Konrad Lorenz, Niko Tinbergen 1938
Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans
Zeitschrift für Tierpsychologie 2(1): 1-29

[OCR by *Konrad Lorenz Haus Altenberg* – http://klha.at]
Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans I.[1]

Eingegangen am 10. November 1937.

Inhalt: Einleitung. — I. Theoretisches über Taxis und Instinkthandlung. A. Die Topotaxis. B. Die Instinkthandlung. C. Die Verschränkung von Taxis und Instinkthandlung. — II. Aufgabestellung. — III. Beobachtungen über die Eirollbewegung. — IV. Versuche. A. Das angeborene auslösende Schema. B. Versuche zur Trennung von Taxis und Instinkthandlung. — Zusammenfassung und Ergebnisse. — Schrifttum.

Einleitung.

Die Versuche, die wir heuer an Graugänsen über das Zurückrollen von Eiern in die Nestmulde angestellt haben, sind keineswegs vollständig. Auch enthalten unsere Versuchstiere viel Hausgansblut und obwohl heuer schon an rein wildblütigen Graugänsen manche Kontrollversuche mit durchaus übereinstimmendem Ergebnis ausgeführt werden konnten, sollen doch im nächsten Jahre einige Versuchreihen an Reinblütern und vor allem eine genaueste Filmanalyse der hier mitgeteilten Beobachtungen folgen. Wir glauben aber, es aus zwei Gründen verantworten zu können, das Vorhandene in seiner vorläufigen Form erscheinen zu lassen. Erstens hat die Erörterung zweier in jüngster Zeit von L o r e n z veröffentlichten Arbeiten (1937 a und b) einige Mißverständnisse ans Licht gebracht, die gerade bei der Besprechung unserer Befunde an der Eirollreaktion der Graugans gut bereinigt werden können, weshalb wir deren Veröffentlichung möglichst bald auf die der genannten Arbeiten folgen lassen möchten. Zweitens aber hoffen wir, durch die Erörterung unserer heurigen Ergebnisse manches zuzulernen, was den im nächsten Jahre anzustellenden Versuchen zugute kommen kann. Der Deutschen Reichsstelle für den Unterrichtsfilm sei an dieser Stelle für die Erlaubnis gedankt, Bilder aus dem in ihrem Auftrage von cand. zool. A . S e i t z (Wien) in Altenberg aufgenommenen Graugansfilm zu verwenden.

I. Theoretisches über Taxis und Instinkthandlung.

Welchen Begriff immer man mit dem Wort Instinkt verbinden will, stets wird man sich mit dem Vorhandensein von bestimmten, dem Individuum in unveränderlicher Weise angeborenen „Bewegungsformeln" auseinanderzusetzen haben, die für eine Art, für eine Gattung, ja für ein ganzes Phylum

---

[1] Den Anlaß zu dieser Arbeit, die mit Unterstützung der Stiftung „Het Donderfonds" durchgeführt wurde, gaben in Leiden und später in Altenberg stattfindende Gespräche über den von Lorenz (1937) aufgestellten Begriff der Instinkthandlung. Obwohl sich der Anteil des Einzelnen kaum begrenzen läßt, soll doch gesagt werden, daß die theoretischen Ausführungen zum größeren Teile von Lorenz stammen, das Erfinden und Ausführen der Versuche dagegen hauptsächlich Tinbergens Anteil darstellt.

bezeichnende Merkmale von höchstem taxonomischen Wert sein können. Weil diese Bewegungsweisen so recht den Kern dessen darstellen, was ältere Beschreiber tierischen Verhaltens als Auswirkung des Instinktes auffaßten, so haben wir für sie den Ausdruck Instinkthandlungen angewendet, oder besser gesagt beibehalten. Instinkthandlungen sind in ihrer Form merkwürdig unabhängig von allen rezeptorischen Vorgängen, nicht nur von der „Erfahrung" im weitesten Sinne des Wortes, sondern auch von jenen Reizen, die während ihres Ablaufes auf den Organismus einwirken. Dann unterscheiden sie sich auf das Schärfste von den Taxien oder Orientierungsreaktionen, mit denen sie die Zweckmäßigkeit im Sinne der Arterhaltung sowie die Unabhängigkeit von persönlichem Erlerntwerden gemein haben, und mit denen sie deshalb oft unter dem Begriff des „Instinktes" zusammengeworfen werden. Wenn Driesch den Instinkt als „eine Reaktion, die von Anfang an vollendet ist", definiert, so umfaßt diese Umgrenzung ebenso die ihrer Form ererbtermaßen festgelegte Bewegungsweise, wie auch jeden angeborenen Orientierungsvorgang, ohne den tiefgreifenden und grundsätzlichen Unterschied zwischen beiden zu berücksichtigen. Zum Verständnis der unsere Arbeit leitenden Fragestellung ist eine gedrängte Erörterung der Unterschiede und Beziehungen zwischen Taxis und Instinkthandlung nötig.

A. Die Topotaxis.

Die meisten unter den Vorgängen, die wir mit A. Kühn als Taxien und im besonderen als Topotaxien bezeichnen, enthalten neben den richtungsbestimmenden Reaktionen auch starre Instinkthandlungen, „bedienen" sich bestimmter Bewegungsformeln, wie vor allem derjenigen der Ortsbewegung. Dennoch aber bleibt der für die Topotaxis wesentliche und ihr allein eigene Bewegungsbestandteil jene Wendung des ganzen Tierkörpers oder eines seiner Teile, z. B. der Augen oder des Kopfes, die in ihrem Ausmaße von Außenreizen gesteuert wird. Dies ist bei der phobischen Reaktion oder Phobotaxis im Sinne Kuhns nicht der Fall und die Verwandtschaft, welche dieser Reaktionstypus durch die Starrheit der Bewegungsformel und ihre Unabhängigkeit von Art und Richtung der einwirkenden Reize zu jenen Automatismen zeigt, die wir als Instinkthandlungen bezeichnen, läßt ihn als etwas von der Topotaxis recht Verschiedenes erscheinen. Wenn auch die Analogien zwischen phobischer Reaktion und Instinkthandlung nur äußerlich sein mögen und beide ursächlich wohl nur wenig gemein haben — man denke an die Gebundenheit der Instinkthandlung an ein Zentralnervensystem —, so möchten wir doch beim Aufbau unserer Arbeitshypothesen die phobische Reaktion nicht in einen so scharfen Gegensatz zur Instinkthandlung bringen, wie die Topotaxis.

Die für die Taxien im allerweitesten Sinne bezeichnende Wendung, die zur Orientierung des Tieres im Räume führt, wurde von K. Bühler „orientierte Bezugswendung" genannt. Dieser sehr weite Begriff umfaßt jede den Organismus zu räumlichen Gegebenheiten der Umwelt in Beziehung setzende Änderung seines Bewegungszustandes, also ebensogut die einfachste Wendung „hin-zu" oder „weg-von", wie jedes von höchsten psychischen Leistungen abhängige räumliche Bezugnehmen auf Außenreize. Da die nicht in ihren Ausmaße gesteuerte Wendung „von-weg" bei der phobischen Reaktion auch unter diesen Begriff fällt, müssen wir feststellen, daß wir hier unter dem Begriff der richtunggebenden Wendung nur einen kleinen Teil der von Bühler als orientierte Bezugswendungen zusammengefaßten Vorgänge verstehen wollen, nämlich die für die topische Reaktion allein bezeichnende in bezug auf ihr Ausmaß reizgesteuerte Wendung. Da uns in der nun folgenden Gegenüberstellung

von Taxis und Instinkthandlung die topische Reaktion allein angeht, wollen wir der Kürze halber sie allein als Taxis bezeichnen. Es ist letzten Endes nur eine Frage der Zweckmäßigkeit, auf welche Begriffe man sich festlegt und die hier der kürzesten Wiedergabe des darzustellenden Sachverhaltes wegen gewählten Fassungen sollen keineswegs eine Kritik bewährter Begriffe bedeuten.

Wenn auch manche in sich starren Bewegungsformeln als Elemente der Gesamtbewegung der Taxis eine Rolle spielen, so ist doch deren Gesamtform von der in ihrem Ausmaße reizgesteuerten Wendung abhängig. Gerade die für die Taxis wesentliche Anpassung der Gasamtbewegung an räumliche Umweltbedingungen wird durch die Norm des Reagierens auf bestimmte Außenreize geleistet. Ohne auf die Erörterung der rein weltanschaulichen Frage einzugehen, ob das Tier als Subjekt nach diesen Reizen steuere, oder ob es passiv von ihnen gelenkt werde, kann man sagen, daß hier objektiv ein Geformtwerden arterhaltend zweckmäßiger Bewegung durch von außen kommende Reize vorliegt. In den einfachsten und bestanalysierten Fällen ist dieser Vorgang ganz sicher ein Reflex im eigentlichen Sinne des Wortes. Aber auch bei Orientierungsreaktionen, die durch die sogenannten höheren psychischen Leistungen Zustandekommen, ist die Tätigkeit des Zentralnervensystemes im wesentlichen eine Beantwortung und Verwertung äußerer Reize, also ein zumindest in seiner Funktion reflexähnlicher Vorgang.

B. Die Instinkthandlung.

Auch die Instinkthandlungen zeigen Beziehungen zu den Reflexen, und zwar darin, daß sie wie jene durch bestimmte, oft sehr spezifische Außenreize ausgelöst werden. Wie aber eine nähere Untersuchung zeigt, ist nur der Auslösemechanismus, nicht aber der weitere Ablauf der Bewegungsformel echter Reflex; die Gesamtform der einmal ausgelösten Bewegung scheint nicht nur von Außenreizen, sondern überhaupt von den Rezeptoren des Tieres unabhängig zu sein. Die Instinkthandlungen sind keine angeborenen Reaktionsnormen, wie die Taxien, sondern angeborene Bewegungsnormen.

So unwahrscheinlich es auf den ersten Blick scheinen mag, daß wohlkoordinierte und im höchsten Maße arterhaltend zweckmäßige Bewegungsfolgen eines Tieres, genau wie Bewegungen eines Tabetikers, ohne Mitwirkung der Rezeptoren Zustandekommen können, mit anderen Worten, daß sie nicht aus Reflexen aufgebaut sind, so gibt es doch eine Reihe schwerwiegender Gründe für diese Annahme. E. v. Holst hat an dem aller Rezeptoren beraubten Zentralnervensystem von sehr verschiedenen Organismen durchaus bündige Beweise dafür erbringen können, daß in ihm automatisch-rhythmische Reizerzeugungsvorgänge ablaufen, deren Impulse schon im Zentralnervensystem koordiniert werden, so daß die an die Muskulatur des Tieres entsandte Impulsfolge ohne Mithilfe der Peripherie und ihrer Rezeptoren in arterhaltend vollkommene Form zustande kommt. Die bisher untersuchten zentral koordinierten Bewegungsfolgen sind fast durchweg solche, die der Lokomotion dienen und gerade diese wurden bisher fast ausnahmslos als Kettenreflexe betrachtet, bei denen jede Bewegung erst auf dem Umwege über die peripheren Rezeptoren die nächste auslösen sollte!

Die durch v. Holst erforschten Bewegungsweisen sind ohne allen Zweifel und in jeder Hinsicht als Instinkthandlungen in der hier gebrauchten Fassung dieses Begriffes zu betrachten, womit in keiner Weise eine Aussage über die Frage gemacht sein soll, ob umgekehrt alles, was wir bisher als Instinkthandlungen bezeichneten, auf ganz gleichen Vorgängen im Zentralnervensystem beruht. Daß aber die Rezeptoren im weitesten Sinne des Wortes auch bei

höher differenzierten Instinkthandlungen grundsätzlich keine Rolle bei dem Zustandekommen der arterhaltend sinnvollen Bewegungsform spielen, wird durch eine Reihe von Beobachtungstatsachen und Versuchsergebnisse wahrscheinlich gemacht, auf die an anderer Stelle näher eingegangen wurde (1937). Wenn es auch heute noch verfrüht scheinen mag, die durch v. Holst erforschten Bewegungsautomatismen rundweg mit der Instinkthandlung gleichzusetzen, so darf doch mit aller Betonung hervorgehoben werden, daß zwei der wichtigsten und die Instinkthandlung am schärfsten kennzeichnenden Erscheinungen, die jeder anderen Erklärung geradezu unüberwindliche Schwierigkeiten bieten, bei der Annahme einer automatisch-rhythmischen Reizerzeugung und zentraler Koordination ihrer Impulse sich in durchaus zwangloser Weise einordnen lassen. Diese Erscheinungen sind die Schwellerniedrigung der auslösenden Reize und das durch sie ermöglichte Leerablaufen der Instinkthandlung in Situationen, in denen nicht einmal die physikalisch-mechanischen Bedingungen ihrer arterhaltenden Wirkung erfüllt sind.

Auch dort, wo die Instinkthandlung durch einen unbedingten Reflex ausgelöst wird, der normalerweise nur auf ganz bestimmte, oft ungemein spezifische Zusammenstellungen von Außenreizen anspricht, zeigt sich unter Umständen ganz unmittelbar, daß die Form der ausgelösten Bewegung von derjenigen der auslösenden Reize unabhängig ist. Bleiben diese länger aus, als es den Verhältnissen des natürlichen Lebensraumes entspricht, so zeigt sich bald eine Verminderung der Selektivität im Ansprechen der betreffenden Instinkthandlung. Das Tier beantwortet nun auch andere, der eigentlich adäquaten bloß ähnliche Reizsituationen mit dieser Bewegungsweise, wobei die Ähnlichkeit der jeweils gegebenen Reize mit den normalerweise allein handlungsauslösenden um so geringer zu sein braucht, je länger die „Stauung" der Reaktion gedauert hat. In Fällen, wo die Art der eine bestimmte Instinkthandlung auslösenden Reize eine quantifizierende Bestimmung einigermaßen möglich macht, zeigt es sich, daß mit der Dauer der Ruhepause der Schwellwert der zur Auslösung der Reaktion nötigen Reizstärke fortlaufend sinkt. Da beiden Erscheinungen offensichtlich nur ein Vorgang im Zentralnervensystem zugrunde liegt, habe ich beide in den schon erwähnten Arbeiten (1937 a und b) unter dem Begriff der „Schwellerniedrigung" zusammengefaßt. Die Schwellerniedrigung kann nun bei sehr vielen, vielleicht grundsätzlich bei allen Instinkthandlungen buchstäblich den Grenzwert Null erreichen, indem nach kürzerer oder längerer Stauung die ganze Bewegungsfolge ohne nachweisbare Einwirkung eines Außenreizes in durchaus vollkommener Weise durchgeführt wird, was wir als „Leerlaufreaktion" zu bezeichnen pflegen. Schwellerniedrigung und Leerlaufreaktion sprechen in zweifacher Weise für die Annahme einer automatisch-rhythmischen Reizerzeugung und zentraler Koordinierung ihrer Impulse.

Die Erscheinung der Schwellerniedrigung legt den Gedanken an eine innere Kumulation einer reaktions-spezifischen Erregung nahe — v. Holst nimmt Erregungsstoffe an —, die vom Zentralnervensystem kontinuierlich erzeugt wird und um so höhere Werte erreicht, je länger eine Entspannung durch Ablaufen der betreffenden Instinkthandlung unterbleibt. Je höher der erreichte Spannungszustand, desto intensiver läuft beim schließlich erfolgenden Hervorbrechen die Instinkthandlung ab und desto schwerer wird es den der Instinkthandlung vorgesetzten Instanzen des Zentralnervensystemes, ein solches Hervorbrechen am „unrechten" Platze unter Hemmung zu halten. Diese Vorstellungen, die hier in grober Vereinfachung wiedergegeben sind, wurden noch in Unkenntnis der Holstschen Ergebnisse entwickelt. Nun wissen wir aber tatsächlich durch v. Holst, daß die Auswirkung der ununterbrochen

tätigen automatischen Reizerzeugungsvorgänge durch die Tätigkeit hemmender höherer, bezw. zentraler gelegener Teile des Nervensystems dauernd verhindert wird und daß die Auslösung der Reaktion nur eine Beseitigung dieser zentralen Hemmung bedeutet. Die sich selbst überlassene Peripherie, im Falle des H o l s t schen Experimentes z. B. ein Rückenmarkspräparat, führt die Bewegung dem automatischen Rhythmus entsprechend ununterbrochen aus. Ersetzt man nun am Rückenmarkspräparat die sonst durch Tätigkeit höhere Zentren erzeugten Hemmungen durch bestimmte zusätzliche Reize, so ergibt sich eine Erscheinung, die von S h e r r i n g t o n unter dem Namen des „spinalen Kontrastes" beschrieben wurde. Je länger und je intensiver wir nämlich diese Hemmung einwirken lassen, desto heftiger bricht nach ihrem Aufhören die gehemmt gewesene Bewegung hervor. Diese Übereinstimmung zwischen den v. H o l s t erforschten automatischen Rhythmen und der Instinkthandlung im hier gebrauchten Sinne des Wortes gehen noch um vieles weiter und bis in kleinste, hier nicht näher zu erörternde Einzelheiten.

So deutlich die Schwellerniedrigung und die Intensitätssteigerung, die wir nach längerer Stauung an nahezu jeder Instinkthandlung beobachten können, für die Annahme eines reizerzeugenden Automatismus sprechen, so deutlich sprechen die Erscheinungen, die wir beim schließlichen, reizunabhängigen Hervorbrechen, bei der Leerlaufreaktion feststellen, für ein zentrales Koordiniertwerden der Impulse, die dieser Anatomismus aussendet. Es ist sicher eine bedeutungsvolle Tatsache, daß die oft geradezu „im leeren Raum" ausgeführte Bewegungsfolge in ihrer Form bis in die kleinsten Einzelheiten derjenigen gleicht, die wir beim normalen und den biologischen Sinn der Handlung erfüllenden Ablauf zu sehen bekommen. Besonders auffallend ist dies, wenn die Handlung beim normalen Ablauf mechanische Arbeit zu leisten hat, die Bewegung also normalerweise entgegen einem Widerstande erfolgt, der bei der Leerlaufreaktion fehlt, worauf wir im folgenden noch näher eingehen werden. Die vollkommene Unabhängigkeit der Bewegungsform von den Bedingungen und Reizeinwirkungen der natürlichen Umgebung ist nur erklärlich, wenn wir annehmen, daß die Impulse zu den Einzelbewegungen der Muskeln schon vom Zentrum in geordneter Form und Reihenfolge ausgehen und von den jeweiligen Umgebungsbedingungen sozusagen „gar nichts erfahren". Anders wäre es unerklärlich, daß z. B. ein Star die Bewegungsfolge des Fangens, Totschlagens und Schluckens kleiner Insekten durchführen kann, ohne daß solche Tiere überhaupt vorhanden sind, oder daß, wie L o r e n z erst jüngst im Berliner Zoologischen Garten sah, ein Kolibri „nicht vorhandene Nährstoffasern" in einer wundervoll koordinierten webenden Bewegung an einem Zweige befestigt usw.

Wenn auch solche Leerabläufe höher differenzierter Instinkthandlungen die Unabhängigkeit der Bewegungsform von allen außenrezeptorischen Vorgängen in höchst bündiger Weise zeigen, so besitzen wir doch leider kein Objekt, an dem wir die Mitwirkung propriozeptorischer Reflexe mit ähnlicher Sicherheit ausschließen können, wie v. H o l s t es am Fischrückenmark vermochte. Die Rolle, die propriozeptive Rezeptoren beim Ablauf höher differenzierter Instinkthandlungen spielen, ist daher noch recht fraglich. Immerhin ist festzustellen, daß auch sehr grobe, mechanische Beeinflussungen, die unmittelbar und gewaltsam den Ablauf einer instinktmäßigen Bewegungsfolge vorübergehend hindern oder dem Körper den sie ausführenden Tieres unnormale Stellungen aufzwängen, keinerlei Veränderungen des weiteren Ablaufes zur Folge haben. Solche grobmechanische Gewalteinwirkungen müßten aber unbedingt zu Formveränderungen der nachfolgenden Teile der Bewegung führen, wenn die propriozeptorische Aufnahme jeder einzelnen Teilbewegung

in jener Weise maßgebend für die Form der nächsten wäre, wie es die alte Kettenreflextheorie der Instinkthandlung annahm. Eine solche Veränderung sahen wir aber bisher nie, nach Aufhören des mechanischen Zwanges läuft die Instinkthandlung, wenn überhaupt, so in durchaus typischer Weise weiter, wofür wir noch Beispiele kennen lernen werden.

Aus allen diesen Gründen erscheint es zulässig, die Annahme zur Arbeitshypothese zu erheben, daß die Instinkthandlung in der Koordination ihrer Einzelbewegungen von allen Rezeptoren unabhängig und durch sie nicht beeinflußbar sei. Es mag dies eine überaus grobe Vereinfachung der Tatbestände sein und bedeutet vielleicht auch eine übergroße Einengung des Begriffes der Instinkthandlung, zumal wir durch Versuche v. Holsts wissen, daß sich ein von einem zentral koordinierten Automatismus ausgehender Impuls mit einem von einem Reflex gelieferten in einer Muskelkontraktion überlagern können. Doch erscheint die vorläufige Vernachlässigung dieser Möglichkeit in Anbetracht eines anderen Umstandes berechtigt, der die Analyse tierischen Verhaltens im allgemeinen und der Instinkthandlung im besonderen weiter erschwert und eine möglichste Vereinfachung der Tatbestände wünschenswert erscheinen läßt, deren Vorläufigkeit wir uns allerdings dauernd vor Augen halten müssen. Dieser komplizierende Umstand liegt in folgendem:

C. Die Verschränkung von Taxis und Instinkthandlung.

Ein intakter höherer Organismus führt in seiner natürlichen Umgebung fast nie die zentral koordinierte Bewegung allein aus, sondern tut fast immer „mehreres zugleich“, indem er z.B. während des Ablaufes einer Instinkthandlung einer Orientierungsreaktion gehorcht. Nichts ist unrichtiger, als die immer wieder auftauchende und meist zur Unterscheidung der Instinkthandlung vom „Reflex” herangezogene Angabe, daß die Instinkthandlung eine Reaktion des „Organismus als Ganzes“ darstelle, im Gegensatz zum Reflex, bei dem nur „einer seiner Teile” in Tätigkeit trete. Soweit man überhaupt je sagen darf, daß nur ein Teil eines Organismus an einer Reaktion beteiligt sei, soweit darf man dies von der Instinkthandlung getrost behaupten. Der automatische Rhythmus und die zentrale Koordination der Instinkthandlung machen sie weit selbständiger, als der Reflex es ist, schon weil sie sie von der Funktion der Rezeptoren unabhängig machen. Der Automatismus der Instinkthandlung ist ein in sich ungemein fest geschlossenes System. Er untersteht der Ganzheit des Zentralnervensystems nur in bezug auf die Frage, ob und bis zu welchem Grade er enthemmt wird. So selbständig der Automatismus der Instinkthandlung ist und so unbotmäßig er sich selbst beim Menschen den höchsten Instanzen des Zentralnervensystems, dem „Ich“ gegenüber benimmt, so ist doch sein Machtbereich im Bewegungsapparat des höheren Tieres stets sehr beschränkt; er sendet seine Impulse immer nur an ganz bestimmte Gruppen von Muskeln, niemals aber, von vielleicht möglichen Ausnahmen abgesehen, an die gesamte Muskulatur des Körpers zugleich. Es besteht also immer die Möglichkeit, daß andere Muskeln und Muskelgruppen gleichzeitig Bewegungen vollführen, die durch grundsätzlich andere Vorgänge im Zentralnervensystem verursacht werden. Zum Studium der Instinkthandlung selbst werden wir daher vor allem solche Vorgänge auswählen müssen, bei denen sich die zentral koordinierte Impulsfolge der Instinkthandlung allein, ohne störende Nebenwirkung andersartiger Nervenprozesse, in sichtbare und beschreibbare Bewegungen umsetzt, oder aber solche, bei denen die Auswirkung nicht instinktmäßiger Bewegungsvorgänge leicht analysiert und aus der Betrachtung der eigentlichen Instinkthandlung ausgeschieden werden kann.

Bestimmte, besonders leicht der Analyse zugängliche, nicht instinktmäßige Bewegungen begleiten j e d e Instinkthandlung eines höheren Tieres: Die tropotaktisch gesteuerte Orientierungsreaktion des Gleichgewichthaltens läuft dauernd weiter, auch wenn Instinkthandlungen ausgeführt werden. Wir kennen, mit alleiniger Ausnahme der Begattungsreaktion des Kaninchenrammlers, kaum eine Instinkthandlung, bei der ein sonst schwereorientierter Organismus diese Orientiertheit verliert und umfällt! Aber selbst solche Instinkthandlungen, bei denen die Bewegungen tropotaktischer Schwereorientierung die einzigen begleitenden Orientierungsreaktionen sind, gehören ausgesprochen zu den Seltenheiten. Bei der Suche nach einer Instinkthandlung, deren Ablauf sich zum Zwecke einer vergleichenden und genetischen Untersuchung mit einiger Genauigkeit kurvenmäßig darstellen und so in leicht vergleichbarer Weise eindeutig festhalten ließ, war es gar nicht einfach, eine zentral koordinierte Bewegungsweise zu finden, die nicht durch gleichzeitig tätige Orientierungsmechanismen überlagert wurde! Die Wahl fiel schließlich auf die Balzbewegungen bestimmter Entenarten, die fast rein in der Mittelebene des aufrecht schwimmenden Vogels ablaufen und bei genau seitlicher Aufnahme mit der Kinokamera die ziemlich vollständige Rekonstruktion und graphische Darstellung der Bewegungskurve aus dem Film ermöglichen. In dieser Projektion sind die einzigen gleichzeitig funktionierenden Orientierungsreaktionen, die seitlichen Bewegungen der gleichgewichtshaltenden Tropotaxis, völlig zu vernachlässigen. Schon bei manchen ähnlichen, biologisch durchaus gleich wirkenden Instinkthandlungen derselben Vögel wirkt ein zweiter Orientierungsmechanismus mit, indem der balzende Erpel seine Bewegung stets so zu der Blickrichtung eines gleichartigen Weibchens orientiert, daß er die bei der betreffenden Bewegung in Erscheinung tretenden, optisch reizaussendenden Abzeichen dem Auge der umworbenen Ente voll zukehrt.

Eine viel größere Bedeutung als bei diesen rein optisch oder zum Teil auch akustisch wirkenden und der Reizaussendung dienenden Instinkthandlungen haben die begleitenden Orientierungsreaktionen naturgemäß bei solchen, deren arterhaltender Wert in einer m e c h a n i s c h e n Auseinandersetzung mit irgendwelchen Gegenständen der Umgebung liegt. Selbstverständlich sind nur ganz wenige von diesen mechanisch wirksamen Bewegungsabläufen o h n e die Mitwirkung einer Orientierungsreaktion funktionsfähig, die den Organismus zu dem Objekte seiner Instinkthandlung räumlich in Beziehung bringt. Die taktisch gesteuerte Wendung „hin zu" oder „von weg" kann bei mechanisch wirksamen Instinkthandlungen selten entbehrt werden, es sei denn, daß sich das Tier mit einem homogenen Medium mechanisch auseinanderzusetzen hat. Bei planktonfressenden Tieren ist unter Umständen selbst die Nahrung ein homogenes Medium, und so finden wir unter derartigen Bewohnern freier Wasserräume die taxienärmsten Wesen, die es unter den frei beweglichen Organismen überhaupt gibt. In der Welt der festen Körper aber kann sich kein der Bewegung fähiges Tier ohne Orientierungsreaktionen erfolgreich behaupten, denn selbst ein noch so hoch differenzierter und der Umgebung noch so fein angepaßter Apparat von zentral koordinierten Bewegungsweisen kann nicht funktionieren, ohne daß das Tier sich zum Objekte jeder einzelnen dieser Instinkthandlungen in die richtige räumliche Lagebeziehung bringt.

Diese stets von einer Taxis, von einer Orientierungsreaktion im weitesten Sinne des Wortes gesteuerte Lageveränderung des Tieres kann v o r dem Ablaufe der Instinkthandlung vollendet sein, so daß wir in zeitlichem Nacheinander eine rein taxienmäßig gesteuerte und eine rein zentral koordinierte Bewegungsfolge zu sehen bekommen. Ein typischer Fall eines solchen Aufeinanderfolgens von Taxis und Instinkthandlung ist die Schnappreaktion des

Seepferdchens, Hippocampus Leach. Dieser Fisch stellt sich durch eine zweifellos sehr verwickelte Orientierungsreaktion so ein, daß er die zu erschnappende Beute genau in der Mittelebene seines Kopfes, in einer ganz bestimmten Richtung und ebenso bestimmten Entfernung schräg vor und über seiner Mundspalte hat. Es kann sehr lange dauern, bis das erreicht ist, der Fisch folgt einem Krebschen oft minutenlang hin und her, vor und zurück, dreht und wendet sich, soweit es sein steifer Hautpanzer zuläßt, und erst mit vollkommener Herstellung der beschriebenen Lagebeziehung ist jene Reizsituation gegeben, welche das Muskelspiel des Zuschnappens auszulösen vermag. Eine solche dem Ablauf einer Instinkthandlung vorausgehende Orientierungsreaktion stellt den einfachsten Fall dessen dar, was wir mit Wallace Craig als „appetentes Verhalten" bezeichnen.

Es ist wohl die psychologisch wichtigste und merkwürdigste, zugleich aber die am schwersten kausal erklärbare Eigenschaft der Instinkthandlung, daß ihr rein automatischer Ablauf, der selbst jeglichen Gerichtetseins auf ein vom Subjekt angestrebtes Ziel entbehrt, als Ganzes ein solches Ziel darstellt: Der Organismus hat „Appetit" nach der Ausübung seiner eigenen Instinkthandlungen. Die Enthemmung und der Ablauf der Instinkthandlung gehen mit subjektiven Erscheinungen einher, um derentwillen Tier und Mensch aktiv nach jenen Reizsituationen streben, in denen diese Vorgänge stattfinden. Das subjektiv lustbetonte Erleben der Instinkthandlung schreiben wir grundsätzlich jedem mit einer solchen begabten Organismus zu, und zwar nicht nur auf Grund eines Analogieschlusses, sondern weil wir in diesem Erleben einen der wichtigsten Träger arterhaltender Zweckmäßigkeit erblicken. Das Erleben ist, wie besonders Volkelt betont, keine zufällige Begleiterscheinung, kein „Epiphänomen" physiologischer Vorgänge! Ohne die „Sinnenlust", welche die Erlebnisseite wohl jeder Instinkthandlung darstellt, würde ihr Ablauf immer nur dann stattfinden, wenn der Organismus rein zufällig in die auslösende Reizsituation hineingeriete. Ganz unleugbar ist es erst das Erleben, was sie zu einem anzustrebendem Ziele macht. Das Eingeschaltetsein von Subjektivem in die Kausalkette arterhaltender physiologischer Vorgänge bietet die größten philosophischen Schwierigkeiten, ja es muß geradezu als ein Kernpunkt der Leib-Seele-Frage betrachtet werden. Besonders merkwürdig ist es, daß diese zum großen Teil propriozeptorischen Lustwahrnehmungen gerade jene Bewegungsvorgänge begleiten, deren Form und Koordination ohne Mithilfe der Propriozeptoren zustande kommt

Das adaptiv veränderliche, nach Auslösung einer Instinkthandlung strebende „appetente" Verhalten kann im einfachsten Fall eine der gewöhnlichsten und am besten analysierten topischen Reaktionen sein. Von solchen führen aber sämtliche überhaupt denkbaren Übergänge zu den höchsten Lern- und Verstandesleistungen hinauf, die wir kennen. In den schon erwähnten Arbeiten Lorenz' (1937 a und b) wurde näher auf die merkwürdige Tatsache eingegangen, daß sich vom Standpunkte objektiver Verhaltenslehre durchaus keine scharfe Grenze zwischen der einfachsten Orientierungsreaktion und dem höchsten „einsichtigen" Verhalten ziehen lässt.

Neben Taxien, die der Auslösung der Instinkthandlung zeitlich vorausgehen, sie herbeiführen und somit deutlich das Wesen des appetenten Verhaltens zeigen, gibt es aber auch solche, die während des Ablaufens der instinktmäßigen Bewegungsfolge weiter in Tätigkeit sind, wie wir an dem Beispiel der tropotaktischen Schwereorientierung schon dargetan haben. Bei mechanisch wirksamen Instinkthandlungen haben sie die Aufgabe jene Lagebeziehung des Tieres zu dem Objekt seiner Instinkthandlung aufrechtzuerhalten, die von der zum Appetenzverhalten zu zählenden Orientierungsreaktion

hergestellt wurde. Daß diese Lagebeziehung, psychologisch betrachtet, in sehr vielen Fällen einer subjektiv lustbetonten Reizsituation entspricht, bringt es mit sich, daß man sehr oft auch diese gleichzeitig mit der Instinkthandlung tätigen Orientierungsmechanismen als eine Art von Appetenzverhalten auffassen kann. Ein weidendes Rind z. B. hält, durch Orientierungsreaktionen gesteuert, seinen Kopf dauernd so, daß jene räumliche Beziehung zwischen Maul und Gras erhalten bleibt, welche objektiv die rein instinktmäßigen Bewegungsabläufe in Kiefer-, Zungen- und Lippenmuskulatur mechanisch wirksam und damit arterhaltend sinnvoll macht, welche aber andererseits für das Subjekt eine lustbetonte Reizsituation bedeutet, deren Weiterbestehen einen anzustrebenden Zweck darstellt.

Offensichtlich ist ein solches gleichzeitiges Zusammenarbeiten von Taxis und Instinkthandlung in einheitlichen Bewegungsfolgen höherer Organismen etwas ganz ungeheuer Häufiges; ebenso offensichtlich können solche „Simultanverschränkungen", wie wir diese aus gleichzeitig wirkenden heterogenen Faktoren zusammengeschweißten Einheiten des Verhaltens bezeichnen möchten, eine geradezu unbegrenzt hohe Komplikation erreichen, die der Analyse durch die wenigen uns zu Gebote stehenden Untersuchungsmethoden schier unüberwindliche Schwierigkeiten bereitet. Unser Forschungsoptimismus, dessen wir in Anbetracht der Größe der hier gestellten Aufgabe gewiß bedürfen, wird aber durch eine Tatsache gehoben: So wie es Fälle reiner, taxienfreier Instinkthandlungen gibt und solche, in denen Instinkthandlungen und zweckgerichtetes Verhalten in leicht analysierbarer zeitlicher Aufeinanderfolge miteinander verschränkt sind, so gibt es auch andere, in denen besonders günstige Umstände das Auseinanderhalten von Instinkthandlung und Orientierungsreaktion trotz ihres gleichzeitigen Tätigseins ermöglichen.

II. Aufgabestellung.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist es nun, das Zusammenwirken einer Instinkthandlung und einer gleichzeitig tätigen Orientierungsreaktion an einem besonders einfachen und auch aus anderen technischen Gründen der Analyse besonders günstigen Fall zu untersuchen. Der einfachste überhaupt denkbare Fall eines solchen Zusammenwirkens wäre dann gegeben, wenn die zentral koordinierten Impulse eine Bewegung in e i n e r Ebene ergäben, die durch die Taxis hervorgerufenen Bewegungen aber s e n k r e c h t auf diese Ebene verliefen, also rezeptorengesteuerte Abweichungen aus der Ebene der Instinkthandlung bewirkten. Um einen solchen Vorgang anschaulich zu machen, sei ein vereinfachtes Modell entworfen. Man denke sich einen Skeletteil, der etwa nach Art eines Seeigelstachels in einem Kugelgelenk drehbar ist und von zwei senkrecht aufeinander angeordneten Muskelpaaren, einem lotrecht und einem waagrecht ziehenden Antagonistenpaar bewegt wird. Nun müsse dieser Skeletteil aus Gründen der Arterhaltung in einer bestimmten Ebene des Raumes, sagen wir in der Lotrechten, hin und her gehen. Da kann dieses Schwingen des Organs sehr wohl durch einen zentral koordinierten Automatismus bewerkstelligt werden, der seine Impulse an das ungefähr lotrecht verlaufende Muskelpaar entsendet. Damit aber die Bewegung genau lotrecht verläuft, wird eine von einem Schwererezeptor gesteuerte Taxis herangezogen werden müssen. Sie kann, ohne die Lage des gesamten Tierkörpers zu beeinflussen, das zweite, waagrecht ziehende Muskelpaar durch den Orientierungsmechanismus zu Kontraktionen veranlassen, die den Skelettteil aus der Schwingungsebene des zentralen Automatismus um so viel abweichen lassen, daß die arterhaltend nötige genau lotrechte Bewegung

zustande kommt Dieser besondere Fall, daß eine instinktmäßige Bewegung genau in einer Ebene verläuft und von senkrecht auf diese Ebene angeordneten und von einer Orientierungsreaktion beherrschten antagonistischen Muskeln wie ein Pferd zwischen zwei Zügeln gesteuert wird, findet sich wohl ziemlich häufig verwirklicht. Ähnliche Verhältnisse scheinen bei Kaubewegungen des Menschen, bei den Friktionsbewegungen kopulierender männlicher Säuger und bei manchen anderen vorzuliegen.

Ganz besonders genau aber scheint das oben Gesagte bei einer bestimmten Bewegungsweise zuzutreffen, die man an brütenden Vögeln sehr vieler Arten beobachten kann. Der arterhaltende Sinn dieser Bewegung ist die Zurückbeförderung von aus der Nestmulde gerollten Eiern. Die Verhaltungsweise enthält Bewegungen, die unmittelbar als gleichgewichtserhaltend zu erkennen sind und somit kaum anders als durch eine Orientierungsreaktion hervorgerufen sein können, andererseits aber solche, die alle Kennzeichen der echten Instinkthandlung in deutlichster Weise an sich tragen. Da außerdem diese verschiedenartigen Bewegungen gleichzeitig und in senkrecht aufeinander stehenden Ebenen erfolgen, glaubten wir, ein besonders günstiges Objekt zum Studium und zum Versuch einer Analyse des gleichzeitigen Zusammenwirkens von Taxis und Instinkthandlung vor uns zu haben. Als im Frühling 1937 die Altenberger Gänse brüteten, ließen wir die Gelegenheit nicht vorübergehen, an ihnen Beobachtungen und Versuche in dieser Richtung anzustellen.

Die Fragestellung bei der Beobachtung und die Anordnung der Versuche gingen von einer sehr einfachen Überlegung aus: "Wenn, wie vorausgesetzt, die Taxis eine R e a k t i o n s n o r m , die Instinkthandlung aber eine B e w e g u n g s n o r m ist, so muß gefordert werden, daß in einem Falle, in welchem Taxis und Instinkthandlung verschiedene Muskelgruppen eines Tieres beherrschen, beim Wegbleiben steuernder Reize auch die von der Orientierungsreaktion abhängigen Bewegungen ausfallen. Daher müßte bei einer „Leerlaufreaktion" nur die Instinkthandlung, ohne die normalerweise gleichzeitig funktionierende Orientierungsreaktion in Tätigkeit treten. Ferner müßten die von Taxien gesteuerten Bewegungen bei Veränderungen der die Gesamtsituation kennzeichnenden Reize wegen ihrer Abhängigkeit von diesen Reizen ebenfalls Veränderungen zeigen, und zwar solche im Sinne einer Anpassung an die neuen räumlichen Gegebenheiten, während die Instinkthandlung in ihrer Unbeeinflußbarkeit durch Rezeptoren immer in ganz gleicher Weise ablaufen müßte, gleichgültig ob dieser Ablauf ganz ohne Objekt, an einem stark von der Norm abweichenden Ersatzobjekt, oder am biologisch adäquaten Objekt erfolgt. Auch müßte die Instinkthandlung bei jeder Veränderung der räumlichen Gegebenheiten, die eine wenn auch noch so geringe Anpassung der Bewegungsform verlangt, sofort vollständig versagen. Schließlich lag es nahe, die für die Instinkthandlung bezeichnende, reaktions-spezifische Ermüdbarkeit zu dem Versuche zu benützen, den zentralen Automatismus durch Erschöpfung auszuschalten, um dann zu sehen, wie weit dadurch die Appetenz nach der normalerweise auslösenden Reizsituation und die sie herbeiführenden Orientierungsreaktionen verändert würden.

III. Beobachtungen über die Eirollbewegung.

Die durch die reine, experimentlose Beobachtung sich ergebenden Tatsachen seien vorweggenommen, nicht nur, weil sie als „ungewollte" Versuche von vielen Fehlerquellen des Experimentes frei sind, sondern auch weil sie uns zeitlich vor allen Versuchsergebnissen bekannt wurden.

Der normale, den arterhaltenden Sinn der Reaktion erfüllende Ablauf spielt sich etwa folgendermaßen ab. Wenn die brütende Gans ein außerhalb

der Nestmulde, aber in nicht allzu großer Entfernung von dieser liegendes Ei erblickt, so erfolgt die Eirollbewegung keineswegs sofort und in „entschlossener" Weise. Die Gans sieht vielmehr beim ersten Erblicken des reizaussendenden Objektes nur ganz flüchtig nach ihm hin und gleich wieder von ihm weg. Beim nächsten Hinblicken fixiert sie es schon länger, auch kann dann schon eine kleine, nach dem Ei hindeutende Bewegung des Kopfes ausgeführt werden und nach einer kurzen Reihe von rasch an Intensität gewinnenden Intentionsbewegungen, deren Zahl sehr verschieden sein kann, streckt die Gans ihren Hals voll nach dem vor ihr liegenden Ei aus, ohne sich aber im übrigen zu bewegen (Abb. 1a). In dieser Stellung bleibt sie nun häufig „wie gebannt" viele Sekunden lang liegen, bis sie sich schließlich, ohne die Haltung von Hals und Kopf zu verändern, langsam und zögernd vom Neste erhebt und mit einem eigentümlich vorsichtigen Schreiten, das alle ihre Ortsveränderungen in Nestnähe kennzeichnet, auf das Ei zugeht. Das frühzeitige Ausstrecken des Halses nach dem Ei hin macht den Eindruck, als lokalisiere der Vogel dieses nicht richtig im Raume und „hoffe" es erreichen zu können, ohne vom Neste aufstehen zu müssen. Dieser sicher unrichtige Eindruck

Abb. 1. Normaler Ablauf der Eirollbewegung.

verstärkt sich, wenn der Vogel mühsam und mit jedem Schritt geizend sich dem Ei nähert Diese Abneigung, sich aus der Nestmulde zu entfernen, hat ihren guten Grund darin, daß die Instinkthandlung nur dann wirklich „paßt" und das Ei durch einen einmaligen Ablauf ins Nest zu befördern imstande ist, wenn die Gans nicht weiter als bis auf den Nestwall vortritt.[2]) Hat die Gans sich dem Ei genügend genähert, so berührt sie es zunächst mit der Schnabelspitze an dem ihr zunächst gelegenen Punkt seiner Oberfläche (Abb. lb)$_r$ stößt auch wohl mit dem leicht geöffneten Schnabel dagegen. Dann gleitet der Unterschnabel, ständig die Berührung mit dem Ei wahrend, so über seine Oberseite hinweg, daß er sich, das Ei übergreifend, an der der Gans abgewendeten Seite dem Erdboden nähert (Abb. 1c). In diesem Augenblick überkommt eine eigenartige Spannung den ganzen Vogel, der Hals strafft sich und der Kopf beginnt merklich zu zittern. Dieses feine Zittern dauert an, während das Ei langsam durch eine merkwürdig steif und ungeschickt aussehende Einkrümmung des Halses mit dem Unterschnabel auf die Gans und damit auf die Nestmulde zu gerollt oder geschoben wird, so daß es schließlich auf den Zehen der Gans liegt (Abb. 1d) oder, wenn damit der höchste Punkt des Nestwalles überschritten ist zu den anderen Eiern in die Mulde rollt. Die Ursache der Spannung und der feinschlägigen Zitterbewegung liegt in einer verhältnismäßig sehr starken Mitinnervierung der Antagonisten jener Muskeln, die die eigentliche Arbeit der Rollbewegung zu leisten haben. Eine ähnliche Erscheinung läßt sich auch an willkürlichen Bewegungen des Menschen beobachten, wenn diese gegen einen u n b e k a n n t e n Widerstand erfolgen, oder gegen einen solchen, dessen Größe unberechenbaren und plötzlichen Schwankungen unterworfen ist. Man setzt dann neben den die eigentliche, mechanische Arbeit der betreffenden Bewegung leistenden Muskeln a u c h d e r e n A n t a g o n i s t e n in Tätigkeit. So wird durch eine bekannte und in ihrer Größe von uns bestimmbare Vergrößerung des inneren Widerstandes der Bewegung eine unberechenbare und plötzliche Schwankung des äußeren Widerstandes viel weniger wirkungsvoll gemacht, da der letztere nunmehr nur einen geringen Teil des zu überwindenden Gesamtwiderstandes ausmacht Es wird zwar auf diese Weise um sehr viel mehr Muskelarbeit verbraucht, als die zu leistende Außenarbeit erheischt, ausfahrende Bewegungen aber werden auf Bruchteile ihres sonstigen Ausschlages verringert. Diese Form der beherrschten und durch verschwenderische Antagonistenbenutzung gezügelte Kraft ist das einzige Mittel, die Form der beabsichtigten Bewegung auch dort gegen Schwankungen des äußeren Widerstandes zu sichern, wo diese für unsere Rezeptoren zu schnell erfolgen, so daß unser rezeptorengesteuertes Bremsen der ausfahrenden Bewegung zu spät kommen würde. Aus dem Zwang, auf die Steuerung durch die Rezeptoren zu verzichten, möchten wir auch bei der Instinkthandlung die Mitinnervierung der Antagonisten und die dadurch bedingte Gespanntheit des bewegten Körperteils sowie die oft deutliche Zitterbewegung erklären. Die zentral koordinierte Bewegung ist als solche durch Rezeptoren nicht beeinflußbar und arbeitet daher, wo sie mechanische Arbeit gegen Widerstände der Außenwelt leistet, immer sozusagen gegen einen unbekannten Widerstand und bedarf in allen Fällen, wo dieser Schwankungen unterliegt, einer inneren Beherrschtheit ihrer Kraft in viel höherem Maße als irgendeine Willkürbewegung. Tatsächlich finden wir die beschriebenen Spannungszustände mit Antagonistenzittern bei vielen mechanisch wirkenden Instinkthandlungen, z. B. besonders deutlich bei

---

[2] Wird sie dazu gezwungen, so wird an die hier in Rede stehende Eirollbewegung noch eine zweite, durchaus andersartige Reaktion angeschlossen, deren Untersuchung nicht abgeschlossen ist und über die im nächsten Jahr berichtet werden soll.

der seitlichen Schiebebewegung, mit der Reiher und verwandte Vögel dem Neste ein Reis einfügen. Für die Mitinnervierung der Antagonisten spricht ferner die Tatsache, daß bei solchen Instinkthandlungen, die in ihrem normalen Ablauf beträchtliche Außenwiderstände zu überwinden haben, sich deren Wegfall bei einer gelegentlichen Leerlaufreaktion nicht in einer merkbaren Veränderung der Bewegungsform oder -geschwindigkeit auswirkt.

Neben der beschriebenen Bewegung, die ziemlich genau in der Mittelebene des Vogels vor sich geht, können wir aber noch andere Bewegungen beobachten. Es sind das s e i t l i c h e Ausschläge von Kopf und Schnabel, die normalerweise nur klein sind und offensichtlich die Aufgabe haben, zu verhindern, daß das bergan den Nestwall hinaufrollende Ei nach rechts oder links abweicht und am Schnabel vorbei zurück in die Tiefe rollt. S i e h a l t e n d a s E i a u f d e r U n t e r s e i t e d e s S c h n a b e l s i m G l e i c h g e w i c h t, was dann besonders deutlich wird, wenn die Rollbahn des Eies sehr steil aufwärts führt, so daß ein großer Teil seines Gesamtgewichtes auf dem Unterschnabel der Gans lastet Der Ausschlag der Bewegungen wächst sofort, wenn das Ei sein Gleichgewicht zu verlieren droht und nur durch eine gröbere Kompensationsbewegung am Abrollen gehindert werden kann. Auch in solchen Fällen ist die gleichgewichtserhaltende Natur der Seitenbewegung unmittelbar ersichtlich. Abb. 1e und f zeigen durchschnittliche Ausschläge dieser Bewegung.

Nach Beendigung dieser Eirollbewegung erfolgt, immer noch vor dem Eintreten der Haltung ruhigen Brütens, eine besondere Instinkthandlung, die wir als A u s m u l d e b e w e g u n g bezeichnen. Es werden die gebeugten Handgelenke durch leichtes Strecken der Ellenbogen so weit gesenkt und nach vorne gerückt, daß sie sich an den vorne gelegenen Nestrand anstemmen, gleichzeitig schieben die Füße durch abwechselnde, nach hinten gehende Scharrbewegungen den ganzen Vogel nach vorne, so daß Brust und Flügelbuge einen starken Druck auf den vorderen Teil der Nestmulde und des Nestwalles ausüben, während die Füße selbst Niststoffe dem jeweils hinten liegenden Walle zuschieben (Abb. 2). Durch diese Bewegung allein entsteht am Beginne des Nestbaues die Mulde und durch sie entfernt der zurückkehrende Vogel die Dunendecke, die während der Brutpause das Gelege schützt. Ein Einnehmen der gewöhnlichen Brutstellung ohne Vorhergehen dieser Instinkthandlung scheint überhaupt nicht vorzukommen. Schon diesem gewöhnlichen, den arterhaltenden Sinn der Reaktion erfüllenden Ablauf kann man mit einiger Wahrscheinlichkeit entnehmen, daß zwei grundsätzlich verschiedene Bewegungsvorgänge an ihm beteiligt sind. Eine ganze Reihe von unmittelbar festzustellenden Merkmalen der echten Instinkthandlung, wie der schon beschriebene Spannungszustand mit Antagonistenzittern, die stets photographisch getreu gleiche Wiederholung der Bewegung, eine Anzahl vergleichend zoologischer Tatsachen sowie manches andere lassen das Vorhandensein zentral koordinierter Bewegungsvorgänge mit großer Bestimmtheit vermuten. Andererseits sind die seitlichen Schnabelbewegungen, die das Ei im Gleichgewicht halten, betreffs ihrer Richtung, ihres Ausschlages und ihrer Form überhaupt unmittelbar von Berührungsreizen abhängig, die von dem nach rechts oder links, stark oder schwach ausweichenden

Abb. 2. Ausmuldebewegung.

Ei ausgehen. Sie sind also unbedingt als Auswirkungen einer Taxis zu betrachten. Eine Anzahl von weiteren Tatsachen, die sich aus zwar noch experimentlosen aber schon mit Hinblick auf die besprochene Fragestellung angestellten Beobachtung ergaben, sprechen ebenfalls für diese Anschauung.

Die wichtigste dieser Beobachtungen, die genau genommen alle Ergebnisse in sich schließt, die durch die später angestellten Versuche nur bestätigt werden konnten, ist die folgende: Das mittels der beschriebenen Bewegung zum Neste hingerollte Ei gelangt durchaus nicht in allen Fällen an sein Ziel. Vielmehr entgleitet es sehr oft, bei steil aufgeschichtetem Nestwalle in mehr als der Hälfte der Fälle, dem es vorwärts treibenden Schnabel und rollt zurück in die Tiefe. Beim Eintreten eines solchen Fehlschlagen wird nun die Bewegungsfolge nicht immer abgebrochen, sondern oft in eigenartiger Weise weitergeführt. Die Einkrümmungsbewegung von Kopf und Hals geht genau so weiter, als ob durch sie wirklich ein Ei unter den Bauch der Gans geschoben würde, aber bei diesem leeren Weiterlaufen fehlen die gleichgewichtserhaltenden Seitenbewegungen des Kopfes. Die genau entlang der Mittelebene des Vogels weitergebende Bewegung bringt bei der in der Nestmulde stehenden Gans den Schnabel schließlich in Berührung mit den im Neste verbliebenen Eiern, und dieser Berührungsreiz scheint die Rollbewegung neu anzustacheln; wenigstens kommt es dann fast immer zu einem besonders intensiven und gründlichen Durcheinanderrollen des ganzen Geleges, was nicht im selben Maße der Fall zu sein pflegt, wenn das von außen hergerollte Ei auch wirklich richtig in der Nestmulde anlangt. Man hat den Eindruck, als ob die Gans durch das kurze, ohne Ei durchlaufene Bewegungsstück etwas „unbefriedigt“ gelassen würde und nun mit verstärkter Appetenz die Berührung des Schnabels mit den Eiern „genieße“. Nach diesem Durchwühlen des Geleges legt sich die Gans auf die Eier, vollführt die schon beschriebene Ausmuldebewegung (Abb. 2) und sitzt dann — soferne sie nur einige Eier unter sich fühlt — vollständig befriedigt da, bis ihr Auge von neuem auf das ihr eben entkommene Ei fällt, Man meint dann, unwillkürlich vermenschlichend, ihr das Erstaunen über das Vorhandensein „noch eines” außen befindlichen Eies anzusehen. Zumindest aber kann keine Rede davon sein, daß die Gans davon Kenntnis hätte, ob ihre Rollbewegung das Ei wirklich in die Mulde befördert hat oder nicht. Nach einer verschieden langen Pause erfolgt nach einer neuerlichen Summation der vom Ei ausgehenden Reize eine neue Rollreaktion.

Man könnte vielleicht gegen die Deutung der ohne Ei durchlaufenen Bewegungsstücke als Leerlaufreaktion den Einwand erheben, die Gans führe einfach den Schnabel nach Verlust des gerollten Eies auf dem kürzesten Wege nach dem nächsten erreichbaren Ei hin. Lorenz beabsichtigt deshalb im nächsten Jahre durch künstlich und möglichst plötzliches Verschwindenlassen des gerollten Eies (Fallgrube oder plötzliches Wegreißen leichter Attrappen an einer dünnen Schnur) den Versuch zu machen, längere Leerabläufe der Rollbewegung zu erzielen, als wir sie bisher beobachten konnten und diese im Film festzuhalten, so daß ein unmittelbarer Vergleich der Bewegungsform bei Leerlaufreaktion und normalen Ablauf ermöglicht wird. Ein solcher wird, wie wir glauben, die Richtigkeit der hier gemachten Annahme erweisen.

Die gleichgewichtserhaltenden Seitenbewegungen erweisen sich dadurch, daß sie bei der Leerlaufreaktion wegfallen, als abhängig von den vom Ei ausgehenden Berührungsreizen und somit als Orientierungsreaktionen, doch ist damit noch nicht gesagt, daß der Rest der Bewegung einer Steuerung durch Taxien völlig ermangle. Sicher aber spielen solche zusätzlichen simultanen Orientierungsreaktionen, falls sie überhaupt vorhanden sein sollten,

keine wesentliche Rolle. Jedenfalls folgt der Schnabel der Gans während des Eirollens n i c h t allen kleinen Verschiebungen in der Lotrechten, denen das Ei durch die Unebenheiten des Bodens unterworfen ist, vielmehr berührt der Schnabel das Ei näher an seinem oberen Kontur, wenn es gerade durch eine kleine Grube rollt und sehr tief unten, wenn es sich gerade über einer Erhabenheit dos Bodens befindet. Wahrscheinlich liegt der einzige Vorgang, der die Rollbewegung einigermaßen parallel zu der Unterlage, zu der Bahn des rollenden Eies einstellt, in dem Hinstrecken des Halses nach dem Ei, wie wir es v o r der Eirollbewegung beobachten können, also überhaupt nicht in einer gleichzeitig mit der Instinkthandlung tätigen Orientierungsreaktion, sondern in der vorausgehenden, zum Appetenzverhalten im engeren Sinne zu zählenden Telotaxis. Die Bewegung kann unter bestimmten Umständen auch ganz grobe Unstimmigkeiten in ihrer Parallelrichtung zur Unterlage zeigen: Die Eirollbewegung scheint ganz besonders darauf zugeschnitten, daß die sie ausführende Gans gerade am Rande der Nestmulde steht. Das ist unter natürlichen Umständen zweifellos meistens der Fall, denn erstens hat die Gans eine ganz beträchtliche Hemmung, das Nest zu verlassen, d. h. weiter als bis zum Nestwall vorzugehen, und zweitens genügt dies meist, um ein Ei zu erreichen, das wir nicht absichtlich weiter weg hinlegen, sondern das wir frei vom Nestrand nach außen herabrollen lassen, so daß die sicherlich natürlichste Lagebeziehung zwischen der Gans und dem zu rollendes Ei hergestellt wird. Da ein Gänsenest so gut wie immer inmitten grobstengeligen Pflanzenwuchses liegt, rollt das Ei stets nur bis zum Rande der mit Niststoffen bedeckten Fläche, so daß eine ziemlich konstante Entfernung von der Nestmitte zustande kommt. Unter diesen Bedingungen erscheint die Bewegung in der Sagittalen der Bahn des Eies gut angepasst, ihre Form bringt es mit sich, daß eine aufwärts wirkende Komponente des Schnabelschubes gerade dort am stärksten wird, wo sie am nötigsten ist, nämlich gegen Ende der Bewegung, wenn das Ei die letzte und steilste Steigung des Nestwalles zu überwinden hat. Das Nest unseres Versuchsvogels bestand nun aus Kiefernnadeln, also aus einem recht unnatürlichen Niststoff und war weit weniger hoch und steil als alle Nester, die wir aus freier Wildbahn kennen. In Abb. 1d meint man geradezu zu sehen, wie die Bewegung eigentlich nach einem etwas steileren Nestrand verlangt. Eine wirkliche Störung der Rollbewegung aber trat dann ein, wenn das Ei n ä h e r lag, als es den natürlichen Bedingungen entspricht. Dann trat die Gans nicht nach vorwärts, sondern blieb über oder gar hinter den im Nest liegenden Eiern stehen, so daß stärkste Hebung, die der Schnabel dem Ei erteilte, an einer Stelle seiner Bahn eintrat, an der die Unterlage bereits wieder abzufallen begann, weil die Höhe des Nestwalles schon überschritten war. Das Ei wurde dann häufig ganz aufgehoben, um nach einem oft mehrere Sekunden dauernden Balancieren auf der Schnabelunterseite aus beträchtlicher Höhe auf das übrige Gelege herabzustürzen, wobei mehrfach Eier Sprünge bekamen.

Nach diesen Beobachtungen scheint tatsächlich in der Sagittalen keine von Taxien gesteuerte Bewegung bei der Eirollreaktion stattzufinden, abgesehen natürlich von dem zum Appetenzverhalten zu rechnenden Vorstrecken des Kopfes nach dem Ei hin, das aber nur ganz allgemein den Winkel des Vorneigens von Hals und Rumpf der Gans bestimmt und seitlich getrennt von der zentral koordinierten Bewegungsfolge vor sich geht. Immerhin muß die Frage nach etwaigen weiteren und gleichzeitig mit der Instinkthandlung funktionierenden Taxien noch genauer untersucht werden, was, wenn irgend-möglich, im nächsten Jahr in der Weise versucht werden soll, daß genau von der Seite her Filmaufnahmen der Rollbewegung hergestellt werden, und

dabei von Fall zu Fall das Profil der Bahn möglichst stark verändert wird. Solche Aufnahmen lassen die graphische Rekonstruktion der Bewegungskurve zu, so daß jede Beeinflussung der Bewegung durch die vom Ei gesetzten Berührungsreize leicht deutlich zu machen ist.

IV. Versuche.

Unsere heurigen Versuche beschränken sich darauf, einerseits die Abhängigkeit der gleichgewichtserhaltenden Seitenbewegungen von Berührungsreizen, andererseits die Starrheit und Unbeeinflußbarkeit durch Rezeptoren nachzuweisen, die bei der sagittalen Bewegung gefordert werden muß, wenn sie als reine Instinkthandlung aufzufassen sein soll. Wir suchten zunächst nach Objekten, die zwar die Rollreaktion der Gans auslösten, gleichzeitig aber so weit von der Form eines Gänseeies abwichen, daß sie die für die thigmotaktische Orientierungsreaktion nötigen Reize nicht, oder nur in stark veränderter Form boten. Ferner suchten wir nach solchen Objekten, die von der sagittalen Bewegung rezeptorengesteuerte Anpassungen verlangten, also im buchstäblichen Sinne des Wortes klemmen mußten, wenn diese Bewegung rezeptorenunabhängig und rein zentral koordiniert war. Diese Suche nach Ersatzobjekten brachte es mit sich, daß wir einiges über die Bedingungen für die Auslösung der Rollreaktion erfuhren. Diese Zusammenstellung von ererbten Merkmalen des Objektes, das sogenannte angeborene Schema des Eies, sei nun kurz besprochen.

A. Das angeborene auslösende Schema.

Als angeborenes auslösendes Schema bezeichnen wir die erbmäßig festgelegte Bereitschaft eines Tieres, auf eine bestimmte Kombination von Umweltreizen mit einer bestimmten Handlung zu antworten. Es besteht da ein angeborenes rezeptorisches Korrelat zu einer Reizkombination, das trotz seiner verhältnismäßigen Einfachheit eine bestimmte, biologisch bedeutsame Situation mit genügender Eindeutigkeit kennzeichnet, um die ihr gerecht werdende Reaktion fest an ihre Bedingungen zu binden und Fehlauslösungen durch andere, nur zufällig ähnliche Umweltreize zu verhindern. Die Auslösung von Bewegungsvorgängen durch das Ansprechen eines angeborenen Schemas entspricht in allen Punkten einem unbedingten Reflex und ist mit den einfachsten unbedingten Reflexen durch eine stufenlose Reihe von Übergangsgliedern verbunden. Dies gilt jedoch nur für den Auslösungsmechanismus selbst und läßt keinerlei Schlüsse auf die durch ihn in Gang gebrachte oder enthemmte Bewegungsfolge zu; diese kann vielmehr von der grundverschiedensten Art sein. Das Ansprechen eines angeborenen Schemas kann ebensogut unmittelbar eine taxienfreie Instinkthandlung auslösen, wie die Appetenz nach einer Instinkthandlung, wobei diese Appetenz sich wiederum in einer einfachen Orientierungsreaktion oder in höchsten zielstrebigen Leistungen auswirken kann. Ebenso kann aber auch eine reine Taxis, die nicht zu einer handlungsauslösenden Reizsituation, sondern gerade umgekehrt zum reizlosen Ruhezustand führt, durch ein angeborenes Schema ausgelöst werden.

Im Falle der Eirollreaktion wird durch das angeborene Schema der Situation „Ei außerhalb des Nestes" ein appetentes Verhalten in Form der schon beschriebenen Orientierungsreaktion des Halsvorstreckens ausgelöst. Die Reizqualitäten, die dabei die Merkmale des „Eies" darstellen, sind so wenige und einfache, daß man sich geradezu wundert, daß sie das Objekt in biologisch ausreichendem Maße kennzeichnen. Es ist schon seit längerer Zeit bekannt (Koehler und Zagarus, Tinbergen, Goethe, Kirkman u. a.),

daß viele Vögel beim Brüten und bei der Eirollreaktion mit Gegenständen vorlieb nehmen, die mit dem Ei der betreffenden Art nur sehr wenig Ähnlichkeit aufweisen. Silbermöwen bebrüten Polyeder und Zylinder von beliebiger Farbe und fast beliebiger Größe, Lachmöwen scheinen noch weniger wählerisch zu sein. Unsere Graugänse verhielten sich zunächst grundsätzlich ähnlich, zeigten aber später einen bemerkenswerten, durch persönliches Lernen bedingten Umschlag ihres Verhaltens. Auch könnten reinblütige Stücke vielleicht anders reagieren als die untersuchten Kreuzungstiere. Gerade bei angeborenen Auslöseschematen sind schon oft Ausfälle von Merkmalen als Domestikationserscheinungen bekannt geworden, die zu einer wesentlichen Erweiterung des Objektschemas führen. Nachprüfungen an Reinblütern müssen erweisen, ob bei unseren Versuchstieren etwa derartiges der Fall war.

Die rein optische Auslösung der appetenten Orientierungsreaktion des gerichteten Halsvorstreckens ist überhaupt nur an das Merkmal der Ganzflächigkeit des Objektes gebunden. Schlechterdings jeder glatte und eine annähernd glatte Umrißlinie bietende Gegenstand erregt die Aufmerksamkeit der Gans und veranlaßt sie zum Halsvorstrecken. Im nächsten Augenblick aber tritt ein taktiles Merkmal in Wirkung. Noch bevor die Gans das Objekt mit dem Schnabel übergreift, ermittelt sie durch leichtes Anstoßen (Abb. 1b) den Härtegrad seiner Oberfläche. Ein aus weißem Gummi hergestelltes, rundliches Spielzeughündchen erweckt eindeutig die Appetenz nach der Rollreaktion, die Gans erhebt sich, langt mit dem Schnabel nach ihm hin, läßt aber nach einmaligem, zartesten Anstoßen sofort von ihm ab. Ein auf Gänseeigröße aufgeblasener gelber Kinderluftballon wird genau so behandelt. Ein hartgekochtes und geschältes Türkenentenei wird nach der Anstoßprobe sofort gierig angefressen. Die Farbe des Objektes spielt bei der Gans nach unseren Erfahrungen überhaupt keine Rolle, worin sie in einem gewissen Gegensatze zu Möwen und Regenpfeifern steht, die Größe nur innerhalb so weiter Grenzen, daß man beim Versagen der Reaktion bei zu großen oder zu kleinen Objekten kaum eine Aussage darüber machen kann, ob die Grenze durch Wahrnehmungen oder durch rein mechanische Umstände gezogen wird. Dagegen erhöhen sich die Ansprüche, die schon vom Beginne des Appetenzverhaltens ab an die Ganzflächigkeit des Objektes gestellt werden, im weiteren Verlauf der Reaktion ganz wesentlich. Vor allem wird sie durch die optische oder taktile Wahrnehmung irgendwelcher am Objekt vorragender Ecken oder Zipfel sofort unterbrochen. Ein an einer Seite offener Holzkubus wird von der Gans sofort gerollt, aber nur so lange, bis er mit der offenen Seite nach oben zu liegen kommt, worauf die Rollreaktion darin ihr Ende findet daß die Gans nun intensiv den freien Rand der Öffnung zu beknabbern beginnt. Ein aus Holz gedrechseltes, gänseeigroßes, weißes Spielzeughühnchen wird nicht gerollt, sondern an den sehr kurzen, am eiförmigen Körper angeleimten Gebilden, wie Augen, Schnabel und Füßchen benagt, ganz ebenso ein großes Osterei aus Pappe an den die Verschlußnaht einsäumenden Papierfransen (Abb. 3). Die rechtwinkeligen Kanten eines Würfels,

Abb. 3. Beknabbern freier Ränder.

ebenso die Kanten eines aus Gips gegossenen Zylinders werden nicht beachtet und wirken nicht störend auf die Rollreaktion.

Dieses intensive Reagieren auf alle vorstehenden Anhängsel ist nicht etwa eine Zufallserscheinung. Es tritt nur dann in der beschriebenen Form auf, wenn die das Beknabbern auslösenden Zipfel an einem Objekte hängen, das im übrigen das Schema des Eies gut ausfüllt und die Appetenz nach Rollen und Bebrütung erweckt. Es handelt sich zweifellos um eine ganz spezifische Reaktionsweise, die wohl allen Anatiden in gleicher Weise zu eigen ist und ihren arterhaltender Wert in der Entfernung zerbrochener Eier hat. Diese werden, wie durch Versuche auch an verschiedenen Enten und an Nilgänsen festgestellt wurde, vom Rande der Bruchstelle ausgehend „abgebaut" und aufgefressen, bevor die anderen Eier des Geleges durch den auslaufenden Inhalt beschmutzt und in ihrer Atmung beeinträchtigt werden. Natürlich muß diese Reaktion vor Beginn des Schlüpfens unter Hemmung gesetzt werden, da die Mutter die sonst schlüpfenden Kücken töten würde. Als reinblütige Grauganseier, die von einer Pute erbrütet worden waren, eben zu schlüpfen begannen, wollten wir aus haltungstechnischen Gründen (wegen der nötigen Einfettung des Dunenkleides der Kücken an dem Gefieder einer alten Gans) den eigentlichen Schlüpfakt unter unserer Versuchsgans vor sich gehen lassen. Dies erwies sich jedoch als völlig unmöglich, weil die brütende Gaus sofort voll Gier und mit sichtlich höchster Reaktionsintensität begann, die Eier an den Rändern der gepickten Stellen zu benagen. Sie biß so rücksichtslos drauf los, daß der Schalenrand sofort tief eingedrückt wurde und Blut aus den zerrissenen Eihäuten zu strömen begann. Die Kücken wären sicher sämtlich vernichtet worden, hätten wir die Eier nicht schleunigst wieder fortgenommen. Als jedoch nur zwei Tage später ihre eigenen Kücken schlüpften, war die Reaktion des Beknabberns von Rändern und Zipfeln bei dieser Gans vollständig erloschen, es gelang uns nicht einmal, sie durch unmittelbares Vorhalten der gepickten Öffnungen zum Benagen der Ränder und vorstehenden Ecken und Eischale zu bringen. Sie neigte zwar den Kopf erregt und aufmerksam dem piependen Ei zu, berührte es sogar mit dem leicht geöffneten Schnabel, aber stets ohne zuzubeißen. Dieselbe Kopf- und Schnabelbewegung sieht man oft von führenden Gänsemüttern ihren noch ganz kleinen Kücken gegenüber, wo sie dann wie eine Äußerung der Zärtlichkeit wirkt. Wir haben den Eindruck, der noch der experimentellen Bestätigung bedarf, daß akustische Reize, die von dem schlüpfenden Ei ausgehen, einen Reaktionsumschlag in der brütenden Mutter herbeiführen, so daß normalerweise auch das eben erst gepickte Ei schon „als Kücken" behandelt wird. Hierfür spricht auch, daß die einmal gepickten Eier offenbar nicht mehr gewendet werden, da in ungestört schlüpfenden Gänse- und Entengelegen so gut wie immer die Pickstellen sämtlich oben liegen und in dieser Stellung bleiben. Auch tritt die Mutter nun nicht mehr auf die Eier, wie sie es in früheren Stadien des Brutgeschäftes ohne weiteres tut (siehe auch Abb. 5), legt sich nicht einmal mehr mit ihrem vollen Gewicht auf das Gelege, sondern nimmt jetzt schon andeutungsweise jene hockende Stellung ein, die späterhin dem Hudern kleiner Kücken dient. Leider versäumten wir es, zu versuchen, ob ein außerhalb der Nestmulde liegendes stark gepicktes Ei noch gerollt wird.

Ein Versuch, die Rollreaktion durch eben trockene, aber noch nicht gehfähige Kücken auszulösen, führte zu einem eigenartigen Ergebnis. Die Gans benahm sich nämlich überraschenderweise im Anfang ihrer Reaktion genau so wie am Beginn eines gewöhnlichen Eirollens. Sie stand auf, beugte sich nach dem Kücken hin und berührte es tastend mit dem geöffneten Schnabel. Einige Male sahen wir sogar, daß sie mit dem Unterschnabel über

das Kücken weggriff, zu einer herholenden, schiebenden Bewegung kam es jedoch niemals, vielmehr zog sie dann stets ihren Hals sehr plötzlich „enttäuscht" zurück. Es sah ausgesprochen so aus, als wolle die Gans das Kücken ins Nest befördern und als versuche sie, dies mit der Rollbewegung zu bewerkstelligen, die aber dann an der eiunähnlichen Beschaffenheit des Kückens zu scheitern schien. Ihre Erregtheit war ganz offensichtlich, schon Sekunden nach dem Versagen ihrer Reaktion streckte sie den Hals erneut nach dem weinenden Kücken aus. Wir möchten dieses Verhalten nicht näher diskutieren, da entsprechende Versuche an reinblütigen Graugansmüttern noch ausstehen. Es könnte sein, daß das dauernde Hin- und Hergehen des Kopfes der Mutter auch ein noch kaum zum Kriechen fähiges Kücken schließlich in das Nest leitet, ebenso aber, daß bei der Versuchsgans ein als Domestikationserscheinung zu wertender Ausfall irgendeiner besonderen Reaktion auf ein außerhalb der Nestmulde befindliches und noch nicht gehfähiges Kücken vorhanden war.

Unsere Versuche über das angeborene auslösende Schema der Eirollreaktion fanden noch lange vor Beendigung des Brutgeschäftes unserer Versuchstiere ein unerwartetes und bemerkenswertes Ende. Als wir nämlich etwa um die Mitte der Brutzeit nach mehrtägiger Pause wieder den Versuch machen wollten, die zahmste unserer Gänse, die bei fast allen bisherigen Experimenten verwendet worden war, einige verschiedenartige Gegenstände rollen zu lassen, reagierte sie nicht. Es stellte sich alsbald heraus, daß nunmehr ihre Eirollbewegung n u r n o c h d u r c h w i r k l i c h e G ä n s e e i e r auszulösen war! Sämtliche bisher als Ersatzobjekte erwähnten Gegenstände blieben unbeachtet, selbst ein intaktes kleines Hühnerei löste keinerlei Reaktion aus. An Gänseeiern dagegen wurde die Eirollbewegung sofort und ohne besonders leicht zu ermüden ausgeführt, so daß unser Verdacht, es könne sich um eine Verminderung der Intensität des zentralen Ablaufes handeln, als unbegründet erwies.

B. Versuche zur Trennung von Taxis und Instinkthandlung.

Die große Breite, innerhalb welcher das grobe und merkmalarme angeborene Schema des Eies Verschiedenheiten von Ersatzobjekten zuläßt bot uns die Möglichkeit, durch Darbietung geeigneter Gegenstände von besonderer Form und Größe Situationen zu schaffen, welche die Auflösung der gesamten Verhaltensweise in ihre taxienmäßigen und instinktmäßigen Bestandteile erleichterten.

Zunächst lag uns daran, im Versuch zu erhärten, daß die während der Rollbewegung das Ei im Gleichgewicht haltenden Seitenbewegungen des Schnabels unmittelbar durch steuernde Berührungsreize hervorgerufen werden, wie wir nach den auf S. 13/14 mitgeteilten Beobachtungen angenommen hatten. Zu diesem Zweck galt es, ein Ersatzobjekt zu finden, das nicht wie das gerollte Ei ununterbrochen seitlich aus seiner Bahn abwich und so Berührungsreize an den Seitenrändern des Unterschnabels setzte. Wir versuchten zuerst, die Gans einen aus Gips gegossenen Zylinder auf einer glatten Bahn rollen zu lassen, indem wir ihn auf einem breiten, an den Nestrand gelehnten Holzbrett darboten. Dieser Versuch verlief insofern unbefriedigend, als die Gans wegen des störenden Einflusses des ungewohnten und damit furchterregenden Brettes nicht recht bei der Sache war und schon nach wenigen Reaktionen ermüdete. Außerdem aber nahm sie den Zylinder, im Gegensatz zu eiförmigen Gegenständen, sehr oft nicht in der Mitte, sondern so weit seitlich in Angriff, daß er doch seitlich aus seiner Bahn abwich und nun erst recht eine Seitenbewegung des Kopfes auslöste. Immerhin aber war diese Bewegung von der gewöhnlichen sehr verschieden und da der Zylinder

langsamer und seltener auswich, als ein Ei, so war der Zusammenhang zwischen der ausweichenden Bewegung des Objektes und der sie kompensierenden Seitenbewegung des Schnabels viel deutlicher als beim normalen Ablauf.

Viel einfacher und dabei doch gründlicher gelang die Ausschaltung der gleichgewichtserhaltenden Seitenbewegungen durch die Darbietung eines Objektes, das auf der Unterlage nicht rollte, sondern glitt. Ein kleiner und sehr leichter Holzwürfel, der auf der Unterlage des Nestrandes an jeder beliebigen Stelle des Nestrandes liegen blieb und keine Neigung zum Zurückrutschen, aber auch keine zur Bevorzugung einer bestimmten Rollrichtung zeigte, erwies sich als der für unsere Zwecke beste Gegenstand. Dabei dürfte auch der eine, mechanische Umstand eine Rolle gespielt haben, daß der Würfel meist aufkippte und nun mit seiner einen Fläche eine verhältnismäßig breite und ebene Auflage auf den beiden Unterkieferästen der Gans fand (Abb. 5, S. 23), was natürlich dazu beitragen mußte, ihn in der geraden Richtung zu erhalten. Dieser Würfel wurde nun stets o h n e d i e g e r i n g s t e S e i t e n b e w e g u n g geraden Weges ins Nest geschoben.

Mit diesen beiden Versuchen glauben wir es als erwiesen betrachten zu dürfen, daß die seitlichen Bewegungen des Schnabels von den ausweichenden Bewegungen des gerollten Objektes durch Berührungsreize unmittelbar ausgelöst werden.

Neben diesem Nachweis und im Gegensatz zu ihm mußte untersucht werden, ob die Bewegung in der Medianen, die wir als rein zentral koordinierte Instinkthaltung angesprochen haben, nicht durch zusätzliche Orientierungsreaktionen im Sinne einer näheren Anpassung an die räumlichen Gegebenheiten der Einzelsituation verändert werden könne. So unwahrscheinlich das nach den schon mitgeteilten Beobachtungen schien, sollte doch versucht werden, der Erbkoordination der sagittalen Hals- und Kopfbewegungen eine kleine Veränderung aufzuzwingen. Dazu schien das größte der bei unseren Versuchen verwendete Ersatzobjekte als brauchbar, das schon erwähnte große Osterei aus Pappe. Da sein Durchmesser ganz andere Krümmungen des Halses verlangte, als ein Gänseei, so mußte es aufschlußreich sein, zu beobachten, wie sich die Bewegung mit diesen veränderten Verhältnissen auseinandersetzte. Dabei zeigte sich gleich am Anfang der Bewegung eine Störung durch die Größe und den Krümmungsradius des Objektes. Dem Übergreifen über das Ei, wie es in Abb. lc zu sehen ist, folgt nämlich zunächst eine Bewegung allein des Kopfes. Dieser wird zunächst bis über den rechten Winkel gegen den Hals abgebeugt, ohne daß dieser vorläufig seine gestreckte Stellung ändert. Bei diesem typischen Beginn der Sagittalbewegung wird ein wirkliches Gänseei nestwärts geschoben, nicht aber die Attrappe unseres Versuches. Der Schnabel geriet in einem so ungünstigen Winkel auf die Oberfläche dieses Objektes, daß er abglitt und wir etwas nachhelfen mußten, um das Weiterlaufen der Reaktion zu ermöglichen (Abb. 4a). Auch im übrigen zeigten alle Einzelheiten der Bewegung ihre unveränderliche Angepaßtheit an ein viel kleineres Objekt. Schon bevor die starke Einkrümmung des Halses, wie in Abb. ld, eintreten konnte, klemmte die Attrappe zwischen Schnabel und Brust der Gans fest, so daß in unserem Filmband die in Abb. 4b dargestellte Lage über l½ m unverändert bestehen bleibt, bis die Reaktion abbricht und die Gans sich aufrichtet. Es folgte dann bezeichnenderweise nie die Ausmuldebewegung, die den „befriedigenden" Ablauf der Reaktion kennzeichnet, sondern die Gans blieb „in Verlegenheit" aufrecht auf dem Neste stehen (Abb. 4f). Ein solches Abbrechen einer Instinkthandlung durch rohe Gewalt scheint als sehr unangenehm empfunden

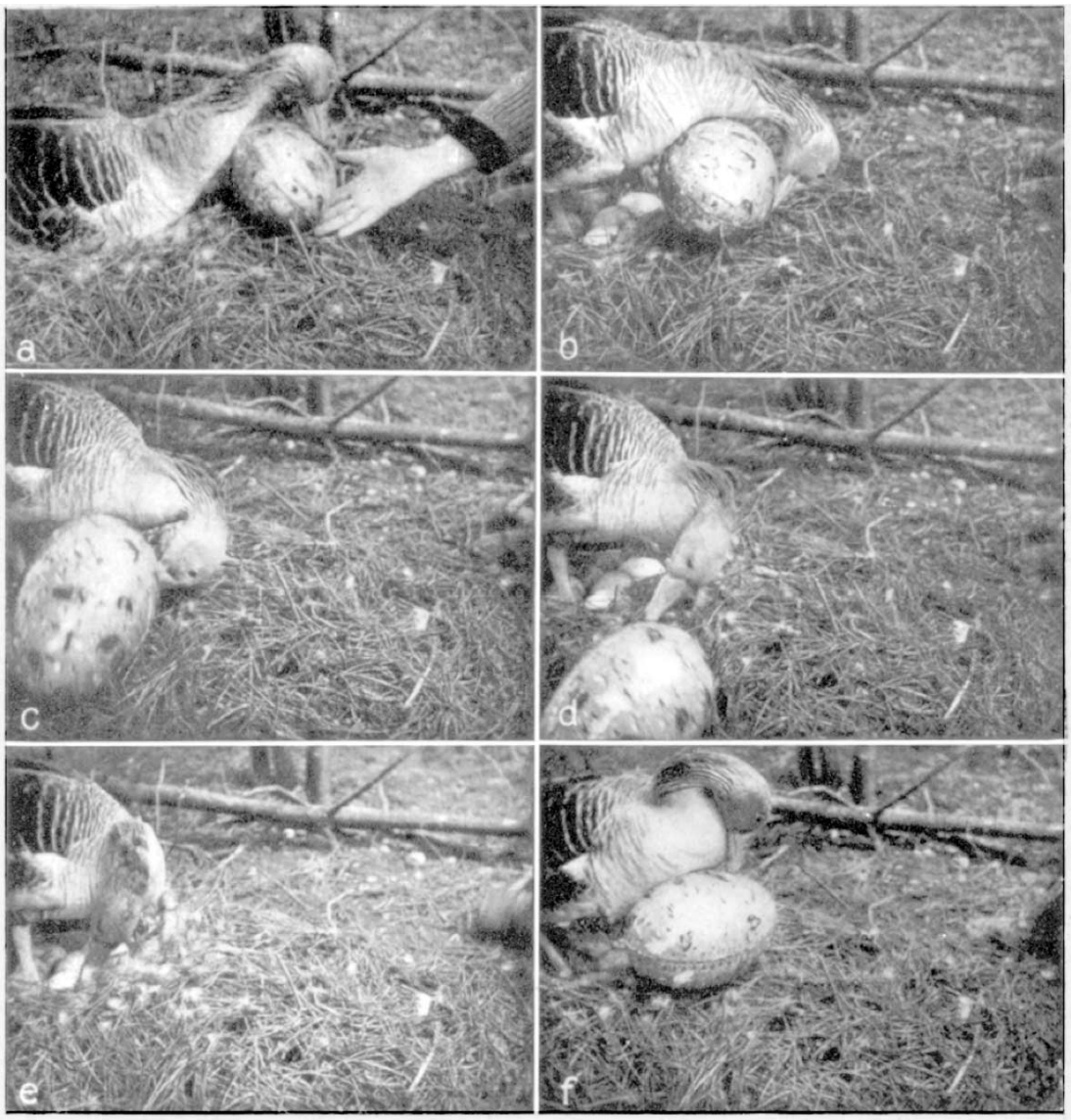

Abb. 4. Erklärung im Text.

zu werden, denn die Versuchsgans zeigte gegen das große Osterei früher und intensiver als gegen andere Ersatzobjekte eine „Abneigung", die sich in verringerter Reaktionsbereitschaft und rascher Ermüdbarkeit äußerte. Auf den Gedanken, ohne die normale, starke Einkrümmung des Halses das Ei im Rückwärtsschreiten ins Nest zu befördern, kam die Gans nie.[3])

In einer Anzahl unserer Versuche, auch in dem, von dem die Bilder 4a bis e stammen, kam es zu einer anderen, für die Gans besser befriedigenden Lösung: Die Attrappe schnellte plötzlich, wie ein Kirschkern zwischen zwei Fingern, zwischen Schnabel und Brust des Vogels seitwärts heraus. Man sieht auf Abb. 4c deutlich, wie der Schnabel im „Versuch" eines Gleichgewichtserhaltens dem Ei nach rechts folgt. Vier Filmbilder später sieht man eindeutig die Sagittalbewegung nunmehr leer weiterlaufen; in

[3] Ein Rollen des Eies im Rückwärtsgehen kommt als besondere Reaktion dann vor, wenn die volle Einkrümmung des Halses das Ei noch nicht zum übrigen Gelege befördert. Sie ist bei der Graugans selten, ist aber bei anderen, vor allem bei kurzhalsigen Bodenbrütern die wichtigste und bei manchen wohl auch die einzige Instinkthandlung zur Rettung außenliegender Eier.

Abb. 4d ist der Kopf von der letzten, außergewöhnlich starken thigmotaktisch gesteuerten Bewegung noch etwas nach rechts verzogen, im übrigen hat wie ersichtlich, seine Bewegung keinen Bezug mehr auf das weit im Vordergrunde liegende Objekt. Es folgte dann das S. 14 beschriebene intensive Wühlen im Gelege (Abb. 4e) und darauf Sichniederlassen und Ausmuldebewegung. In allen Fällen, in denen dieses Wegschnellen des großen, aber leichten Pappendeckeleies die Reaktion ihres Objektes beraubte, war ihr leeres Weiterlaufen besonders schön zu beobachten, und zwar deshalb, weil das Objekt sich plötzlich und gänzlich ohne störende Zusatzreize ausschaltete. Erwies sich die Form der sagittalen Bewegung nach allen Beobachtungen und Versuchen als ziemlich unveränderlich, so erhob sich noch die Frage, ob ihre Kraft einer von Rezeptoren gesteuerten Anpassung an den zu überwindenden Widerstand fähig sei. Nach den schon mitgeteilten Beobachtungen über die Mitinnervierung der Antagonisten und über die Gleichheit zwischen Leerlaufreaktion und arbeitsleistendcn Ablauf könnte der Gedanke auftauchen, daß gerade auf dem Umwege über die Antagonisten eine Anpassung der Kraft an die zu leistende Arbeit stattfinden könnte, indem bei größerem äußeren Widerstand etwa derjenige der die Bewegung hemmenden Muskeln herabgesetzt würde. Nach unseren Ergebnissen mit Ersatzobjekten, die an Gewicht ein Gänseei übertreffen, scheint das nicht der Fall zu sein. Diese Ergebnisse waren zunächst unbeabsichtigt. Die Eirollreaktion versagte nämlich schon vor Widerständen, deren Überwindung wir als selbstverständlich vorausgesetzt hatten. Bei dem schon erwähnten Gipszylinder reichte die Kraft des Schnabelschubes eben noch aus, um ihn auf glatter Unterlage in Bewegung zu setzen, das geringste Hindernis aber brachte das Rollen sofort zum Stocken. Dabei war offensichtlich die a n g e w a n d t e Kraft nur ein ganz kleiner Bruchteil der m ö g l i c h e n , vor allem aber wurden keineswegs alle Kräfte restlos in der Richtung angesetzt, in der das Ersatzobjekt rollen sollte. Vielmehr ging das schon beschriebene Spiel der Antagonisten so wie immer vor sich. Gerade dieses schwächliche und erfolglose Herumprobieren der Reaktion an einem nur um weniges zu schweren Objekt machte sehr stark den Eindruck des Dumm-maschinenmäßigen, zumal auf den Kenner, der weiß, welch erstaunliche Kraft im Halse einer Graugans steckt. Eine solche kann bei spielerischer Ausführung der Grasrupfbewogung einen Zug ausüben, der z. B. einen schweren eichenen Stuhl auf rauher Unterlage von der Stelle rückt oder ein Tischtuch von einem für mehrere Personen voll gedeckten Tisch zieht. Die Tatsache, daß an einem für die Rollreaktion nur ein wenig zu schweren Gegenstand nur ein so ganz unverhältnismäßig geringer Bruchteil dieser Zugkraft aufgewendet werden kann, spricht für die Annahme, daß die Kraft der sagittalen Bewegung keine wesentliche Beeinflußbarkeit durch Rezeptoren aufweist.

Bei Ersatzgegenständen, die leichter sind als ein Gänseei, wie bei dem mehrfach erwähnten Holzwürfel, unterschied sich die Bewegung in der Sagittalen so gut wie nicht von der Leerlaufreaktion. Gegen Ende der Bewegung, wo es, wie S. 15 beschrieben, unter Umständen auch bei einem Gänseei zum Ausheben und Freibalancieren des Objektes kommt, geschah dies bei dem zu leichten Hohlwürfel regelmäßig, wobei er oft bis an die Brust der Gans gehoben und einen Augenblick lang zwischen ihr und dem Schnabel eingeklemmt wurde (Abb. 5). Das leichte und regelmäßige Ausheben des leichten Würfels macht unbedingt den Eindruck, als ob der Spannungszustand der an der Sagittalbewegung beteiligten Muskeln ein für allemal auf das Normalgewicht eines durchschnittlichen Gänseeies berechnet sei. Andererseits aber läßt gerade dieses Ausheben des Würfels den

Verdacht aufkommen, daß auch in der die Sagittalbewegung ausführenden Muskulatur neben den zentral koordinierten Impulsen kleine reflektorische Vorgänge ihr Spiel treiben. Bei dem vollkommen leeren Ablaufen dieser Bewegung, bei dem der Schnabel überhaupt nichts zu tragen hat, müßte sich ein Hochgehen des Kopfes noch stärker bemerkbar machen als beim Bewegen des Würfels, und das ist nicht der Fall. Vielmehr wird beim Leerablaufen der Schnabel ganz besonders tief gehalten und kratzt oft sogar auf der Unterlage (Abb. 4d). Durch den Berührungsreiz des gerollten Gegenstandes

Abb. 5. Einziehen des Würfels.

wird wahrscheinlich keine Orientierungsreaktion im eigentlichen Sinne des Wortes, aber eine T o n u s w i r k u n g auf die Beugemuskulatur des Halses und insbesondere des Kopfes ausgeübt. Eine solche reflektorische Tonuswirkung wäre natürlich von Kezeptoren abhängig, könnte aber nur dann als eine Orientierungsreaktion aufgefaßt werden, wenn sich herausstellen sollte, daß ihre Stärke mit dem Gewichte des zu rollenden Objektes wächst. Gerade das aber halten wir vorläufig für sehr unwahrscheinlich, glauben vielmehr auf Grund der angeführten Beobachtungen, daß die aufgewendete Kraft bei leichten und bei schweren Objekten ganz gleich, wenn auch bei beiden um ein geringes größer als bei der Leerlaufreaktion ist.

C. Appetenzverhalten bei Übersättigung der Instinkthandlung.

Zum Schlusse seien noch zwei Beobachtungen besprochen, die zwar auch mittelbar zur experimentellen Trennung von Taxis und Instinkthandlung verwendet werden können, die aber vor allem im Hinblick auf eine andere Frage wichtig sind. Von verschiedenen Seiten ist die Zwangsläufigkeit ihrer Auslösung als ein wichtiges Kennzeichen der „instinktiven" Handlung hervorgehoben worden, wobei natürlich sehr oft auch Orientierungsreaktionen unter dieser Bezeichnung mit inbegriffen wurden. Die Instinkthandlung in unserem Sinne ist selbstverständlich nicht mit der Zwangsläufigkeit etwa eines Patellarsehnenreflexes auslösbar, da ihre Auslösung ja immer nur eine Enthemmung bedeutet und ihr Ablaufen von zentralen Erregungszuständen abhängig ist. Jede Erschöpfung ihres zentralen Ablaufes macht die sonst handlungsauslösenden Reize durchaus unwirksam; diese Erschöpfung tritt bei sehr vielen Instinkthandlungen ungemein rasch ein, und zwar reaktions-spezifisch, lange Zeit bevor der Organismus als Ganzes oder die beteiligten Effektoren erschöpft sind. Manche Instinkthandlungen, so das dem Weglocken von Feinden aus der Nestnähe dienende Sich-Lahmstellen mancher Vögel, können nur ganz wenige Male hintereinander ausgeführt werden. Auch wenn die auslösende Reizsituation weiter bestehen bleibt wird die Handlung nicht wiederholt, im

Falle unseres Beispieles wendet sich der Vogel angesichts des eben noch reaktionsauslösenden Menschen einer gleichgültigen Beschäftigung zu, beginnt Futter zu suchen sich zu putzen, usw. Ganz anders bei der Taxis. Einen Orientierungsmechanismus kann man in der Regel so gut wie unbegrenzt oft hintereinander in Tätigkeit setzen, ein auf den Rücken gedrehter Käfer dreht sich beharrlicher wieder um, als ein Mensch diesen Versuch auszuführen vermag, ganz ebenso eine nach der Einfallsrichtung des Lichtes orientierte Ameise, die wir aus ihrer Marschrichtung zu bringen versuchen.

Wir fragen nun, ob auch solche Orientierungsreaktionen diese typische Unermüdbarkeit zeigen, die als appetentes Verhalten den Organismus zum Objekte einer Instinkthandlung in die ihren Ablauf ermöglichenden räumlichen Lagebeziehungen bringen. Im allgemeinen wird das nicht angenommen, es herrscht vielmehr die Meinung vor, daß die Auslösbarkeit des Appetenzverhaltens, auch dort, wo es durch eine einfache Taxis vertreten wird, mit der Sättigung durch den Ablauf der Instinkthandlung verschwindet. J. v. Uexküll schreibt: „Das Wirkmal löscht stets das Merkmal aus — damit ist die Handlung beendet. Entweder wird das Merkmal objektiv vertilgt, wenn es der Nahrung angehörte, die aufgefressen wird, oder es wird subjektiv ausgelöscht, wenn Sättigung eintritt, wobei das Sieb des Sinnesorganes sich schließt.” Es will uns aber scheinen, als ob diese Auslöschung auslösender Merkmale nicht immer ganz vollständig sei, und zwar wohl meist gerade dann nicht, wenn das durch sie ausgelöste Appetenzverhalten eine verhältnismäßig einfache Orientierungsreaktion ist. Man könnte sehr viele Beispiele dafür anführen, daß nach mehrmaligem Ablaufen zwar die Instinkthandlung selbst nicht mehr auszulösen ist, wohl aber die ihr vorangehende Orientierungsreaktion. Es stellt geradezu die Regel dar, daß der übersättigte Organismus auf die normalerweise handlungsauslösenden Reize auch dann noch aufmerksam wird, nach ihnen hinblickt, oder sich sonstwie nach ihnen orientiert, wenn die Instinkthandlung selbst durch wiederholtes Ablaufen vollkommen erschöpft ist.

Es ist eine sehr bemerkenswerte Tatsache, daß hier eine ihrem Wesen nach nur als Appetenzverhalten sinnvolle Orientierungsreaktion auch in einem Falle ausgelöst werden kann, in dem die eigentliche Appetenz, im Sinne eines aktiven Strebens des Subjektes, völlig ausgeschaltet ist. Ein solches Ausgelöstwerden wirkt ausgesprochen zwangsläufig, reflexmäßig. Ferner ist es bemerkenswert und vielleicht grundsätzlich wichtig, daß die reflexhafte Auslösung eines solchen „appetitlosen Appetenzverhaltens” offenbar subjektiv unlustbetont ist. Auch wir Menschen wenden uns nach Übersättigung selbst von den leckersten Speisen angeekelt ab, schieben die Schüssel weit von uns, kurzum entziehen uns den vom Objekte der eben ausgeführten Instinkthandlung ausgehenden Reizen. Gerade das aber spricht sehr deutlich für die reflexmäßige, zwangsläufige Beantwortung dieser Reize. Wir hätten es ja gar nicht nötig, uns ihnen zu entziehen, wenn sie durch die Sättigung wirklich vollständig „subjektiv ausgelöscht” würden, wie v. Uexküll sich ausdrückt, wenn wir nicht durch ihr weiteres Einwirken trotz unserer Appetitlosigkeit zu einem unlustvollen Wiederholen unserer Reaktion gezwungen würden. Wenn auch die oben zitierten Uexküllschen Sätze sicher weiteste Gültigkeit haben, so gibt es doch eine ganze Anzahl von Ausnahmen. Man kann sehr viele Fälle anführen, in denen ein Organismus einer sein Appetenzverhalten auslösenden Reizsituation gegenüber in keinem Stadium der Sättigung der betreffenden Instinkthandlung völlig gleichgültig wird, sondern unmittelbar nach Erlöschen der hinwendenden Orientierungsreaktion mit einer wegwendenden antwortet.

Das besprochene Weiterbestehen der einleitenden Orientierungsreaktion nach Erschöpfung des instinktmäßigen Ablaufes konnten wir an der Eirollreaktion der Graugans gut studieren. Die an ihr beteiligte Instinkthandlung ermüdet sehr schnell, was nicht wundernimmt, da das Tempo der zentralen Reizerzeugung und mit ihm die Häufigkeit der ausführbaren Abläufe auf die Bedingungen des natürlichen Lebensraumes zugeschnitten sind, in dem die Eier ganz bestimmt nicht so oft aus der Nestmulde geraten, wie wir sie bei unseren Versuchen herausnahmen. Wir hatten es durchaus nicht nötig, besondere Ermüdungsversuche anzustellen, sondern wurden auch ohne unser Zutun mit allen Ermüdungserscheinungen der Reaktion vertrauter, als uns lieb war. Auffallend und vielleicht bedeutungsvoll waren dabei die Unterschiede des Verhaltens, das durch ein wirkliches Gänseei und durch das mehrfach erwähnte große Osterei aus Pappe ausgelöst wurde. Da die in Rede stehenden Beobachtungen kurz vor jenem Zeitpunkt angestellt wurden, von dem ab die Gans alle Ersatzobjekte endgültig ablehnte, so dürften die nun näher beschreibenden Gegensätzlichkeiten ihres Verhaltens darauf zurückzuführen sein, daß sie aus persönlicher Erfahrung das Gänseei als vollwertiges Roll- und Brutobjekt, die Attrappe dagegen als ein erfahrungsgemäß nicht zur vollen Befriedigung führendes Ersatzobjekt kannte.

Dem Gänseei gegenüber blieb die hinwendende Taxis der Gans auch bei tiefster Erschöpfung der Instinkthandlung erhalten. Das orientierende Hinstrecken des Halses (Abb. 6a) oder zumindest ein aufmerksames Hinblicken nach dem Ei konnte so gut wie immer ausgelöst werden. Die vom Ei ausgehenden Reize schienen sie nicht zur Ruhe kommen zu lassen, immer wieder streckte sie den Hals nach ihm aus und schließlich kam es zu einem Verhalten, das uns von großem theoretischen Interesse zu sein scheint. Es folgte nämlich plötzlich auf das Halsausstrecken an Stelle der aus Erschöpfung versagenden Eirollbewegung e i n e a n d e r e I n s t i n k t h a n d l u n g . Die Gans

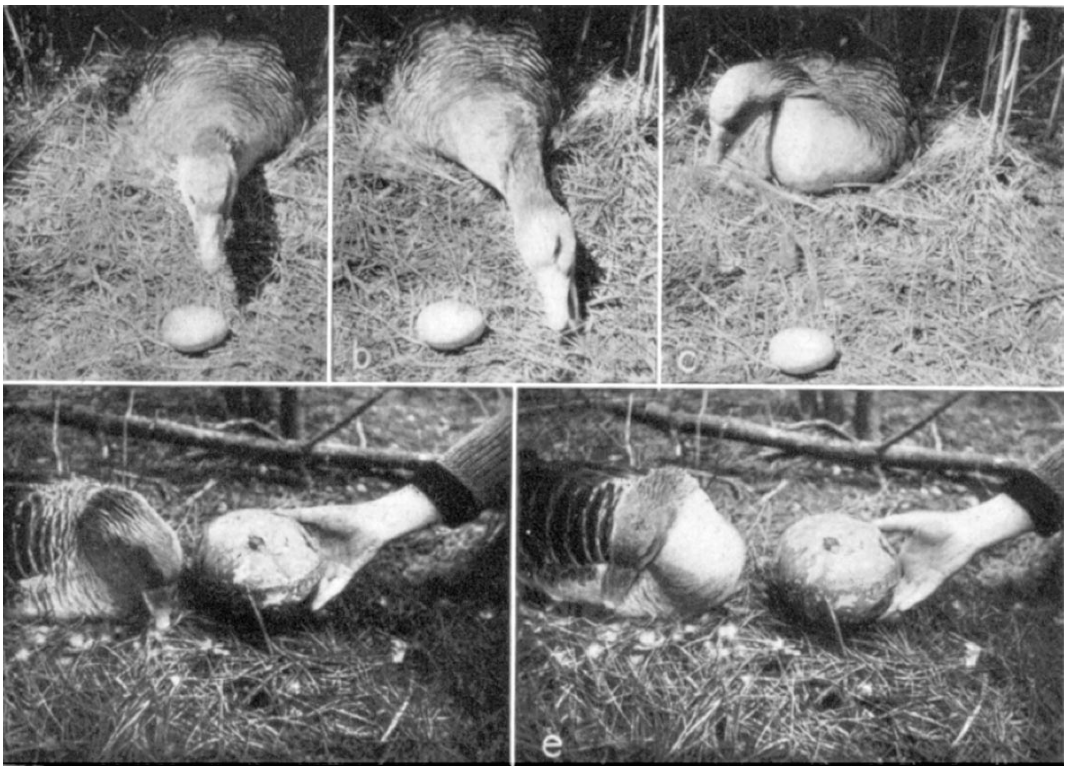

Abb. 6. A-c Zurücklegebewegung; d und e Demutsgebärde.

vollführte unmittelbar nachdem sie den Hals nach dem Ei ausgestreckt hatte, die sonst dem Nestbau dienende Z u r ü c k l e g e b e w e g u n g , eine allen Anatiden eigene Bewegungsfolge, die zum Sammeln und Zusammenhalten der Niststoffe am Nestorte führt (Abb. 6b, c).

Einen derartigen Ersatz einer Instinkthandlung durch eine andere, im betreffenden Falle nicht biologisch sinnvolle, kennen wir von Vögeln in verschiedenen Situationen. Solche, die durch die Gegenwart eines Feindes in nächster Nähe ihres Nestes oder ihrer Jungen in höchste Erregung versetzt sind, bringen oft zwischen Drohbewegungen und den bekannten Weglockreaktionen die des Futtersuchens, des Sich-Putzens, ja selbst des Einschlafens. Vom Nest aufgestörte Kiebitze vollführen Pickbewegungen; Rabenvögel, die nicht recht zum Angriff überzugehen wagen, hacken mit aller Kraft in den Ast, auf dem sie sitzen usw. Wie es scheint, kommen diese „irrtümlich" durchbrechenden Instinkthandlungen auf z w e i verschiedene Arten zustande. In einigen Fällen, wie bei den nestverteidigenden Kleinvögeln, die nach einigen wenigen, hochintensiven Reaktionen des Sich-Lahmstellens oder dgl. plötzlich Putzbewegungen vollführen, scheint uns die Annahme H o w a r d s viel für sich zu haben, daß nach Erschöpfung der spezifischen und situationsgemäßen Bewegungsfolge der rezeptorisch bedingte Erregungszustand sich „in andere Bahnen" ergießt und zum Hervorbrechen „irgendeiner" anderen Instinkthandlung führt. In anderen Fällen, wie im Beispiel des in die Unterlage hackenden Rabenvogels, neigen wir zu der Annahme, daß zwei miteinander im Widerspruch befindliche Instinkthandlungen, im Falle des Beispiels Flucht und Angriff, einander den Weg verrammeln, so daß die vorhandene Allgemeinerregung sich in einer dritten Luft macht. Eine weitere Möglichkeit des Zustandekommens ähnlicher Erscheinungen wäre die folgende. Wir kennen von einigen Säugern sinnlose, aber dabei doch in gewissen Hinsichten „einsichtige" Anwendungsweisen von Instinkthandlungen. Jeder kennt von Equiden, und zwar vom Karrengaul genau so wie vom Wildpferd im Zoo das „Betteln" durch Scharren mit dem Vorderhufe vor dem anzubettelnden Menschen. Hunde, die nach schmerzhafter Erfahrung nach einer Wespe oder nach einem Igel nicht mehr zu schnappen wagen, beginnen regelmäßig in der Richtung auf das erregende Objekt zu zu graben, wobei meist die einzelnen Kratzbewegungen es gerade nicht berühren, so daß ein zusammengerollter Igel schließlich wie auf einem Sockel, rings von einem Graben umgeben, daliegen kann. Affen pflegen manchmal bei Intellektprüfungen nach dem zu erreichenden Ziel Sand zu werfen usw. In allen diesen Fällen handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit um eine ganz primitive Einsicht der Richtung, in der „etwas unternommen werden müßte".[4])

Es mag eine Überschätzung der geistigen Fähigkeiten einer Graugans bedeuten, wenn uns die Annahme nahe liegt, daß ihr eben beschriebenes Verhalten am ehesten mit dem der vorerwähnten Säuger zu vergleichen ist. Jedenfalls lag uns bei der unmittelbaren Beobachtung des Vorgangs diese Deutung am nächsten. Es schien, als ob die Gans die Lage des außerhalb der Nestmulde befindlichen Eies „nicht mitansehen könne", ohne irgend etwas zur Abhilfe zu unternehmen. Diese Subjektivierung ist vielleicht weniger naiv als sie auf den ersten Blick scheint, da auch der Mensch entsprechende Erlebnisse gerade in Situationen hat, in denen ganz wie bei der Graugans angeborene auslösende Schematen und Instinkthandlungen die Hauptrolle

---

[4] Auf dieser Erscheinung beruht auch M c D o u g a l l s Aussage: „The animal in which any instinctive impulse is excited does not suspend action, even though the object be remote; the impulse probably always expresses itself in action."

spielen. Wir glauben, daß die Gans der unruhvoll und unlustvoll drängenden Reizsituation nach dem Versagen der Eirollbewegung ganz zielstrebig durch die „Anwendung“ einer anderen ihr zur Verfügung stehenden Instinkthandlung Herr zu werden versuchte. Wir wagen es sogar, der Vermutung Ausdruck zu geben, daß es keineswegs ein Zufall war, wenn dies gerade durch eine solche Bewegungsweise geschah, die ebenfalls etwas nach dem Neste zu befördert. Gerade eine solche hohe psychische Leistung — so ziemlich die höchste, die wir einem Vogel überhaupt zutrauen — zeigt so recht die Gebundenheit des Tieres an erbkoordinierte Bewegungsfolgen.

Während ein neben dem Neste liegendes Graugansei unsere Versuchsgans bei stärkster Erschöpfung der Rollbewegung zu dem eben beschriebenen Verhalten drängte, ließ sie das hingelegte Pappdeckelei gänzlich kühl, sowie diese Reaktion auch nur im geringsten ermüdet war. Sie brütete dann auch angesichts der dicht vor ihr liegenden Attrappe in größter Ruhe weiter. Drängte man ihr aber das Osterei auf, wie dies in Abb. 6d geschieht, so zog sie in der dort dargestellten Weise den Schnabel ein, wie um eine Berührung mit dem Ei zu vermeiden und wandte bei weiterem Vorhalten der Attrappe den Kopf weit ab (Abb. 6e). Die Kopfbewegung ist nicht die Bewegung des „Zurücklegens” von Nistmaterial, sondern die sogenannte „Demutsgebärde“, die von brütenden Gänsen stets dann eingenommen wird, wenn sie auf dem Neste von rangordnungsmäßig übergeordneten Artgenossen, die sie nicht zu vertreiben wagen, gröblich belästigt werden. Auch eine ganz starke Annäherung des Menschen, wie etwa ein Streicheln oder Kraulen der brütenden Gans wurde von ihr nie mit dieser Gebärde beantwortet, stellte also offenbar keinen ebenso unangenehm empfundenen Reiz dar, wie das Aufdrängen der für die Gans im buchstäblichen Sinne des Wortes „unappetitlichen“ Attrappe. Obwohl auch diese Bewegung in ihrer Form erbmäßig festgelegt ist, wirkte sie doch (Abb. 6e) in dieser Anwendung ungemein ausdrucksvoll und drängte dem Beschauer die subjektivierende Annahme jenes Seelenzustandes auf, den schon oft wohlerzogene Kinder tortenaufdrängenden Tanten gegenüber in die Worte zusammengefaßt haben: „Danke schön, mir graust!“ Es ist sicher bezeichnend, daß dieses Verhalten gerade einem nichtadäquaten Objekte der Instinkthandlung gegenüber am stärksten hervortrat.

Zusammenfassung und Ergebnisse.

Es wurde untersucht, in welcher Weise eine Instinkthandlung, im Sinne eines von Rezeptoren unabhängigen und zentral koordinierten Bewegungsablaufes, mit einer oder mit mehreren rezeptorengesteuerten topischen Taxien zusammenwirken und im Verein mit ihnen ein funktionell ganzheitliches und arterhaltend sinnvolles Verhalten eines Tieres bilden kann. An der Bewegungsfolge, durch welche bei der Graugans, *Anser anser* L.♀ ein aus der Nestmulde gerolltes Ei in diese zurückbefördert wird, beteiligen sich Instinkthandlung und Taxien sowohl nacheinander, als gleichzeitig. Ein gerichtetes Vorstrecken des Halses stellt als einleitende Orientierungsreaktion jene Reizsituation her, in welcher die Instinkthandlung ausgelöst wird und gleichzeitig damit jene räumliche Lagebeziehung, welche die Vorbedingung des arterhaltenden Wirksamwerdens ihres Ablaufes ist, ein typischer Fall „appetenten Verhaltens” im Sinne Craigs. Die nun in Tätigkeit tretende Instinkthandlung ist eine bauchwärts gerichtete Einkrümmung von Hals und Kopf, durch welche das der Unterseite des Schnabels anliegende Ei nestwärts geschoben wird. Vom Augenblicke des Beginnes dieses in einer rein sagittalen Ebene sich abspielenden Bewegungsablaufes bis zu seinem Ende betätigt sich eine zusätzliche

Orientierungsreaktion. Das Ei wird durch thigmotaktisch gesteuerte Seitenbewegungen auf der Unterseite des schiebenden Schnabels im Gleichgewicht und in seiner Richtung erhalten.

Unsere Annahme, daß die Bewegung in der Sagittalen eine reine Instinkthandlung sei, stützt sich auf folgende Befunde:

1. Sie zeigt die Erscheinung der Leerlaufreaktion, die die Unabhängigkeit der Instinkthandlung von Rezeptoren kennzeichnet (S. 14).

2. Die Form der Bewegung ist immer gleich. Es gelang nicht, an ihr merkbare rezeptorengesteuerte Anpassungen an veränderte räumliche Gegebenheiten zu erzielen. Weder die Einzelheiten der Bahn, auf der das Ei rollt, noch die Form des gerollten Objektes bewirkten merkbare Veränderungen der Bewegung. Wo solche durch mechanische Bedingungen, (durch ein sehr großes Objekt S. 20) erzwungen werden sollte, klemmte die Bewegung und brach ab.

3. Die Kraft, mit der die Sagittalbewegung ausgeführt wird, ist innerhalb engster Grenzen konstant. Es wird zwar durch die vom Objekt ausgehenden Berührungsreize eine geringe Tonuswirkung auf die die Bewegung ausführenden Muskeln ausgeübt, diese scheint aber trotz verschiedener Schwere der Objekte stets gleich zu sein. Die Bewegung versagt daher schon bei geringer Übergewichtigkeit des Objektes.

4. Die Bewegung zeigt die reaktions-spezifische Ermüdbarkeit, welche die Instinkthandlung im Gegensatz zur Taxis kennzeichnet.

Die Annahme, daß die seitlichen Bewegungen des Gleichgewichthaltens im Gegensatz zu den in der Sagittalen ablaufenden Bewegungsvorgängen von Berührungsreizen gesteuerte Orientierungsreaktionen seien, gründet sich auf folgende Tatsachen:

1. Die Seitenbewegungen unterbleiben beim objektlosen Leerablaufen der Sagittalbewegung (S. 14}.

2. Sie unterbleiben beim Rollen von Objekten, die nicht seitlich aus ihrer Bahn abweichen (S. 20).

3. Bei Objekten, deren seitliches Abweichen in anderer Weise erfolgt als beim Gänseei, zeigen die Seitenbewegungen eine vollkommene Anpassung an die Bewegungsweise des Objektes (S. 19).

Als Nebenergebnisse seien noch folgende Befunde erwähnt:

1. Das appetente Verhalten, in Gestalt des orientierenden Halsvorstreckens spricht auf jedes ganzflächige und annähernd optisch ganzrandige Objekt an, dessen Größe innerhalb weitester Grenzen schwanken kann (Abb. 4, 5).

2. Hat das Objekt irgendwelche vorragenden Zipfel oder Ecken, so wird die Rollreaktion nicht weitergeführt und es folgt eine andere Reaktion, nämlich die des Zertrümmerns und Auffressens des Objektes. Diese, der Entfernung zerbrochener Eier dienende Reaktion wird vor dem Schlüpfen der Kücken, wohl durch akustische Reize ausgeschaltet (S. 18).

3. Zu der groben und durch wenige angeborene Merkmale gesicherten Kennzeichnung des Objektes der Reaktion des Eirollens kommt im Verlaufe der Brutzeit eine andere, die auf erlernten Merkmalen beruht und eine starke Erhöhung der Selektivität der genannten Reaktion zur Folge hat.

4. Bei der Ausschaltung der Instinkthandlung durch die leicht zu erreichende Erschöpfung ihres zentralen Automatismus bleibt die einleitende Orientierungsreaktion weiter auslösbar.

5. Die durch ein außerhalb der Nestmulde befindliches Gänseei gegebene Reizsituation sucht die Gans bei Erschöpfung der Rollreaktion durch die Anwendung einer anderen Instinkthandlung zu beseitigen.

6. Den von einem zwar handlungsauslösenden, aber bekanntermaßen unbefriedigenden Objekt ausgehenden Reizen e n t z i e h t sich die Gans durch Abwenden.

Schrifttum.

B o v , H. L. & T i n b e r g e n , N., Nieuwe feiten over de sociologie van de zilvermeeuwen. De Levende Natuur 1937. — B r o w n , G., Erg Physiol. 1916, 15(“). — B ü h l e r . K., Zukunft der Psychologie. Wien 1936. — C r a i g , W., Appetites and Aversions as Constituents of Instincts. Biol Bull. 1918. Vol. XXXIV, Nr. 2. — M c D o u g a l l , W., An Outline of Psychology. Sixth Edition London 1933. — G o e t h e , F., Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe *(Larus a. argentatus* Pontopp.) auf der Vogelinsel Memmertsand. Journ. f. Ornith. 1937, Band 85, Heft 1. — H o l s t , E. v., Alles oder Nichts, Block, Alternans, Bigemini und verwandte Phänomene als Eigenschaften des Rückenmarks. Pflügers Archiv 1935, Band 236, Heft 4, 5 und 6. — H o l s t , E. v., Versuche zur relativen Koordination. Ebenda 1936, Band 237, Heft 1. — H o l s t , E. v., Vom Dualismus der motorischen und der automatisch-rhvthmischen Funktion im Rückenmark und vom Wesen des automatischen Rhythmus. Ebenda 1936, Band 237, Heft 3. - K i r k m a n , F. B., Bird Behaviour. London 1937. — K o e h l e r , O. u. Z a g a r u s , A., Beiträge zum Brutverhalten des Halsbandregenpfeifers *(Charadrius hiaticula* L.*).* Beitr. Fortpfl. der Vögel 1937, 13. — K ü h n , A., Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — L o r e n z , K., Über die Bildung des Instinktbegriffes. Die Naturwissenschaften 1937, Band 25, Heft 19, 20, und 21. — L o r e n z , K., Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheoretica II 1937. — T i n b e r g e n , N., Enkele proeven over het ei als broedobject. Ardea XXIII, 1934. — T i n b e r g e n , N., Waarnemingen en proeven over de sociologie van een zilvermeeuwenkolonie. De Levende Natuur 1935 — T i n b e r g e n , N., Zur Soziologie der Silbermöwe *(Larus a. argentatus* Pontopp.). Beitr. zur Fortpfl. der Vögel 1936, 12. Jahrg., Nr. 3. — V o l k e l t , H., Tierpsychologie als genetische Ganzheitspsychologie. Zeitschr. f. Tierps. Band 1, Heft 1. April 1937.