

Konrad Lorenz 1951

Ausdrucksbewegungen höherer Tiere

Die Naturwissenschaften 38(5): 113-116.

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

Originale Seitenumbrüche und -zahlen sind eingefügt

Ausdrucksbewegungen höherer Tiere¹

-- p. 113, 1. Spalte --

Die wissenschaftliche Untersuchung des Ausdrucks ist in ein neues Stadium getreten, seit über die physiologische Natur der angeborenen auslösenden Mechanismen (AAM) und der Auslöser Näheres bekannt wurde. Wenn wir mit R. SCHENKEL die Ausdrucksbewegung als eine Bewegungsweise definieren, deren arterhaltende Leistung darin gelegen ist, durch Stimmungsübertragung bzw. Reaktionsauslösung *an der Steuerung sozialen Zusammenlebens mitzuwirken*, so stehen die *Auslöser* im Zentrum des so gefaßten Begriffes. Wir verstehen unter Auslösern (LORENZ 1935) Organe und Instinktbewegungen, die als *reiz-aussendende* Differenzierungen mit korrelierten AAM der Artgenossen, als ihrem *rezeptorischen* Widerpart, eine Funktionsganzheit bilden. Auf dieser beruht, in allen bisher untersuchten Fällen, die Koordination sozialer Verhaltensweisen bei Tieren.

Die stammesgeschichtliche Entstehung der auslösenden Instinktbewegungen, die Hand in Hand mit den korrelierten AAM eine immer höhere Differenzierung erfahren, kann durch dieselbe Methode des *Vergleichens* homologer Merkmale erschlossen werden, wie sie in der Morphologie seit je üblich ist. Der Anschaulichkeit halber beschreibe ich zunächst einige derartige *Differenzierungsreihen*.

Die primitivste und im Reiche der Wirbeltiere am weitesten verbreitete Form einer sozialen Steuerung ist die *Stimmungsübertragung*. Hier spricht auf die durch eine bestimmte Instinktbewegung ausgesandten Reize ein AAM an, der *dieselbe* Verhaltensweise beim Artgenossen auslöst. Da hierbei eine sowieso vorhandene Bewegungsweise ohne weitere Differenzierung (diese liegt ausschließlich im AAM!) auslösend wirkt, kann von einer Ausdrucksbewegung im Sinne der Definition *noch* nicht gesprochen werden.

Doch kann aus dem Mechanismus der Stimmungsübertragung sehr leicht ein Auslöser im eigentlichen Sinne entstehen. Das Vorhandensein eines AAM, der auf ganz bestimmte Komponenten einer Bewegungsweise (meist auf die optisch wirksamsten) anspricht, verleiht eben diesen Bewegungsanteilen eine neue arterhaltende Funktion. Diese als Signale wirkenden Bewegungsanteile erfahren dann regelmäßig eine *Übertreibung*, die sehr wohl als eine Höherdifferenzierung im Dienste der neuen Leistung gewertet werden kann und den betreffenden Bewegungen den Charakter echten Ausdrucks verleiht. Es läßt sich in derartigen Fällen sehr gut experimentell zeigen, daß die „mimisch übertriebenen“ Komponenten der Instinktbewegung tatsächlich genau diejenigen sind, auf die der primäre, „Stimmungsübertragende“ AAM anspricht! Ein Beispiel dieses phyletischen Vorganges bildet die Entstehung des *Futterlockens* bei Phasianiden (Hühnervögeln).

Die beschriebenen Phasen des Entstehungsvorganges einer Ausdrucksbewegung sind also folgende: a) Vorhandensein einer Instinktbewegung, deren „ansteckende“ Wirkung biologisch sinnvoll wäre, b) Entstehung eines AAM, der auf bestimmte, als Schlüsselreize

¹ Kurzfassung des auf der Tagung der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte am 25. Oktober 1950 in München gehaltenen Vortrages.

-- p. 113, 2. Spalte --

wirkende Komponenten dieser Bewegung anspricht und die gleiche Verhaltensweise im reagierenden Individuum auslöst, c) Verstärkung (mimische Übertreibung) der als Schlüsselreize wirksamen Komponenten der Bewegung. Hieran kann sich ein weiterer Differenzierungsvorgang anschließen. Hat sich bisher der Auslöser nur auf der Basis eines vorhandenen AAM und nur in der von diesem vorgezeichneten Richtung entwickelt, so kann sich im weiteren Verlauf auch das rezeptorische Korrelat, Hand in Hand mit dem Auslöser, zu hoch differenzierten Formen weiterbilden. Wie so oft bei einer intraspezifischen Selektion kommen hier viele merkwürdige, ja groteske Formen von morphologischer Struktur und Bewegungsweise zustande. Die Auslöser und AAM, die bei den Buntbarschen (Cichlidae) die soziale Steuerung von Paarbildung und Brutpflege bewirken, bieten viele schöne Beispiele für diesen Vorgang.

Die korrelierte Differenzierung von Reizsende- und Reizempfangsapparat zeigt vielsagende Parallelen zu der historischen Entwicklung von Wort und Bedeutung in der menschlichen Sprache. So wie ein und dasselbe Wort in stammesverwandten Sprachen bei verhältnismäßig geringer Veränderung seiner Form völlig verschiedene Bedeutungen annehmen kann, so können homologe Ausdrucksbewegungen durch entsprechende Veränderungen der korrelierten AAM in ihrer Wirkung ungemein verschieden werden. Die Bewegungsweisen der Cichliden-Eltern, die das Verhalten des Jungfischschwarmes steuern, bieten hierfür Beispiele. Eine bestimmte Kopfbewegung, die ursprünglich und bei den meisten anderen Cichliden reine Lockfunktion hat, ist bei *Herichthys Cyanoguttatus* (Blaupunkt-Buntbarsch) zum reinen *Warnsignal* geworden, ein Beispiel einer Bedeutungseingengung. Auch können sich aus einer Ausdrucksbewegung durch spezialisierte Überbetonung verschiedener Komponenten *zwei* Auslöser mit getrennter Bedeutung entwickeln. So sind bei *Hemichromis Bimaculatus* (Juwelen-Buntbarsch) aus der gewöhnlichen Führungsbewegung, an der seitliche Kopfbewegungen sowie vertikale Bewegungen der medianen Flossen beteiligt sind, eine Warnbewegung und ein Auslöser für das „*Schlafenlegen*“ der Jungen entstanden. Bei ersterer werden die Kopfbewegungen, bei letzterem die Flossenbewegungen überbetont (A. SEITZ). Schließlich kann eine Ausdrucksbewegung ihre Bedeutung in das genaue Gegenteil verkehren. Bei Tierarten, bei denen beide Eltern die Brut intensiv verteidigen, wie bei Gänsen und Buntbarschen, sind häufig Ausdrucksbewegungen des *Drohens* zu solchen des *Familienzusammenhaltens* geworden. Unter Umständen kann dann die ursprüngliche Bedeutung erhalten bleiben, so daß die Ausdrucksbewegung, je nach der Person des Adressaten, Verschiedenes heißt und dann manchmal auch vom Artgenossen mißverstanden werden kann. Dies gilt für das „Scheinnisten“ der Silbermöwe ebenso wie für den „Drohhs“ der Graugans.

In den meisten Fällen nimmt die Ausdrucksbewegung ihren Ursprung nicht aus der voll ausgeführten, mechanisch wirksamen Bewegungsweise, sondern aus jenen kaum angedeuteten, unvollständigen Abläufen,

-- p. 114, 1. Spalte --

wie sie alle Instinktbewegungen bei geringer Intensität der aktivitätsspezifischen Erregung zeigen. HEINROTH hat diese Effekte als *Intentionsbewegungen* bezeichnet. Wo ein stimmungübertragender AAM vorhanden ist, kann die Intentionsbewegung die gleiche auslösende Leistung entfalten wie der vollintensive Ablauf. Die mimische Übertreibung setzt dann nicht an diesem, sondern an der Intentionsbewegung an, zumal diese *freier* im Dienste ihrer neuen Leistung umgestaltet werden kann als die an ihre mechanische Funktion gebundene Vollbewegung. Die *Auffliegeintentionsbewegungen* der *Anatidae* (Entenvögel) bieten reichhaltige Differenzierungsreihen dieser Art.

Ein ganz besonderer Fall der Entstehung von Ausdruck aus Intentionsbewegungen liegt dort vor, wo *zwei antagonistische* Intentionen miteinander im Kampfe liegen. Die Spannung zwischen zwei einander entgegenwirkenden Trieben führt an sich schon zu einer Verdeutlichung der Intentionsbewegungen, die einer „mimischen“ Übertreibung formal sehr nahe kommt. Ein schönes Beispiel einer so entstandenen auslösenden Bewegungsweise ist der von VAN IERSEL näher analysierte Balztanz des männlichen Stichlings. Die Bewegung, von ihrem Erstbeschreiber LEINER als der „Zickzackanz“ bezeichnet, setzt sich aus kurzen Bewegungsanteilen zusammen, die abwechselnd auf das Weibchen und auf das Nest zu gerichtet sind. Erstere werden vom Kämpftrieb, letztere vom Begattungstrieb aktiviert. Beide Triebe sind unabhängig voneinander variabel. Es gelang VAN IERSEL durch eine ungemein feinsinnige Methodik, die Intensität der Kampf- und Begattungsmotivation einzeln zu quantifizieren und aus dem Resultat die Form richtig vorauszusagen, die der Zickzackanz, der bei oberflächlicher Betrachtung unabsehbar veränderlich zu sein scheint, im gegebenen Fall annehmen mußte. Wiederum wurde hier eine scheinbare Variabilität instinktiven Verhaltens auf quantitative Verschiedenheit invarianter Bewegungskomponenten zurückgeführt! Schon bei zwei miteinander in Konflikt stehenden, unabhängig voneinander variablen Motivationen sind die durch sie hervorgebrachten Ausdrucksbewegungen nur in einem zweidimensionalen Schema anzuordnen. Die Vielfalt der Kombinationsmöglichkeiten wächst noch gewaltig, wenn drei und selbst mehr unabhängige Intentionen sich in einer einzigen Gesamtbewegung überlagern, wie dies etwa in den Ausdruckseffekten höherer Säugetiere und des Menschen der Fall ist. R. SCHENKEL meint in seinen ausgezeichneten „Ausdrucksstudien an Wölfen“, es sei nicht angängig, die Ausdrucksbewegungen dieser Tiere als Instinktbewegungen aufzufassen, da ihr Gesamtablauf sowohl als auch ihre Ausstattung mit untergeordneten Ausdruckserscheinungen viel zu verschwommen, d.h. zu variationsreich sei. Da die Superposition mehrerer Intentionsbewegungen in einem und demselben Ausdruck nachweislich vorhanden und der Reichtum an Variationen hiermit zulänglich erklärt ist, glaube ich, daß auch die Ausdruckseffekte höherer Säuger nach dem Vorbild der VAN IERSELSchen Analyse des Zickzackanzes erfaßt werden können.

Außer aus Intentionsbewegungen können Ausdruckseffekte auch aus *Übersprungbewegungen* im Sinne von N. TINBERGEN entstehen, und dieser Entstehungsmodus ist wahrscheinlich der häufigste und damit wichtigste.

-- p. 114, 2. Spalte --

Wenn eine hochgradige aktivitätsspezifische Erregung (Drang) daran gehindert wird, die ihr zugeordnete Instinktbewegung zu aktivieren, so bewirkt sie sehr häufig den Ablauf gänzlich *andersartiger*, normalerweise einer anderen spezifischen Erregungsart zugeordneter Bewegungsweisen. Bei Tieren sind dies so gut wie immer echte, endogenautomatische Instinktbewegungen (KORTLANDT konnte zeigen, daß reflektorische Bewegungen niemals als Übersprung auftreten!), beim Menschen sind es manchmal auch erworbene, kinästhetisch gut „eingeschliffene“ Bewegungsweisen.

Da diese „allochthon“ aktivierten Bewegungen genau so verlässliche „Indikatoren“ für eine zentralnervöse Gesamtkonstellation sind wie die autochthon hervorgerufenen Intensionsbewegungen, können sie in gleicher Weise zur Entstehung von Ausdruckseffekten führen wie diese. Wie diese sind sie nicht durch die Bindung an eine mechanische Funktion festgelegt und können sich daher frei an die Anforderungen ihrer neuen Leistung anpassen, ja sie übertreffen die Intensionsbewegungen in dieser Hinsicht noch, weil sie im Gegensatz zu diesen von den Orientierungsmechanismen der primären Bewegung fast völlig dissoziiert sind (TINBERGEN 1940), also gewissermaßen frei im Raume schwebend produziert werden. Die Differenzierungsreihen von Ausdrucksbewegungen, die aus einem Übersprung entstanden sind, deuten auf völlig analoge Vorgänge der weiteren phyletischen Entwicklung hin, wie wir sie bei Intensionsbewegungen finden. Fast noch häufiger als bei diesen finden wir bei den aus Übersprung herzuleitenden Ausdrucksbewegungen, daß sie durch sekundär hinzugekommene morphologische Merkmale (Federstrukturen, Schwellkörper, Farben) in ihrer auslösenden Wirkung unterstützt werden. Beispiele hierfür bilden viele Balzbewegungen der männlichen Schwimmenten (LORENZ 1941).

Neben den aus Intensionsbewegungen und den aus Übersprungbewegungen entstandenen Ausdrucksbewegungen gibt es natürlich auch solche anderen Ursprunges. Von diesen seien die von TINBERGEN als *Demonstrationsbewegungen* bezeichneten Ausdrucksformen erwähnt, bei denen die schon vorhandene auslösende Wirkung eines *körperlichen* Merkmals durch Hinzukommen einer Bewegungsweise verstärkt wird. Wie vergleichende Untersuchung zeigt, ist dieser Fall merkwürdigerweise weit seltener als der umgekehrte Vorgang, bei dem eine phyletisch ältere auslösende Bewegung durch dazukommende morphologische Differenzierungen unterstützt wird. Verwandt mit den eigentlichen Demonstrationsbewegungen ist ein Ausdruck des Imponier- bzw. Drohgebens, der in auffallendem Verbrauch auch überschüssiger Kräfte besteht (Conspicuous waste, HUXLEY). Diese Kraftdemonstration kann bei beliebigen Bewegungen, auch bei gewöhnlicher Lokomotion stattfinden, so beim „Piaffieren“ (Am-Platze-Traben) des Hengstes. Auch dem Menschen ist diese besondere Art des Ausdrucks zu eigen, wo sie besonders merkwürdige Formen annimmt, wenn die demonstrativ verbrauchte Kraft die eines Motorfahrzeuges ist!

Es soll besonders betont werden, daß es auch sehr viele Ausdrucksbewegungen gibt, deren Ursprung nicht auf die hier besprochenen Quellen zurückgeführt

werden kann, wie das insbesondere bei vielen *Laut*-äußerungen der Fall ist.

Wenn in einer der beschriebenen Entstehungsweisen eine besondere, hoch differenzierte Ausdrucksbewegung sich herausbildet, pflegt man von *Ritualisierung* (HUXLEY 1914) oder *Formalisierung* (SELOUS 1933) der ursprünglichen Verhaltensweise zu sprechen. Maßgebend für die Wahl dieser Termini war die Analogie zu entsprechenden Vorgängen im menschlichen Verhalten. Sie besteht erstens darin, daß eine bestimmte Bewegungsfolge ihren ursprünglichen, alltäglichen Sinn *verloren* und einen neuen, im Sinne eines Ausdrucksmittels, *gewonnen* hat, zweitens aber darin, daß eine ursprünglich *variable* Folge von verschiedenen, zweckgerichteten Bewegungen zu einem einzigen, in seiner Form völlig erstarrtem Ablauf zusammengeschweißt ist. Die Erklärung für diesen höchst bemerkenswerten Effekt sehe ich in der *Entstehung einer neuen Erbkoordination*. Ein Beispiel dieses Vorganges ergibt das vergleichende Studium einer bestimmten Balzbewegung von Anatiden (Entenvögeln), des sog. „Hetzens“ (HEINROTH). Der weibliche Vogel droht dabei mit einer eigenartigen, nach hinten über die Schulter weg verlaufenden Kopfbewegung nach einem „Feinde“. Bei Casarcinen (Rostgansartigen) ist das Formmerkmal „über die Schulter weg“ durch zwei in ihrer Interaktion durchaus variable Richtungskomponenten bestimmt, das Weibchen steht mit der Brust zu seinem Männchen, auf das es eben zugelaufen ist und droht nach dem hinter ihm stehenden Feinde. Bei Anatinen ist dieselbe Bewegungskoordination zu einem einzigen Ablauf erstarrt, der auch dann innegehalten wird, wenn die Lagebeziehung von Männchen und „Feind“ nicht zur Hetzbewegung stimmen! Auch im Zickzacktanzen des Stichlings und in gewissen „Zeremonien“ der Gebietsabgrenzung bei Cichliden (*Etroplus Maculatus*, Ceylon-Buntbarsch) läßt sich das Entstehen einer neuen, in sich starren Instinktbewegung aufzeigen, die *neben* den noch funktionierenden plastischen Orientierungsreaktionen auftritt und mit diesen in deutliche Konkurrenz tritt.

Die aus einer Ritualisierung entstehende neue Instinktbewegung erhält auch ihre eigenen Mechanismen der räumlichen Einstellung. Diese sind stets so beschaffen, daß die reizaussendende Wirkung der betreffenden Ausdrucksbewegung in der für den Adressaten wirkungsvollsten Richtung orientiert wird.

Gibt es bei Tieren Strukturen und Bewegungsweisen, die ererbtes Gut der betreffenden Art sind und Ausdrucksfunktion im eingangs definierten Sinne entwickeln, aber nicht durch AAM, sondern durch erlernte Reaktionen beantwortet werden? Diese Frage ist heute merkwürdigerweise noch nicht eindeutig beantwortet. BAERENDS fand, daß junge *Cichlasoma Meeki* (Rotkehl-Buntbarsch), die mit ihren Eltern aufgezogen waren, auf das Farbverteilungsmerkmal „Rot unterseits“ selektiv ansprachen, während allein aufgezogene dies nicht taten, und schloß hieraus, daß dieses Merkmal von den Jungen erlernt worden sei. Hiergegen besteht der sehr gewichtige Einwand, daß bei sehr geringen gesundheitlichen Schädigungen (wie solche aus der Isolierung der Jungfische sehr wohl entstehen können) die Selektivität der AAM erfahrungsgemäß ganz gewaltig herabgesetzt werden kann. Eine andere Beobachtung, die ich selbst an jungen Graugänsen

-- p. 115, 2. Spalte --

machte, ist ebenfalls nicht beweisend für erlernte Reaktion auf Ausdruck.

Außerordentlich selten und nur bei den höchststehenden Tieren gibt es individuell erworbene oder einsichtige Bewegungsweisen, die Ausdrucksfunktion entwickeln. Hunde lernen es zwar, sich durch adressierte Bewegungsweisen ihrem Herrn verständlich zu machen, wenden diese aber so gut wie nie im Verkehr mit Artgenossen an. Ein Einzelfall, in dem ein Pudel einen ihn bedrohenden Boxer durch „Pfötchengeben“ zu beschwichtigen suchte, zeigt schon durch seine auffallende Lächerlichkeit die Seltenheit eines solchen Vorganges. Dagegen sah YERKES an Schimpansen, daß ein Affe die Hand des anderen zu einem Seilende führte, an dem dieser ziehen sollte, was auch richtig verstanden wurde. Bemerkenswert erscheint die Leistung von Kolkkraben, die sowohl bei HEINROTH wie bei mir selbst erlernte Menschenworte eindeutig als Lockrufe ihrem Herrn gegenüber anwandten.

Die Ergebnisse vergleichender Untersuchungen an tierischen Ausdrucksbewegungen besitzen auf zwei sehr verschiedenen Gebieten Anwendungswert. Erstens auf dem der *Systematik*. Da die Möglichkeit konvergenter Anpassung mit derselben Sicherheit ausgeschlossen werden kann wie in der *Sprachforschung*, erlaubt der phyletische Vergleich von Ausdrucksbewegungen oft historische Rückschlüsse von solcher Sicherheit, wie sie in der Morphologie kaum je erreichbar ist. Zweitens besitzt das Studium der Ausdrucksbewegungen einen besonderen Wert für die Beurteilung der Frage, wieweit *menschliches* Verhalten genetisch fixiertes Arteigentum sei. Besonders wo die Ausdrucksbewegung durch hochgradige Ritualisierung unabhängig geworden ist, pflegt sie sich im Verlauf der Phylogenese besonders konservativ zu verhalten. So hat die ursprüngliche Drohbewegung primitiver Cerviden (Hirsche), die mit erhobenem Kopf ihre Eckzähne zeigten, das Vorhandensein dieser Waffen um ganze geologische Epochen überdauert. Ähnliches gilt für manche Ausdrucksbewegungen des Menschen, die für uns heute die einzigen hochwichtigen Indikatoren für rudimentär gewordene Instinktbewegungen sind. Auf der rezeptorischen Seite kann das Studium der den Ausdrucksbewegungen korrelierten AAM bestimmte wahrnehmungspsychologische Effekte erklären. Das von manchen Entwicklungspsychologen, so von H. WERNER für eine „urtümliche Erlebnisform“ gehaltene „physiognomische“ oder „dynamische“ Erleben belebter und unbelebter Umweltobjekte kann mit Sicherheit auf das Ansprechen von AAM zurückgeführt werden, die eigentlich auf den Empfang menschlicher Ausdrucksbewegungen abgestimmt sind.

Literatur.

ARMSTRONG, E. A.: Bird Display. Cambridge University Press 1942. — The Nature and Function of Displacement Activities. Symposia of the Society for experimental Biology, No. IV. Physiological Mechanisms of Animal Behaviour, Cambridge 1949, S. 361—384. — BAERENDS, G. P.: Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris*. Tijdschr. Entomol. 84, 68 (1941). — Specialisation in Organs and Movements with a Releasing Function. Symposia of the Society for experimental Biology No. IV. Physiological Mechanisms in Animal Behaviour, Cambridge 1949, S. 337—360. — BAERENDS, G. P., and J. M. BAERENDS-VAN ROON: An Introduction to the ethology of Cichlid fish s. Behaviour-Suppl. 1950. — BÜHLER, C.: Das Seelenleben des Jugendlichen, 2. Aufl. Jena 1922. — BÜHLER, K.: Die geistige Entwicklung des Kindes. Jena 1922. — Craig, W.: Appetites and Aversions as Constituents of Instinct. Biol. Bull. 2, 91 (1918). —

-- p. 116, 1. Spalte --

DARWIN, C: Der Ausdruck der Gemütsbewegungen (Deutsche Übers.). Stuttgart 1874. — HEINROTH, O.: Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden. Verh. des V. internat. Ornith.-Kongr. 1910. — Über bestimmte Bewegungsweisen von Wirbeltieren. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1930, 333. — HEINROTH, O., u. M. HEINROTH: Die Vögel Mitteleuropas. Berlin 1924—1928. — HUXLEY, J. S.: The Courtship Habits of the Great Crested Grebe (*podiceps cristatus*); with an Addition to the Theory of Sexual Selection. Proc. zool. Soc. London 1940, 491. — KORDTLANDT, A.: Eine Übersicht der angeborenen Verhaltensweisen des mitteleuropäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis* SHAW u. NODDER), ihre Funktion, ontogenetische Entwicklung und phylogenetische Herkunft. Arch. néerld. Zool. 4, 401 (1940). — Wechselwirkung zwischen Instinkten, Arch. néerld. Zool. 4, 444 (1949). — LEINER, M.: ökologische Studien an *Gasterosteus aculeatus*. Z. Morph. u. ökol. Tiere 16, 360 (1929/30). — Fortsetzung der ökologischen Studien an *Gasterosteus aculeatus*. Morph. u. Ökol. Tiere 16, 499 (1930). — LORENZ, K.: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. f. Ornithol. 83, 319 (1935). — Vergleichende Bewegungsstudien an Antinen. J. f. Ornithol. 89, 194 (1941). (Sonderh. HEINROTH-Festschr.) — Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. 5, 235 (1943). — The Comparative Method in Studying Innate Behaviour Patterns. Symposia of the Society experimental Biology, No. IV. Physiological Mechanisms in Animal Behaviour, Cambridge 1949, S. 221—268. — LORENZ, K., u. N. TINBERGEN: Taxis und Instinktbeziehung in der Eirollhandlung der Graugans. Z. Tierpsychol. 2, 1 (1938). — MAKINK, G. F.: An attempt at an ethogram of the European avocet (*Recurvirostra avocetta* L.) with ethological and psychological remarks. Ardea 25, 1 (1936). — NOBLE, G. K., and B. CURTIS: Sexual Selection in Fish. Anat. Rec. 64, Suppl. I, 84, abstr. 126 (1935). — The Social Behaviour of the Jewel Fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill. Bull. Amer. Mus. nat.

-- p. 116, 2. Spalte --

Hist. 76, 1 (1939). — PELKWIJK, J. J., u. N. TINBERGEN: Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* (L.). Z. Tierpsychol. 1, 193 (1937). — PETERS, H.: Experimentelle Untersuchungen über die Brutpflege von *Haplochromis multicolor*, einem maulbrütenden Knochenfisch. Z. Tierpsychol. 1, 201 (1937). — SCHENKEL, P.: Ausdrucksstudien an Wölfen. Bull. animal Behaviour 1, 81 (1943). — SCHLEIDT, W. M.: Beiträge zur Biologie der Rötelmaus. (In Vorbereitung.) — SEITZ, A.: Die Paarbildung bei einigen Zichliden. I. Die Paarbildung bei *Astatotilapia strigigena* Peffer. Z. Tierpsychol. 4, 40 (1940). — Die Paarbildung bei einigen Zichliden II. Die Paarbildung bei *Hemichromis bimaculatus* Gill. Z. Tierpsychol. 5, 174 (1942). — Vergleichende Verhaltensstudien an Buntbarschen (Cichlidae). Z. Tierpsychol. 6, 202 (1948). — SELOUS, E.: Observations tending to throw light on the question of sexual selection in birds, including a day-to-day diary on the breeding habits of the ruff (*Machetes pugnax*). Zoologist, Ser. 4 10, 201, 285, 419 (1906). — THORPE, W. H.: The modern concept of instinctive behaviour. Bull. animal Behaviour 1948, No. 7. — TINBERGEN, N.: An objectivistic study on the innate behaviour of animals. Fol. Biotheoretica D 1 (1942). — Social releasers and the experimental method of their study. Wilson Bull. 60, No. 1 (1948). — Die Übersprungbewegung. Z. f. Tierpsychol. 4, 1 (1940). — TINBERGEN, N., u. D. KUENEN: Über die auslösenden und richtungsgebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. und *T. e. ericetorum* Turton). Z. Tierpsychol. 3, 37 (1939). — WHITMAN, C. O.: Animal Behaviour. Biol. lect. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 1898. — YERKES, R. M.: Chimpanzees. Yale u. London 1943.

Eingegangen am 26. Januar 1951.