

Konrad Lorenz 1952

Über tanzähnliche Bewegungsweisen bei Tieren

Studium Generale 5(1): 1-9.

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

Originale Seitenumbrüche und -zahlen sind eingefügt

## Über tanzähnliche Bewegungsweisen bei Tieren

-- p. 1, 1. Spalte --

Gewisse Bewegungsweisen höherer Tiere, insbesondere mancher Vögel und Knochenfische, erinnern so zwingend an menschliche Tänze, daß sie von sehr vielen Autoren ohne Bedenken als solche bezeichnet worden sind. Es erscheint der Mühe wert, einmal zu untersuchen, welche Analogien es nun eigentlich sind, die zwischen den in Rede stehenden tierischen Verhaltensweisen und dem Tanze des Menschen bestehen.

Alle Bewegungsweisen, die bei diesem Unterfangen in Frage kommen, sind sogenannte *Auslöser*, das heißt reizaussendende Ausdrucksbewegungen, denen auf der rezeptorischen Seite ein angeborener auslösender Mechanismus korreliert ist, der auf sie selektiv anspricht und ein sinnvolles Antwortverhalten des Artgenossen hervorruft. Auf der geordneten Zusammenarbeit dieser Reizsende- und Reizempfangsapparate beruht der weitaus größte Teil aller Koordination sozialen Verhaltens bei Tieren.

Auslöser gibt es auf allen Sinnesgebieten, aber alle die Bewegungsweisen mit auslösender Wirkung, die uns hier wegen ihrer Analogien zum menschlichen Tanze interessieren, funktionieren als *optische* Signale. Schon aus dieser Leistung allein lassen sich viele charakteristische Merkmale erklären, die an Tanz erinnern. Vor allem das auffallend Ornamentale in Form und Bewegung läßt sich so verstehen. Schon in der menschlichen Signaltechnik zwingen bestimmte Beschränkungen der Wahrnehmungsleistung dazu, nur sehr prägnante, einfache und damit unverwechselbare Formen und Bewegungen als Reizsender zu verwenden. Rhythmische Regelmäßigkeit und Symmetrie von Form und Bewegung sind generell unwahrscheinlich, d. h. sie kommen in der freien Natur nicht leicht durch Zufall zustande, und außerdem sind sie „leicht zu behalten“, weil sie sich der Gestaltwahrnehmung in besonderer Weise fügen. Das rezeptorische Korrelat der Auslöser, der angeborene auslösende Mechanismus aber ist in noch viel höherem Maße als das erworbene Wiedererkennen von Gestalten an Einfachheit und Prägnanz des Wahrgenommenen gebunden. Es ist experimentell

-- p. 1, 2. Spalte --

mit ziemlicher Sicherheit erwiesen, daß diese rezeptorischen Korrelate grundsätzlich *nur* auf höchst einfach und prägnant „gestaltete Reize“ selektiv anzusprechen vermögen. Es ist also eine gemeinsame Eigenschaft der Wahrnehmung, der menschlichen wie der tierischen, der angeborenen wie der erworbenen, die allen jenen Formen und Bewegungen gemeinsame Züge aufprägt, deren Funktion im Aussenden optischer Signale besteht.

Vergleicht man mit menschlichen Tänzen tierische Verhaltensweisen, wie etwa die Balz von Springspinnen, das Drohgehaben von Kampffischen oder Buntbarschen, die Gesellschaftsbalz vieler Entenarten oder selbst die Bettelbewegungen junger Sperlingsvögel oder Papageien, so ist die Übereinstimmung in vielen Punkten geradezu erstaunlich. Überall finden wir symmetrische Bewegungsfiguren in rhythmischer Wiederholung, überall höchste Regelmäßigkeit und Symmetrie auch in der Form und meist noch, zur weiteren Unterstützung der optischen Wirkung, bunte Farben in wohl ausgewogenem Kontrast.

Eine weitere wirkliche, weit tiefer in den physiologischen Grundlagen des Verhaltens begründete Gemeinsamkeit zwischen den beschriebenen tierischen Ausdrucksformen und dem Tanze des Menschen liegt in bestimmten Fällen darin, daß auch dem letzteren noch viel echt instinktmäßiges Verhalten innewohnt. Die Selbstdarstellung, die im Imponier-, Droh- und Balzverhalten vieler höherer Tiere eine so große Rolle spielt, ist zweifellos auch in allen tänzerischen Darbietungen des Menschen — und keineswegs nur des „primitiven“ — als ein integrierender Bestandteil vorhanden. Die Bewegungsweisen, die man als „Tänze“ der Tiere bezeichnet hat, gehören ja durchweg einer dieser drei Funktionen an. Wir wollen deshalb auf Imponiergehaben, Drohen und Balz etwas näher eingehen.

Als Imponiergehaben bezeichnen wir mit *O. Heinroth* eine Ausdrucksform, die in erster Linie männlichen Tieren eigen ist und die je nach dem Geschlecht und dem physiologischen Zustande des Adressaten

-- p. 2, 1. Spalte --

eine gänzlich verschiedene auslösende Wirkung entfaltet. Ein ebenbürtiges oder stärkeres Männchen antwortet mit Gegenimponieren, das schließlich zum Kampfe führt, ein schwächeres Männchen oder ein nicht-paarungsgestimmtes Weibchen mit Flucht oder mit angriffshemmenden Demutgebärden, ein paarungswilliges Weibchen aber mit Ausdrucksbewegungen, die ihrerseits Auslöser sind und das Imponiergehaben des Männchens in Balz überführen. Dieser „Schaltmechanismus“ des gegenseitigen Sichernehmens der Geschlechter ist mit sehr geringen Varianten bei Tieren der verschiedensten Stämme verwirklicht, so bei manchen Kopffüßern (*Sepia officinalis* nach *L. Tinbergen*), bei Spinnen (*Salticidae* nach *J. Crane*), bei Knochenfischen (*Cichliden* nach *A. Seitz, G. P. Baehrens*), bei Reptilien (*Lacerta agilis* und *viridis* nach *G. Kitzler*) und bei sehr vielen Vögeln (Rabenvögel nach *K. Lorenz*).

Das Imponiergehaben bedeutet eine aktualgenetisch undifferenzierte Selbstdarstellung, bei der noch nicht feststeht, ob sie im Kampf oder im Balzverhalten ihre Fortsetzung finden wird. Das psychologische Korrelat echten Imponiergehabens findet sich beim Menschen ganz sicher als jene Stimmung eines erhöhten Selbstgefühls, das für alles Prahlen und Angeben so kennzeichnend ist. Wenn überhaupt noch Zweifel bestehen könnten, daß die psychologische und physiologische Voraussetzung des Imponiergehabens gleichzeitig auch die Voraussetzung für jeden ursprünglichen, das heißt, aus der inneren Stimmung heraus und nicht um des Erwerbs willen ausgeführten Tanz ist, so genügt die Beobachtung des Tanzes der Schimpansen, um diesen Zweifel zu zerstreuen. Ich lasse auch bei diesem Gebrauch des Wortes die Anführungszeichen getrost weg. *Wolfgang Köhler, Yerkes* u. a. haben sehr anschauliche Schilderungen des Schimpansentanzes gegeben, der ganz offensichtlich unter den Begriff des echten Imponiergehabens fällt, gleichzeitig aber geradezu erschütternde Züge mit dem menschlichen Tanz gemeinsam hat. Nicht nur daß sich die Schimpansen zum Tanze schmücken, indem sie sich Decken und bunte Lappen umhängen, sondern sie können sogar durch Darreichung solcher zum Tanzen angeregt werden. Dazu kommt noch ein ausgesprochener, oft recht komplizierter Rhythmus und häufig sogar eine symmetrische Form der Bewegung, zum Beispiel die eines regelrechten Rundtanzes. Ich sah im New-Yorker Zoologischen Garten ein junges Schimpansenmännchen, das bei einem solchen Rundtanz, den es mit zwei Artgenossen aufführte, in regelmäßiger Folge an einer Tür aus Eisenblech vorübertanzte und bei dieser Gelegenheit das taktmäßige Stampfen der Füße auf den Holzboden durch einen völlig

-- p. 2, 2. Spalte --

taktgerechten Paukenschlag belebte, den es durch einen Tritt gegen die widerhallende Blechtür hervorbrachte. Da diese aus dem Imponiergehabe geborenen Tanzbewegungen in ihrer speziellen Form durchaus nicht instinktmäßig festgelegt sind, sondern der Selbstdressur und zum Teil sogar der freien Erfindung dieses Affen entsprangen, sehe ich in diesem Fall überhaupt nur graduelle Unterschiede zu spontanen Tänzen des Menschen, etwa dem von *Bernatzik* beschriebenen Fall, in dem ein balinesischer Bauer, der eben das traditionelle Ochsenschlittenrennen gewonnen hatte, im Hochgefühl seines Triumphes den Tandaktanz seiner Heimat zu tanzen begann. Wenn auch die spezielle Bewegungsform der meisten sogenannten Tänze von Tieren nicht wie bei Schimpanse und Mensch erlernt, sondern in instinktmäßigen Koordinationsweisen festgelegt sind, so ist doch die überall gleichermaßen zugrunde liegende Stimmung zweifellos die des Imponiergehaves. Die Abhängigkeit von der Stimmung, die Hingebung des Tänzers an das, was sein Tanz ausdrücken soll, das Aufgehen im Emotionalen, das bis zu tranceähnlichen Zuständen führen kann, ist sicherlich das eigentliche *Tertium comparationis*, das den unvoreingenommenen Beschauer am Imponier-, Droh- und Balzverhalten der Tiere auffällt und an den menschlichen Tanz erinnert. Man denke etwa an das bekannte Beispiel des Auerhahns, der während bestimmter Phasen seines Balz-, „Tanzes“ buchstäblich blind und taub für äußere Reize ist.

Züge echten Imponiergehaves finden sich bei menschlichen Tänzen auch in den Bewegungsweisen selbst, sowie auch in der sozialen Gesamtsituation des Tanzes. Die Spannung der gesamten Muskulatur, die prahlerische Verschwendung von Muskelenergie, die Neigung zu rhythmischen Wiederholungen sind Merkmale, die auch den erlernten Tanzbewegungen des Menschen mit den instinktmäßigen der Tiere gemein sind. Auch die soziale Beziehung zwischen den Darbietenden und dem Publikum, die dynamische Gerichtetheit des Ausdrucks an einen Adressaten der Darbietung sind auch beim Menschen durchaus instinktmäßig. Der urtümliche Tänzer tanzt jemandem vor, oder noch besser, er „tanzt jemanden an“, genau wie ein Tier einen Artgenossen animponiert oder anbalzt. Der besondere Reiz des Tanzes der Indonesier liegt meines Erachtens gerade darin, daß bei ihm diese uralten, instinktmäßigen Elemente so klar ausgeprägt sind.

Analoges, wie eben für das Imponiergehabe als Element menschlicher wie tierischer Tänze aufgezeigt wurde, gilt wahrscheinlich auch für Drohgehabe. Bei gewissen Kriegstänzen schwingt zweifellos eine echt instinktmäßige und spezifische Stimmung des

-- p. 3, 1. Spalte --

Kampfverhaltens mit. Ich habe einen Film *Martin Johnsons* in eindrucksvoller Erinnerung, der zeigt, wie sich die Krieger der Massaineger durch einen bestimmten Kriegstanz in die notwendige Stimmung furchtloser Wut hineinsteigern, ehe sie den Löwen angreifen, den sie in einer höchst gefährvollen Weise zu Fuß und nur mit Speer und Schild bewaffnet erlegen. Bei vielen anderen urtümlichen Kriegstänzen der sogenannten primitiven Völker mögen ähnliche Umstände obwalten.

Bei den Instinktbewegungen des Imponierens, Drohens und Balzens spielen fast immer morphologische Struktur- und Farbmerkmale eine Rolle, durch die eine optische Wirkung der Bewegungsweise verstärkt wird. Meist sind diese körperlichen Differenzierungen so angeordnet, daß sie bei den gewöhnlichen Stellungen des Tieres ziemlich verborgen bleiben, bei der betreffenden Ausdrucksbewegung aber stark in Erscheinung treten und das Aussehen des Tieres oft bis zur Unkenntlichkeit verändern. Man kann dann gut verstehen, daß das Tier in diesem Zustande bei jedem Artgenossen eine völlig andere Reaktionsweise auszulösen vermag als gewöhnlich. Diese frappanten Veränderungen des Erscheinungsbildes ergeben eine erstaunliche Analogie zu verschiedenen Maskierungen menschlicher Tänze. Der Tanzschmuck mancher „Primitiver“ erinnert sogar in den Einzelheiten der Ornamente an die Farb- und Formmerkmale, die bei Tieren Imponier-, Droh- und Balzverhalten optisch unterstützen. Eine Analogie liegt ferner auch darin, daß es bei Tieren wie bei Menschen in erster Linie das männliche Geschlecht ist, das sich zu diesem Behufe mit bunten Federn, ragendem Kopfputz und dgl. schmückt. Man könnte auch hinzufügen, daß der Mensch ja sehr häufig sich die Imponierorgane von vielen Tieren unmittelbar zu eigen macht, indem er sich zum Beispiel mit Straußenfedern u. ä. ausstaffiert.

Ein paar konkrete Beispiele mögen den Vorgang einer solchen „Maskierung“ bei Tieren anschaulich machen. Ein Männchen des Kampffisches (*Betta splendens* Regan) ist in asexueller Stimmung ein denkbar unscheinbares, bräunliches Fischchen, dessen Flossen im zusammengelegten Zustande nichts von ihrer ornamentalen Form verraten. Gerät das Tier jedoch in Imponierstimmung, so erglüht es innerhalb weniger Sekunden in unwahrscheinlich tiefen und leuchtenden Farben, die Flossen entfalten sich plötzlich zu gewaltigen Fächern, die vorher unsichtbare, tiefschwarze Kiemenhaut tritt aus der Kiemenspalte hervor und umgibt den Kopf in einer gewaltigen Halskrause. Wo eben noch ein unauffälliges Fischchen schwamm, steht erzitternd und in allen Farben erstrahlend ein ornamentales kleines Gebilde im

-- p. 3, 2. Spalte --

Wasser, neben dem eine Orchideenblüte matt und farblos erscheint. Eine noch erstaunlichere Verwandlung erfährt die männliche Trappe, *Otis tarda* L., bei ihrer Balz. Dadurch, daß der Schwanz mit den weißen Unterschwanzdecken zu oberst auf den Rücken gelegt wird und andere Gefiederteile, vor allem die Deckfedern der Armschwingen, gestäubt und geradezu „umgekrempt“ werden, so daß ihre weiße Unterseite nach außen kommt, wird der eben noch schutzfarbige braungraue Vogel binnen weniger Sekunden zu einer riesigen schneeweißen Kugel. Von ferne sieht es aus, als wäre plötzlich ein Busch weiß erblüht. Eine der merkwürdigsten Verwandlungen dieser Art leistet sich auch der Hahn der sogenannten Satyrhühner der Gattung *Tragopan*. Bei einer Art, die jahrelang im Zoo in Wien-Schönbrunn lebte, deren Artnamen mir leider nicht gegenwärtig ist, besitzt das Männchen, dessen Gefieder in herrlichstem Dunkelrot erstrahlt, an seiner Brust dicht an der oberen Thoraxöffnung einen leuchtend ultramarinblau gefärbten Hautsack. Normalerweise liegt dieser unsichtbar zwischen den Federn beider Brustseiten verborgen, bei der Balz aber richtet sich der Vogel hoch auf und bläst diesen Sack auf, so daß er als blaue Kugel aus dem Rot des Brustgefieders hervortritt. Dabei erheben sich auf dem Kopfe noch zwei schwarze Federohren. Von vorn gesehen — der Hahn wendet bei der Balz die Vorderseite der Henne zu — erscheint nun eine ultramarinblaue Scheibe konzentrisch in einer purpurroten, gekrönt von zwei V-förmig aufstrebenden schwarzen Hörnern: wohl eine der „tollsten Maskierungen“, die es im Tierreiche gibt. Allerdings ließen sich noch viele ähnliche Beispiele anführen.

Erinnern die eben beschriebenen, von morphologischen Merkmalen unterstützten Ausdrucksbewegungen an die Maskentänze gewisser Völker, so besitzt das entsprechende Verhalten solcher Tiere, die eines derartigen „Schmucks“ ermangeln, eine anders geartete Analogie zu menschlichen Tänzen. Diese Tiere müssen bei jeder Form der Selbstdarstellung etwas „aus sich zu machen wissen“, ohne daß ihnen besondere Organe zu diesem Behufe zur Verfügung stehen. In derselben Lage befindet sich der Mensch für gewöhnlich ja ebenfalls, und aus dieser Tatsache ergeben sich Parallelen in der speziellen Form des Imponiergehabens, die unter Umständen auf uns komisch wirken, so sehr erinnern die Mittel, mit denen ein junger Graugansert, ein Dohlenmännchen oder ein Hengst zu imponieren sucht, an gewisse allzu menschliche Verhaltensweisen. Man würde es kaum für möglich halten, wieviel ein solches Tier, obwohl allen Schmuckes bar, aus sich zu machen vermag, nur indem es alle gewöhnlichen Bewegungen

-- p. 4, 1. Spalte --

mit besonderem Kraftaufwand ausführt und ihnen durch kaum angedeutete „tänzerische“ Durchformung einen besonderen Schwung verleiht. Der Graugansert verlängert „majestätisch“ seine Schrittlänge, trägt seinen Hals in einem schwanenartigen, kühn geschwungenen Bogen und vergrößert die Konturen seines Körpers — von der Seite gesehen — durch Anheben der Ellenbogen, eine Stellung, die er wiederum mit den Schwänen gemeinsam hat. Aus der beschriebenen Stellung heraus führt der Graugansert auch die Ausdrucksbewegung der Paarungsaufforderung durch. An sich besteht diese nur aus einem wiederholten Eintauchen des Halses, aber der Rhythmus und die runde, schwungvolle Linie der Bewegung bietet zusammen mit den schon beschriebenen Eigenheiten der Körperstellung ein höchst wirkungsvolles Bild. Zu den am stärksten an menschlichen Tanz gemahnenden tierischen Verhaltensweisen gehört auch das Imponiergehabe des Hengstes. Bei seinem Imponiertrab, der sogenannten „Piaffe“ der spanischen Reitschule, tut der Hengst eigentlich nichts anderes, als daß er durch Muskelspannung, Einbiegen des Halses und überbetontes, „tänzelndes“ Hochheben der Hufe seine eigene Kraft zur Schau stellt. Aber die Art, wie er dies tut, ergibt eine Bewegungsgestalt von so vollendeter Schönheit, daß das Auge des ästhetisch empfindsamen Beschauers sich kaum von ihr loszureißen vermag. So nimmt es auch nicht wunder, daß das Entzücken an dieser und anderen Bewegungsweisen des Pferdes zur Entstehung einer durchaus selbständigen und im buchstäblichen Sinne des Wortes königlichen Kunstgattung geführt hat: die „Hohe Schule“ ist ihrem innersten Wesen nach dem Tanze verwandt.

Vielleicht die interessanteste Analogie zwischen bestimmten Ausdrucksformen höherer Tiere und dem menschlichen Tanze aber liegt in einem Vorgang, den wir mit *Julian Huxley* als *Ritualisierung* bezeichnen. Diesen Terminus prägte *Huxley* in einer schon 1914 erschienenen Arbeit. *Edmund Selous* nannte dieselbe Erscheinung „Formalisation“, *Oskar Heinroth*, ein gewiß nicht zu falscher Vermenschlichung tierischen Verhaltens neigender Beobachter, sprach rundweg von „Zeremonien“. Keiner der drei genannten Naturforscher gibt eine Erklärung, welche Vergleichspunkte zu menschlichen Riten und Zeremonien ihn zu der Wahl seines Ausdrucks veranlaßten. Meines Erachtens liegen diese Analogien in der Entstehungsweise dieser Verhaltensweisen (über die wir merkwürdigerweise mehr wissen als über diejenige irgendwelcher anderer Instinktbewegungen), und zwar vor allem in drei Punkten: Erstens darin, daß eine ursprünglich mechanisch wirksame Verhaltensweise durch einen höchst merkwürdigen

-- p. 4, 2. Spalte --

Funktionswechsel die neue Bedeutung eines Ausdrucksmittels erhält, zweitens darin, daß eine recht veränderliche Folge von mehreren, in ziemlich loser Verbindung miteinander stehenden Bewegungsweisen durch Entstehung einer neuen Erbkoordination zu einer einzigen, in sich invarianten Instinktbewegung zusammenschweißt wird. Der dritte Vergleichspunkt aber liegt in der Art und Weise, wie die neue Instinktbewegung gegenüber dem ursprünglichen Bewegungsablauf verändert ist. Wie beim menschlichen Tanze und wie überhaupt bei allen menschlichen schauspielerischen Darbietungen, sind nämlich die *optisch* wirksamen Anteile der ausgeführten Bewegungen überbetont und — oft bis zur Unkenntlichkeit des nicht-rituellen Vorbildes — ins Ornamentale differenziert und übersteigert. Wir pflegen diese Erscheinung kurz als „mimische Übertreibung“ einer Bewegungsweise zu bezeichnen.

Nicht in allen Fällen sind diese Vergleichspunkte alle drei an einer einzigen ritualisierten Ausdrucksbewegung gegeben. Im einfachsten Falle kann eine solche aus einer einzigen Instinktbewegung durch mimische Übertreibung entstehen. Die Ritualisierung und mimische Übertreibung der einfachen und gewöhnlichen Bewegung des Vorwärtsschwimmens hat bei manchen Fischen, so bei den Cichliden, zu höchst differenzierten Zeremonien geführt, deren Bedeutung im Anlocken, Warnen und merkwürdigerweise im „Zu-Bette-Bringen“ der Jungen liegt. Häufiger aber, und besonders bei den komplexen, uns hier interessierenden, tanzartigen Zeremonien, betrifft die Ritualisierung einen ganzen Komplex angeborener Bewegungsweisen, an dessen ursprünglichem Aufbau auch Orientierungsreaktionen, angeborene auslösende Mechanismen beteiligt sein können. Außerdem spielen häufig jene neurophysiologischen „Nebenprodukte“ der Instinktbewegung, die Intensionsbewegung und die Übersprungbewegung, eine wesentliche Rolle.

Für einen solchen Ritualisierungsvorgang zwei Beispiele aus dem Verhalten von Fischen: Wenn sich zwei revierverteidigende Männchen an der Grenze ihrer Territorien treffen, so gibt es regelmäßig eine Auseinandersetzung, die auch bei einander recht fernstehenden Formen ähnlich aussieht, da sie aus gleichen Komponenten zusammengesetzt ist. Die Tiere bedrohen sich frontal, Maul gegen Maul, wenn der eine vorstößt, so schwimmt der andere rückwärts, erlangt aber sofort größeren Mut in dem Maße, in dem er sich dabei auf das ihm eigene Gelände zurückzieht, so daß er nun seinerseits vorstößt und den anderen zum Rückzug zwingt. Bei vielen Cichlidenarten ist dieses Hin und Her, Vor und Zurück ganz unregelmäßig, man sieht ganz unmittelbar, wie die einzelnen Impulse in unregelmäßiger

-- p. 5, 1. Spalte --

Reihenfolge aufquellen und in welcher Weise die beiden Gegner einander beeinflussen. Bei der Art *Etroplus maculatus* jedoch ist das Pendeln der beiden feindlichen Nachbarn zu einer völlig rhythmischen Bewegung geworden, die unter Umständen von einem der beiden fortgesetzt wird, wenn der andere bereits den Rückzug angetreten hat, so daß die ursprüngliche Motivation für die rückwärts schwingende Phase der Pendelbewegung völlig fortgefallen ist. Das Pendeln an sich ist zu einer in sich starren, selbständigen Instinktbewegung geworden, zu einer Ausdrucksbewegung, die besagt: „Hier ist die Grenze.“ Sind bei *Etroplus* kleine Intentionbewegungen des Vor- und Rückwärtsschwimmens, die durch Ritualisierung zu einer Zeremonie wurden, so ist es beim Stichling eine *Übersprungbewegung* (N. Tinbergen, 1940), die einer solchen Entwicklung unterlag. In dem Konflikt zwischen Angriffs- und Rückzugsintentionen, die bei Cichliden alternieren und bei *Etroplus* zum „Pendeln“ ritualisiert sind, tritt beim Stichling als Übersprungbewegung die Instinktbewegung des Nestgrabens auf. Der mit dem Kopf nach unten stehende Fisch beginnt die Schnauze in den Sand zu stoßen und gräbt, bei höherer Intensität der in Konflikt stehenden Intentionen, auch tatsächlich eine Grube, wie beim wirklichen Nestbau. Die Bewegungsweise unterscheidet sich aber doch vom gewöhnlichen Nestgraben: Der Fisch steht nämlich dabei quer zum Gegner, als dem „Adressaten“ der Ausdrucksbewegung orientiert, so daß diesem die rotgefärbte Seitenfläche des Rumpfes präsentiert wird; die rote Farbe aber wirkt nachweislich einschüchternd auf den anderen Stichling. Überdies richtet der an der Gebietsgrenze drohende Stichlingsmann noch den Bauchstachel auf, wiederum in räumlicher Beziehung zum Adressaten, nämlich stets auf der diesem zugewandten Seite. Auch die optisch wirksamen Komponenten der Bewegung, vor allem das stoßende Auf und Ab, sind merklich „mimisch übertrieben“. In analoger Weise, wie bei *Etroplus* der Widerstreit antagonistischer Vor- und Rückwärtsintentionen zu einer Ausdrucksbewegung wurde, ist dies auch bei der Übersprungbewegung des Stichlings der Fall, nur daß hier die Ritualisierung, d. h. die Überlagerung des ursprünglichen komplexen Verhaltens, durch die neue Instinktbewegung offensichtlich nicht so weit geht. Wir kennen heute schon eine ganze Anzahl derartiger Ritualisationen, zum Teil in sehr überzeugenden Differenzierungsreihen, über die ich in anderen Arbeiten berichtet habe und auf die ich hier verweisen darf (Naturwissenschaften 1950, Vogelwarte 1950 sowie Zeitschrift für Tierpsychologie, in Vorbereitung).

-- p. 5, 2. Spalte --

Hier jedoch seien noch einige besondere Fälle von ritualisiertem Kampfverhalten beschrieben, bei denen die zu diskutierenden Analogien zu ritualisierten Tänzen mit symbolischer Bedeutung besonders augenfällig sind. Die Männchen der Mandarinente, *Aix galericulata* L., verfügen über ein wunderbar eindrucksvolles Balzspiel, dessen phyletische Homologie zu den Instinktbewegungen des Kämpfens bei naheverwandten Arten außer Zweifel steht. Die ungemein bunten und durch die üppige Ausbildung des Gefieders, besonders an Kopf und Flügeln, geradezu märchenhaft ornamental wirkenden Vögel versammeln sich in größerer Auswahl auf einer Wasserfläche, und nach einigen einleitenden Ausdrucksbewegungen, die phyletisch zu denen der Balz gehören und denjenigen vieler Schwimmenten (*Anatinae*) homolog sind, vollführen sie plötzlich einen höchst merkwürdigen Tanz, der in gleicher Form und Bedeutung keiner anderen Entenart zukommt. Je zwei der balzenden Erpel, bei genügender Teilnehmerzahl stets mehrere Paare gleichzeitig, schießen dicht neben- und genau parallel zueinander über die Wasserfläche dahin, halten ebenso plötzlich, wie sie losgeschwommen sind, wieder an und entfalten ihren bunten Gefiederschmuck aufs äußerste, um im nächsten Augenblick wieder loszusausen. Auch während dieses „Paarschwimmens“ trachten die Erpel, mit den übrigen Teilnehmern des sozialen Balzspieles in engstem räumlichen Kontakt zu bleiben. Sowie zwei paarschwimmende Erpel aus der dichtgedrängten Schar der Genossen hinausgeraten, biegen sie in scharfer Kurve um und schießen in das Zentrum der Versammlung zurück, so daß die verschiedenen Erpelpaare in verwirrend geschlungenen, immer aber elegant gerundeten Kurven durch- und umeinanderkreisen, sehr ähnlich, wie auch Taumelkäferchen dies tun, nur eben paarweise. Wenn man nur die Balz der Schwimmenten kennen würde, bei der sämtliche Bewegungsweisen durch die Ritualisierung bestimmter Intentions- und Übersprungbewegungen entstanden sind, die mit Kampf nichts zu tun haben, so würde man den Ursprung dieser prächtigen Zeremonie nie vermuten. Es wird aber eindeutig klar, wenn man das Kampfverhalten der Brautente, *Lampronessa sponsa* L., kennt, die der Mandarinente aufs nächste verwandt ist und mit ihr eine selbständige, zwischen Anatinen und Cairininen stehende Gruppe bildet. Bei der Brautente fehlt, im Gegensatz zur Mandarinente, eine Gesellschaftsbalz der Erpel völlig. An ihrer Stelle spielt beim Wettbewerb um das Erringen eines Weibchens der wirkliche Kampf der Erpel die Hauptrolle und ist dementsprechend häufig und heftig. Seine besondere Form aber ähnelt in bedeutungsvoller Weise dem

-- p. 6, 1. Spalte --

oben beschriebenen „Paarschwimmen“ der Mandarinerpel. Die kämpfenden Brauterpel schwimmen nämlich in ruckweisem, raschestem Dahinschießen nebeneinander her und schlagen dabei mit den Flügelbugen aufeinander los. Der mechanische Sinn dieser Kampfstechnik liegt darin, daß jeder der beiden Gegner versucht, den anderen im Schwimmen so zu überholen, daß der Schlag des Flügelbuges ihn nunmehr möglichst weit vorn, womöglich auf den Kopf trifft. Das dem Kampfe vorangehende und ebenso das beim ruckartigen Anhalten in den Kampfpausen gezeigte Droh-Imponieren gleicht völlig dem der Mandarinerpel, ebenso die Körperhaltung beim Nebeneinanderschwimmen. Der Unterschied liegt erstens darin, daß die Brauterpel nebeneinander her *geradeaus* schwimmen, während die Mandarinerpel in wilden Arabesken um das Zentrum der Gemeinschaftsbalz herumkurven, zweitens aber darin, daß bei letzteren die eigentlichen Kampfbewegungen, die Schläge mit dem Flügelbug, fortgefallen sind. An der Homologie beider Bewegungen aber kann niemand zweifeln, der sie selbst gesehen hat.

Ein Zurücktreten des Kampfes zwischen den rivalisierenden Männchen bzw. seine Umwandlung in eine Balzzeremonie mit der Bedeutung des Werbens steht offenbar in einer funktionellen Korrelation mit einer maximalen Ausbildung des männlichen Prachtkleides, wenigstens findet sich diese Verbindung merkwürdig häufig und übereinstimmend bei Vögeln und Knochenfischen: Sowohl unter den Anatiden wie unter den Cichliden, den beiden mir am besten bekannten Gruppen beider Klassen, haben gerade die Arten mit dem größten Sexualdimorphismus und der höchsten Differenzierung des männlichen Prachtkleides diese Form der Paarbildung. Die Wahl des Gatten liegt hier ausschließlich beim Weibchen, gegen dessen Entscheidung es für die nicht gewählten Männer keinen „Rekurs“ gibt. Besonders ausgesprochen ist dies nach den genauen Untersuchungen von *Edmund Selous* auch beim Kampfläufer, *Philomachus pugnax* L. Bei diesem Vogel, der somit seinen Speziesnamen völlig zu Unrecht trägt, ist der Kampf der Männchen, genau wie bei der Mandarinente, zur reinen Symbolhandlung ritualisiert. Auch bei *Philomachus* prunken die Männchen in einem auffallenden Prachtkleid, besonders die Federn des Halses, die bei den ritualisierten Scheinkämpfen gestäubt werden, sind stark verlängert und auffallend gefärbt, und zwar individuell sehr verschieden, was bei einem undomestizierten Tier außerordentlich selten ist. Die Männchen sind außerdem sehr viel größer als die Weibchen. Sie versammeln sich zu vielen auf bestimmten Balzplätzen („Leks“) und führen hier ganz merkwürdige Kampftänze aus, deren ritueller

-- p. 6, 2. Spalte --

Charakter schon allein aus dem rhythmischen Vor- und Zurückprellen der Partner ersichtlich ist. Genau wie bei den früher geschilderten Enten sehen die Weibchen dem Treiben der Männchen höchst aufmerksam zu und treffen ihre Wahl nach ganz bestimmten Gesichtspunkten: *Selous* fand, daß aus einer größeren Anzahl von männlichen Kampffläufern, die gemeinsam ihre Kampfspiele aufführten, mit größter Regelmäßigkeit gerade jene drei oder vier Vögel von den Weibchen zur Paarung aufgefordert wurden, die auch dem Beobachter selbst als die schönsten und am auffälligsten gefärbten erschienen. Wenn das Weibchen zum Balzplatz hinfliegt, um seine Wahl kundzutun, so legen sich sämtliche Männer, wie in Demut sterbend, flach auf den Bauch. Die Kampffläuerin geht nun von einem zum anderen, bis sie den auffindet, auf den beim Kampfspiele ihre Wahl gefallen war. Vor ihm kauert sie sich nieder, worauf er sich vom Boden erhebt und sie begattet, während sämtliche Rivalen wie vorher platt liegenbleiben. Auch bei den Entenarten, die eine Gesellschaftsbalz der Männchen haben, liegt die Wahl des Gatten beim Weibchen, nur daß bei diesen ehigen Vögeln die Begattung nicht unmittelbar auf die Gattenwahl folgt, sondern meist erst die „Verlobung“, die bei den meisten Entenarten der nördlichen Halbkugel im Herbst stattfindet, rund ein halbes Jahr vor der Begattung.

Zeremonien, die durch eine Ritualisierung der eben beschriebenen Art zustande kommen, erreichen häufig einen sehr hohen Grad der Differenzierung und entfernten sich damit häufig so weit von der Verhaltensweise, deren „Symbol“ sie darstellen, daß man die phyletischen Zusammenhänge nur dort nachweisen kann, wo Zwischenstufen und Übergänge bei mehreren verwandten Arten eine Differenzierungsreihe bieten. Da es eine rein *intra-spezifische* Selektion, im Falle von Mandarinente und Kampffläuer eine geschlechtliche Zuchtwahl im engsten Darwinschen Sinne ist, welche die Differenzierung von Form- und Bewegungsmerkmalen „in die Höhe treibt“, so kommt es dabei häufig zu extremen, ja bizarren Bildungen, die manchmal mit den Anforderungen der außerartlichen Umwelt in Widerspruch geraten und in dieser Hinsicht einen negativen Selektionswert entfalten können, wie etwa die Armschwinge des Argusfasans, die im Dienste der Balzzeremonie so verlängert wurden, daß der erwachsene Hahn dieser Art kaum mehr fliegen kann. Auslösende Strukturen und Bewegungen gehen in ihrer stammesgeschichtlichen Ausbildung gerade deshalb höchst merkwürdige Wege, weil ihre spezielle Form ja nur durch die historisch gewordene „Konvention“ zwischen Reizsende- und Reizempfangsapparat bestimmt

-- p. 7, 1. Spalte --

ist. In eben dieser, aus der Konvention zwischen dem Darbietenden und dem „Adressaten“ geborenen, sich unbegrenzt steigernden Bizarrerie der ritualisierten Bewegungsweisen liegt eine sehr weitgehende Analogie zwischen den besprochenen Ausdrucksbewegungen mancher höherer Tiere und gewissen rituellen Tänzen des Menschen. Beiden kann man bis zu einem gewissen Grade ansehen, daß sie durch eine „konventionalisierende“ Veränderung einer ursprünglich andersartigen Bewegungsfolge entstanden sind. Daß diese Veränderung von Form und Bedeutung der Bewegung beim menschlichen Tanz rein traditionsmäßig und historisch, bei der Ausdrucksbewegung des Tieres aber stammesgeschichtlich vor sich gegangen ist, tritt äußerlich nicht in Erscheinung.

Eine ganz besondere Form ritualisierten Instinktverhaltens, das gewissermaßen in der Mitte zwischen mechanisch wirksamen Bewegungsweisen und Ausdrucksbewegungen steht, bilden die sogenannten *Kommentkämpfe*. Das Merkwürdige an ihnen ist, daß hier bestimmte Instinktbewegungen ohne Funktionswechsel eine oft sehr weitgehende Ritualisierung erfahren. Es gibt eine Anzahl von höheren Wirbeltieren, Knochenfische, Reptilien und Säugetiere, bei denen der ernste Kampf zwischen zwei Männchen, der Kampf also, von dessen Ausgang es abhängt, wer das Territorium oder das Weibchen oder beides zusammen erringt, nach ganz bestimmten „Spielregeln“ ausgetragen wird, die es verhindern, daß einem der beiden Kämpfer ein ernster Schaden zugefügt wird. Vergleicht man das Kampfverhalten verschiedener, zur gleichen Verwandtschaftsgruppe gehöriger Formen, von denen die einen „Beschädigungskämpfe“, die anderen aber Kommentkämpfe haben, so ergibt sich eindeutig, daß die ersteren das primitivere Verhalten darstellen. Auch ontogenetisch geht der Kommentkampf durch schrittweise Veränderung im Sinne einer Ritualisierung aus Beschädigungskämpfen hervor. Schon bei Arten mit völlig unritualisierten Beschädigungskämpfen, in denen jeder Partner in hemmungsloser Weise den anderen so sehr verletzt, wie er nur immer kann, führt unter Umständen das Drohgehaben zu einer weniger blutigen Entscheidung der Frage, wer der Stärkere sei. So kommt es bei dem maulbrütenden Buntbarsch *Astatotilapia*, bei Mauereidechsen und vielen Säugetieren durchaus häufig vor, daß einer der Rivalen vor dem Drohen des deutlich überlegenen Gegners weicht. Bei manchen anderen Buntbarschen (*Cichlidae*) folgt nun auf das Drohimponieren, zwischen dieses und den eigentlichen Beschädigungskampf eingeschaltet, eine ritualisierte Kampfhandlung, bei der die Kräfte der Kämpfer in wirksamerer Weise gemessen werden, ohne daß zunächst

-- p. 7, 2. Spalte --

noch ernstere Körperbeschädigungen erfolgen. Fast alle Cichliden mit primitivem Beschädigungskampf kämpfen gelegentlich zwischen den gegen die Flanke des Gegners gezielten Rammstößen auch Maul gegen Maul. Aus dieser Kampfbewegung hat sich nun bei sehr vielen unter ihnen eine „kommentmäßige“ Kampfbewegung ritualisiert, bei der die Gegner sich gegenseitig an Ober- bzw. Unterkiefer packen und dann, je nach Arten verschieden, entweder mit Macht gegeneinander zu drücken oder zu ziehen. Beim Juwelenfisch (*Hemichromis bimaculatus* Gill.) dauert ein solches Maulzerren immer nur eine ziemlich konstante, kurze Zeitspanne. Ist diese vergangen und hat keiner der Partner aufgegeben, so folgt ein gewöhnlicher Beschädigungskampf. Sehr häufig aber gibt eben der Fisch, der auch nur wenig schwächer ist als der andere, nach der beschriebenen Kraftprobe auf und flieht, ohne daß es zum „ernsten“ Beschädigungskampf gekommen ist. Die Funktion des Maulzerrens ähnelt also der des Drohgebens, es übernimmt, mit diesem zusammen, einen größeren Anteil an der Entscheidung der Auseinandersetzung, als dies bei rein beschädigungskämpfenden Formen der Fall ist. Es gibt jedoch eine ganze Anzahl von Cichlidenarten, bei denen der eigentliche Beschädigungskampf nahezu oder ganz verschwunden ist. Die Entscheidung wird hier ausschließlich durch den Kommentkampf gefällt, der bei *Cichlasoma biocellatum* in einem wunderschön ritualisierten Maulzerren, bei *Tilapia heudeloti* in einem fast noch merkwürdigerem Aufeinanderklatschen und Gegeneinanderdrücken der weit aufgerissenen Mäuler besteht. Diese Bewegungsweisen werden bis zur Erschöpfung des einen Gegners fortgesetzt. Auf den vermenschlichenden Beschauer wirkt die „Fairneß“ des Kampfes höchst erstaunlich: Solange der Gegner noch gegenimponiert, vermeidet es der andere peinlich, ihn in die Flanke zu rammen — was beim Beschädigungskampf ja gerade das Hauptbestreben ist. Es kommt häufig vor, daß ein Fisch breitseits imponiert, während der andere sich schon zum Maulzerren anschickt, und so mit offenen, zum Zubiß bereiten Kiefern dem ersten an die ungeschützt dargebotene Rumpfseite gerät. Er stößt dann niemals zu, sondern bremst — oft im letzten Augenblick — und manövriert dann sofort so, daß er Kopf gegen Kopf mit seinem Gegner steht. Erst wenn einer der Rivalen erschöpft aufgibt, rammt ihn der andere. Im Aquarium kommt es dann allerdings innerhalb von Minuten zu tödlichen Beschädigungen, eben deshalb, weil der Unterlegene sich nun — im Gegensatz zu beschädigungskämpfenden Fischen — überhaupt nicht mehr wehrt, sondern nur verzweifelt zu entkommen trachtet. Im Freien jedoch wäre er mit

-- p. 8, 1. Spalte --

drei oder vier Schwimmstößen innerhalb einer halben Sekunde aus dem Territorium des Siegers heraus, und weiter würde ihn dieser ja nicht verfolgen. So bewirken derartige Kommentkämpfe eine Auswahl auf Körperstärke und Reaktionsintensität, ohne daß eins der Tiere ernstlich beschädigt wird.

Völlig analoge Differenzierungsreihen, die vom reinen Beschädigungskampf zum reinen Kommentkampf führen, sind auch von Eidechsen nachgewiesen (*Kramer, Kitzler*), sehr wahrscheinlich findet sich bei den Hirschen (*Cervidae*) Ähnliches. Die Auseinandersetzung brünstiger Damhirsche (*Dama dama L.*) ist jedenfalls einer der reinsten Kommentkämpfe, die man kennt, wie aus dem prächtigen Film *Horst Siewerts* eindeutig hervorgeht. Auch hier vermeiden es die Kämpfer peinlichst, ungeschützte Körperteile des Gegners zu treffen, gelegentlicher tödlicher Ausgang ist als Unfall zu werten.

Alle diese Kommentkämpfe mit ihren rhythmischen, noch dazu genau zeitlich aufeinander abgestimmten Bewegungsweisen zweier Individuen wirken begreiflicherweise ganz ungemein tanzähnlich auf den menschlichen Beschauer, zumal bei solchen Tieren, bei denen bunte Farben und ornamental ausgebildetes Feder- und Flossenwerk den ästhetischen Eindruck verstärken.

Die tanzähnlichsten Zeremonien aber, die ich überhaupt von einem Tiere gesehen habe, finden sich bei dem kleinen Cichliden *Apistogramma Reitzigi Ahl.* Eben während ich diese Zeilen schreibe, spielen sie sich in dem großen Becken vor meinem Schreibtisch ab. Die Entstehung dieser merkwürdigen Verhaltensweise ist zweifellos so zu denken, daß zuerst ein hoch ritualisierter Kommentkampf entstanden ist, der sekundär seine Entscheidungsfunktion verlor und zur reinen Balzzeremonie wurde, analog wie dies bei primären Beschädigungskämpfen geschehen kann, z. B. bei Kampfläufer und Mandarinente. Die männlichen Fische erstrahlen in einem wunderschönen hellblauen Glanz, der die Seiten, den Rücken und die hohe, prächtige Rückenflosse überzieht, während Kehle und Brust in einem Zitronengelb glänzen, das dem Blau genau komplementär ist und höchst „geschmackvoll“ zu ihm paßt. Bei der Einleitung zu den Scheinkämpfen imponieren sich beide Partner in der auch sonst weitverbreiteten Weise an, indem sie die gewaltigen Segel der Rückenflosse maximal entfalten, parallel zueinander stehen und mit den Schwanzflossen schlagen. Dann aber faltet plötzlich einer der beiden alle Flossen zusammen, bekommt innerhalb von zwei oder drei Sekunden schwarze Querstreifen auf dem blau und gelben Grunde, legt sich flach wie eine Flunder auf die Seite und schleicht nun in dieser merkwürdigen Aufmachung ganz, ganz

-- p. 8, 2. Spalte --

langsam auf den Partner zu. Dieser verstärkt daraufhin seine Schwanzschläge aufs äußerste und bekommt dazu noch eine Färbung, die diese Bewegungsweise optisch noch wirksamer macht: Er zeigt nämlich nun einen tiefschwarzen Längsstreifen, der über die Körperseite hin bis auf die dicht zusammengefaltete und heftig peitschende Schwanzflosse hinausläuft. Schließlich macht der bislang „flundernde“ Fisch einen kleinen Vorstoß, der notabene den anderen niemals ernstlich trifft, schnell in die aufrechte Körperlage zurück und nimmt Zeichnungsmuster und Bewegungsweise des anderen an, der seinerseits, wie auf Verabredung, schwarze Querstreifen bekommt, sich flach auf die Seite legt und die Flossen faltet. Mit diesem Wechselspiel verbringen die Männchen einen großen Teil des Tages. Die Zeremonie kann durch Wochen fortgesetzt werden, ohne daß einer der Fische die Oberhand über den anderen erlangt, wie dies auch bei den harmlosesten Kommentkämpfen der Fall ist. Die Weibchen zeigen ein eindeutiges Interesse an diesen Darbietungen der Männchen, ganz wie dies etwa bei den Enten der Fall ist. Ob sie sich dann tatsächlich für den „Schönsten“ entscheiden, wie dies für die nahverwandte Art *Nannacara anomala* Regan sicher nachgewiesen ist, soll eine gegenwärtig laufende Untersuchung klarstellen.

### **Zusammenfassung.**

Gegenstand der Arbeit ist die Frage, ob und welche Analogien zwischen menschlichen Tänzen und bestimmten Bewegungsweisen höherer Tiere bestehen, die oft als solche bezeichnet wurden.

Alle tierischen Verhaltensweisen, die in Frage kommen, sind Auslöser mit optischer Funktion. Aus dieser Tatsache allein erklären sich manche, ziemlich oberflächliche Übereinstimmungen, wie die Symmetrie der Form und die rhythmische Regelmäßigkeit der Bewegungen, die auf prägnanten Eindruck abzielen.

Dagegen liegt eine tiefergehende Ähnlichkeit darin, daß die instinktmäßigen Elemente des Imponier-, Droh- und Balzverhaltens auch beim Tanze des Menschen eine sehr wichtige Rolle spielen, wenn auch überlagert durch Erworbenes, traditionsmäßig Überliefertes.

Eine weitere Analogie zwischen manchen auslösenden Instinktbewegungen und manchen menschlichen Tänzen liegt in der Art ihrer Entstehung durch „Ritualisierung“ von Bewegungsweisen, die ursprünglich eine andere Funktion entfalteten und nun zum „Ausdruck“ im engsten Sinne geworden sind. Eine solche „Ritualisierung“ erfolgt bei tierischem Verhalten durch Entstehung neuer Erbkoordinationen, die oft sehr komplex zusammengesetzte und sehr variable Verhaltensweisen zu einer einzigen, in sich starren

-- p. 9, 1. Spalte --

„Zeremonie“ zusammenschweißen. Für den Vorgang der „Ritualisierung“ werden verschiedene Beispiele erbracht.

Eine besondere Form der ritualisierten Bewegungsweisen stellen die sogenannten Kommentkämpfe höherer Wirbeltiere dar. Die ursprüngliche Funktion des Männchenkampfes, die Auswahl der Stärkeren ist hier voll erhalten, doch bringt es eine hochdifferenzierte Ritualisierung mit sich, daß diese Entscheidung ohne ernstliche Beschädigung eines der beiden Kämpfer bewerkstelligt wird. So tanzähnlich diese Verhaltensweisen äußerlich sind, haben sie engere Analogie zu menschlichen Kampf-„Spielen“ bzw. zum Sport.

Die größte Ähnlichkeit zu menschlichen Tänzen tritt dort auf, wo kommentmäßig ritualisierte Kämpfe überdies noch unter Funktionswechsel weiter ritualisiert und zur reinen Ausdrucksbewegung der Werbung um das Weibchen werden. Der Fisch

-- p. 9, 2. Spalte --

Apistogramma Reitzigi bildet ein gutes Beispiel für diesen Vorgang.

#### **Literatur.**

*Crane, J.*, Comparative Biology of Salticid Spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part IV. An Analysis of Display. *Zoologica* 34 (1949). — *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* (1914). — *Kitzler, G.*, Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. *Z. Tierpsychol.* Bd. 4 (1942). — *Kramer, G.*, Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten der Mauereidechsen. *Z. Morph. Ökol. d. Tiere* 32 (1937). — *Lorenz, K.*, (1) Ausdrucksbewegungen höherer Tiere. *Naturwiss.* 38 (1951). — (2) Über die Entstehung auslösender „Zeremonien“. *Die Vogelwarte H.* 1 (1951). — (3) Die Paarbildung beim Kolkraben. *Z. Tierpsychol.* Bd. 3 (1939). — *Seitz, A.*, Vergleichende Verhaltensstudien an Buntbarschen. *Z. Tierpsychol.* Bd. 6 (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 Bd. 10 (1906). — *Tinbergen, L.*, Zur Fortpflanzungstheorie von *Sepia officinalis*. *Arch. neerl. Zool.* 3 (1939). — *Tinbergen, N.*, Die Übersprungbewegung. *Z. Tierpsychol.* Bd. 4 (1940).