. Es gehört eigentlich zum Begriff des Reflexes, dass er wie eine ungebrauchte Maschine dauernd bereit liegt und nur dann in Tätigkeit tritt, wenn bestimmte Schlüsselreize auf den Organismus einwirken. Dass die Reaktion sich sozusagen selbst meldet, den Organismus in Unruhe versetzt und dazu veranlasst, aktiv nach diesem Reizen zu suchen, gehört nicht zum Wesen des Reflexes.

Das In-Unruhe-Versetzen des Tieres, diesen unmittelbaren Anlass, nach der eine bestimmte Instinkthandlung enthemmenden Reizsituation zu suchen, möchte ich mit dem Worte *Triebe* bezeichnen, wobei ich mir bewusst bin, dass auch dieses Wort schon in sehr viel anderer Bedeutung gebraucht wurde. Vor allem wird hier nur ein ausschliesslich auf eine bestimmte Reaktion gerichtetes Suchen als Auswirkung eines Triebes betrachtet. Ohne Zweifel sind es zwei Faktoren, die das Tier dazu bringen,

nach der Auslösung einer bestimmten Instinkthandlung zu streben. Erstens der eben als Trieb bezeichnete Faktor, zweitens, nach Vorgehen von Erfahrung, jene subjektiven Lustgefühle, die mit dem Einwirken der auslösenden Reize und dem Ablaufe der Instinkthandlung selbst einhergehen. Diese an exterozeptive und propriozeptive Wahrnehmungen gebundene „Sinnenlust“ ist ganz sicher der eigentliche, dem Subjekte gegebene Zweck allen Verhaltens, das nach der Auslösung einer Instinkthandlung strebt. So wenig diese subjektiven Erscheinungen uns heute kausal erklärbar sind, so nahe liegt es, ihnen eine im Sinne der Arterhaltung finale Deutung zu geben. Der Organismus wird durch den unruhevoll peitschenden Trieb und durch die „lockende Lust“ zum Ablaufenlassen arterhaltender ererbter Bewegungsweisen „gestossen und gezogen“.

Manche Autoren vertreten die Anschauung, dass es zwei Arten von „Instinkten“ gebe, solche erster, und solche zweiter Ordnung. Der Unterschied zwischen ihnen wird darin gesehen, dass der Instinkt erster Ordnung, der auch als übergeordneter Instinkt oder „Trieb erster Ordnung“ („first order drive“) bezeichnet wird, sich eines „untergeordneten Instinktes“ als Mittel zum Zwecke bedient. So gebraucht angeblich ein „elterlicher Instinkt“ („parental instinct“ MCDUGALL's) die Instinkte des Brütens, Fütterns usw. und in diesem Mittel-Zweckverhältnis wird das Kriterium eines Zweckgerichtetseins des übergeordneten Instinktes erblickt. Übergeordnete Instinkte in diesem Sinne lassen sich aber nicht nachweisen. Zu ihrer Annahme wären wir nur dann berechtigt, wenn wir einen Faktor am Werke sähen, der eine, über Regulationsfähigkeit der Einzelreaktionen hinausgehende und sie zu gemeinsamer Wirkung koordinierende, zielsetzende und ganzmachende Wirkung entfaltet. Ein solcher Faktor lässt sich nun nie auffinden und die Störung einer einzelnen, nur scheinbar untergeordneten Instinkthandlung pflegt das mosaikartige Nebeneinander aller zu einer bestimmten arterhaltenden Funktion beitragenden Instinkthandlungen zu zerschlagen, wie sich in sehr vielen Experimenten nachweisen lässt. Jede Teilhandlung wird um ihrer selbst willen ausgeführt, durch ihre eigene Appetenz angestrebt, planvoll und ganzheitlich ist nur das in der Evolution jeder Art herausdifferenzierte Abgestimmtsein einer grossen Zahl autonomer Appetenzen und Instinkthandlungen auf das objektive Ziel der Arterhaltung.

Dennoch kann man, allerdings in einem wesentlich anderen Sinne, von über- und untergeordneten Instinkthandlungen sprechen. Es gibt nämlich eine Reihe von Bewegungsweisen, die in zentralen Erbkoordinationen ihre Grundlage haben, sich aber von anderen Instinkthandlungen dadurch unterscheiden, dass sie im allgemeinen, vor allem im normalen Lebensraume

eines Tieres, nicht um ihrer selbst, um ihrer eigenen Lustbetontheit willen, ausgeführt werden. Die Koordinationen der Lokomotion, z.B. werden in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle im Dienste andersartiger Appetenzen und tatsächlich wie ein Werkzeug, wie ein Mittel zum Zwecke gebraucht. Ein Wolf läuft um ein Reh zu fangen und zu fressen, ein Vogel fliegt, um einem Halm ins Nest zu verweben usw. Wir dürfen aber nie vergessen, dass diese Lokomotionskoordinationen dann nicht Werkzeug einer anderen Instinkthandlung, sondern solche eines zweckgerichteten Verhaltens sind. Dieses zweckgerichtete Verhalten kann eine reine Taxis, oder eine reine Verstandeshandlung, oder aber im speziellen Falle auch ein Appetenzverhalten nach einer anderen Instinkthandlung sein, wie in den erwähnten Beispielen. Wenn das der Fall ist, kann man tatsächlich mit einer gewissen Berechtigung sagen, die Werkzeugreaktion sei jener Instinkthandlung untergeordnet, die das angestrebte Ende der subjektiv zweckgerichteten Handlungskette darstellt. Wir dürfen aber nicht in den Anthropomorphismus der Annahme verfallen, dass nur „Hunger und Liebe“ das Getriebe der Welt zusammenhalten und alle anderen Instinkthandlungen untergeordnete Werkzeugreaktionen dieser beiden Appetenzen seien. MCDUGALL sagt zwar ausdrücklich, dass ein sattes Raubtier nicht jage, jeder Hundebesitzer weiss aber, dass der Ernährungszustand eines Hundes überhaupt keinen Einfluss auf seinen Appetit nach den Instinkthandlungen des Jagens hat. Ganz Ähnliches scheint aber für nahezu alle Werkzeugreaktionen zu gelten. Gerade die Erbkoordinationen der Lokomotion brauchen bei manchen Tieren nur ganz wenig von ihrer Beanspruchung im Dienste anderer Appetenzen entlastet zu werden, um in deutlichster Weise Schwellerniedrigung der sie auslösenden Reize zu zeigen und Appetenzverhalten des Tieres zu verursachen, und auch der Ablauf anderer Werkzeugreaktionen, wie des Pickens, Scharrens von Hühnern, der Abpflückbewegungen von Affen, usw. wird vom gefangenen Tier mit wahrhaft, elementarer Gewalt angestrebt und an den unwahrscheinlichsten Ersatzreizen befriedigt. Wir sind nach alledem ganz sicher nicht berechtigt, irgend eine Instinkthandlung generell als „untergeordnete Instinkthandlung“ zu bezeichnen oder sie gar als „angeborene Geschicklichkeit“ (“innate skills or dexterities” amerikanischer Autoren) von den anderen Instinkthandlungen begrifflich zu trennen. Jede Erbkoordination kann grundsätzlich zum Ziele ihres eigenen, autonomen Appetenzverhaltens werden.

II DIE AUSLÖSUNG DER INSTINKTHANDLUNG

So starr und so bar aller zielgerichteten Veränderlichkeit die Bewegungsformel der einzelnen Instinkthandlung ist, so verschiedenartig sind die Bedingungen die zu ihrer Auslösung führen können. Eine und dieselbe Bewegungsweise kann in ihrer Auslösung das eine Mal von einem unbedingten Reflex, das andere Mal von etwas Erlerntem oder Verstandesmässigem abhängig sein. Lernen und Verstand können die Frage entscheiden, ob und in welcher Intensität in einem Einzelfall eine bestimmte Instinkthandlung ausgelöst wird, niemals aber ändern sie auch nur das Geringste an der Form der schliesslich ausgeführten Bewegungsweise. Auch hierin verhält sich die Instinkthandlung wiederum wie ein Organ, das, wie etwa der Schnabel des Vogels oder die Hand des Affen, zwar unter dem Einfluss von Erfahrung und Verstand verschiedenartig angewendet, nicht aber in seiner Form verändert werden kann. Die Auslösung eines solchen, in sich starren und nur entlang einer von vornherein festliegenden Intensitätsskala variablen Ablaufes durch eine ganze Reihe von verschiedenen und vor allem verschieden hohen Instanzen soll nun näher besprochen werden.

In sehr vielen Fällen, bei niederen Tieren wohl öfter, als bei höheren, ist der Vorgang, der den Ablauf einer Instinkthandlung auslöst, ein unbedingter Reflex. Solche unbedingte Reflexe sind nun dadurch besonders interessant, dass die Reize, oder besser gesagt, die Reizkombinationen, auf die sie ansprechen, von ganz eigenartiger Beschaffenheit zu sein pflegen. Unter den vielen potentiellen Reizen der objektiven Gesamtsituation, in welcher die betreffende Bewegungskette losgehen soll, um ihren arterhaltenden Sinn zu erfüllen, finden wir verhältnismässig wenige als Merkmale wirksam, stets aber solche, die die Situation genügend scharf kennzeichnen, um ein „irrtümliches“ Abläufen der Handlung in einer anderen, als der biologisch richtigen Lage sehr unwahrscheinlich zu machen. So spricht die Stechreaktion der gemeinen Zecke, *Ixodes ricinus* L., auf die Vereinigung eines Wärmereizes von 37 Grad mit dem chemischen Reiz der Buttersäure an. So einfach diese Reizkombination ist, genügt sie doch, um den adäquaten Wirt des Parasiten, das Säugetier hinreichend zu kennzeichnen. Solche rezeptorische Korrelate zu ganz bestimmten Schlüsselreizen habe ich an anderer Stelle im Anschluss an die Terminologie UEXKÜLLS als „angeborene auslösende Schematen“ bezeichnet. Die Enthemmung instinktmässiger Bewegungsketten durch das unbedingte Ansprechen angeborener auslösender Schematen findet man durchaus nicht nur bei niederen Tieren. Insbesondere werden soziale Instinkthandlungen von Vögeln sehr

oft ausschliesslich durch angeborene Schematen von hoher Spezialisierung zum Ansprechen gebracht. Diesen hochdifferenzierten rezeptorischen Korrelaten entsprechen dann oft besondere Differenzierungen zum Aussenden von Schlüsselreizen akustischer und optischer Natur. Eine sehr grosse Zahl von bunten Farben, auffallenden Strukturen, der Lautäusserungen und der sonderbaren „zeremoniellen“ Bewegungsweisen haben ihre einzige Funktion im Aussenden solcher auslösenden Reize.

Während beim Vorhandensein eines angeborenen auslösenden Schemas der Auslösungsvorgang einer Instinkthandlung in jener Hinsicht einem unbedingten Reflex entspricht, gibt es bei höheren Tieren sehr viele Instinkthandlungen, deren Auslösung wie beim „bedingten Reflex“ von einer Reizsituation abhängig ist, deren „Kenntnis“ vom Individuum erworben werden muss. Da dieses Erwerben einem echten Lernen, also einem komplexen und noch nicht befriedigend analysierten Vorgang gleichzusetzen ist, der mit dem schliesslichen Ablaufen der Instinkthandlung nicht verwechselt werden darf, habe ich in solchen Fällen von einer „Instinkt-Dressur-Verschränkung“ gesprochen, und zwar auch dort, wo sich die Dressur ausschliesslich auf das Rezeptorische beschränkt. Eine andere Bezeichnung wäre vielleicht der Ausdruck „bedingte Instinkthandlung“. Ein solcher Auslösungsmechanismus findet sich bei sehr vielen Instinkthandlungen, die auf ein bestimmtes Objekt Bezug haben, ohne daß dessen kennzeichnende Merkmale in Form eines angeborenen Schemas dem Tiere gegeben sind. So erwirbt z.B. ein junger Neuntöter, *Lanius collurio* L., die zur erfolgreichen Durchführung seiner Aufspiessreaktion nötige Kenntnis des Dornes durch Eigendressur nach längerem Suchen nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum. Häufig wird das Erlernen einer solchen Objektkenntnis durch ein aus wenigen und einfachen Zeichen bestehendes angeborenes Schemas geleitet. So ist z.B. für die Reaktionen des Beuteschlagens bei jungen Raubvögeln ein angeborenes Schema des Beutetieres vorhanden, das sich nur aus Zeichen wie Beweglichkeit, ungefähre Grösse u. ä. aufbaut, dann aber durch erlernte Kennzeichen ergänzt und vervollständigt wird. Ein solches Hinzukommen von erworbenen, „bedingt“ handlungsauslösenden Merkmalen zu den unbedingt wirkenden Merkmalen des angeborenen Schemas ist ungemein häufig, ja man könnte sagen, dass es bei höheren Tieren an fast jeder Instinkthandlung nachweisbar ist. So spricht z.B. die Verteidigungsreaktion einer Stockentenmutter unmittelbar nach dem Schlüpfen ihrer Jungen auf den Notruf j e d e s Stockentenkückens voll an, einige Wochen später aber nur auf den ihrer eigenen, zu dieser Zeit von der Mutter persönlich gekannten Kinder.

Das Hinzukommen von Erworbenem zu den auslösenden Momenten

einer Instinkthandlung bedeutet stets eine sehr wesentliche Steigerung der S e l e k t i v i t ä t ihres Ansprechens. Es ist eine der auffallendsten und wichtigsten Unterschiede zwischen angeborenen Schematen und erworbenen, „bedingten“ handlungsauslösenden Reizsituationen, dass die ersteren so gut wie immer s e h r m e r k m a l a r m , die letzteren aber meist sehr merkmalsreiche „Komplexqualitäten“ sind. Bei den höchsten Säugetieren kommt es zwar vor, dass, wie VERLAINE gezeigt hat, aus der adressierten Reizsituation nur einzelne Merkmale als sozusagen willkürlich herausgegriffene Kennzeichen „abstrahiert“ werden, bei geistig tiefer stehenden Tieren sind in einer adressierten auslösenden Reizsituation im allgemeinen sehr viele, ja vielleicht sogar grundsätzlich alle überhaupt wahrgenommenen Einzelheiten gleich wirksam, gehen alle in der Gesamtqualität des Wahrgenommenen unter und bestimmen gleichzeitig diese Qualität, wie besonders VOLKELT betont hat.

Besonders vielseitige Möglichkeiten der Auslösung bestehen bei den schon erwähnten und als Werkzeugreaktionen bezeichneten Instinkthandlungen, die im allgemeinen nicht um ihrer selbst willen, sondern im Dienste anderer Appetenzen ausgeführt werden. Typische Werkzeugreaktionen, wie die der Lokomotion, unterstehen in ihrer Auslösung unter anderem auch den zentralsten und am schlechtesten analysierbaren Teilen des Zentralnervensystems, wie wir zu sagen pflegen, der „Willkür“ des Tieres. Eine solche Bewegungsweise ist dann von ganz verschiedenen Instanzen im Nervensystem abhängig. So kann die in sich ganz starre Bewegungskette des Auffliegens eines Vogels nach langer Stauung als Leerlaufreaktion ablaufen. Sie kann aber auch durch einen unbedingten Reflex, z.B. durch das Ansprechen eines angeborenen auslösenden Schemas ausgelöst werden, z.B. beim erstmaligen Erblicken eines Adlers durch eine Graugans. Dieselbe Instinkthandlung kann aber auch durch einen bedingten Reflex in Gang gebracht werden, z.B. wenn dieselbe Gans einen Mann mit Gewehr erblickt, dessen Anblick zu fürchten sie persönlich gelernt haben muss. Schliesslich kann die Reaktion in einer einsichtigen Handlung des Tieres auch „willkürlich“ enthemmt werden, z.B. wenn die Gans im Umwegversuch einen Gitterzaun überfliegt. Die Handlung ist immer dieselbe, die Bewegungsformel so starr, wie nur irgendeine, die Instanzen, die sie zu enthemmen vermögen sind aber sehr verschiedene. Gerade die absolute Gleichheit der Bewegungsweise trotz der Verschiedenheit der ihr übergeordneten Vorgänge im Nervensystem ist für die einfache Instinkthandlung der Lokomotion ungemein bezeichnend.

III. INSTINKTHANDLUNG, REFLEX UND AUTOMATISCH-RHYTHMISCHE REIZERZEUGUNG

Da die Instinkthandlungen sich in ihrem phylogenetischen und ontogenetischen Verhalten körperlichen Strukturen so ungemein ähnlich erweisen, so liegt der Gedanke sehr nahe, dass sie in ihrer speziellen Form starr an solche körperliche Strukturen gebunden sein könnten. Ein Gebundensein bestimmter Bewegungsweisen an bestimmte Strukturen des zentralen Nervensystems ist der Physiologie nichts Neues, die ja für alle Reflexbewegungen ein anatomisches Substrat in Gestalt eines Reflexbogens annimmt. Es ist nun eine unbestreitbare Tatsache, dass zwischen den Instinkthandlungen und solchen Vorgängen, die ganz allgemein als Reflexe betrachtet werden, alle nur denkbaren Übergänge bestehen. Dies hat ZIEGLER veranlasst, die Instinkthandlung als einen Kettenreflex schlechtweg zu definieren und sogar die histologisch-anatomische Seite seiner Definition in den Vordergrund zu stellen. Gegen diese Auffassung erheben sich nun schon aus den beschriebenen Eigenheiten der Instinkthandlung eine Reihe von Einwänden, die mir deshalb einer besonderen Besprechung wert erscheinen, weil VON HOLST gezeigt hat, dass ganz ähnliche und sehr zwingende Argumente dafür sprechen, dass sehr vielen, allgemein als Reflexe aufgefassten Bewegungsabläufen Vorgänge zugrunde liegen, die mit Reflexen nichts zu tun haben. Es gilt ganz allgemein sowohl in der Physiologie wie auch in der Tierpsychologie der von VON HOLST ausgesprochene Satz dass „nahezu alles, was wir über die Leistungen des zentralen Nervensystems wissen, sich um das Problem Reiz-Reizantwort konzentriert. Man setzt eine äussere oder innere Zustandsänderung und stellt die Reaktion fest, die nun erfolgt. Diese Einseitigkeit der Betrachtungsweise muss zu der heute noch vorherrschenden Meinung führen, dass die Leistung des zentralen Nervensystems sich in der Beantwortung und Verwertung von Reizen erschöpft“. Die gänzlich experimentlose Beobachtung gefangener Tiere, die ich zunächst nur als Liebhaber hielt, machte mich mit dem merkwürdigen reizunabhängigen und biologisch sinnlosen Hervorbrechen der Instinkthandlungen bekannt, das sicherlich das schwerste Argument dagegen darstellt, die Instinkthandlung als Reflex aufzufassen. Nun hat schon 1916 GRAHAM BROWN am Rückenmark von Säugetieren nachgewiesen, dass automatisch-rhythmische Prozesse den Bewegungskoordinationen der Lokomotion zugrundeliegen, also Vorgängen, die nach unserer Auffassung echte Instinkthandlungen sind. E. VON HOLST hat für Würmer und für Fische den Beweis erbracht, dass nach völliger Ausschaltung aller Rezeptoren, die als Erreger lokomotorischer

Reflexe in Frage kommen, noch wohlgeordnete antagonistisch rhythmische Impulse vom zentralen Nervensystem ausgehen, die zur Ausführung von typischen und auch am intakten Tier in durchaus gleicher Weise zu beobachtenden Lokomotionsbewegungen führen. Wenn nun in diesem Fall sowohl der Rhythmus, als auch die Koordination, also das sinnvolle Abwechseln antagonistischer Impulse, sich als eine Äusserung einer selbständig reizproduzierenden Tätigkeit des Zentrums erweist, so ist damit der Lokomotionsrhythmus der betreffenden Tiere grundsätzlich auf die gleiche Stufe gestellt, wie der Rhythmus der Atmung und der Herztätigkeit, deren automatische Natur seit langem erkannt ist. VON HOLST hat am Fischrückenmark eine ganze Reihe von Erscheinungen gefunden, die man bisher allein vom automatischen Rhythmus der Herztätigkeit kannte und die bei reflektorischer Natur der lokomotorischen Koordinationen durchaus unverständlich wären. Diese und eine Reihe weiterer Befunde über die Koordinationsweise antagonistischer Bewegungen, deren Besprechung hier zu weit führen würde, haben ihn „zu der Auffassung gebracht, dass der Vorgang der nervösen Koordinationen rein zentraler Natur sei, d.h. dass er grundsätzlich peripherer Rezeptoren ebenso entbehren könne, wie der Rhythmus der Einzelbewegung. Diese Annahme eines automatischen (= selbsttätigen) Koordinationsmechanismus schliesst natürlich nicht aus, dass durch periphere Reize koordinierte Aktion ausgelöst werden kann“.

Es ist eine Tatsache, dass die Annahme automatisch reizerzeugender und zentral koordinierter Grundprozesse eine ganze Reihe von Eigenheiten der Instinkthandlung in zwangloser Weise erklären kann, ebenso aber, dass die Richtigkeit dieser Annahme für eine Anzahl lokomotorischer Koordinationen erwiesen ist, die ethologisch alle wesentlichen Kennzeichen der Instinkthandlung zeigen, die im ersten Teil der vorliegenden Abhandlung besprochen wurden. Es muss eine der dringendsten Aufgaben zukünftiger Instinktforschung sein, der Frage nachzugehen, wieweit sich einmalige, also nicht wie Lokomotionsbewegungen rhythmisch wiederholte instinktmässige Bewegungsabläufe anders verhalten. Eine Reihe von Parallelen, die in beträchtlichem Masse als Argumente für das Vorhandensein automatischer Reizproduktion bei allen Instinkthandlungen gelten können, seien kurz angeführt.

Als erstes sei der Unabhängigkeit der Bewegungsform von rezeptorischen Vorgängen irgendwelcher Art gedacht, die sich bei der Leerlaufreaktion des isoliert gehaltenen Gefangenschaftstieres in ganz analoger Weise kundtut, wie am „desafferentierten“ Rückenmarkspräparat von VON HOLST. Zweitens seien die Erscheinungen der Schwellerniedrigung und

Intensitätssteigerung bei längerer Stauung der Reaktion erwähnt, die in einer inneren Kumulation eines reaktionsspezifischen Erregungsstoffes eine hypothetische Erklärung findet, die alle ihre Einzelheiten in geradezu bestechender Weise einzuordnen vermag. Ganz analoge Erscheinungen finden sich am Fischrückenmark in Gestalt des von SHERRINGTON so benannten „spinalen Kontrastes“. So kann z.B. am Rückenmarkspräparat vom Seepferdchen, *Hippocampus*, in quantifizierender Weise gezeigt werden, dass die Intensität der spontan auftretenden Bewegungsfolge des Aufrichtens und Schlagens der Rückenflosse im geraden Verhältnis zu der Zeit steht, während derer diese Reaktion durch bestimmte, hemmende Reize unterdrückt und so „gestaut“ wurde. Ein dritter Vergleichspunkt liegt in der durchaus ähnlichen Art und Weise, in der beim Rückenmarksautomatismus wie bei der Instinkthandlung die Auslösung einer vollständig gleichen Bewegungsformel von ganz verschiedenen Instanzen abhängig sein kann. So gibt es beim Lippfisch, *Labrus*, zwei Bewegungsweisen der Brustflossen, ein alternierendes und ein gleichzeitiges Schlagen, von denen das erste den Fisch am Platze schwebend hält, das zweite aber ihn vorwärtsbewegt. Diese beiden lokomotorischen Koordinationen unterstehen der „Willkür“ des intakten Fisches, können aber am Rückenmarkspräparat durch Veränderungen der Sauerstoffkonzentration in gesetzmässiger Weise ausgelöst werden. Schliesslich möchte ich noch die Tatsache anführen, dass die Instinkthandlung, wie der automatische Prozess im Rückenmark von zentral her unter Hemmung steht. Dass die Bewegungsformel im Falle ihrer Auslösung von den übergeordneten Instanzen nicht direkt verursacht, sondern nur dem eigentlich immer tätigen Automatismus freie Bahn gegeben wird, erscheint mir auch für die Instinkthandlung sehr wahrscheinlich. Besonders die reaktionsspezifische Ermüdbarkeit der Instinkthandlung scheint mir in diesem Sinne zu sprechen. Wenn ein Vogelpärchen bei Bedrohung seines Nestes durch den Menschen ein-, zwei-, oder dreimal die Bewegungsweise des Sich-Lahmstellens bringt und dann trotz Weiterbestehen der eben noch reaktionsauslösenden Reizsituation beginnt, Futter zu suchen oder sich zu putzen, so hat man ganz unmittelbar den Eindruck, dass die Reaktion erschöpft sei und trotz voller „Enthemmung“ seitens der Rezeptoren und aller höheren Instanzen im zentralen Nervensystem mangels innerer Erregungsproduktion nicht abläuft.

Es ist heute ganz sicher noch verfrüht, bestimmte Aussagen über die Möglichkeit einer Gleichsetzung der Instinkthandlung mit den von VON HOLST gefundenen automatischen Rhythmen zu machen. Zur richtigen Bewertung einer derartigen Hypothese verdient es aber immerhin hervorgehoben zu werden, dass gerade die merkwürdigsten und für jede andere

Auffassung widerspruchsvollsten Eigenheiten der Instinkthandlung auf der Grundlage einer solchen Annahme nicht nur verständlich werden, sondern geradezu gefordert werden müssen. Sowohl die Unbeeinflussbarkeit der Bewegungsform der Instinkthandlung durch alle rezeptorischen Vorgänge, durch die Erfahrung im weitesten Sinne des Wortes, als auch ihre Neigung zum freisteigenden Hervorbrechen, kann weder aus ihrer Auffassung als zweckgerichtetes Verhalten, noch als Reflexvorgang verstanden werden und bildet für beide Anschauungsweisen die grössten Schwierigkeiten. Hingegen werden bei der Annahme automatisch-rhythmischer und zentral koordinierter reizproduzierender Grundprozesse gerade diese merkwürdigsten Kardinaleigenschaften der Instinkthandlungen zu Selbstverständlichkeiten. Als feststehend kann es jedenfalls betrachtet werden, dass alle Einwände, die VON HOLST gegen die allzu vertrauensvolle Annahme des Reflexes als Grundlage und Element aller tierischen Bewegungsvorgänge erhoben hat, ganz besonders gegen die Definition der Instinkthandlung als Kettenreflex zu Recht bestehen. In meiner Arbeit in den „Naturwissenschaften“, die der vorliegenden Abhandlung zugrunde gelegt wurde, habe ich mangels definitionsmässig fassbarer Unterschiede zwischen den Instinkthandlungen und solchen Vorgängen, die ganz allgemein als Reflexvorgänge galten, die Instinkthandlung als Kettenreflex definiert, und zwar entsprechend ihrer hervorstechenden Eigenschaft, das Ziel des appetenten Verhaltens zu bilden, als „angestrebten Kettenreflex“. Nun hat VON HOLST den Reflexbegriff sehr scharf unter die Lupe genommen, sodass ich heute in Kenntnis seiner Ergebnisse die obige Definition nicht mehr zu geben wage. Zwar erscheint die angestrebte Auslösung der Instinkthandlung, zumal dort, wo sie durch das Ansprechen eines angeborenen Schemas zustande kommt, nach wie vor als echter Reflexvorgang im eigentlichen Sinne des Wortes. Gerade diese angeborenemassen auslösenden Reizsituationen sind oft in besonders eindeutiger Weise das Ziel eines Appetenzverhaltens, sodass die Definition des „angestrebten Reflexes“ diese Form des Auslösevorganges sehr gut kennzeichnet. Wie weit aber die im weiteren Verlauf auf diesen Vorgang folgenden Bewegungen automatischer Natur sind und durch ihn nur der zentralen Hemmung ledig werden, die ihre Auswirkung sonst hintanhält, oder wie weit sie tatsächlich als Reflexvorgänge gelten dürfen, muss Gegenstand zukünftiger Forschung sein.

Ob nun die Bewegungsvorgänge der Instinkthandlung auf Reflexen oder automatisch reizproduzierenden Prozessen beruhen, das Angestrebttwerden ihrer Auslösung muss jedenfalls das Hauptkennzeichen der Instinkthandlung bleiben. Das Angestrebttwerden ist in beiden Fällen gleich merkwürdig und bietet in beiden die gleichen Schwierigkeiten. Man kann

zwar (siehe S. 29) den Begriff des zielstrebenden, zweckgerichteten Verhaltens wie TOLMAN es tut, in der Terminologie objektiver Verhaltenslehre definieren. So wertvoll diese Tatsache ist, darf doch nicht vergessen werden, dass das *e i g e n t l i c h e* Ziel, das das tierische Subjekt durch sein appetentes Verhalten anstrebt, jene subjektiven Erscheinungen sind, die die Wahrnehmung der auslösenden Reizsituation sowie den Ablauf der Bewegungsformel selbst begleiten. Es hat seine logischen und philosophischen Schwierigkeiten, so heterogene Begriffe wie den eines Strebens nach Subjektivem und den eines physiologischen Vorganges wie Automatismus oder Reflex unmittelbar in Beziehung zu setzen und unsere Definition hat etwas von der Naivität der Anschauung DESCARTES', der die Zirbeldrüse für den Angriffspunkt aller Zusammenhänge zwischen seelischen und körperlichen Vorgängen hielt. Gerade das aber kennzeichnet gut die schwierige, aber vielleicht eben deshalb wichtige und aufschlussreiche Stellung, die der Instinkthandlung nicht nur in der Biologie und Physiologie, sondern auch in der Lehre vom tierischen und menschlichen Fühlen und Wollen zukommt.

IV. DAS NICHT INSTINKTMÄSSIGE VERHALTEN

A) Die unanalysierten Restbestände

Es ist einer der grössten Fehler, die ein Naturwissenschaftler überhaupt begehen kann, sich zu früh auf Definitionen festzulegen. Solche vorschnellen Definitionen bedeuten fast immer eine hochmütige Überschätzung unsres Wissens über die definierte Erscheinung. Das verfrühte Definieren der „Instinkte“ durch Theoretiker, die mit den grundlegenden Eigenschaften der angeborenen Verhaltensweisen, vor allem der Erbkoordinationen, der Instinkthandlungen in unserem Sinne, nur sehr oberflächlich bekannt waren, hat zur Bildung von unhandlichen, ja geradezu unbrauchbaren Begriffen vom Instinkte geführt, die dem Fortschreiten analytischer Forschung sehr hinderlich waren und noch sind. Wir müssen uns hüten, bezüglich der nicht instinktmässigen Verhaltensweisen in einen ähnlichen Fehler zu verfallen. Die Tatsache, dass wir die Bewegungsabläufe, die wir hier als Instinkthandlungen bezeichnet haben, wie ich glaube mit einiger Reinlichkeit aus dem Komplex tierischen Verhaltens herausanalysiert haben, berechtigt uns durchaus nicht zu irgendwelchen Aussagen über den Restbestand. „Die höchste Philosophie des Naturforschers besteht eben darin, eine unvollendete Weltanschauung zu ertragen und einer scheinbar abgeschlossenen, aber unzureichenden vorzuziehen“, wie MACH sagt. Ich möchte daher sehr vorsichtig in meinen Äusserungen darüber sein, ob alles

tierische Verhalten, das nicht instinktmässig ist, im eigentlichen Sinne des Wortes zweckgerichtetes Verhalten ist. Nach der schon S. 29 erwähnten Definition von TOLMAN ist jede tierische Handlung zweckgerichtet, die unter Beibehaltung eines gleichbleibenden Zieles adaptive Variabilität zu seiner Erreichung zeigt. Diese, rein die Funktion der Handlung in finaler Form erfassende und über ihr ursächliches Zustandekommen nichts aussagende Definition erscheint sicher sehr geeignet, um „zweckgerichtetes Verhalten“ als synonym mit „nicht instinktmässigem Verhalten“ begrifflich zusammenzufassen, wie wir es ja im Interesse einer vorläufigen Einordnung im Obigen getan haben. Nur müssen wir uns klar darüber bleiben, dass von den Bewegungsweisen, die unter diesen Begriff fallen, die allerwenigsten kausalanalytisch auch nur einigermaßen erforscht sind, ja, dass vorläufig sogar die wenigsten einer experimentellen Kausalforschung überhaupt zugänglich sind. Aus der ganzen grossen Zahl der im Sinne TOLMAN'S zweckgerichteten Verhaltensweisen sind es im wesentlichen z w e i grundsätzlich verschiedene Typen von Vorgängen, über die etwas mehr bekannt ist. Das sind die Orientierungsreaktionen und der bedingte Reflex. Dass von den einfacheren und besser analysierbaren Orientierungsmechanismen ein fließender Übergang zum einsichtigen Verhalten zu bestehen scheint, wird noch auseinandergesetzt werden. Es fragt sich, ob Ähnliches zwischen dem einfachen bedingten Reflex und den höchsten Lernleistungen auch der Fall ist.

B) Der „Bedingte Reflex“ (Die bedingte Reaktion)

PAWLOW und seine Schule, sowie die amerikanischen „Behavioristen“ sind der Ansicht, dass eine mechanisch zu denkende, bahnmässige „Assoziation“ zweier und in weiterer Folge vieler Zentren allein ausreicht, um schlechterdings alles noch so verwickelte und spezifisch im Sinne der Arterhaltung zweckmässige tierische Verhalten zu erklären. Nun ist es ganz sicher richtig, dass durch ein zeitliches Zusammenwirken eines zunächst für den Organismus bedeutungslosen Reizes mit einem anderen, der angeborenermassen eine „unbedingte“ Reaktion, sei es Reflex oder Instinkthandlung, auslöst, eine Verbindung irgendwelcher Art zwischen dem ursprünglich unbeantworteten Reiz und dem Ablauf der Reaktion hergestellt wird, derart, dass hinfert dieser Reiz eine Bedeutung gewinnt und den angeborenermassen adäquaten Reiz mehr oder weniger vollständig zu ersetzen vermag, indem er dieselbe auslösende Wirkung entfaltet. Ebenso sicher aber ist es, dass das einfache Prinzip des Reiz-Ersatzes eine ganze Reihe von Erscheinungen nicht erklären kann. So verständlich es uns menschenpsychologisch sein kann, dass die ersten Assoziationsforscher in

der Freude über die gut analysierbare und vielleicht wirklich auch kausal erklärbare Erscheinung alles auf ihrer Grundlage zu erklären versuchten, so tatsachenblind erscheint heute ein Festhalten an diesem Versuche. Ganz abgesehen davon, dass die Erbkoordinationen von vornherein nicht aus bedingten Reflexen aufgebaut sein können, gibt es auch im zweckgerichteten Verhalten der Tiere und noch mehr des Menschen sehr Vieles, was der rein assoziativen Erklärung unüberwindliche Schwierigkeiten bereitet. Solche Schwierigkeiten liegen in der tatsächlich bestehenden Notwendigkeit einer bestimmten zeitlichen Reihenfolge der Einwirkung der bedingten und unbedingten Reize und vor allem in der Tatsache der „experimentellen Auslöschung“ („experimental extinction“), d.h. des Verschwindens der Reaktion auf den Ersatzreiz, wenn diese mehrere Male hintereinander nicht von dem unbedingten Reiz gefolgt wird. Gerade diese Erscheinungen finden aber eine sehr zwanglose und erstaunlich gut allen Einzelheiten gerecht werdende Erklärung, wenn man die Reaktion des Tieres als subjektiv zweckgerichtetes Verhalten auffasst, wie TOLMAN es tut. Wenn man in Erwägung zieht, dass die Experimente über den bedingten Reflex in einer Zeit mechanistischen Denkens und gerade zu dem Zwecke angestellt wurden, die Maschinentheorien der Behavioristen im engeren Sinne zu untermauern, so ist es wirklich ganz erstaunlich, wie ungemein gut subjektivierende Auslegungen mit den damals gefundenen Tatsachen in Einklang zu bringen sind. Sehr viele Erscheinungen, die dem einfachen Prinzip des Reiz-Ersatzes besonders grosse Schwierigkeiten bereiten, sind leicht zu verstehen, wenn man annimmt, dass die adressierten Reize Signale seien, die den Organismus zum Ziele der Befriedigung seiner subjektiven Bedürfnisse leiten. Das Vorwegnehmen der unbedingten Reaktion auf den adressierten Reiz hin, wie es jeden bedingten Reflex kennzeichnet, wird so verständlich. Wenn aber von TOLMAN und seiner Schule behauptet wird, dass der Signalreiz immer eine solche Reaktion auslöse, die entweder als eine Vorbereitung auf einen angestrebten oder ein Ausweichen vor einem unangenehmen Reize zu verstehen sei, so ist dies meiner Meinung nach eine nicht ganz zulässige Verallgemeinerung. Der einzige Gegenbeweis gegen die Annahme einer ausschliesslich subjektiv zweckgerichteten Natur des bedingten Reflexes wäre nach HILGARD dann gegeben, wenn eine Assoziation unter so gänzlich sinnlosen und bizarren Umständen zustandekäme, dass die Reaktion weder Vorbereitung noch auch Ausweichen und einer Erklärung als subjektiv zweckgerichtetes Verhalten somit nicht zugänglich wäre. Ich glaube nun, dass die Bedingbarkeit von Reflexen, die in der Umwelt des Subjektes überhaupt nicht in Erscheinung treten, wie z.B. die des Pupillarreflexes des Menschen einer solchen Erklärung

unzugänglich sind, ausserdem glaube ich über eine Anzahl von Beobachtungsbeispielen zu verfügen, die HILGARD'S Forderung erfüllen und ein wirklich rein mechanisches Assoziieren hintereinander erfolgreicher Ereignisse darzustellen scheinen. So kenne ich einen Hund, der wiederholt mit Schrot angeschossen wurde und nun auf das Geräusch eines Schusses zu hinken beginnt, ein Verhalten, das weder als Vorbereitung aufs Angeschossenwerden, noch auch als ein Ausweichen davor, noch auch als überhaupt zweckgerichtet oder auch nur objektiv zweckmässig bezeichnet werden kann. Ähnliche „sinnlose“ Assoziationen finden sich öfter als bei Säugetieren bei Vögeln, deren Lernen überhaupt auf einer niedrigeren Stufe zu stehen scheint.

Man darf über den zweifellos nötigen Einschränkungen, welche die Lehre vom bedingten Reflex in neuerer Zeit erfahren hat, nicht vergessen, dass es Fälle einfachster Assoziation, einfachsten Reiz-Ersatzes im Sinne der ersten Erforscher dieser Erscheinungen, **e b e n d o c h w i r k l i c h g i b t**, und das gerade diese Fälle für die Forschung der Zukunft die wesentlichsten, weil am leichtesten analysierbaren sind. Ich bin der Ansicht, dass wir den Begriff des Lernens enge und im Sinne eines rein assoziativen Lernens fassen sollen. Wo dieses Prinzip nicht ausreicht, müssen wir eben die Auswirkung heterogener Faktoren in Betracht ziehen. Ich halte es für sehr möglich, dass eine Vernachlässigung des einfachen Vorganges des Reiz-Ersatzes und seine begriffliche Vermengung mit höheren und nur final verständlichen Vorgängen („insight learning“ RUSSELL'S) einen ganz ähnlichen Fehler bedeutet, wie viele unter den der analytischen Forschung so hinderlichen Erweiterungen des Instinktbegriffes.

C) Die Orientierungsreaktionen

Wie schon eingangs erwähnt, sind die Orientierungsreaktionen Normen des Reagierens auf richtungsgebende Reize, die als solche auch angeboren sein können und deshalb häufig mit den Instinkthandlungen zusammengeworfen werden, die von solchen Reizen unabhängige, angeborene Bewegungsnormen sind. Wir sind gewohnt, einfache richtungsgebende Wendungen als Taxien zu bezeichnen. Wenn ein Frosch vor dem Ablaufenlassen seiner Schnappreaktion sich zuerst mit seinen Augen, dann durch kleine Schrittschritte mit seinem ganzen Körper symmetrisch zu dieser Fliege einstellt, so können wir diese Bewegung sicherlich am besten in der Terminologie der Taxienlehre beschreiben und mit der Methodik der Taxienforschung untersuchen. Wir dürfen aber nicht vergessen, dass von solchen einfachen, räumlich orientierenden Wendungen fließende Übergänge zu

den höchsten Formen verstandesmäßigen Verhaltens bestehen. Zumindest vom Standpunkte objektiver Verhaltenslehre lässt sich keine scharfe Grenze zwischen diesen einfachsten Orientierungsreaktionen und den höchsten „einsichtigen“ Lösungen von Umwegaufgaben ziehen, wie wir sie bei den „klügsten“ Säugetieren finden. Es steht auch nichts im Wege, schon dem Frosch eine „Einsicht“ in die räumlichen Beziehungen zuzuschreiben, in denen die Fliege zu ihm steht. Ich will durchaus nicht behaupten, dass alle „Einsicht“ grundsätzlich „dasselbe“ sei, wie die einfacheren und heute schon recht gut analysierbaren Formen der Taxis. Das Wort scheint mir vielmehr einen unanalysierten Restbestand von Leistungen zu bezeichnen, die zur Orientierung führen, über deren Mechanismus aber nichts bekannt ist. Erlebnispsychologisch lässt sich meiner Meinung nach auch nicht scharf zwischen echten Taxien und einsichtigem Verhalten unterscheiden. Das „Aha-Erlebnis“ wie Bühler das subjektive Korrelat der Einsicht so treffend bezeichnet, tritt doch wohl immer dann ein, wenn der Zustand der Unorientiertheit dem des Orientiertseins weicht. Wenn man aus dem Halbschlaf unerwartet ins kalte Wasser geworfen wird und im ersten Augenblick räumlich vollkommen unorientiert buchstäblich nicht weiss, wo oben und unten ist, ist das Wiedererlangen der einfachen tropotaktischen Schwereorientiertheit mit dem intensivsten, geradezu erlösenden Aha-Erlebnis verbunden. Das Aha-Erlebnis begleitet auch bei höheren Einsichten des Menschen nur das Eintreten und nicht das Vorhandensein der Orientiertheit. Man sagt „Aha“, wenn man z.B. eben das Wesen eines Logarithmus verstanden hat, nicht aber jedesmal bei seiner rechnerischen Anwendung. Das Bewusst- oder Unbewusstsein kann also nicht zur Unterscheidung von Taxien und Einsicht herangezogen werden und man kann in diesem Zusammenhang vielleicht sagen, dass alle Taxien eine Form von Einsicht sei, womit in keiner Weise eine Aussage darüber getan ist, ob und wie die höheren Formen „echter“ Einsicht als taxienähnliche Vorgänge zu erklären und der Methode der Taxienforschung zugänglich seien. Die Problematik Taxis-Einsicht ist eines jener Gebiete, auf dem man sich besonders hüten muss, psychologische und physiologische Begriffe zu vermengen. Dass ein Vorgang wie das Erlangen von Orientierung in unserem Erleben in irgend einer Weise bestimmbar ist, sagt überhaupt nichts darüber aus, ob und welchen physiologischen Kausalerklärungen er zugänglich sei. Andererseits ist eine parallelgehende physiologische und erlebnispsychologische Untersuchung gerade solcher einfachster und einer exakten physiologischen Erforschung noch am ehesten zugänglicher Orientierungsmechanismen vielleicht einer der aussichtsreichsten Forschungswege zur Herstellung jener Brücke zwischen Physiologie und Psychologie, die den

einzigem wirklich exaktem Weg zur Schaffung einer Tier-Psychologie im eigentlichen Sinne des Wortes darstellt.

V. DAS ZUSAMMENWIRKEN VON INSTINKTHANDLUNG UND NICHT INSTINKTMÄSSIGEM VERHALTEN

A) Die Pflicht zur Analyse

Der Begriff, den wir in Obigem von der Instinkthandlung gegeben haben, ist im Vergleich zu den von den meisten anderen Autoren verwendeten Begriffsfassungen sehr enge. Die Berechtigung zu einer neuen und von der herkömmlichen abweichenden Begriffsbildung besteht nur dann, wenn diese dem Verständnis der untersuchten Vorgänge näher bringt, vor allem aber auch der zukünftigen kausalen Forschung nützlich erscheint. In diesem Sinne erscheint es mir als unbedingt notwendig, die auf Erbkoordinationen beruhenden Bewegungsfolgen als scharf umschreibbare Einheiten im tierischen Verhalten herauszugreifen, die in ihrer inneren Geschlossenheit auch ohne weitere Analyse ihres eigenen Aufbaues in derjenigen des tierischen Gesamtverhaltens nicht nur begrifflich verwendbar sind, sondern verwendet werden müssen. Man kann natürlich willkürlich alle nur möglichen Instinktbegriffe formulieren, z.B. alles dem Individuum Angeborene so bezeichnen, also alle angeborenen Orientierungsreaktionen mit einbeziehen, man kann auch alles mehr oder weniger Unbewusste „instinktiv“ nennen, wie WUNDT das getan hat, der unbewusst ablaufende Gewohnheitsbewegungen „erworbene Instinkte“ genannt hat. Man kann sogar, wie viele vitalistisch orientierte Tierpsychologen es tun, alle nicht durch Lernvermögen oder Verstandesleistung erkläraren Zweckmässigkeiten im tierischen Verhalten einem „Instinkte“ zuschreiben. Es fragt sich aber, ob eine derartige Sammelbezeichnung für unanalysierte Restbestände dem Fortschreiten der Forschung irgendwie nützlich sein kann. Es will mir scheinen, als ob die Vernachlässigung des ursächlichen Zustandekommens einer Handlung, die darin gelegen ist, dass man ihren biologischen Enderfolg mit dem Worte „Instinkt“ verbindet, gerade den gegenteiligen Erfolg haben müsste. Es wird dann nur allzuleicht vergessen, dass das Aufzeigen einer Finalität keine Problemlösung bedeutet, sondern die Existenz eines Problemes kausalanalytischer Forschung anzeigt. Wie immer man aber den „Instinkt“ oder die Instinkthandlung definieren will, immer wird man sich mit der Existenz der durch appetentes Verhalten angestrebten, auf Grund von zentralen Erbkoordinationen festliegenden Bewegungsabläufen, die hier als Instinkthandlungen bezeichnet wurden, auseinandersetzen haben.

Dies gilt in vollem Umfange auch dann wenn man es für besser hält, eine andere Benennung für sie einzuführen.

Wir verdanken ihre Kenntnis in erster Linie einer Fragestellung, die wir aus der vergleichenden Morphologie übernommen haben und die von WHITMAN als erstem in folgerichtiger Weise angewandt wurde. Dennoch ist es noch durchaus nicht zum Allgemeingut der psychologischen Forschung geworden, dass es diese Art von ererbten Bewegungsweisen überhaupt gibt. Daran sind historische Faktoren stark beteiligt, vor allem der Dogmenstreit zwischen Mechanismus und Vitalismus. Mechanistisch eingestellte Erforscher tierischen Verhaltens haben in ihrem Bestreben, alle Handlungen der Tiere aus dem bedingten Reflex zu erklären, die Instinkthandlungen glatt übersehen. Dagegen zeigen manche vitalistisch orientierten Tierpsychologen eine Einstellung zu ihrem Vorhandensein, die mir den Vorwurf M. HARTMANN'S zu rechtfertigen scheint, der sagt, dass ein missverständlicher Vitalismus zum Forschungshindernis werden könne, „indem er vorzeitig das Unauflösbare, nicht Rationalisierbare an eine Stelle verlegt, wo diese Schranke sich noch nicht vorfindet und dadurch der kausalen Forschung den Weg versperrt“. So argumentiert MCDUGALL gegen jede Theorie, die in der Instinkthandlung einen Automatismus sieht, ganz so, als ob ihre Annahme einem Bekenntnis zum mechanistischen Dogma gleichkäme und eine Auffassung des Tieres als Maschine bedeute. Diese Einstellung ist ganz missverständlich, denn dadurch, dass es vielleicht gelingen kann, einen Teil der Bewegungen eines Tieres einer kausalen, was hier soviel heisst wie einer physiologischen Erklärung zugänglich zu machen, wird das Tier genau so wenig zur Maschine „herabgewürdigt“, wie, um es einmal grob auszudrücken, ich selbst dadurch zur Maschine werde, dass ich eine Teilfunktion meines Körpers, z.B. die meines Ellenbogengelenkes, ziemlich vollständig mechanisch erklären kann.

Die Pflicht zur Analyse, die uns durch die Erkenntnis der Eigenart und Sondergesetzlichkeit der angestrebten Erbkoordination auferlegt wird, bringt es mit sich, dass wir eine ganze Reihe von Erscheinungen scharf von der Instinkthandlung sondern müssen, die von nahezu allen Autoren als ihr Bestandteil gewertet werden, darunter auch von solchen, deren Fassung des Instinktbegriffes in vielen anderen Punkten der unseren sehr nahe kommt.

B) Die simultane Orientierungsreaktion

Von verschiedenen Autoren wurde zur Kennzeichnung der Instinkthandlung, vor allem zu ihrer Abtrennung vom Reflex, der Umstand

hervorgehoben, dass die erstere ein In-Tätigkeit-Treten des gesamten Organismus, der letztere nur dasjenige eines seiner Teile mit sich bringe. Soweit man nun überhaupt je sagen kann, dass nur ein Teil eines Organismus an einer Reaktion beteiligt sei, so weit kann man dies getrost von der Instinkthandlung in unserem Sinne behaupten. Die Koordination beherrscht immer nur den Rhythmus der „Impulsmelodie“ für ganz bestimmte, antagonistische Muskelgruppen, ganz sicher niemals für die gesamte Muskulatur des Körpers. Es ist also grundsätzlich möglich, dass g l e i c h z e i t i g eine Gruppe antagonistischer Muskeln einer von den Rezeptoren des Tieres unabhängigen zentralen Erbkoordination gehorcht, eine anderen aber einer von den Rezeptoren gesteuerten Taxis. Z.B. vollführt ein Stockerpel (*Anas platyrhyncha* L.) eine genau in der mediansagittalen Ebene erfolgende Balzbewegung, die eine vollkommen reine Instinkthandlung ist und von den Beuge- und Streckmuskeln von Rumpf und Hals vollzogen wird. Während ihres ganzen Ablaufes aber bleibt der Erpel aufrecht schwimmen, und zwar tropotaktisch von seinem Labyrinth nach Schwerereizen gesteuert. Ein anderes Beispiel ist die Eirollreaktion einer Graugans (*Anser anser* L.) und vieler anderer Vögel. Genau von vorne gesehen, sieht man fast nur eine seitliche Hin- und Herbewegung des Schnabels, auf dessen Spitze das Ei im Gleichgewicht gehalten wird, während es langsam nestwärts rollt. Jede dieser kleinen Seitenbewegungen ist unmittelbar von dem taktilen Reiz gesteuert, der von dem nach rechts oder links ausweichenden Ei ausgeht, ist also eine reine, wenn auch sicher recht verwickelte Taxis. Im Profil sieht man eine in der Sagittalen vor sich gehende Bewegung, die eine reine Instinkthandlung ist und als solche jeder Anpassungsfähigkeit an steuernde Reize entbehrt, z.B. im buchstäblichen Sinne des Wortes klemmt, wenn man der Gans eine zu grosse Ei-Attrappe zu rollen gibt, oder unbeeinflusst zu Ende läuft, wenn der Schnabel zufällig oder durch experimentelle Einwirkung den Kontakt mit dem Ei gänzlich verliert.

Solche, mit der Instinkthandlung gleichzeitig funktionierende Orientierungsreaktionen können in gewissem Sinne als Appetenzverhalten aufgefasst werden, da sie die zum Ablauf der Instinkthandlung nötige Reizsituation zwar nicht schaffen, aber aufrechterhalten. Besonders häufig scheint der spezielle Fall zu sein, dass eine erbkoordinierte Bewegung nur in einer Ebene festgelegt ist und durch taktische Bewegungen in einer senkrecht darauf stehenden Richtung des Raumes so gesteuert wird, dass die optimale Reizsituation erhalten bleibt. Ausser den genannten Beispielen lassen sich noch viele anführen, wie die Kaubewegung des Menschen, die Friktionsbewegung kopulierender männlicher Säuger u.a.m. Natürlich ist es sicher, dass es eine sehr grosse Zahl von solchen Simultanverschränkungen,

die nicht in so einfacher Weise zu analysieren sind, wie die genannten, auf verschiedene Richtungen des Raumes übersichtlich verteilten Bewegungen. Es hat dies aber mit der grundsätzlichen Pflicht zur begrifflichen Trennung und zum Versuch der Analyse nichts zu tun.

C) Das zeitlich vorangehende und das mit mehreren Instinkthandlungen verschränkte Appetenzverhalten

WALLACE CRAIG fasst das Appetenzverhalten als einen konstituierenden Bestandteil der Instinkthandlung auf. Wenn wir es hier scharf von dem eigentlichen, von ihm angestrebten Ablaufe trennen, so geschieht das deshalb, weil das Appetenzverhalten schlechterdings alle höheren psychischen Leistungen in sich schliessen und zur Erreichung der handlungsauslösenden Reizsituation aufbieten kann, sodass damit jede noch so verwickelte Handlungskette, die um eines instinktmässig lustvollen Zieles willen durchlaufen wird, als Instinkthandlung zu gelten hätte. Die Notwendigkeit, an funktionell einheitlichen Folgen tierischer Handlungen zweckgerichtete und instinktmässig automatische Glieder zu unterscheiden, ergibt sich aus der Möglichkeit, eine solche Unterscheidung durchzuführen. Es ist eine Eigentümlichkeit von sehr vielen Verhaltensweisen höherer Tiere, dass in ihnen zweckgerichtet variable und instinktmässig angeborene Bewegungen in unvermittelter Weise aufeinanderfolgen. Die Kenntnis der letzteren ist deshalb für das Verständnis der Motivation des Gesamtverhaltens wichtig, weil jedes zeitlich vorangehende variable Verhalten als Appetenzhandlung nach dem nachfolgenden instinktmässigen Handlungsteil verstanden werden muss.

Ausser Orientierungsreaktionen im weitesten Sinne des Wortes spielen im Appetenzverhalten auch die Lernvorgänge eine wichtige Rolle. Auch wenn wir davon absehen, dass sehr häufig die Auslösung einer Instinkthandlung eine erlernte oder bedingte Reaktion darstellt (S. 33), finden sich sehr häufig adressierte Verhaltensweisen als Glieder in längeren, funktionell einheitlichen Handlungsketten zwischen je zwei instinktmässige Abläufe eingeschaltet. Die Ganzheit der Handlung ist dann eine Kette von aufeinanderfolgenden Appetenzen und gerade bei diesem Typus der Handlungsfolge ist das Appetenzverhalten, das nach dem Ablauf der einen instinktmässigen Teilhandlung die Reizsituation für die nächstfolgende zu schaffen hat, durch eine *Dressurhandlung* vertreten. Z.B. ist die Bewegungsweise, mit der ein Sperlingsvogel Nistmaterial vom Boden aufnimmt und sich damit den Schnabel bis zum Mundwinkel vollpfropft, eine echte Instinkthandlung. Wenn nach ihrem mehrmaligen

Ablaufen die Appetenz nach dieser ersten Teilhandlung voll befriedigt und damit zum Schweigen gebracht ist, erwacht die Appetenz nach der nächsten Instinkthandlung, der des Verbauens der gesammelten Stoffe. Das Verhalten, das die adäquate Reizsituation für dieses nächste instinktmässige Handlungsglied herbeiführt, ist bei sehr vielen Vogelarten eine Wegdressur, eine „Mnemotaxis“ im Sinne KÜHN'S. Niemand, der das Entstehen einer solchen Wegdressur je mitangesehen hat, kann daran zweifeln, dass es sich dabei um einen gleichartigen Vorgang handelt, wie beim Zustandekommen einer vom Menschen beabsichtigten und experimentell erzeugten Dressur. Es sei nur in Parenthese darauf hingewiesen, dass gerade dieses Entstehen einer Dressur eines der stärksten Argumente für die Richtigkeit des CRAIG'schen Ansatzes vom Appetenzverhalten ist. Man kann sich kaum einen besseren Beweis für sie denken, als die Tatsache, dass die Appetenz nach der nächsten Verbaureaktion imstande ist, den Vogel ganz ebenso auf einen bestimmten Weg oder Umweg zu dressieren, wie der Appetit nach dem Fressen eine Ratte im Labyrinthversuch auf einen solchen dressiert. Gegen mein Bestreben, aus allem tierischen Verhalten die auf Erbkoordinationen festgelegten Bewegungen herauszugreifen, wurde wiederholt der Vorwurf erhoben, dass ein solches Vorgehen „atomistisch“ und mit moderner biologischer Ganzheitsbetrachtung unvereinbar sei. Genausogut könnte man sagen, es sei „atomistisch“, an der funktionellen Ganzheit der Haut Cutis und Epidermis zu unterscheiden. Wenn wir die Möglichkeit haben, an einer funktionellen Einheit im tierischen Verhalten Teile zu unterscheiden, die als echte Dressurhandlungen oder als Taxien eindeutig zu erkennen sind, sowie andere, die alle Kennzeichen der Instinkthandlung im hier vertretenen Sinne zeigen, so haben wir mit der Möglichkeit auch die Pflicht, die analytische Folgerung aus diesen Tatsachen zu ziehen. Wir haben nicht das Recht, den Instinktbegriff so zu erweitern, dass die nachweisbar andersartigen Verhaltensweisen mit einbezogen werden.

LITERATURVERZEICHNIS

- F. ALVERDES, 1925. Tiersoziologie. Leipzig.
- W. BECHTEREW, 1936. Reflexologie des Menschen. Leipzig und Wien.
- A. BETHE, 1931. Anpassungsfähigkeit (Plastizität) des Nervensystems. BETHES Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. Bd XV/2, S. 1045—1130.
- , 1931. Plastizität und Zentrenlehre. Ebenda, S. 1175—1222.
- J. A. BIERENS DE HAAN, 1933. Der Stieglitz als Schöpfer. J. Ornith., 81, H. 1.
- , 1935. Probleme des tierischen Instinktes. Naturwiss., 23, H. 42/43.
- G. BROWN, 1916. Erg. Physiol., 15*.
- C. BÜHLER, 1927. Das Problem des Instinktes. Z. Psychol., 103.
- L. CARMICHAEL, 1926. The development of behaviour in vertebrates experimentally removed from the influence of external Stimulation. Psychol. Rev., 33 auch 34 und 35.
- W. CRAIG, 1908. The voices of pigeons regarded as a means of social control. Amer. J. Sociol., 14.
- , 1909. The expression of emotion in the pigeons. J. comp. Neurol. a. Psychol., 19.
- , 1912. Observations on young doves learning to drink. J. Animal Behavior, 2, N. 4 (Juli—August).
- , 1914. Male doves reared in isolation. J. Animal Behavior, 4, N. 2 (März—April).
- , 1918. Appetites and Aversions as Constituents of Instincts. Biol. Bull., 34.
- , 1921—1922. A Note on Darwin's work on the expressions of emotions etc. J. abnorm. a. soc. Psychol., 1921 (Dezember); 1922 (März).
- F. DOFLEIN, 1916. Der Ameisenlöwe, eine biologische, tierpsychologische und reflexbiologische Untersuchung. Jena.
- H. DRIESCH, 1928. Philosophie des Organischen. 4. Aufl., Leipzig.
- H. FRIEDMANN, 1934. The instinctive emotional life in birds. Psychoanal. Rev., 21, Nr. 3 und 4.
- J. GROHMANN, 1937. Reifung oder Lernvorgang. Dissertation. Erscheint in Ztschr. Tierpsych.
- K. GROOS, 1907. Die Spiele der Tiere. 2. Aufl., Jena.
- M. HARTMANN, 1927. Allgemeine Biologie. Jena.
- H. HEDIGER, 1935. Zur Biologie und Psychologie der Zahmheit. Arch. f. Psychol., 93.
- O. HEINROTH, 1910. Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden. Verh. d. V. Intern. Ornith. Kongr. Berlin 1910.
- , 1918. Reflektorische Bewegungen bei Vögeln. J. Ornith., Bd 66.
- , 1930. Über bestimmte Bewegungsweisen bei Wirbeltieren. Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin 1930 (Februar).
- O. HEINROTH und M. HEINROTH, 1924—1928. Die Vögel Mitteleuropas. Berlin—Lichterfelde.
- F. H. HERRICK, 1919. Instinct. Western Reserve Univ. Bull., 22, Nr. 6.
- , 1935. Wild birds at home. New York & London.
- E. HILGARD, 1936. The nature of conditioned response: II. Alternatives to stimulus-substitution. Psychologic. Rev., 43, S. 547—564.
- E. VON HOLST, 1935. Alles oder Nichts, Block, Alternans, Bigemini und verwandte Phänomene als Eigenschaften des Rückenmarks. Pflügers Arch., Bd 236, 4., 5. und 6. Heft.
- , 1936. Versuche zur relativen Koordination. Ebenda, Bd 237, I. Heft.
- , 1936. Von Dualismus der motorischen und der automatisch-rhythmischer Funktion im Rückenmark und vom Wesen des automatischen Rhythmus. Ebenda, Bd 237, 3. Heft.
- , 1936. Über den „Magnet-Effekt“ als koordinierendes Prinzip im Rückenmark. Ebenda, Bd. 237, 6. Heft.

- E. HOWARD, 1928. An introduction to the study of bird behaviour. Cambridge.
—, 1935. The nature of a bird's world. Cambridge.
- H. S. JENNINGS, 1915. Behaviour of the lower organisms. 2nd ed. New York.
- D. KATZ, 1931. Hunger und Appetit. Leipzig.
- O. KOEHLER, 1933. Die Ganzheitsbetrachtung in der modernen Biologie. Verh. Der Königsberger gelehrten Gesellschaft.
- G. KRAMER, 1930. Bewegungsstudien an Vögeln des Berliner Zoologischen Gartens. J. Ornith., 78, H. 3.
- A. KÜHN, 1919. Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena.
- H. LISSMANN, 1933. Die Umwelt des Kampffisches, *Betta splendens* Regan. Z. vergl. Physiol., 18, H. 1.
- K. LORENZ, 1931. Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. J. Ornith., 79, H. 1.
—, 1932. Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel. Ebenda, 80, H. 1.
—, 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Der Artgenosse als auslösendes Moment sozialer Verhaltensweisen). Ebenda, 83, H. 2/3.
—, 1937. Über die Bildung des Instinktbegriffes, Naturwiss., 25, H. 19, 20 und 21 (Mai).
- E. MACH, 1923. Populärwissenschaftliche Vorlesungen. 5. Aufl., Leipzig.
- W. MCDUGALL, 1922. The use and abuse of instinct in social psychology. J. abnorm. a. soc. psychol., 16, Nr 5/6.
—, 1923. An outline of psychology. London.
- C. LLOYD MORGAN, 1913. Instinkt und Erfahrung, Deutsch von R. THESING. Berlin.
- H. POLL, 1910. Über Vogelmischlinge. Verh. d. V. Intern. Ornith. Kongr. Berlin 1910, p. 399—468.
- E. S. RUSSELL, 1934. The behaviour of animals. London.
- E. C. TOLMAN, 1932. Purposive behaviour in animals and men. New York.
- J. VON UEXKÜLL, 1909. Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.
- L. VERLAINE, 1936. La connaissance chez le singe inférieur, II. Le syncrétique, et III. L'abstrait. Actualités scientifiques et industrielles 320 et 360.
- J. VERWEY, 1930. Die Paarungsbiologie des Fischreihers. Zool. Jahrb. (Abt. f. allg. Zool.), 48.
- H. VOLKELT, 1912. Die Vorstellungen der Tiere. Diss. Leipzig, 1912 (auch in Kruegers Arbeiten zur Entwicklungspsychologie, 1, 1914).
- C. O. WHITMAN, 1898. Animal behaviour. 16th Lecture from „Biological Lectures from the Marine Biological Laboratory“. Woods Hole, Mass.
- W. WUNDT, 1919. Vorlesungen über Menschen- und Tierseele. 6. Aufl., Leipzig.
- H. ZIEGLER, 1920. Begriff des Instinktes einst und jetzt. Jena.

Die mit * bezeichnete Arbeit ist dem Autor nur zitatweise bekannt.