

Konrad Lorenz 1960

Prinzipien der vergleichenden Verhaltensforschung

In: M. Hartmann, H. Bauer (Hrsg.) Fortschritte der Zoologie. Band 12. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. pp. 265-294.

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

Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

Prinzipien der vergleichenden Verhaltensforschung

Seit E. VON HOLST 1942 an dieser Stelle zusammenfassend über einen jungen Zweig der Biologie, die *vergleichende Verhaltensforschung* oder Ethologie (HEINROTH 1910), berichtet hat, haben sich auf diesem Gebiet genug Wandlungen und neue Ergebnisse angehäuft, um einen neuerlichen Bericht zu rechtfertigen. Dieser kann jedoch keineswegs Anspruch auf eine ähnliche Vollständigkeit wie der vorangegangene erheben, das sprunghafte Anwachsen der Zahl von Forschern und Veröffentlichungen macht dies unmöglich und zwingt zu einer eingeständenermaßen willkürlichen Auswahl des zu Referierenden.

Diese Auswahl sei so getroffen, daß vor allem jene Punkte berührt werden, auf denen frühere Anschauungen, insbesondere allzu stark vereinfachende, verlassen oder abgeändert werden mußten. Auf viele dieser Korrekturen ist der Satz OTTO KOEHLERS anwendbar, daß die Wahrheit von heute zwar nicht der Irrtum, wohl aber der Spezialfall von morgen sei. Die Entwicklungsrichtung aber war gesund, sie ging, wie in aller induktiven Naturforschung, vom Beobachten und Beschreiben zur Ursachenforschung, und was von C. O. WHITMAN, O. HEINROTH und dem Ref. als rein phylogenetisch vergleichende Untersuchung begonnen wurde, ist, wie VON HOLST vor 16 Jahren richtig voraussagte, inzwischen mehr und mehr zur physiologischen Kausalforschung geworden, zumindest herrscht diese Fragestellung auch dort vor, wo zunächst noch vergleichend und deskriptiv gearbeitet wird. Ansätze zur analogen Entwicklung zeichnen sich in Richtung der Genetik angeborener Bewegungsweisen ab.

Um eine, wenn auch etwas künstliche, Ordnung in die Darstellung einer sich explosiv in viele Richtungen gleichzeitig entwickelnden jungen Wissenschaft zu bringen, sei eine Einteilung in Phylogenetik, Genetik und Physiologie vorgenommen. Schließlich soll eine kurze Darstellung der beginnenden Auseinandersetzung mit behavioristischer Lern-Psychologie angefügt werden.

I. Phylogenetik

Nur, weil sie von einer vergleichend-phylogenetischen Fragestellung ausgingen, konnten C. O. WHITMAN und O. HEINROTH die Existenz von Erbkoordinationen entdecken, die ebenso konstante Charaktere von Arten, Gattungen, Ordnungen usw. bis hinauf zu den größten taxonomischen Kategorien sind wie nur irgendwelche morphologischen Merkmale. Die Entdeckung hatte

mittelbar weittragende Konsequenzen für die Physiologie des Verhaltens, unmittelbar aber führte sie zur Entstehung einer vergleichenden *Morphologie*, Typologie der angeborenen Bewegungsweisen, die eine unentbehrliche Grundlage für alle vergleichende Verhaltensforschung ist.

Eine allgemeine vergleichende *Morphologie*, Typologie des Verhaltens, die Erbkoordinationen, Orientierungsreaktionen, angeborene Auslösemechanismen (AAM) und andere Mechanismen, die angeborenes Verhalten bestimmen, in gleicher Weise untersucht, konnte erst entstehen, als die physiologische Verschiedenheit dieser Vorgänge klar geworden war. Zunächst konzentrierte die besondere Günstigkeit des Objekts alles Forschungsinteresse auf die Phylogenese der Erbkoordination. Deshalb ist es gegenwärtig so, als ob wir einiges über den phyletischen Werdegang des Skeletts wüßten, aber so gut wie nichts über den anderer Organsysteme.

Eine Ausnahme von dieser Interessenbeschränkung bilden die vergleichenden Arbeiten einer Anzahl junger Forscher, die unter der Leitung N. TINBERGENS in buchstäblich weltumspannender Zusammenarbeit die *Laridae* (Möwen und Seeschwalben) untersuchten, und zwar keineswegs nur deren Erbkoordinationen, sondern jeweils das gesamte Aktionssystem der betreffenden Art, im Zusammenhang mit ihrer Oekologie, und dies alles in Freilandarbeit. Besonders aufschlußreich ist der von ESTHER CULLEN durchgeführte Vergleich zwischen der Dreizehenmöwe, *Rissa tridactyla* L., und den zahlreichen Arten der Gattung *Larus*. Diese sind sämtlich Bodenbrüter und Nestflüchter und ernähren sich omnivor vom Strandgut. *Rissa* ist durch Anpassung ans Brüten auf schmalen Felsenleisten an steilen Klippen zum echten Nesthocker geworden und erwirbt ihre Nahrung ausschließlich auf hoher See. Die Anpassung an diese ökologischen Verhältnisse hat Rückwirkungen auf das gesamte System der angeborenen Verhaltensweisen wie auf die morphologischen Eigenheiten der Art gehabt. CULLEN zählt 33 Unterschiede auf, unter denen sie in bezeichnender Weise den namengebenden grob anatomischen unerwähnt läßt. Der Vergleich zeigt überzeugend, wie ähnlich die stammesgeschichtliche Wandlung des Verhaltens derjenigen morphologischer Charaktere verläuft. Manche Erbkoordinationen haben ihre Funktion völlig geändert, ihre Form jedoch soweit gewahrt, daß ihre Homologie mit solchen der Stammgruppe erkenntlich bleibt, etwa wie die der Skeletteile der Walfischvorderflosse zu denen des Tetrapodenarmes. So hat bei *Rissa* das sogenannte Stösseln, das bei *Larus* dazu dient, Eindringlinge aus der nächsten Umgebung des Nestes abzuhalten und das Weibchen auf den Ort der Nestmulde aufmerksam zu machen, zusätzlich auch die Funktion jener anderen Rufe und Körperstellungen übernommen, mit denen die Männchen der Stammgruppe den Besitz ihres weiteren Revieres kundmachen, ganz, wie Singvögel dies durch ihren Gesang tun. Letztgenannte Bewegungsweisen sind bei *Rissa* verschwunden.

Da das winzige Revier bei *Rissa* mit dem Nestplatz zusammenfällt, braucht sie zur Bezeichnung beider nur *eine* Ausdrucksbewegung und auch Männchen, die keins von beiden besitzen, machen auf dem Wasser oder auf der »neutralen«

Oberkante der Klippen durch Stösseln auf sich aufmerksam. Jungvögel, die im Gegensatz zu denen anderer Möwen Angriffen fremder Erwachsener nicht durch Weglaufen ausweichen können, haben eine Angriffs-hemmende »Befriedungs«-Gebärde, die bei allen anderen Möwen nur bei geschlechtsreifen Tieren bei der Paarung auftritt.

In analoger Weise ist bei dem aberranten, zum schweben-unfähigen Grundfisch gewordenen Cichliden *Steatocranus* eine Bewegungsweise des Grabens, die bei allen Arten der Stammgruppe nur dem geschlechtsreifen Tier zu eigen ist und dem Ausheben der Nestgrube dient, von der Fortpflanzungs-Situation unabhängig geworden und wird, ohne jede Veränderung der Koordination, schon vom kleinen Jungfisch zum Graben einer Wohnhöhle verwendet. (W. WICKLER 1959.)

Ein wichtiges Ergebnis solcher, das ganze Aktionssystem erfassender, vergleichender Studien ist der Nachweis, daß die Erbkoordination sich im Artenwandel meist konservativer verhält als andere angeborene Mechanismen des Verhaltens. Sie behält oft ihre klar erkennbare Form, auch wenn die AAM, die sie auslösen, und die »Stimmungen«, von denen sie abhängt, völlig andere geworden sind. Der Vergleich der Erbkoordination mit einem »Skelett« des Verhaltens wird also den Tatsachen noch nicht einmal völlig gerecht, da die nur im individuellen Leben invarianten Stütz-Strukturen phylogenetisch besonders leicht wandelbar sind.

Nur in einem Sonderfall wurde eine rasche phylogenetische Veränderlichkeit von Erbkoordinationen nachgewiesen. Wo Bewegungsweisen und Laute als Signal fungieren, die den artgleichen Geschlechtspartner kennzeichnen, und wo außerdem nahe verwandte Arten denselben Lebensraum bewohnen, dort fördert ein starker Selektionsdruck eine rasche divergierende Entwicklung der beteiligten Erbkoordination. Nächstverwandte sympatrische Arten haben, wie P. MARLER 1957 an Singvögeln zeigte, völlig verschiedene Gesänge und Balzbewegungen, während ihre übrigen, nicht als ethologische Barriere wirkenden EK gleich geblieben sind.

MARLER fand auch eine Ausnahme von der durch LORENZ (1935) aufgestellten Regel, daß bei allen als soziale Auslöser wirkenden Strukturen und Bewegungen Konvergenz ausgeschlossen werden könne, da die Form dieser Signalapparaturen, ähnlich den Wortsymbolen menschlicher Sprache, nur auf »Konvention« innerhalb der Art beruhe. Die Warnlaute sympatrischer Kleinvogelarten, die das Zusammenströmen der Tiere und ihr gemeinsames »Hassen« auf bestimmte Raubfeinde auslösen, sind einander durch konvergente Entwicklung ähnlich geworden.

Wenn diese Ausnahmen auch berücksichtigt werden müssen und wenn auch die Untersuchung ganzer Aktionssysteme nach dem Vorbild TINBERGENS das methodologische Ideal vergleichender Verhaltens-Untersuchung darstellt, begeht man doch wohl keinen allzu großen Fehler, wenn man die Phylogenese von Erbkoordinationen für sich studiert. Der am wenigsten veränderliche Teil muß im »Kausalfilz« eines organischen Systems am häufigsten als Ursache und

am seltensten als Wirkung auftreten und daher verstößt seine — wenigstens vorläufig — isolierte Betrachtung am wenigsten gegen die Regeln einer ganzheitsbezogenen Analyse. Da man an gefangenen Tieren, wie sie den meisten Forschern allein zur Verfügung stehen, die Erbkoordination wegen ihrer großen Umgebungsunabhängigkeit besser vergleichend untersuchen kann, als andere Mechanismen angeborenen Verhaltens, so rechtfertigt obige methodologische Überlegung ein von technischen Gründen diktiertes Vorgehen.

Verschiedenste Tiergruppen wurden in dieser Art untersucht, so Cichliden (BAERENDS, OEHLERT), Anuren (EIBL-EIBESFELDT), Anatinen (LORENZ, MCKINNEY), Rodentia (EIBL-EIBESFELDT) u. a. m. Aus den Ergebnissen letztgenannter Arbeiten sei die Auffindung einer echt vestigialen Bewegungsweise hervorgehoben. Junge Hausmäuse spielen nicht miteinander, in bestimmtem Alter springen sie, einzeln und unabhängig voneinander, in eigenartiger Weise umher und vollführen dabei mit hocharhobenem Hinterbein eine nach vorn gerichtete Tretbewegung ins Leere. EIBL hielt dieses Verhalten für «vestigiales Spiel» und seine anschließenden Beobachtungen an Wanderratten bestätigten dies. Diese zeigen nicht nur als Jungtiere, wenn sie nach Art junger Hunde spielkämpfen, eine unverkennbar homologe Erbkoordination, sondern auch als Erwachsene im Ernstkampf.

Die Fortführung vergleichender Forschung an HEINROTHS klassischem Objekt, der Balzbewegung der Schwimmenten, ergab manche Korrekturen allzustark vereinfachender Ansichten. Ganz nahe verwandte Formen, wie z. B. die Angehörigen der Stockentengruppe, haben nicht — wie früher angegeben — völlig gleiche Bewegungsweisen; diese unterscheiden sich zwar wenig in der Form, aber erheblich in der Häufigkeit und der Intensität ihres Vorkommens. Bei vielen Arten, für die früher Fehlen einer Bewegung angegeben wurde, ist diese nur sehr selten. Viele von LORENZ (1942) als besondere Bewegung bezeichnete Koordinationen sind nur artbezeichnende Kombinationen gewisser Grundkoordinationen, die als solche fast allen *Anatini* zu eigen sind. Bei direkter Beobachtung wirken diese Kombinationen sehr verschieden, die Filmanalyse ergibt fast völlige Konstanz der Elemente. Der jüngste Schritt in der Evolution der in Rede stehenden Bewegungsweisen ist sicher ihre quantitative Vermehrung oder Verminderung, u. U. bis zum Verschwinden, der nächstältere aber die koordinative Koppelung und Entkoppelung schwer veränderlicher Elementarbewegungen. Fehlen von letzteren bei einzelnen Formen ist sicher Folge eines sekundären Ausfalls, was auch durch das Verhalten von Kreuzungstieren (siehe weiter unten) bestätigt wird.

Die Verkoppelung von bis dahin unabhängigen Bewegungselementen zu einer festen Folge ist ein Teil eines phyletischen Vorgangs, den J. S. HUXLEY schon 1914 in seiner Bedeutung erkannt und als «Ritualisation» bezeichnet hat. Wenn dieser Vorgang auch nur an der vergleichenden *Morphotypologie* von Ausdrucksbewegungen studiert ist, werfen die Ergebnisse seiner Untersuchung doch sicher bedeutsames Licht auf den Evolutionsprozeß von Erbkoordinationen schlechthin.

Neben der koordinationsmäßigen Verschmelzung zweier heterogener Impulsfolgen zu einer einzigen Bewegung spielt bei der Ritualisierung noch ein anderer Evolutionsvorgang eine wichtige Rolle, durch den die neu entstehende Erbkoordination von den Erregungsqualitäten unabhängig wird, die ihre ursprünglichen Komponenten in Gang setzten. Sie kann dann, was ihre Motivierung betrifft, völlig autonom werden, oder sie kann in Abhängigkeit von einem anderen Antrieb geraten. Ein gutes Beispiel ist die sog. Hetzbewegung der Anatinen. In ihrer ursprünglichen Form, wie sie sich bei *Tadornini*, auch bei

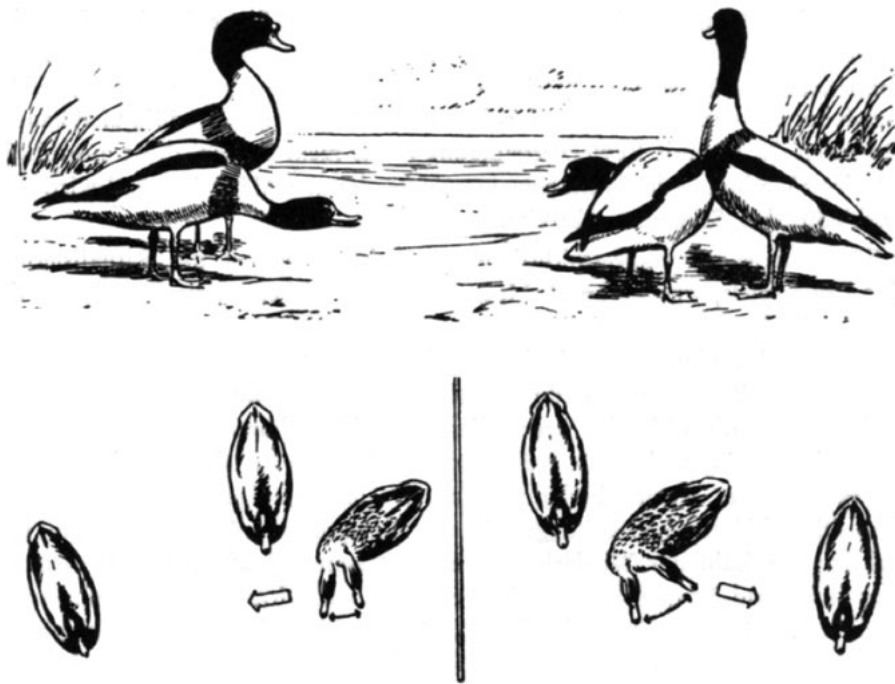


Abb. 1: Das sogenannte Hetzen der weiblichen Brandente (*Tadorna tadorna* L.), oben, und der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.), unten, in Aufsicht. Erklärung im Text.

der europäischen Brandente, findet, kommt die Bewegung folgendermaßen zustande: Das Weibchen eines Paares macht beim Revierverteidigungskampf, in Drohstellung mit vorgerecktem Hals, einen Vorstoß gegen das Nachbarpaar. Bei größerer Annäherung an die Gegner siegt der Fluchttrieb über den Kampftrieb, die Ente kehrt um, flieht zu ihrem Gatten zurück, in dessen Nähe sich das Kräfteverhältnis beider Triebe wieder umkehrt, so daß das Weibchen erneut den Hals drohend gegen die «Feinde» vorstößt (Abb. 1, oben). Aus dieser Folge ergibt sich zwanglos, daß das Weibchen häufig noch mit der Körperachse dem Gatten zugewandt steht, so daß sie den Kopf, nach den Feinden zielend, über die Schulter weg nach rückwärts wendet. Der Winkel zwischen Drohrichtung und Längsachse ist völlig variabel, nur durch die beiden Orientierungsreaktionen,

Fliehen zum Gatten und Drohen nach dem Feind, bestimmt. Häufig läuft das Weibchen um sein Männchen herum und droht dann, neben ihm stehend, gerade nach vorne. Am anderen Ende der Differenzierungsreihe stehen Formen, bei denen, wie bei der Stockente, der Kopf des hetzenden Weibchens immer über die Schulter weg nach hinten wandert, gleichgültig, wo sein Männchen und wo der Feind steht, ja sogar unabhängig vom Vorhandensein des letzteren. Mit anderen Worten: Eine Bewegungskoordination, die ursprünglich nur eine statistisch häufige Resultierende aus zwei Orientierungsreaktionen war, ist hier zur Erbkoordination geworden. Die alten Orientierungsreaktionen sind aber noch vorhanden und superponieren sich über die neuen Koordinationen, je nach der Lagebeziehung zwischen Ente, Erpel und Feind im Sinne der Addition oder Subtraktion (Abb. 1 unten). Der Blick der Ente haftet immer am Feind. Dieses hochritualisierte Hetzen der Stockente ist von Flucht- und Kampfstimmung, die zweifellos ein «unritualisiertes Vorbild» hervorbrachten, fast völlig unabhängig geworden. Es hat mit Revierverteidigung nichts mehr zu tun, dient ausschließlich der «Werbung» des Weibchens um ein bestimmtes Männchen und wird von geschlechtlicher Stimmung aktiviert.

Ein anderes stammesgeschichtliches Geschehen, das bei der Ritualisierung eine Rolle spielt, wurde von D. MORRIS an Weberfinken studiert. Während die meisten Erbkoordinationen ihre Form in wechselndem Grade spezifischer Erregtheit stark ändern, so, daß alle nur denkbaren Übergänge von einer kaum angedeuteten Bewegung und ihrem vollen, funktionstüchtigen Ablauf möglich sind, gibt es auch solche, bei denen diese intensitätsgebundene Veränderlichkeit stark eingeschränkt, ja, fast völlig aufgehoben ist, so daß die betreffende Bewegungsweise, wenn überhaupt, nur in einer einzigen Form konstanter Intensität abläuft. Schwankungen in der Erregtheit drücken sich dann nur mehr in der Zahl der Wiederholungen des Gesamt Ablaufs und nicht mehr in Amplitude und Frequenz der Teilbewegungen aus. MORRIS spricht von «typischer Intensität» und vergleicht diese Abläufe mit dem Klingeln des Telefons, das mit der Dringlichkeit seines Anrufs nur die Häufigkeit seiner Wiederholung, nicht aber seine Form ändert. Die Intensitäts-gebundene Veränderlichkeit anderer Erbkoordinationen beruht wohl darauf, daß mit Anwachsen der spezifischen Erregtheit immer mehr motorische Einheiten aktiviert werden, deren Schwellenwerte voneinander etwas verschieden sind, ganz, wie dies VON HOLST für die endogen-automatischen Flossenbewegungen von Fischen wahrscheinlich gemacht hat. Typische Intensität beruht offenbar auf starker Annäherung dieser Schwellenwerte aneinander. Alle bekannten Erbkoordinationen mit typischer Intensität sind Auslöser, man könnte daher annehmen, daß es der Selektionsdruck der Signalfunktion war, der, in Richtung auf eine möglichst einfache und gleichzeitig unverwechselbare Form der Bewegung wirkend, die gegenseitige Annäherung der Schwellen erzwungen hat. Möglicherweise könnten aber auch andere Funktionen ähnliche Evolutionsvorgänge zur Folge haben und man könnte sich, zunächst rein spekulativ, vorstellen, Einschränkung intensitätsgebundener Formveränderlichkeit sei eine Voraussetzung dafür, daß zwei

unabhängige Erbkoordinationen in der S. 268 vorbesprochenen Weise gekoppelt würden. Für diese Annahme spräche auch, daß alle dort erwähnten Bewegungsweisen von Schwimmern solche mit typischer Intensität sind.

Ein Selektionsdruck, der eine Erbkoordination zu verändern strebt, scheint überhaupt häufig an dem Schwellenwert der beteiligten motorischen Einzelfunktionen anzugreifen. Bei Cichliden besteht der Rivalenkampf der Männchen aus einer Serie von Bewegungsweisen, die mit verschiedenen Schwellenwerten derselben Erregungsqualität zugeordnet sind. Mit Ansteigen der Erregtheit folgen diese in bestimmter Weise aufeinander, erst Ausdrucksbewegungen mit Einschüchterungsfunktion (Breitseits-Imponieren, Schwanzschlag), dann solche, die das Aufgeben eines der Kämpfer durch ein wirkliches Messen der Kräfte erreichen (Maulzerren) und schließlich das beschädigende Rammstoßen (A. SEITZ, 1942). Bei manchen Arten ist nun diese Kampfweise so differenziert worden, daß die Entscheidung zugunsten des stärkeren und intensiver reagierenden Tieres getroffen und die arterhaltende Leistung des Rivalenkampfes somit erfüllt wird, ohne daß ein Individuum getötet oder auch nur beschädigt wird. Dies wird dadurch erreicht, daß die einschüchternden Bewegungsweisen an Häufigkeit und Wirksamkeit gewinnen, die beschädigenden sich immer mehr an das Ende des Kampfes zurückziehen und — im Extremfalle — völlig verschwinden können. Dieser stammesgeschichtliche Vorgang beruht, wie B. OEHLERT zeigte, zum großen Teil darauf, daß die Schwellenwerte der niedrig- und der hochschwelligeren Bewegungsweisen immer mehr auseinanderrücken. Bei Formen mit überwiegend beschädigender Kampfweise liegen sie dicht aneinander, einschüchternde und beschädigende Teilkoordinationen gehen, bei der stets auf- und abschwankenden Erregtheit, rasch hintereinander, ja, durcheinander, los. Bei Formen mit hochdifferenziertem «Kommentkampf» ist die Reihenfolge absolut festgelegt, die Tiere verweilen sehr lange bei den einschüchternden Bewegungsweisen, das Kräftemessen durch Maulzerren kann viele Stunden dauern; auch bei Arten, die den Rammstoß noch besitzen, ist dessen Schwellenwert so hoch, daß er selten, und nur dann erreicht wird, wenn die Gegner sehr genau gleich stark sind. Dieser Differenzierungsreihe, die auf vergleichendem Weg ermittelt wurde, geht die ontogenetische Entwicklung bei kommentkämpfenden Formen parallel. Das Unabhängigwerden der einschüchternden Bewegungsweisen von den beschädigenden durch das Verschiedenwerden der Schwellen ist das genaue Gegenstück zur Entstehung typischer Intensität.

II. Genetisches

Längst als nötig erkannt, haben genetische Untersuchungen angeborenen Verhaltens erst in allerjüngster Zeit begonnen und eben erst Beziehung zu den oben referierten phylogenetischen erlangt. Nachdem Genetiker wie J. R. RENDEL (1945), H. T. SPIETH (1951) und andere schon früher an *Drosophila*-Formen die Beziehung der Balzbewegung zur Artenentstehung, bzw. -trennung, untersucht und sich für ihren Erbgang interessiert haben, bearbeiten jetzt im

TINBERGENSchen Institut mehrere junge Forscher (BASTOCK, A. MANNING, A. D. BLEST) ähnliche Probleme vom Gesichtspunkte vergleichender Verhaltensforschung. S. VON HÖRMANN-HECK (1957) kreuzte *Gryllus campestris* L. mit *G. bimaculatus* De Geer, erhielt fruchtbare Mischlinge und konnte aus den auftretenden Verschiedenheiten des Verhaltens auf monofaktorielle Vererbung einzelner Bewegungselemente schließen.

Die eben erst begonnene Untersuchung der Balzbewegungen von Anatinen-Mischlingen (W. VON DE WALL in Vorbereitung) ergab zunächst eine sichere Bestätigung der auf vergleichendem Wege gewonnenen Anschauung, daß das

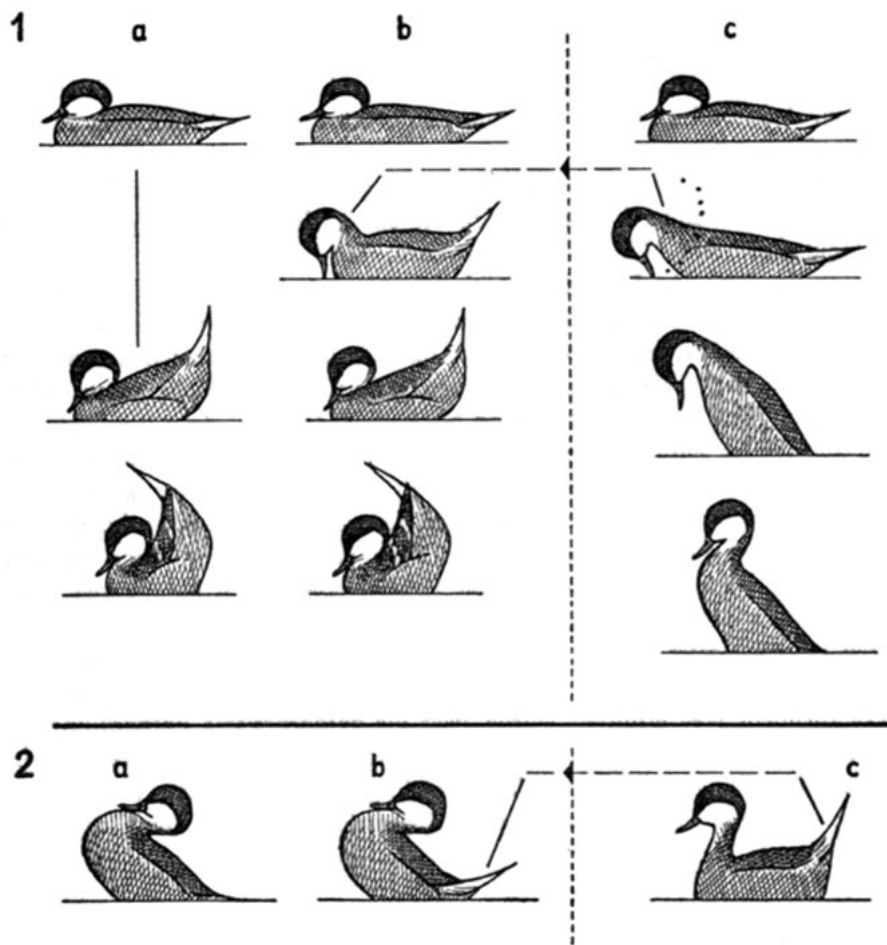


Abb. 2: Zwei verschiedene Neukombinationen von Bewegungselementen bei zwei Erpeln der F2-Generation einer Kreuzung von *Anas georgica spinicauda* mal *A. bahamensis bahamensis*. Über dem Strich: a) normale Ab-auf-Bewegung, c) normaler Grundpfeiff, b) die Erpel A kennzeichnende successive Kombination aus Elementen beider. Unter dem Strich a) normales Aufreißen, c) normales Kurzhochwerden, b) die von Erpel B gebrachte simultane Kombination aus Elementen beider. Nach Filmen aus W. VON DE WALL, Beiträge zur Genetik der Balzbewegungen von Schwimmenten (in Vorbereitung).

Vorhandensein einer ganzen Reihe von Erbkoordinationen der für die Gruppe primitive, das Fehlen einzelner aber der abgeleitete Zustand sei. Hybriden verschiedener Artmischung zeigten Bewegungselemente, die zwar keiner der Elternarten zu eigen, aber bei der betreffenden Gruppe verbreitet sind. Manche Mischlinge zeigen Koppelungen und Koordinationen, die keiner der Elternarten, aber bestimmten andern Formen zukommen. Die wenigen bisher erzielten F-2 Bastarde, solche von *Anas (Dafila) spinicauda* X *Anas (Poecilonetta) bahamensis*, zeigten jeder verschiedene Koppelungen von Bewegungsweisen, ein einzelner eine komplizierte Folge von Koordinationen, die weder bei einer der Elternarten noch bei irgend einer anderen Schwimmente vorkommt.

Durch längere Zeit beobachtet wurden zwei Erpel der F-2-Generation der Kreuzung zwischen *Anas bahamensis bahamensis* und *A. georgica spinicauda*. Die Erpel sind äußerlich kaum zu unterscheiden, im Balzverhalten jedoch bestehen folgende Unterschiede: Der Erpel A beginnt manchmal die Ab-Auf-Bewegung mit Vorneigen des Kopfes und jenem seitlichen Schütteln des Schnabels, das einen Wasserstrahl seitwärts wirft und das bei *spinicauda* und bei sehr vielen anderen *Anas-Arten* den sogenannten Grunzpfiff einleitet. Weder bei dem F-2 Erpel B, noch bei der F-1-Generation dieser Mischlinge, noch bei irgend einer Entenart wurde diese Bewegungsfolge je gesehen, merkwürdigerweise aber in fast gleicher Form bei einem F-1 Erpel der Kreuzung *A. flavirostris* X *A. bahamensis*. Dem Erpel A fehlt das sogenannte Aufreißen in der Balz, das B regelmäßig zeigt. Bei *spinicauda* kommt diese Bewegung nur im Begattungsnachspiel vor, bei *bahamensis* in rudimentärer Form auch in der Vorbalz. B hat ebenfalls eine nur ihm eigene Bewegungskombination von Aufreißen und einem Anheben des Schwanzes, das bei anderen Entenarten ein Element des sogenannten Kurzhochwerdens darstellt. Erpel B hat außerdem noch ein richtiges Kurzhochwerden, das bei A nie beobachtet wurde. Abb. 2 illustriert die genannten Bewegungsweisen und ihre Unterschiede.

III. Physiologisches

Es entspricht der natürlichen Entwicklung eines jungen Zweiges induktiver Naturwissenschaft, daß sich die Hauptinteressen der Verhaltensforschung im Berichts-Zeitraum stark vom deskriptiven Vergleich zur physiologischen Kausalanalyse hin verschoben haben, ebenso, daß auf diesem Gebiet die größten Änderungen früherer Anschauungen zu verzeichnen sind. Wenn auch die alten Vorstellungen vom Zusammenspiel von Taxis, Erbkoordination, AAM, Appetenzverhalten usw. krasse Vereinfachungen waren, haben alle diese Begriffe doch bewiesen, daß sie natürlichen Wirklichkeiten entsprechen, haben sie doch ihre volle Anwendbarkeit trotz des gewaltigen Anwachsens der Komplikation fast aller Erklärungsversuche behalten. Selbst jene provisorischen Simplismen aber waren keine leeren Konstruktionen, sondern gründeten sich auf tatsächlich existierende einfachste Fälle. Diese erwiesen sich zwar später als Spezialfälle, fielen damals aber mit Recht solchen Forschern auf, die mit einigem

Fingerspitzengefühl nach Objekten suchten, an denen sich das erahnte Naturgesetz in einfachster Weise auswirkte.

Einer dieser Simplismen war die Vorstellung von der «absoluten Starrheit» der Erbkoordination (HEINROTH, 1910; LORENZ, 1935). Sie war am Modell jener Balzbewegungen von Anatinen entwickelt worden, die durch «typische Intensität» (siehe S. 270) festgelegt sind und daher tatsächlich nur in einer einzigen Form vorkommen. Schon 1935 hat Ref. diese Vorstellung einigermaßen korrigiert und auf die mit Schwankungen der Erregungsintensität korrelierte Veränderlichkeit der Erbkoordinationen hingewiesen, sowie auch darauf, daß diese Art der Variabilität mit Lernen und Modifikation nichts zu schaffen hat. Unerkannt blieb jedoch damals die in dieser Intensitäts-korrelierten Variabilität herrschende Gesetzmäßigkeit. Während sich nämlich sowohl Amplitude wie Frequenz der Bewegung, oder auch beides, mit An- und Absteigen spezifischer Erregung verändern kann, bleiben die Phasenabstände bzw. Koinzidenzen der zusammenspielenden Muskelkontraktionen erhalten, genau wie bei den durch E. VON HOLST untersuchten Flossenbewegungen von Lippfischen, die durch endogen-rhythmische Impulsfolgen verursacht werden und bei günstigen, d. h. geradzahligen und einfachen, Frequenzverhältnissen auch ziemlich stabile Bewegungsgestalten bilden.

Schon bei den Flossen-Rhythmen kommt es vor, daß diese Gestalten, je nach Stärke der Erregung, sich nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ unterscheiden, weil beim Erreichen verschiedener Schwellenwerte verschiedene Muskelgruppen aktiviert werden. So bewirkt der Automatismus der Seepferdchen-Rückenflosse bei niederer Intensität nur ihr Aufrichten, bei höherer beginnt sie plötzlich zu undulieren. «Eine» Erbkoordination besteht nun fast immer in einem ganzen «Satz» derartiger, mit verschiedenen Schwellenwerten auf eine gemeinsame Erregungsquelle ansprechenden Bewegungsweisen. Mit verschiedener «Stimmung», d. h. innerer Bereitschaft des Tieres zu der betreffenden Verhaltensweise, fluktuieren die Schwellenwerte eines solchen Satzes von Erbkoordinationen stets parallel zueinander. Auf unbewußter Kenntnis dieser Tatsache beruht die jedem Tierkenner eigene Fähigkeit, tierisches Verhalten aus «Intentionsbewegungen» vorauszusagen.

Noch in anderer Hinsicht muß die Vorstellung von der «Starrheit» der Erbkoordination in einer Weise berichtigt werden, die sie den durch VON HOLST untersuchten Bewegungsweisen näher verwandt erscheinen läßt. Hier wie dort sind Amplitude und Geschwindigkeit veränderlich und hier wie dort wächst mit zunehmender Intensität der Erregung die Festigkeit, mit der zwei Bewegungsweisen einander in bestimmtem Phasenverhältnis festhalten. Genau wie bei den Phänomenen der relativen Koordination gibt es auch bei den komplexen Erbkoordinationen alle nur denkbaren Übergänge zwischen einer äußerst lockeren, fakultativen, und einer völlig festen, obligaten, Bindung zwischen zwei oder mehreren Bewegungsformen. Nur übertrifft meist die Festigkeit dieser Bindung bei weitem diejenige, die je zwischen Flossenbewegungen vorkommt. Schon bei Lokomotionskoordinationen von Landtieren ist aus

naheliegenden Gründen eine obligate absolute Koordination arterhaltend wichtig. Beim Traben des Hundes tritt bei schwacher Intensität manchmal relative Koordination zwischen den Bewegungen der Vorder- und Hinterbeine auf, bei scharfer Gangart halten beide einander in absoluter Koordination fest. Bei manchen Individuen können, wie HÖRN (1956) zeigte, Paßtrab und Kreuztrab fakultativ als die zwei Möglichkeiten absoluter Koordination zwischen Vorder- und Hinterbeinen auftreten, und zwar je nach dem, ob der Hund aus dem Schritt oder aus dem Galopp in Trab fällt. Bei anderen Hunden ist die absolute Koordination des Kreuztrabes obligat. Bei Erbkoordinationen, die nicht in rhythmischer Wiederholung, sondern jeweils nur einmal ausgeführt werden, gibt es ex definitione nur obligate absolute Koordination. Den Grenzfall starrster Bewegungsform verkörpern Erbkoordinationen mit typischer Intensität.

Eine andere simplistische Verallgemeinerung war die verbreitete, von J. S. HUXLEY sogar ausgesprochene Vorstellung, daß Tiere jeweils nur unter dem Einfluß eines einzigen Triebes stünden, gegenseitige Hemmung verschiedenartiger Triebimpulse also die Regel sei. Die methodisch legitime Tendenz, als Objekt für die Erstanalyse einer Naturgesetzlichkeit möglichst einfache Fälle ihrer Auswirkung herauszusuchen, hatte die Pioniere der Verhaltensforschung dazu geführt, zur Untersuchung solche Bewegungsweisen zu wählen, die von einem einzigen «Satz» von Bewegungskoordinationen diktiert werden, die weitaus häufigeren Fälle aber, in denen sich zwei oder mehrere Sätze gleichzeitig auswirken, zunächst zu vernachlässigen.

Es war J. VAN IERSEL (1953), der am sog. Zickzacktanzen des Stichlings nachwies, daß das balzende Männchen beim «Zick» zum Weibchen hin von Angriffsimpulsen, beim «Zack» in Richtung des Nestes hin aber von geschlechtlichen beherrscht wird. Aus der relativen Größe der entgegengerichteten Intentionbewegungen konnte VAN IERSEL das Kräfteverhältnis aggressiver und sexueller Impulse ablesen und fand seine Voraussage durch nachfolgende Quantifizierung mittels fein durchdachter Attrappenversuche völlig bestätigt. Diese Arbeit wirkte bahnbrechend für die Erkenntnis, daß für die Wechselwirkung zwischen verschiedenen Sätzen von Erbkoordinationen sehr ähnliche Regeln gelten, wie sie, auf einer niedrigeren Integrationsebene des ZNS, von E. VON HOLST an den automatischen Impulsfolgen gefunden wurden, die unabhängig voneinander im Rückenmark von Fischen erzeugt werden und in relativer Koordination die Bewegungen der Flossen beherrschen. Alle Arten der Wechselwirkung, Addition, Subtraktion, echte Mischung, alternierendes Vorherrschen der einen und der anderen Impulsfolge in Form einer Schwingung sowie gegenseitige Hemmung nach Art einer Kippreaktion kommen vor, letztere, die für die allgemeine Regel galt, allerdings nur als seltener Spezialfall.

Von dieser seltenen Ausnahme abgesehen haben wir, wo immer wir tierisches Instinktverhalten beobachten, eine Resultierende vor uns, die durch mehrere, unabhängig variable Sätze von Erbkoordinationen bestimmt wird. Jeder Einzelfall ist für den Beobachter eine Gleichung mit mehreren Unbekannten,

die einzig gangbare Methode der Analyse daher, wie TINBERGEN zeigte, notwendigerweise statistisch. Sie gründet sich auf die Auswertung von dreierlei Informationen: es wird erstens die Reizsituation untersucht, die das «gemischte» Verhalten auslöst (Situationsanalyse), zweitens wird die Bewegung selbst genau registriert und der Versuch unternommen, sie in unabhängig voneinander variierende Bestandteile zu zerlegen (Bewegungsanalyse) und drittens wird aus beidem eine Voraussage über das vom Tier in den nächsten Sekunden bis Minuten zu erwartende Verhalten aufgestellt und mit dem tatsächlich eintretenden verglichen. Natürlich laufen diese drei Vorgänge nicht in zeitlicher Aufeinanderfolge, sondern gleichzeitig ab, meist wird der Beobachter auf das Vorhandensein eines in der angedeuteten Weise analysierbaren Verhaltens dadurch aufmerksam, daß er sich in der Lage findet, statistisch zutreffende Voraussagen zu machen, ohne sich zunächst bewußt zu sein, welche Informationen ihn dazu befähigen. Die Aufgabe ist dann, dem von unserer Gestaltwahrnehmung unbewußt geleisteten Korrelieren der oben erwähnten drei Wissensquellen nachzuspüren und es rationell nachzuvollziehen.

Eine mit der eben besprochenen Methode von B. OEHLERT (1958) durchgeführte Untersuchung des «gemischten» Verhaltens von Buntbarschen (*Cichlidae*) brachte als unerwartetes Nebenergebnis einen neuen, aber offenbar im Tierreich weit verbreiteten Mechanismus des Sich-Findens der Geschlechter zutage. Bei *Cichlasoma biocellatum*, *Geophagus brasiliensis* und wahrscheinlich vielen anderen, nach Geschlechtern nicht verschieden gefärbten Formen, liegt der einzige Sexualdimorphismus des Verhaltens darin, daß drei Erregungsqualitäten, die beim Zusammentreffen zweier einander unbekannter Fische stets zugleich aktiviert werden, nämlich die des Angriffs, der Flucht und des Paarungsverhaltens, bei Männchen und Weibchen in verschiedener Weise mischbar sind. Beim Männchen kommen alle nur denkbaren Mischungen und Überlagerungen von sexuellen und aggressiven Bewegungselementen vor, während Fluchttrieb schon in geringster Intensität jede geschlechtliche Bewegungsweise unterdrückt. Beim Weibchen ist es umgekehrt, hier sind die Verhaltensweisen des Geschlechtstribes mit denen der Flucht beliebig mischbar, während jede leiseste Aggression sexuelle Bewegungen unmöglich macht. Diese Verschiedenheit genügt, um das Zustandekommen ungleichgeschlechtlicher Paare zu sichern. Der Mechanismus erklärt zwanglos die von A. A. ALLEN (1934) und dem Ref. (1931) für Waldhühner bzw. Rabenvögel beschriebenen Erscheinungen sexueller Ambivalenz: Auch dort unterdrückt Aggression weibliches und Flucht männliches Verhalten, weshalb bei Vögeln, bei denen jedem Individuum das Paarungsverhalten beider Geschlechter latent zu eigen ist, von zwei beliebig zusammengesetzten Partnern stets das rangmäßig übergeordnete Individuum männlich, das untergeordnete weiblich reagiert.

Voraussetzung für die Situationsanalyse, die in der Methode TINBERGENS eine so große Rolle spielt, war ein vermehrtes Wissen über das Wesen des angeborenen Auslösemechanismus (AAM). Wie schon TINBERGEN und KUENEN (1939) gezeigt hatten, sind die auslösenden Merkmale öfter Reiz-Relationen

als absolute Qualitäten. Die Merkmale «60% kleiner als der Rumpf», «näher als der Rumpf», «höher als der Rumpf» lenken die Sperrbewegung des Drosselnestlings nach dem Kopf der fütternden Eltern. Die Ergebnisse von TINBERGEN & PERDECK, BAERENDS, MAGNUS u. a. m. bestätigten dieses Vorherrschen «konfiguraler» Merkmale. Nur wenige Farben wirken für sich allein als Merkmal, so das Rot am Unterschnabel des Altvogels bei der Bettelreaktion der jungen Silbermöwe (TINBERGEN & PERDECK, 1950), oder das tiefe Gelb des Weibchens beim Balzanflug des männlichen Kaisermantels (MAGNUS, 1954). Jede einzelne als Schlüsselreiz wirkende Konfiguration besitzt die Merkmale der «Transponierbarkeit» und «Übersummativität», die Kriterien der «Gestalt» im Sinne der klassischen Gestaltpsychologie. Für das Zusammenwirken mehrerer derartiger Schlüsselreize im Rahmen eines AAM gilt nichtsdestoweniger die von SEITZ gefundene Summenregel, d. h. jeder von ihnen wirkt auch allein geboten auslösend, die Wirkung der Reizsituation ist durch die Summe der gebotenen Schlüsselreize bestimmt.

Die ersten Untersucher des AAM (LORENZ, 1937; PETERS, 1937) waren ausgesprochener- oder unausgesprochenermaßen der Ansicht, daß das natürliche Objekt, wenigstens in der Regel, die stärkste denkbare auslösend wirksame Reizsituation darstelle. Dem ist nicht so. Die Relation zwischen zwei Reizen läßt sich übertreiben, Kontraste können verstärkt, Konturausbuchtungen überhöht, die Aufeinanderfolge wechselnder Reize verschnellert werden und auch «absolut» wirkende Reize, wie Farbe und Größe, können wirksamer gewählt werden, als dies unter natürlichen Bedingungen je vorkommt. Auf diese Weise gewinnt man Attrappen, deren auslösende Wirkung die des biologisch adäquaten Objekts gewaltig übertrifft. Ein dunkelrotes, dünnes Holzstäbchen mit mehreren weißen Ringen am unteren Ende vor einem Möwenkücken vertikal auf- und abbewegt, löst die Bettelreaktion genau doppelt so stark aus, wie das fütternde Alttier, weil das absolute Merkmal rot, der Kontrast des roten Schnabelflecks gegen den Hintergrund, die Schmalheit, die Steilstellung und die Bewegungsweise, alles Schlüsselreize des Betteln auslösenden Mechanismus, im Vergleich zu den vom normalen Objekt ausgehenden verstärkt sind (TINBERGEN & PERDECK, 1950). Eine Silbermöwe verläßt ihr eigenes Gelege, um ein sehr viel größeres, kontrastreicher geflecktes Attrappenei zu bebrüten und kommt von diesem nicht los, obwohl sie die befriedigenden Endhandlungen, Einrollen, Niedersetzen und Brüten an ihm gar nicht durchführen kann (BAERENDS, 1954). Wie MAGNUS (1954) zeigte, wird der Balzanflug des männlichen Kaisermantels durch den Wechsel zwischen hellgelber und dunkler Farbe ausgelöst, den der Flügelschlag des Weibchens erzeugt. Die stärkste Wirkung liegt jedoch nicht bei der Frequenz, die der natürlichen Situation entspricht, sondern steigt mit ihrem Zunehmen bis zur elektrophysiologisch nachgewiesenen Verschmelzungsgrenze stetig an.

Die Empfänglichkeit des AAM für derartige Übertreibungen muß dort, wo geschlechtliche Verhaltensweisen ausgelöst werden, notwendigerweise zu äußerst starkem Selektionsdruck in der betreffenden Richtung führen, und bizarre

Auslöseorgane, wie sie beim Pfau, beim Argusfasan u. a. m. vorkommen, sind zweifellos seine Folge. Sicher ist es dieselbe Leistungsbeschränkung des AAM, die von vielen sozialen Parasiten ausgenutzt wird. HEINROTH bezeichnet den jungen Kuckuck als ein «Laster» der fütternden Wirtsvogel, da er ihre Reaktionen viel stärker auslöst, als artgleiche Jungvögel. Das Gleichnis trifft den Kern der Sache, denn vieles, was beim Menschen als Laster bezeichnet wird, beruht auf der Suche nach übernormal auslösenden Objekten. Kochkunst und Mode liefern viele Beispiele.

Als E. VON HOLST vor 18 Jahren an dieser Stelle über die Ergebnisse der vergleichenden Verhaltensforscher referierte, kannten diese zwei Haupttypen der tierischen Handlung. Erstens den von WALLACE CRAIG (1918) und LORENZ (1937) analysierten Vorgang, in welchem Suchverhalten (appetitive behaviour), Erreichen einer auslösenden Reizsituation mit Ansprechen eines AAM und der Ablauf der Erbkoordination zeitlich aufeinanderfolgen. Zweitens aber das von M. MEYER-HOLZAPFEL besonders untersuchte Streben nach triebbedingten Ruhezuständen, von CRAIG als «aversion» bezeichnet, bei dem das vom Suchverhalten zu erreichende Ziel in einer Reizsituation besteht, die nicht bestimmte Verhaltensweisen auslöst, sondern lediglich das Suchverhalten abschaltet, das hier häufig nur in ungerichteter Lokomotion, häufiger aber auch in taxien-gesteuertem Verfolgen eines Reizgefälles besteht, wie Herter (1940) zeigte.

Besonders bezüglich des erstgenannten Handlungstypus erwies sich das, was man zunächst für die Regel hielt, als ziemlich seltener einfachster Sonderfall. Meistens schaltet die Reizsituation, bzw. der AAM, dessen Ansprechen das Appetenzverhalten erster Ordnung abstellt, noch nicht die zielbildende Erbkoordination ein, sondern zunächst ein Appetenzverhalten zweiter Ordnung, das nunmehr nach einer anderen, spezielleren, Reizsituation «sucht» (G. P. BAERENDS, 1948 und TINBERGEN, 1949). Eine Kette von Appetenzen bewirkt durch Erreichen einer zeitlichen Folge von spezifischen Reizsituationen eine im ZNS verankerte Folge von «Stimmungen», wobei der Begriff der Stimmung nach HEINROTHSchem Vorbild im Sinne einer objektiv durchaus faßbaren Bereitschaft zu ganz bestimmten Tätigkeiten gefaßt ist und über subjektives Erleben des Tieres nichts aussagt. Ein jagender Wanderfalke sucht zunächst nach Beute irgendwelcher Art (Appetenz I), stößt auf einen Schwarm Krickenten, der sich bei seinem Nahen dicht zusammenballt. Diese Reizsituation löst beim Wanderfalken eine ganz bestimmte, in Erbkoordinationen festliegende Verhaltensweise aus, deren Funktion es ist, einen einzelnen Beutevogel vom Schwarm abzusprengen. Gelingt dies, so folgen die Bewegungsweisen des Beuteschlagens, und bei dessen Gelingen weiterhin die des Rupfens und Fressens der Beute. Wie dieses Beispiel zeigt, fungiert in solchen Ketten häufig eine Erbkoordination gleichzeitig als «zielbildende Endhandlung» der vorangehenden Appetenz, und auch als Appetenzverhalten zweiter Ordnung, indem ihre Leistung im Herstellen einer weiteren Reizsituation liegt, die ihrerseits wiederum eine andere Erbkoordination auslöst. Der arterhaltende Vorteil einer solchen «Stimmungs-Hierarchie» gegenüber einer starren Abfolge einer einzelnen

Erbkoordination liegt in ihrer Anpassungsfähigkeit an verschiedene Situationen. Gerät der Falke zufällig an einen einzelnen Beutevogel, so fällt natürlich der vorangehende Teil der Kette fort. Bei dem klassischen Objekt, an dem BAERENDS das Hierarchie-Prinzip als Erster klar herausstellte, bei der Sandwespe *Ammophila campestris*, ermöglicht es eine schier unglaubliche zweckmäßige Variabilität des Verhaltens. Die Weibchen dieser Art bauen eine ganze Anzahl von Nestern, deren jedes mit einem Ei belegt und, auch nach dem Schlüpfen der Larve, dauernd mit gelähmten Raupen nachproviantiert wird. Da die Nester zeitlich nacheinander gebaut werden, und außerdem jedes von ihnen eine bestimmte Abfolge von Brutpflegehandlungen erheischt, ist die Wespe gezwungen, fast gleichzeitig an verschiedenen Orten Brutpflegehandlungen zu vollführen, die in verschiedener Phase jeweils den Bedürfnissen der betreffenden Larve entsprechen. Neben dem erstaunlichen Ortsgedächtnis des Insekts ermöglicht ausschließlich die von BAERENDS sorgfältig analysierte hierarchische Organisation der «Stimmungen», daß es an Nestern verschiedenen Entwicklungsstadiums stets situationsgemäß handelt. Die Appetenz- bzw. Stimmungsketten einer hierarchischen Verhaltens-Organisation können sich auch mehrfach verzweigen. Der männliche Stichling, dessen Fortpflanzungsverhalten zunächst auf hormonalem Wege durch die Zunahme der Tageslänge im Frühjahr in Gang gebracht wird, wandert so lange küstenwärts, bzw. bis ins Süßwasser, bis er eine Reizsituation erreicht, die durch flaches, warmes Wasser und reichen Pflanzenwuchs bestimmt ist. Diese Reize schalten den Wandertrieb aus, der Fisch besetzt ein Revier, nimmt die Prachtkleidfärbung an und ist nun gleicherweise bereit, ein Weibchen anzubalzen, ein Männchen zu bekämpfen und ein Nest zu bauen. Die Appetenzen nach diesen Tätigkeiten sind unabhängig voneinander aktivierbar, haben aber die gemeinsame Voraussetzung, daß die Verhaltenskette bis zur Revierbesetzung gediehen ist. Welche von ihnen als nächste in Gang kommt, hängt größtenteils von der Reizsituation ab, in die das Appetenzverhalten zweiter Ordnung den Fisch nunmehr bringt. Auf diese Weise «verzweigen» sich die «Ketten der Bereitschaft» mit dem Fortschreiten von höheren zu niedrigeren Integrationsebenen mehr und mehr.

Selbstverständlich muß den eben skizzierten Gesetzmäßigkeiten des Verhaltens eine strukturierte Organisation des ZNS entsprechen. TINBERGEN hat sie in dem in Abb. 3 wiedergegebenen Diagramm versinnbildlicht, das selbstverständlich nur funktionelle Einheiten darstellt und über Anatomie und Lokalisation keinerlei Aussagen machen soll. Aus dem Verhalten mit Sicherheit ermittelt sind dagegen die Zahl und Art der Appetenzglieder, sowie der auf bestimmte Reizsituationen ansprechenden angeborenen Auslösemechanismen (AAM), ebenso die in die Kette eingebauten und ihr schließliches Ende bildenden Erbkoordinationen. Nahe Beziehungen bestehen zwischen diesen Ergebnissen TINBERGENS und denen von P. WEISS (1940), der an motorischen Vorgängen, die durchwegs noch unter dem Integrationsniveau der zielbildenden Erbkoordination liegen, eine analoge hierarchische Organisation zentral-

nervöser Mechanismen aufgezeigt hat. TINBERGEN hat in der Annahme, es handle sich um physiologisch gleichartige Vorgänge, das WEISSsche Diagramm unter der horizontalen Linie an das seine angefügt. Eine in diesem Schema unberücksichtigt gebliebene, TINBERGEN aber sehr wohl bewußte Komplikation liegt darin, daß dieselben Koordinationsvorgänge niedrigster Ebene, z. B. solche der Lokomotion, als letzte effektorische Glieder an verschiedene hierarchische Organisationen höherer Ordnung als «gemeinsame Endbahn» (common final pathway) angeschaltet sein können, die divergierenden Ketten nach unten zu also unter Umständen wieder konvergieren können.

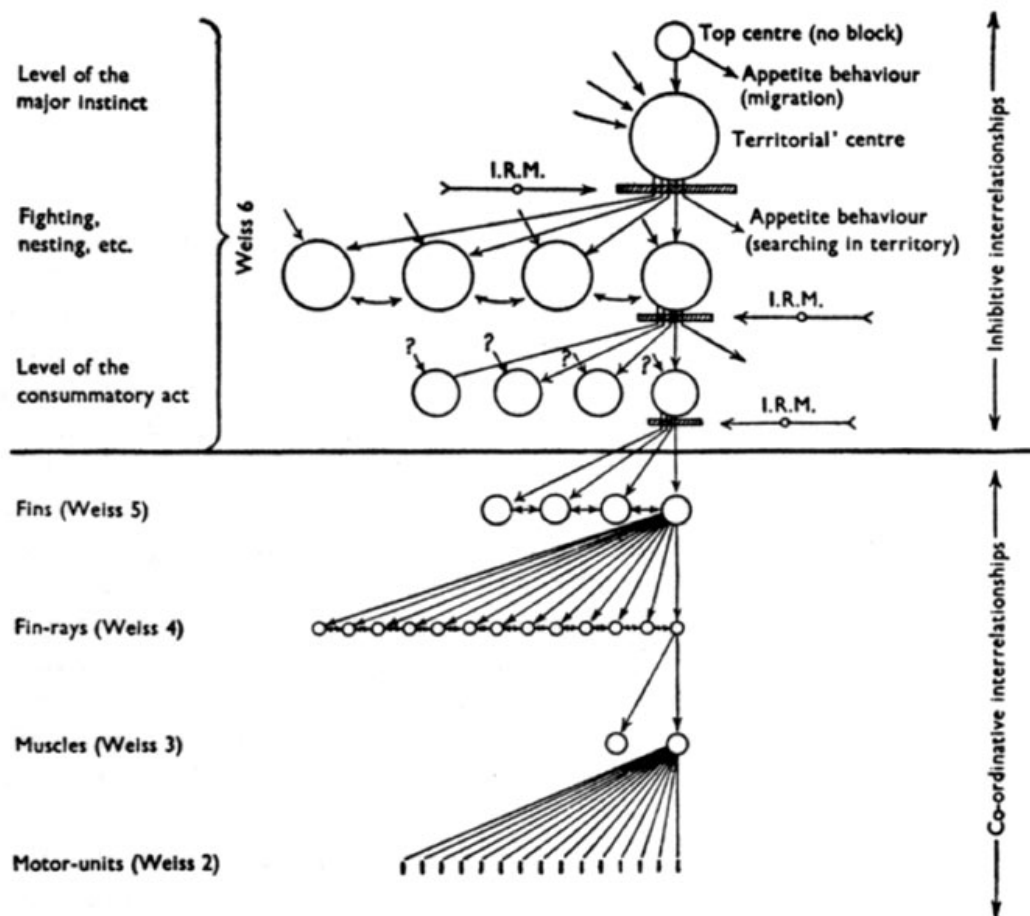


Abb. 3: TINBERGENS Diagramm der Stimmungshierarchie in Kombination mit dem Koordinations-Schema von P. WEISS. Erklärung im Text.

Ein hoher Wert der Ergebnisse und Hypothesen TINBERGENS liegt sicherlich darin, daß sie eine Brücke zu der neueren Physiologie des ZNS schlagen. Die endogene Erzeugung rhythmischer Impulsfolgen, die E. VON HOLST, P. WEISS u. a. im ZNS nachwiesen, muß auch für die «Zentren» TINBERGENS gefordert werden. Weitere bedeutsame Bestätigungen erhalten die von TINBERGEN durch Studium des intakten Tieres gewonnenen Vorstellungen einer hierarchischen Organisation des ZNS durch gewisse Beobachtungen, die W. R. HESS und

E. VON HOLST bei ihren Versuchen mit elektrischer Reizung des Hypothalamus an Katzen (1956) und Hühnern (1957) machten. Beide konnten wohlkoordinierte, ganzheitliche, mit denen des normalen Verhaltens identische Bewegungsabläufe hervorrufen. Diese Abläufe jedoch repräsentieren offensichtlich Funktionen von Integrationsmechanismen, die verschiedenen Ebenen des TINBERGENSchen Hierarchie-Schemas entsprechen. Von bestimmten Punkten aus konnte HESS bei der Katze Kampfverhalten allgemeinsten Art auslösen, beginnend von leichter Schwellenerniedrigung kampfauslösender Reize bei schwacher, bis zu kompletten Kämpfen «in vacuo» bei stärkerer Reizung. Setzte er die Elektroden ein ganz klein wenig weiter kaudalwärts, so bekam er nicht mehr ganzheitlich integriertes Kampfverhalten, sondern einzelne, zum Kampf gehörige Bewegungsweisen, ohne daß die Katze als Ganzes in «Kampfstimmung» geriet. Analoge Wirkungen erzielte VON HOLST an Hühnern. Die schon von HESS betonte Tatsache, daß die Elektroden nicht in lokalisierten «Zentren», sondern offenbar stets in Leitungsbahnen sitzen, wurde hier in einigen Fällen besonders deutlich. Vom gleichen Reizort konnte z. B. bei schwacher Reizung Rivalenkampf, bei höherer Reizintensität aber Flucht hervorgerufen werden, ganz als ob der elektrisch gesetzte Reiz einen mit der Reizstärke allmählich größer werdenden zweiten Hahn repräsentierte, die Elektrode saß hier offensichtlich in einer afferenten Bahn des auslösenden Mechanismus, der auf Rivalen anspricht. An anderen Stellen wurde das Kämpfen mit steigender Reizstärke nur intensiver, an wieder anderen waren nur Teilstücke aus dem Kampfverhalten auslösbar.

Unsere Vorstellungen von der Struktur der tierischen Handlungen haben durch die Erkenntnis ihrer hierarchischen Organisation eine gewaltige Komplikation erfahren. Gerade angesichts dieser Tatsache ist es recht bemerkenswert, daß die Begriffe der Teilfunktionen, die dem alten, viel zu einfachen CRAIG-LORENZschen Handlungsschema zugrundeliegen, ihre volle Anwendbarkeit behalten haben. Die Annahme, daß sie natürlichen Einheiten entsprechen, hat sich durchaus bestätigt, wenn auch diese Einheiten selbstverständlich weiterer Analyse bedürfen.

Ein anderer Vorgang, bezüglich dessen ursprüngliche, allzu einfache Anschauungen berichtigt wurden, ist die 1940 von TINBERGEN und KORTLANDT unabhängig entdeckte Übersprungbewegung. Wenn eine, bestimmten Bewegungsweisen zugeordnete, spezifische Erregung hervorgerufen, dann aber durch hemmende Einflüsse an ihrer gewöhnlichen Auswirkung verhindert wird, etwa, wenn ein starker Rivale in einem Fisch oder Vogel Kampftrieb auslöst und dieser bei größerer Annäherung durch das Ansprechen von Fluchtreaktionen überlagert wird, so führt das Tier häufig völlig andersartige, zu keiner der beiden widerstreitenden Erregungsarten gehörige Bewegungen aus, ein Stichling beginnt nestzubauen, der Haushahn, am Boden zu picken. Schon in der Bezeichnung «ist die hypothetische Vorstellung enthalten, daß eine der beiden «autochthon» aktivierten Erregungsarten sich bei Blockierung ihres normalen Entladungsweges, gewissermaßen durch eine Undichtigkeit in der Leitung, in

die Bahn einer anderen Erbkoordination «ergießt», und diese «allochthon» aktiviert. Einige in neuerer Zeit aufgefundene Indizien sprechen dafür, daß, mindestens in einigen besonders untersuchten Fällen, die Annahme einer derartigen «Irradiation» spezifischer Erregung nicht nötig ist. Es könnte die Übersprungbewegung auch in folgender Weise Zustandekommen, wie von P. SEVENSTER und A. BOL (1957) wahrscheinlich gemacht wurde: Von zwei spezifischen Erregungsarten, die bestimmte Bewegungsweisen hervorrufen, üben beide nicht nur aufeinander, sondern, mindestens eine von ihnen, auch eine hemmende Wirkung auf eine dritte aus. Werden die beiden ersten gleichzeitig und in solchem Maße hervorgerufen, daß sie zueinander im Gleichgewicht stehen, so werden nicht nur ihre eigenen spezifischen motorischen Auswirkungen, sondern auch die hemmende Wirkung auf die dritte Bewegungsweise aufgehoben, die nunmehr aus diesem Grunde allein zutage tritt, gewissermaßen selbst «autochthon», d. h. ohne von einem der in Konflikt geratenen Bewegungsimpulse her nervliche Erregung zu beziehen. Wenn bei einer Silbermöwe Brutdrang und Fluchtdrang in Konflikt stehen, so tritt, wie A. BOL zeigte, Übersprungputzen besonders dann auf, wenn zwischen beiden ein möglichst genaues Gleichgewicht herrscht. Eine ganze Reihe bekannter Tatsachen sind mit der eben umrissenen Hypothese wohl vereinbar: 1.) Übersprungbewegungen treten besonders dann auf, wenn Erregungsarten in Konflikt geraten, die den ganzen Organismus beherrschen, wie etwa die von Kampf, Flucht, Begattung, Brüten — also solche, die tatsächlich erfahrungsgemäß andere Bewegungsweisen stark hemmen. 2.) Die als Übersprungbewegungen auftretenden Erbkoordinationen hingegen sind fast stets solche, die einerseits alltäglich oft wiederholt werden, deren endogene Impulsproduktion sie also jederzeit «verfügbar» macht, wie Sich-Putzen, Sich-Kratzen, Picken etc. etc., die aber andererseits das Tier als Ganzes wenig erregen und daher durch andersartige und dominantere Bewegungsweisen leicht unterdrückt werden. 3.) Die Form der Übersprungbewegung steht häufig in deutlicher Korrelation mit der Körperlage, die der primäre Konflikt der Dränge dem Tier aufzwingt: Es erfolgt nämlich auffallend oft eine Bewegung, zu der jene Lage die Ausgangsstellung darstellt. Offensichtlich verwandt mit dieser Erleichterung des Übersprungs durch eine von vornherein passende Körperstellung ist die Art und Weise, in der sich die «allochthone» und die «autochthone» Verursachung einer Bewegungsweise glatt summieren. SEVENSTER löst beim Stichling das Befächeln des Nestes als Übersprungbewegung durch entsprechende Konfliktsituationen aus, und unterstützte gleichzeitig die Reaktion durch den «autochthon» auslösenden Reiz von CO₂-reichem Wasser, das er durch ein Röhrchen aus dem Nesteingang strömen ließ. Die Quantität des Fächelns entsprach gut der Summe von «allochthoner» und «autochthoner» Auslösung. Analoges fand A. BOL am Übersprung-Schnabelschütteln, das Brandseeschwalben im Konflikt zwischen Flucht- und Brutdrang zeigten. Sie zählte aus, wie häufig autochthones Schnabelschütteln bei Regen auftritt und fand, daß das Übersprungschütteln bei Regenwetter gegenüber dem bei Schönwetter genau um die entsprechende Quantität vermehrt war.

Alle diese Erscheinungen wären nur schwer zu erklären, wenn das Übersprungphänomen lediglich auf einer Erregungs-Irradiation in einer durch die innere Struktur des ZNS vorbestimmten Richtung beruhte, fügen sich aber gut der Annahme, daß eine sowieso zum spontanen Hervorbereiten bereitete Erbkoordination durch den Konflikt anderer Dränge einer

Hemmung ledig wird. Andererseits gibt es, wie nicht verschwiegen sei, einige Tatsachen, die von der alten Irradiationsthese besser erklärt werden, als von der neuen Annahme: 1.) Wenn der Fortfall von Hemmungen allein für das Auftreten von Übersprungbewegungen verantwortlich ist, so bedarf es einer besonderen Erklärung, weshalb in der Mehrzahl der Fälle in einem bestimmten Konflikt eine ebenso bestimmte Bewegungsweise, und nur diese, ausgeführt wird, besonders aber, weshalb bei nächstverwandten Arten, deren Inventar an verfügbaren «kleinen» Bewegungsweisen haargenau das gleiche ist, in der gleichen Situation artbezeichnend verschiedene Übersprungbewegungen auftreten. Im Konflikt zwischen Angriff und Flucht vollführt die Kurzschnabelgans die Bewegung des Flankenputzens, die Schneegans Badebewegungen, während die Graugans sich schüttelt. 2.) In sehr vielen Fällen, z. B. beim Übersprung-Nestgraben, das der männliche Stichling in der gleichen Konfliktlage zeigt, steigt die Intensität der Übersprungbewegung proportional zu der absoluten Höhe der widerstreitenden Erregungen, während nach der Enthemmungshypothese zu fordern wäre, daß nur das Gleichgewicht zwischen beiden für die Intensität der Übersprungbewegung maßgebend sei. 3.) Die Regelmäßigkeit, mit der die Übersprungbewegung in der betreffenden Konfliktsituation auftritt, bedarf einer besonderen Erklärung. Auch, wenn das Putzen nicht durch Brutdrang oder Flucht unter Hemmung steht, putzt sich eine Silbermöwe ja nicht ununterbrochen, und bei Zutreffen der Enthemmungshypothese wäre zu fordern, daß die Übersprungbewegung mit derselben Unregelmäßigkeit auftritt, wie die autochthone Form derselben Erbkoordination. Alle diese Erscheinungen vermag die alte Übersprunghypothese zwanglos einzuordnen.

Die Untersuchung der gesetzmäßigen Fluktuation der Schwellenwerte jener Reize, die Erbkoordinationen auslösen, hat ebenfalls zu erheblicher Komplizierung der vorher herrschenden Vorstellungen geführt. Wie DREES (1952) an Springspinnen zeigte, betrifft die «aktivitätsspezifische» Änderung innerer Bereitschaft manchmal nicht nur einen «Satz» verschiedenschwelliger, aber funktionell doch zusammengehöriger Bewegungen, wie etwa die Erbkoordinationen des Kampfes von Cichliden, deren Untersuchungen durch SEITZ (1948) wesentlich zu den S. 271 skizzierten Vorstellungen beitrug. Vielmehr können bei Salticiden so grundverschiedene Verhaltensweisen wie Balz und Beutefang von derselben Erregungsqualität abhängig sein. Allerdings beginnen beide Abläufe mit einem gleichartigen Hinwenden, Fixieren und Heranschleichen, und möglicherweise wird bei der Auslösung dieser einleitenden Schritte auf die noch große Entfernung hin zwischen Weibchen und Beute nicht unterschieden. Auf jeden Fall aber werden diese Bewegungsweisen in gleicher Weise erschöpft, wenn man sie nur durch eine Beute oder ein Weibchen wiederholt auslöst, so

daß eine in Hinsicht auf Jagen völlig erschöpfte Spinne nunmehr auch nicht mehr balzt und umgekehrt, und zwar auch bei starker Annäherung des Modells, bei der die Unterschiede der beiden Reizsituationen ganz sicher wirksam sind.

Die Gesetzmäßigkeit der Fluktuation innerer Bereitschaft zu bestimmten Sätzen von Erbkoordinationen ist indessen nicht, wie LORENZ, SEITZ, TINBERGEN u. a. m. annahmen, ausschließlich durch periodische Vorgänge in der endogenen Reizproduktion der Erbkoordination selbst, sondern auch durch afferente Vorgänge bestimmt. Zunächst wird, wie ebenfalls von DREES festgestellt wurde, die soeben «ausgepumpte» Bereitschaft zum Beutesprung bei der Springspinne um so schneller wieder aufgeladen, je «hungriger» das Tier im Gewebephysiologischen Sinne ist. Daneben beeinflußt der Gewebe-Hunger auch den AAM: Je hungriger die Spinne ist, desto größer darf die Attrappe sein, um den Beutesprung optimal auszulösen.

Der AAM wird aber in seiner Reizempfänglichkeit nicht nur durch Gewebebedürfnisse, sondern auch direkt vom Ablaufen seiner Funktion beeinflußt. Wird ein einzelner aus mehreren Schlüsselreizen, die einen AAM ansprechen lassen, so lange für sich allein geboten, bis das Tier nicht mehr antwortet, so bleibt die Reaktion durch andere, zum gleichen AAM gehörige Schlüsselreize noch auslösbar, wie H. PRECHTL (1953) am Sperren junger Buchfinken nachwies, das in bestimmten Altersstufen durch optische, akustische und Erschütterungsreize gleichermaßen auslösbar ist. Die Zahl der hintereinander auslösbaren Sperrbewegungen war dann am weitaus größten, wenn keiner der erwähnten Reize bis zur völligen Erschöpfung der Reaktion geboten wurde, sondern wenn immer knapp, ehe diese eintrat, zum nächsten Reiz gewechselt wurde usw., im Kreise herum. Im Gegensatz zu den Ergebnissen DREES' zeigte sich bei den Sperlingsvögeln PRECHTLs kein Einfluß des Gewebehungers auf die Schnelligkeit, mit der sich eine erschöpfte Reaktionsbereitschaft wieder herstellte.

Das Kollern des Truthahns wird, wie M. SCHLEIDT (1955) zeigte, in recht unselektiver Weise durch verschiedenste Töne und Geräusche ausgelöst, am stärksten allerdings durch einen auf- und abschwankenden Ton in der ungefähren Höhe des Kollerns. Bei wiederholter Auslösung durch reine Töne schwand die Reaktion auf die betr. Höhe und Lautstärke, sowie auf die unmittelbar benachbarten Frequenzbereiche. Nach dieser Erschöpfung war das Kollern häufig noch durch einen Ton gleicher Höhe und geringerer Stärke auslösbar. Auch bleibt nach Schwinden der Antwort auf einen bestimmten Ton deutlich die hemmende Wirkung nachweisbar, die der vorher das Kollern auslösende Reiz auf eine antagonistische Erbkoordination ausübt. Beides beweist zwingend, daß es sich nicht um eine «Reiz-Adaptation» der Sinnesorgane selbst handelt, sondern um einen spezielleren Vorgang auf höherer Integrationsebene. Der Terminus Adaptation erscheint auch deshalb unglücklich, weil der Vorgang so häufig durchaus «unadaptiv» den Interessen der Arterhaltung entgegen wirkt. M. SCHLEIDT schlug den Ausdruck «afferente Drosselung» vor.

Vielleicht verwandt mit den eben besprochenen Erscheinungen ist ein langfristiger Reaktions-Schwund, den R. HINDE (1954) an den Warnreaktionen feststellte, die beim Buchfinken durch Eulen und Eulenmodelle auslösbar sind. Die durch Auszählen gewisser Rufe und Bewegungen gut quantifizierbare Reaktion sinkt bei wiederholter Darbietung der Reizsituation innerhalb weniger Tage auf Null ab, erholt sich aber auch im Laufe einer mehrere Monate langen Ruhepause nur auf etwa 60% des bei der ersten Auslösung verzeichneten Wertes. Die Abstumpfung «irradierte» von einer Attrappe auf ähnliche, ja, auf wirkliche Eulen, und vice versa. Die Vermutung, es sei dressurmäßige «Verstärkung» der Reaktion nötig, bestätigte sich nicht, auch starkes Scheuchen der Vögel durch die Attrappe, ja, sogar wirkliches Jagen durch einen lebenden Steinkauz vermochten nicht, das Schwinden der Reaktion («Fading») aufzuhalten. F. SCHUTZ, der die von K. VON FRISCH an Ellritzen gefundene Reaktion auf einen in der Haut vorhandenen, wasserlöslichen Schreckstoff (1956) an verschiedenen Karpfenfischen untersuchte, fand einen gleichen irreparablen Reaktionsschwund wie HINDE. Die extreme Un-Adaptivität dieser «Adaptationen» gibt uns ein Rätsel auf, ist es doch äußerst unglaublich, daß so hochspezialisierte Reaktionsweisen von so eindeutigem Arterhaltungswert unter natürlichen Umständen einen gleichen Intensitätsabfall zeigen, der ihre Funktionstüchtigkeit praktisch vernichtet. Vielleicht wirkt folgende Zufallsbeobachtung des Ref. ein Licht darauf, in welcher Richtung möglicherweise die Lösung zu erwarten wäre: Handaufgezogene junge Graugänse reagieren zunächst ausgezeichnet auf eine Nachahmung des Warnlautes ihrer Art, indem sie beim und unter dem Pfleger Deckung suchen. Nach 4—6maliger Wiederholung ist die Reaktion so gut wie verschwunden und restituiert sich auch nach monatelanger Ruhe nur ganz unvollkommen. Dagegen schwindet die Reaktion der von einer Gans geführten Jungen auf den Warnlaut der Mutter nicht im Geringsten, auch wenn diese noch so oft in Reizsituationen warnt, die von keinerlei verstärkender Dressur gefolgt werden.

Als es A. SEITZ (1942, 1949) durch gleichzeitige Quantifizierung der äußeren Reizwirkung und der zur betreffenden Zeit bestehenden inneren Bereitschaft des Organismus zu spezifischen Aktivitäten erstmalig gelang, eine verlässliche Korrelation zwischen Reizstärke und Reaktions-Intensität nachzuweisen, schien der Weg zur Analyse der gesetzmäßigen Schwankungen der Bereitschaft offen. Wie sich aber nun zeigt, ist es nicht nur das «Reservoir» aktivitäts-spezifischer Potentialität (LORENZ, 1949) auf der motorischen Seite, das durch wiederholtes Ablaufen eines Satzes von Erbkoordinationen ausgepumpt wird, sondern es spielen sich ebenso spezifische «Ermüdungs»-Erscheinungen auch im afferenten Sektor, und zwar in den einzelnen «Empfangsapparaten» für bestimmte Schlüsselreize ab. Da diese beiden Systeme im Ablauf einer einzigen Handlung hintereinandergeschaltet sind, ist die in einem einzelnen Auslösungsversuch verzeichnete Intensität des Ablaufs die Funktion von mindestens drei Variablen, der Stärke des Außenreizes, des augenblicklichen «Adaptations»-Zustandes des AAM und der augenblicklichen motorischen Bereitschaft. In einzelnen Fällen

konnte die verschiedene Restitutionsgeschwindigkeit im afferenten und im motorischen Sektor benutzt werden, um die in beiden ablaufenden Ermüdungserscheinungen auseinanderzuhalten (FRANZISKET, 1953).

Weiter erschwert wird die Analyse dieser Vorgänge durch Erscheinungen der Trägheit, auf deren Existenz SEITZ schon 1942 hinwies. Beim Anlaufen von Erbkoordinationen vollzieht sich gleichzeitig mit der — offenbar sofort einsetzenden — Erhöhung aller Schwellenwerte eine allmähliche Bahnung (von englisch sprechenden Autoren im anschaulichen Vergleich mit der Funktion eines Benzinmotors als «warming-up» bezeichnet), die jenen Effekt zunächst überkompensiert. J. S. HUXLEY, dem diese Erscheinung schon 1914 vertraut war, sagte, alle derartigen Bewegungsweisen seien zu gleicher Zeit selbststimulierend und selbst-erschöpfend. B. OEHLERT fiel beim Protokollieren der von ihr beobachteten Cichlidenkämpfe eine Regelmäßigkeit auf: Wenn beim allmählichen Anlaufen des Satzes in der Aufeinanderfolge unterschiedenschwelliger Bewegungsweisen eine höher-schwellige zum ersten Mal auftritt, führt der Fisch sie stets nur ganz kurz aus, um sofort auf die Stufe der vorherigen, niedriger-schwelligen Erbkoordination zurückzusinken. Möglicherweise ist dies so zu erklären, daß der Ablauf der hochschwelligen Bewegung alle parallel fluktuierenden Schwellenwerte des Satzes kurzfristig um einen größeren Betrag erhöht, als die allmählich zunehmende Bahnung sie im gleichen Zeitraum senkt. Ob die Nachwirkungen der einmal «in Schwung gekommenen» Erbkoordinationen, die schon von SEITZ (1940, 1941) mit unter den Begriff der «Reaktions-Trägheit» subsummiert wurden, die reziproke Auswirkung der gleichen physiologischen Vorgänge sind, steht noch dahin.

IV. Auseinandersetzung mit behavioristischer Lernpsychologie

Nachdem die Forschungsrichtung, über die hier berichtet wird, im Schrifttum der behavioristischen Psychologie jahrelang mit völligem Schweigen übergangen worden war, erfolgte in jüngerer Zeit, großenteils wohl ausgelöst durch TINBERGENS in englischer Sprache erschienenes Buch «The study of Instinct», eine Reihe kritischer Stellungnahmen (HEBB, 1953; KENNEDY, 1954; LEHRMANN, 1953). Neben einer ganzen Reihe von Argumenten, die auf völligem Mißverstehen beruhen und durchaus nicht wissenschaftlich motiviert sind — die vergleichende Verhaltensforschung wird als vitalistisch, «nativistisch», «präformationistisch», dualistisch und finalistisch gebrandmarkt — enthielten diese Schriften auch einige, deren Diskussion zu einem besseren gegenseitigen Verständnis zwischen behavioristischer Psychologie und vergleichender Verhaltensforschung führte. Obwohl auch in ihnen noch die Tendenz steckt, das Vorhandensein ererbter Strukturen im ZNS grundsätzlich zu leugnen, und dieses als eine strukturlose Summe gleichartiger Elemente aufzufassen, haben sie viel zur Klärung der Begriffe beigetragen, vor allem dreier von ihnen, die deshalb hier besprochen seien:

1. Die Existenz ererbter physiologischer Mechanismen, die Verhaltensweisen bestimmen, aber mit Lernen nichts zu tun haben, wird einfach geleugnet, die

«Dichotomie» von angeborenem und erlerntem Verhalten als Auswirkung eines ideologischen Dualismus hingestellt. Der Begriff des «instinktiven» Verhaltens sei nichts als eine diesem Dualismus entspringende *petitio principii*, da es nur als Dasjenige definiert werden könne, was nicht erlernt, bzw. von der Umgebung her bestimmt wird. «Die Einheitlichkeit von Faktoren, die nur per *exclusionem* identifiziert werden, ist stark zu bezweifeln.» (HEBB 1953, Übersetzung). An anderer Stelle sagt HEBB: «Ich lege dringend nahe, daß es nicht zwei Arten von Vorgängen gibt, die tierisches Verhalten bestimmen, und daß der Terminus Instinkt völlig irreführend ist, da er einen Mechanismus oder nervlichen Vorgang bedeutet, der von Umgebungsfaktoren unabhängig und von jenen nervlichen Vorgängen verschieden ist, an denen Lernen beteiligt ist.» (Übersetzung.)

2. Das Vorhandensein ererbter, verhaltensbestimmender Mechanismen wird zwar nicht grundsätzlich geleugnet, doch wird dem Begriff des «angeborenen» Verhaltens jeder Wert abgesprochen, da man praktisch nie völlig ausschließen könne, daß sich in der Ontogenese, vielleicht schon in ovo oder in utero, epigenetische Vorgänge abgespielt haben könnten, die mit Lernen aufs Nächste verwandt seien. Selbst von Bewegungsweisen, die, wie das Picken des Hühnchens, sofort nach dem Schlüpfen funktionsfähig seien, könne man nicht annehmen, daß die Koordination als solche ererbt sei, ja, diese Annahme «entmutigt die Untersuchung jener entwicklungsmechanischen Prozesse, denen sie ihre Entstehung verdankt.» (LEHRMANN, 1953, Übersetzung.) Da KUO (1942) gezeigt hat, daß der Herzschlag den Kopf auf und ab bewegt, während der Schnabel während bestimmter Entwicklungsphasen im Takt dazu schnappt, wozu später noch Schluckbewegungen kommen, könnte das ganze Bewegungsmuster des Pickens erlernt sein. Noch gründlicher sei zu prüfen, welche allgemeinsten Gesetzmäßigkeiten der Umwelt in früher Jugend durch Lernen erworben würden. Die Isolierungsversuche, die von vergleichenden Verhaltensforschern angestellt worden seien, schlossen diese Möglichkeit niemals aus und besagten daher fast nichts über die Frage, ob Verhalten angeboren oder erlernt sei. Bestenfalls ermögliche das Isolationsexperiment negative Aussagen darüber, welche Verhaltens-Elemente nicht erlernt sind.

Als Beispiele für die Gefahr, Verhaltensweisen für angeboren zu halten, die in Wirklichkeit im unkritischen Isolierungsversuch durch Selbstdressur erworben werden, wählt LEHRMANN einige Verhaltensweisen der Brutpflege von Ratten. Auf Anregung SCHNEIRLA's, der auch LEHRMANN's kritische Schrift veranlaßte, versuchten RIESS und BIRCH zu zeigen, daß die wesentlichen Brutpflegehandlungen von weißen Laborratten durch Selbstdressur zustande kämen. RIESS zog Ratten auf Gitterböden auf, durch die alle Faeces durchfielen und ernährte sie nur mit pulverisiertem Futter, so daß die Tiere keine Gelegenheit hatten, sich je mit herumtragbaren festen Gegenständen auseinanderzusetzen. Da solche Tiere in einer genau definierten Testsituation gebotenes Nestmaterial nur herumstreuten und ebenso die Jungen ziellos hin und her trugen, ohne sie an einem Nestplatz zu sammeln und KINDER (1927) gezeigt hatte, daß Ratten bei niedriger Temperatur am stärksten und bei hoher gar nicht bauen, lag der

Schluß nahe, daß Ratten durch das Eintragen von Futter das Herumtragen von Gegenständen lernen, sich auf diesem Wege selbst adressieren, wärmendes Nestmaterial in einer Ecke des Käfigs anzuhäufen und schließlich durch Bahnung dieser Verhaltensweisen dazu veranlaßt würden, mit den Jungen dasselbe zu tun.

BIRCH vermutete, daß das bei trächtigen Ratten besonders häufige Belecken der eigenen Genitalien Selbstdressuren herstelle, die für die Hemmung, Junge zu beißen oder zu fressen, sowie für das Eintragen verlorengegangener Junge wesentlich sei. Er versah junge Ratten mit Gummikrägen, die jedes Sich-Belecken verhinderten, sah, daß solche Ratten manchmal ihre Jungen auffraßen und fand seine Vermutung bestätigt.

3. Die Begriffe, mit denen die vergleichende Verhaltensphysiologie arbeitet, seien nur durch künstliche Abstraktion von «Aspekten» oder Funktionen des Verhaltens entstanden. Sie entsprächen überhaupt keinen wirklichen physiologischen Vorgängen, sondern seien «unerwünschte» «Reifikationen hypothetisch vorausgesetzter Mechanismen» (LEHRMANN, Übersetzung). Im Besonderen sei es unzulässig, den AAM als eine Organisation des ZNS zu definieren, da die Selektivität des Ansprechens einer Reaktion oft auf Strukturen des peripheren Rezeptors zurückzuführen sei. Das von M. HERTZ nachgewiesene Ansprechen der Bienen auf radiärsymmetrische und insbesondere fünfstrahlige Figuren sei folgendermaßen zu erklären, und zwar ohne Inanspruchnahme irgendwelcher zentraler Mechanismen: Wie WOLF nachwies, wird das Anfliegen der Biene optimal durch Hell-dunkel-Wechsel auf möglichst viel Ommatidien in einem eben unter der Verschmelzungsgrenze liegenden Tempo ausgelöst. Fünfstrahlige radiärsymmetrische Figuren sind diejenigen, die beim Vorüberbewegen am Insektenauge Reize setzen, die jenem Optimum am nächsten kommen.

Allen diesen und auch fast allen anderen ähnlichen Einwänden gemeinsam ist die Tendenz, das ZNS als eine aller ererbten Strukturen bare und daher durch Lernvorgänge unbeschränkt modifizierbare Masse gleichartiger Elemente aufzufassen. Dennoch enthalten sie so manches, das geeignet ist, die Begriffe zu klären.

Zu 1.: Die begriffliche Dichotomie in «erlerntes» und «angeborenes» Verhalten ist tatsächlich irreführend, wenn man sie so versteht, als stünde einer Gruppe physiologischer Mechanismen, die man als Lernvorgänge zusammenfaßt, eine gleichwertige andere gegenüber. Während nämlich die Lernprozesse, so verschieden sie, kausal-physiologisch betrachtet, voneinander sein mögen, doch zweifellos in funktioneller Hinsicht eine natürliche Einheit darstellen, sind die vielen heute schon bekannten physiologischen Vorgänge, die angeborenermaßen das Verhalten bestimmen, selbstverständlich nicht nur ursächlich, sondern auch funktionell völlig voneinander verschieden. Die Zusammenfassung von, sagen wir, Erbkoordinationen, angeborenen Auslösemechanismen, opto-motorischen Reaktionen, verschiedensten Orientierungsmechanismen einschließlich der an ihnen beteiligten zeitgebundenen Rhythmen usw. als «angeborene Verhaltensweisen» ergäbe tatsächlich einen rein per exclusionem bestimmten

Begriff. Ein Irrtum HEBBSs liegt nur in der Annahme, daß irgend jemand mit diesem Begriff operiere, erst recht in der Aussage LEHRMANNs, es sei «unmöglich», den heuristischen Wert zu überschätzen, den sie (LORENZ und TINBERGEN) den Begriffen des «Angeborenen» und des «Nicht-Angeborenen» zuschreiben». Die Berechtigung dieser Begriffe sei bei der Diskussion des zweiten Einwandes erörtert.

Zu 2.: In diesen Argumenten ist paradoxerweise gerade jener Denkfehler enthalten, den jene Kritiker andern vorwerfen und den sie selbst als «Präformationismus» bezeichnen. Sie vergessen nämlich völlig, daß jede angeborne Struktur des Verhaltens, sei es nun Erbkoordination, Orientierungsmechanismus, AAM oder dergleichen, in unermeßlich komplexer Verzahnung auf unzählige Einzelheiten der Umgebung *paßt* und daß, wenn dieses Passen nicht auf einer Art prästablierter Harmonie beruhen soll, die «Information» über alle jene Umweltgegebenheiten irgendwie in das ZNS hineingekommen sein muß. Dies aber kann nur entweder im Lauf der Ontogenese durch Lernen — bzw. sonstige modifikatorische Vorgänge — oder im Laufe der Phylogenese durch alle jene Wechselwirkungen zwischen einer Tierart und ihrer Umwelt, die den Artenwandel bestimmen, geschehen sein. Informationen aus dieser Quelle aber können nirgends anders festgehalten werden, als im Genom, das von Informations-Theoretikern eben deshalb mit Recht als «chiffrierte Information» bezeichnet wurde, deren «Dechiffrierung» der Ontogenese obliegt. In dieser Weise besehen, erscheint auch jene Theorie des Behaviorismus recht gekünstelt, die behauptet, die genom-gebundene Information über die Art-Umwelt sei nur in der Morphologie des übrigen Körpers, nicht aber in der des ZNS enthalten. Dies und nichts anderes nämlich besagt die alte WATSONsche, heute noch so heftig vertretene Hypothese, daß das Tier durch Versuch und Irrtum aus der Struktur seiner Bewegungsorgane entnehme, wie diese zu gebrauchen seien, gleichsam wie ein Mensch im Trockenskikurs Bewegungen erlernt, die an Form und Größe der Bretter angepaßt sind. Wo dergleichen tatsächlich vorkommen sollte, würde die im Genom enthaltene Information zunächst durch die gesamten Vorgänge der Morphogenese in eine andere Chiffre übersetzt und erst diese dann durch Lernleistungen in das ZNS aufgenommen und in die «Sprache» des Verhaltens «übersetzt» werden müssen. Immerhin soll diese Möglichkeit beachtet und nicht von vornherein ausgeschlossen werden, insbesondere nicht für Ontogenese des Verhaltens beim Menschen und einigen hochentwickelten Säugern.

Die Forderung, daß in jedem Versuche mit isolierter Aufzucht genau geprüft werden müsse, welcher Möglichkeiten der Selbstdressur das Tier in der betreffenden Versuchsanordnung tatsächlich beraubt sei, ist an sich selbstverständlich berechtigt. Doch ist sie, an Hand der oben erwähnten informationstheoretischen Erwägung, durchaus nicht so unmöglich zu erfüllen, wie die Argumentation, insbesondere die LEHRMANNs, nahelegen möchte. Ein junger Mauersegler (*Cypselus*) hat in der Nisthöhle nie die Flügel öffnen, geschweige denn über Luftwiderstand etc. Erfahrungen sammeln können, konnte außerdem niemals etwas scharf sehen, weil sein Nahpunkt ferner als der

fernste Punkt der kleinen Höhle lag. Sofort nach dem Ausfliegen vollführt er wundervoll angepaßte Bewegungen, in denen implicite ein Reichtum von Informationen steckt, der in einem ganzen Lehrbuch der Aerodynamik kaum ebenso vollkommen enthalten ist. Er ist imstande, durch Auswertung parallaktischer Bildverschiebungen auf seinem Netzhautbild in rasendem Fluge alle Hindernisse im Raum richtig zu lokalisieren und schließlich gezielt wieder zu landen. Hier ist die sichere Aussage möglich, daß die Ontogenese der physiologischen Mechanismen, die diese sofort angepaßte Auseinandersetzung mit tausenden nie erlebten Einzelheiten leisten, auf Genom-gebundener Information aufgebaut sind. Gewiß bleibt auch von diesem natürlichen Isolations-Experiment die Aussage wahr, daß es nur negative Aussagen darüber ermöglicht, welche Umweltgegebenheiten nichts mit der Ontogenese bestimmter Verhaltensbestandteile zu tun haben. Dies sind aber hier alle jene, deren angepaßte Beherrschung höchst komplexe physiologische Mechanismen erheischt. Lernvorgänge können nur für allereinfachste Verhaltensbestandteile nicht ausgeschlossen werden, der Vogel könnte etwa im Ei oder im Nest erlernt haben, agonistische und antagonistische Muskeln wechselweise zu innervieren, aber auch, wenn man dies annehmen will, verhält sich der Anteil des Erlernten zu dem des Ererbten noch nicht einmal so, wie das, was der Ski-Neuling im Trockenskikurs zu erlernen vermag, zu dem, was ein Weltmeister kann. Wenn es auch richtig ist, daß ohne sehr genaue Analyse keine Aussage darüber möglich ist, ob ein Verhaltenselement *als Ganzes* angeboren oder erlernt sei, ist es doch sicherlich nicht heuristisch bedeutungslos zu fragen, welche Angepaßtheiten des Verhaltens im Genom weitergegeben werden und welche auf individuell erworbener Information beruhen. Steht die Kritik der Behavioristen, insbesondere die LEHRMANNs, informationstheoretisch auf äußerst schwachen Füßen, so ist dies in experimenteller Hinsicht noch mehr der Fall. EIBL-EIBESFELDT (1957) fand bei Wiederholung der Experimente RIESS', daß auch erfahrene alte Ratten in der von RIESS gebrauchten Versuchsanordnung weder bauten noch Junge eintrugen. RIESS hatte übersehen, daß Ratten in einer neuen Umgebung überhaupt nur explorieren und daß zum Eintragen ein *Nest-Ort* unerläßlich ist. EIBL fand es nötig, seinen Versuchstieren die Schwänze zu amputieren, da sie schon früh anfangen, mit dem eigenen Schwanz im Maul in eine Käfigecke zu laufen, ihn dort loszulassen und «leer» in die andere Käfigecke zurückzustreben, eine Möglichkeit des Lernens am Ersatzobjekt, die ebenfalls übersehen worden war. Als EIBL früh isolierte, noch im Nest schwanzamputierte Ratten im gewohnten Wohnkäfig mit Nestmaterial versah, bauten einige sofort, einige erst nach längerem Herumschleppen der Papierstreifen. Erstere waren solche, die sich trotz der völligen Strukturlosigkeit des Käfiginneren angewöhnt hatten, an einem ganz bestimmten Platz zu schlafen und somit über einen vorbestimmten Nestort verfügten. Als in einer anderen Serie in einer Käfigecke ein durch eine abschirmende kleine Blechtafel gebildeter Nestort geboten wurde, bauten fast alle Ratten sofort hinter dem Schirm, auch solche, die einen anderen festen Platz

zum Schlafen bevorzugt hatten. Herabsetzung der Temperatur löste auch bei völlig erfahrungslosen Versuchstieren prompt Bauen aus.

Die einzelnen, schon vorher bekannten Bewegungsweisen des Packens, Zutragens, Niederlegens, Nestwall-Aufhäufens und «Tapezieren», sowie die des Zerspleissens von grobem Nestmaterial, erwiesen sich in der Filmanalyse als nicht unterscheidbar von denen erfahrener Kontrolltiere. Nur die Aufeinanderfolge jener Handlungselemente war manchmal anders, z. B. vollführten die erfahrungslosen Ratten die Tapezierbewegung oft in sinnloser Weise ins Leere, wenn erst ganz wenige Papierstreifen am Nestort lagen, während erfahrene sie stets erst dann anwenden, wenn der Nestwall jene Höhe hat, bei der die ihn festklopfenden Vorderpfoten ihn auch wirklich treffen. Dagegen war die Aufeinanderfolge der ersten Handlungsteile des Nestbauens, des Erfassens, Zutragens und Hinlegens schon beim allerersten Ablauf richtig. Ebenso trugen gleich vorbehandelte Ratten ihre Jungen sofort richtig ein.

Ähnlich vorschnell, wie der Schluß, daß Ratten das Eintragen von Nistmaterial und Jungen durch Hantieren mit festen Gegenständen und über den Umweg des Nahrungs-Speicherns lernen müßten, scheint auch jener andere zu sein, daß sie durch Auseinandersetzung mit ihrem eigenen Hinterteil lernen müßten, Junge nicht zu beißen oder gar zu fressen. Zunächst hat BIRCH übersehen, daß auch völlig unspezifische Störungen Säugetiermütter ungemein leicht dazu veranlassen, ihre Jungen zu fressen. Auch ist gar nicht einzusehen, weshalb jene Selbstdressur nur die Behandlung der Jungen, nicht aber die der gleich riechenden Eihäute und der Placenta beeinflussen sollte. Jedenfalls zeigte KORTLANDT auf dem Internationalen Ethologensymposium in Groningen (1955) eine größere Anzahl nach BIRCHSchem Vorbild behandelte Rattenmütter, die ihre Jungen normal von den Eihäuten befreiten und beleckten. Beim Einholen aus dem Nest geratener Jungen waren sie etwas gestört, da sie, wenn sie ein Junges tragend, den Kopf etwas höher hielten als sonst, im Gehen stärker durch den Kragen gestört waren.

Zu 3.: Wenn behavioristische Psychologen, die ausschließlich mit sog. «operationellen» Begriffen zu arbeiten gewohnt sind, eine gewisse Abneigung gegen alle Begriffsbildung zeigen, in deren Definition eine eingestandenermaßen vorwegnehmende Arbeitshypothese enthalten ist, so kann dieser Einstellung eine gewisse grundsätzliche Berechtigung nicht abgesprochen werden. Nur bedeutet es eine gewaltige Unterschätzung der Komplikation der Tatsachen, mit denen eine ganzheitsbezogene Analyse des tierischen Verhaltens rechnen muß, wenn sie glauben, man könne ohne derartige Begriffsbestimmungen auskommen. Dieser Glaube beruht auf einer grundsätzlich atomistischen Einstellung, deren Diskussion hier zu weit führen würde, und der u. a. auch der irrümlichen Überzeugung entspringt, man könne ohne voraussetzungslose Allgemeinbeobachtung und allein durch Experimente, die nur Entweder-Oder-Fragen stellen, zu einem Verständnis der Gesamtstruktur und -funktion eines organischen Systems gelangen. Ref. hat anderen Ortes (1954) dargelegt, daß dieses Vorgehen dem Versuch gleichkommt, das betreffende System frei zu

erfinden. In der ersten Phase der Erforschung eines organischen Systems, bei der schlichten Beobachtung, stößt der Biologe auf Erscheinungs-Komplexe, die sich durch eine große Zahl spezifischer Eigenschaften als natürliche Einheiten ausweisen und ist gezwungen, ihnen Namen zu geben, ganz wie der klinische Mediziner Namen für Symptomen-Komplexe finden muß, lange, ehe er ihre Verursachung erforschen kann. Da nun bei jeder, auch der vorsichtigsten, systematischen Einteilung derartiger Erscheinungskreise notwendigerweise arbeitshypothetische Vorstellungen zugrunde liegen, sind die Begriffe, die man sich von ihnen bildet, bei aller Vorläufigkeit stets kausal-physiologisch bestimmt. Nur sollte man es vermeiden, diese oft sehr vagen physiologischen Hypothesen in der Namensgebung auszudrücken, wie etwa in dem Terminus «Übersprungbewegung». Die natürliche Einheit des Erscheinungskreises bleibt etwas Wirkliches, auch wenn sich die Hypothese als falsch erweist, und dann wirkt ein vorschnell gegebener Name verwirrend. Alle diese für das erste Einordnen verwirrender Tatsachenfülle unerläßlichen Begriffsbildungen sind bewußte Vereinfachungen. Wenn etwa ALFRED KÜHN die Tropotaxis einfach als Erregungsgleichgewicht zweier spiegelbildlich einsinniger Lenker definiert hat, hat dies keineswegs der Analyse von Funktionen den Weg verbaut, in denen dasselbe Prinzip in sehr verwickelter Weise und im Zusammenspiel mit spiegelbildlich gegeneinander wirkenden Reizerzeugungsprozessen funktioniert, wie im Labyrinth der Fische (E. VON HOLST, 1953; L. SCHÖN, 1953) oder im Statolithenapparat von Krebsen (H. SCHÖNE, 1954). Vielmehr ist das Verfahren, Begriffsbestimmungen nach vorläufigen Arbeitshypothesen vorzunehmen, in der Biologie nicht nur legitim, sondern unentbehrlich, denn überall ist, wie schon eingangs gesagt wurde, die Wahrheit von heute der Spezialfall von morgen.

Schriftenverzeichnis

- ALLEN, A. A. (1934), Sex rhythm in the ruffed grouse (*Bonasa umbellus*) and other birds. Auk, 51, 180—99.
- BAERENDS, G. P. (1954), Egg recognition in the herring gull. Proc. 14th int. Congr. Psychol, Montreal.
- Ders. (1941), Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe, *Ammophila campestris* Jur. Tijdschr. Ent. 84, 68—275.
- BLEST, H. O. 1957, The evolution of protective displays in the *Saturnioidea* and *Sphingidae* (*Lepidoptera*). Behaviour 11, 4, 257—309.
- BASTOCK, M. a. MANNING, A. (1955), The courtship of *Drosophila melanogaster*. Behaviour 8, 2—3, 85—111.
- CRAIG, W. (1918), Appetites and Aversions as constituents of instincts. Biol. Bull. Woods Hole, 34, 91—107.
- CULLEN, E. (1957), Adaptation in the Kittiwake to cliff nesting. Ibis 99, 275—302.
- DREES, O. (1952), Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Springspinnen (*Salticidae*). Z. f. Tierpsychol. 9/2, 109—207.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1950), Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus, nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. Z. f. Tierpsych. 7, 558—587.
- Ders. (1953), Vergleichende Verhaltensstudien an Anuren. 1. Zur Paarungsbiologie des Laubfrosches, *Hyla arborea* L. Z. f. Tierpsych. 9, 383—395.
- Ders. (1955), Angeborenes und Erworbenes im Nestbauverhalten der Wanderratte. Naturwiss. 42/23, 633—634.

- FRANZISKET, L. (1953), Untersuchungen zur Spezifität und Kumulierung der Erregungsfähigkeit und zur Wirkung einer Ermüdung in der Afferenz bei Wischbewegungen des Rückenmarksfrosches. Z. vgl. Physiol. 34, 525—538.
- FRISCH, K. v. (1941), Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. Z. vgl. Physiol. 29, 1 u. 2, 46—145.
- HEBB, D. O. (1953), Heredity and environment in Mammalian Behavior. J. anim. Behav. 1, 2, 43—47.
- HEINROTH, O. (1910), Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden. Verh. V. int. Ornith. Congr. Berlin.
- HEINZ, H.-J. (1949), Vergleichende Beobachtungen über die Putzhandlungen von Dipteren, i. allgemeinen und bei *Sarcophaga carnaria* L. im besonderen. Z. f. Tierpsychol. 6/3, 330—371.
- HESS, W. R. (1954), Das Zwischenhirn (Syndrome, Lokalisation und Funktionen), Benno Schwabe, Basel. 2. Aufl.
- HINDE, R. A. (1954), Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behavior of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). 1. The nature of the response and the examination of its course. 2. The waning of the response. Proc. Roy. Zool. Soc. 142, 306—331, 336—358.
- HOLST, E. v. (1956), Zentralnervensystem. Fortschr. der Zoologie, 10, 381—390.
- Ders. (1942), Zentralnervensystem. Fortschr. der Zoologie, 6, 161—177.
- HÖRMANN-HECK, S. v. (1957), Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Grillenbastarden (*Gryllus campestris* L. x *Gr. bimaculatus* De Geer) Z. f. Tierpsychol., 14, 137—183.
- HÖRN, V. (1956), *Canis familiaris*: Schritt, Paßtrab, Kreuztrab, Längs. Galopp, schneller Galopp. Wiss. Filme E 46 bis E 53, Inst. f. d. wiss. Film, Göttingen. Z. f. Tierpsychol. 14/2, 137—183.
- HUXLEY, J. S. (1914), The courtship habits of the great crested Grebe (*Podiceps cristatus*). Proc. Zool. Soc. London.
- VAN IERSEL, J. J. A. (1953), An analysis of the parental behavior in the male three-spined stickleback. (*Gasterosteus aculeatus* L.). Behaviour Suppl. 3, 1—221.
- KENNEDY, J. S. (1954), Is modern ethology objective? Brit. J. anim. Behavior, 2/1, 12—19.
- KORTLANDT, A. (1940), Eine Übersicht der angeborenen Verhaltensweisen des mitteleuropäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis*), ihre Funktion, ontogenetische Entwicklung und phylogenetische Herkunft. Arch. neerl. Zool. 4, 401—442.
- LEHRMANN, D. S. (1953), A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. Quart. Rev. Biol. 28, 337—363.
- LORENZ, K. (1932), Beobachtungen über das Erkennen arteigener Triebhandlungen bei Vögeln. J. f. Ornith. 80, 1. Ders. (1937), Über die Bildung des Instinkt Begriffes. Naturwiss. 25, 289—300, 307—318, 324—331.
- MAGNUS, D. (1954), Zum Problem der «überoptimalen» Schlüsselreize. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Tübingen, 317—325.
- MARLER, P. (1957), Specific distinctiveness in the communication signals of birds. Behaviour, 9, 1, 13—39.
- MEYER-HOLZAPFEL, (1940), Triebbedingte Ruhezustände als Ziel von Appetenzhandlungen. Naturwiss. 28, 18, 273—280.
- MORRIS, D. (1957), «Typical intensity» and its relation to the problem of ritualization. Behaviour 11, 1, 1—12.
- NICOLAI, J. (1956), Zur Biologie und Ethologie des Gimpels. Z. f. Tierpsychol. 13, 1, 93—132.
- OEHLERT, B. (1958), Kampf und Paarbildung bei einigen Cichliden. Z. f. Tierpsychol. 15, 2, 141—174.
- PETERS, H. M. (1937), Experimentelle Untersuchungen über die Maulbrutpflege von *Haplochromis multicolor*: einem maulbrütenden Knochenfisch. Z. f. Tierpsychol. 1, 201—218.
- PRECHTL, H. F. R. (1953), Zur Physiologie der angeborenen, auslösenden Mechanismen. I. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel. Behaviour 5, 1, 32—50.
- RENDEL, J. M. (1945), Genetics and cytology of *Drosophila subobscura*. II. Normal and selective matings. J. Genet. 46, 287—302.
- SCHLEIDT, M. (1955), Untersuchungen über die Auslösung des Kollerns beim Truthahn (*Meleagris gallopavo*). Z. f. Tierpsychol. 11, 3, 417—435.
- SCHUTZ, F. (1956), Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion bei Fischen und deren Verbreitung. Z. vgl. Physiol. 38, 84—135.
- SEITZ, A. (1949), Vergleichende Verhaltensstudien an Buntbarschen (*Cichlidae*) II. Z. f. Tierpsychol. 6, 2, 202—235.

- Spieth, H. T. (1951), Mating Behavior and Sexual isolation in *Drosophila virilis* species group. Behaviour 3, 2, 105—145.
- TINBERGEN, N. (1950), The hierarchial organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. Symp. Soc. exp. Biol. 4, 305—312.
- TINBERGEN, N. u. KUENEN, D. J. (1939), Über die auslösende und richtungsgebende Reizsituation der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. u. *Turdus e. ericetorum* Turtnon). Z. F. Tierpsychol. 3, 37—60.
- TINBERGEN, N. u. PERDECK, A. C. (1950), On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring gull duck (*Larus a. argentatus* Pont.). Behaviour 3, 1—38.
- WHITMAN, C O. (1898), Animal Behavior. Biol. Lect. of the Marine Biol. Lab. Woodshole, Mass.
- WICKLER, W. (1957), Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen. Z. f. Tierpsychol. 14, 4, 393—428.
- WEISS, P. (1941), Autonomous versus reflexo-genous activity of the central nervous system. Proc. Amer. Phil. Soc. 84, 53—64.
- WEISS, P. (1940), Self-differentiation of the basic patterns of coordination. Comp. Psychol. Monogr. 17, 1—96.