

Tierpsychol. 1939, 3, 37–60. — VENABLES, L. S. V., Nesting of the Nuthatch. Brit. Birds 1938, 32, 26–33. — VERWEY, J., Die Paarungsbiologie des Fischreihers. Zool. Jahrb. Physiol. 1930, 48, 1–120. — WHITMAN, CH. O., The Behavior of Pigeons. Carnegie Inst. Washington Publ. 1919, 257. — WUNDER, W., Experimentelle Untersuchungen am dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) während der Laichzeit. Zs. Morphol. Ökol. Tiere 1930, 16, 453–499.

Die Paarbildung bei einigen Cichliden

I. Die Paarbildung bei *Astatotilapia strigigena* Pfeffer

Von

ALFRED SEITZ, Eisenstadt N. D.

Mit 7 Abbildungen

Eingegangen am 19. Januar 1940

Inhalt: I. Aufgabestellung und Methode 40. — II. Systematisches 43. — III. Besonderheiten in Körperbau und Färbung 43. — IV. Die Kämpfe der Männchen 47. — V. Inventar der Instinkthandlungen der Paarbildung 48. — VI. Das Kampfhandlungen auslösende Schema des Männchens 50. 1. Beteiligung der Rezeptoren 50. 2. Auslösende Farb- und Formmerkmale 51. 3. Auslösende Bewegungsmerkmale 57. — VII. Das Paarungshandlungen auslösende Schema des Männchens. 1. Versuche mit Fischen 59. 2. Attrappenversuche 64. — VIII. Versuche mit isoliert aufgezogenem Männchen 67. — IX. Das Paarungshandlungen auslösende Schema des Weibchens 76. — X. Das Reizsummenphänomen 79. — XI. Zusammenfassung 81.

I. Aufgabestellung und Methode

Bei den meisten Wirbeltieren finden sich die Geschlechter durch ein sehr verwickeltes Ineinandergreifen hochdifferenzierter Instinkthandlungen beider Partner zusammen. Innerhalb der Klassen der Fische, Reptilien und Vögel lassen sich dabei trotz der Vielfältigkeit der äußeren Erscheinungsformen gewisse gemeinsame Merkmale dieser Mechanismen herausfinden, welche die Aufstellung von „Typen der Paarbildung“ ermöglichen (LORENZ 1935). Während über Paarbildungen bei Reptilien und Vögeln zahlreiche Arbeiten vorliegen, sind es bis jetzt an Knochenfischen nur wenige, unter denen besonders die Arbeiten von LISSMANN über die Umwelt des Kampffisches und von PELKWIJK und TINBERGEN, sowie von LEINER über den Stichling hier erwähnt werden müssen. Bei dem erstaunlichen Formenreichtum der Knochenfische können eingehende Untersuchungen über deren Paarbildung und im besonderen reizbiologische Analysen von Verhaltensweisen zu wichtigen Ergebnissen führen. Um bestimmte, oft sehr aufschlußreiche vergleichend-stammesgeschichtliche Gesichtspunkte zu gewinnen, empfiehlt sich von vorneherein die systematische Bearbeitung dieser Probleme innerhalb einer Familie. Im folgenden berichten wir über Untersuchungen an Vertretern der artenreichen Familie der Cichliden. Diese wird die Verschiedenheit an Paarbildungstypen innerhalb der Cichliden aufdecken, auf deren wahrscheinliches Vorhandensein LORENZ aufmerksam gemacht hat und dadurch auch den Anlaß

zur vorliegenden Arbeit gab. Vor allem werde ich mich dabei mit der Erforschung jener Reizsituationen beschäftigen, die in gesetzmäßiger Weise bestimmte Handlungen des Individuums auslösen, insbesondere aber mit jenen Fällen, in denen eine Instinkthandlung des einen Tieres zum Auslöser sinnvoller Antworthandlungen beim Partner wird. Aus einem solchen Ineinandergreifen der Instinkthandlungen baut sich ja die Paarbildung der in Rede stehenden Tiere auf.

Die Bereitschaft, auf ganz bestimmte Kombinationen von auslösenden Reizen in angebotenermaßen gesetzmäßiger Weise, d. h. mit der von „unbedingten Reflexen“ her bekannten Sicherheit anzusprechen, bezeichnete LORENZ als „angeborenes Schema“, da diese rezeptorischen Korrelate zu spezifischen Reizkombinationen bestimmte biologisch bedeutsame Situationen kennzeichnen und zugleich vereinfachen, also sozusagen schematisieren. Angeborene Schemata erreichen eine besonders hohe Differenzierung dort, wo der Artgenosse zum Objekte angeborener Verhaltensweisen wird. In diesen Fällen ist oft nicht nur das angeborene Korrelat zu den vom Artgenossen, wie z. B. vom Geschlechtspartner, Eltern- oder Jungtier ausgehenden Reizen besonders verwickelt und merkmalsreich, sondern es haben sich Hand in Hand mit dem angeborenen Schema Reiz-Sende-Apparate herausdifferenziert, die wir als Auslöser bezeichnen (LORENZ 1935). Eine Analyse der Funktion der recht verwickelten Systeme von Auslösern und angeborenen Schemata, auf der sich die Paarbildung von *Astatotilapia strigigena*, eines mir zu diesem Zweck besonders geeignet scheinenden Cichliden aufbaut, ist die Aufgabe vorliegender Arbeit.

Die gesetzmäßig ausgelöste angeborene Verhaltensweise ist selbstverständlich immer der einzige sichtbare Beweis für das Vorhandensein eines jener spezifischen Auslösemechanismen, die wir als angeborene Schemata bezeichnen. Daher hat jede Schematenforschung die genaue Kenntnis und Inventarisierung der angeborenen Taxien und Instinkthandlungen der untersuchten Tierart zur unbedingten Voraussetzung. Da insbesondere die letzteren die wichtigsten Hinweise auf die Funktion angeborener Schemata abgeben, müssen wir ganz kurz auf ihre wichtigsten physiologischen Eigenschaften eingehen, die bei der Analyse der Wirkungsweise der auslösenden Reize beachtet werden müssen, wenn eine große und oft vernachlässigte Fehlerquelle ausgeschaltet werden soll. Wegen aller Einzelheiten sei auf die Arbeiten von LORENZ verwiesen. Die Instinkthandlung im eigentlichen Sinne des Wortes ist kein Reflex, auch dort nicht, wo die ihr Abläufen zeitlich bestimmenden Enthemmungsmechanismen angeborene Schemata und somit in ihrer Funktion reflexähnliche Vorgänge sind. Die Instinkthandlung bezieht ihre Energie nicht wie der Reflex aus dem auf die afferenten Systeme ausgeübten Reiz, sondern aus endogenen, automatisch-rhythmischen Reizerzeugungsvorgängen im ZNS selbst. Die Bereitschaft zu einer Instinkthandlung ist deshalb nicht so wie die zu einem Reflexablauf konstant, sondern schwankt entsprechend den Vorgängen der Kumulation reaktions-spezifischer Energie und deren Verbrauch durch den Ablauf der betreffenden Bewegungsvorgänge. Je nachdem, ob nun in der einer auslösenden Reizeinwirkung vorangegangenen Zeit viel angehäuft oder viel verbraucht wurde, wird derselbe Reiz mit einem Handlungsablauf höherer oder niedrigerer Intensität beantwortet. Andererseits wird eine Instinkthandlung gleicher Intensität *ceteris paribus* durch um so schwächere Reize hervorgerufen, je längere Zeit seit ihrem letzten Ablauf verstrichen ist. Diese Schwellenniedrigung auslösender Reize kann sozusagen den Grenzwert Null erreichen, so daß die Handlung schließlich auch ohne nachweisbare Außenreize hervorbricht.

Beim Versuch, die Wirkungsweise angeborener Schematen zu analysieren und besonders quantifizierend die verhältnismäßige Wirksamkeit der beteiligten Einzelreize zu bestimmen, ist es, wie aus dem oben Gesagten leicht verständlich, unumgänglich nötig, bei jedem einzelnen Versuch den augenblicklichen Stand des „Spiegels“ reaktions-spezifischer Energie zu kennen, der für die Frage, ob und mit welcher Intensität eine Antworthandlung erfolgt, ganz ebenso maßgebend ist wie die Wirksamkeit des Reizes. Außerdem müssen wir bei der Beurteilung derselben immer auch die Intensität der ausgelösten Instinkthandlung berücksichtigen. Die erste Forderung erfüllt man am einfachsten dadurch, daß man nach jeder Darbietung eines Versuchsreizes die noch vorhandene reaktions-spezifische Erregbarkeit durch Einwirkenlassen des adäquaten Reizes prüft. Wenn z. B. ein Fisch auf eine bestimmte Attrappe mit einer gewissen Intensität antwortet, und auf das natürliche, d. h. sicher die optimale Reizsituation darstellende Objekt nicht mit wesentlich stärkerer, so spricht dies für eine verhältnismäßig starke Wirksamkeit der durch die Attrappe gebotenen Reize. Man kann auf diese Weise sozusagen die gewonnenen Reaktions-Intensitäten, die von vielen und durchaus nicht einfach durchschaubaren weiteren Faktoren abhängen, auf einen gemeinsamen Spiegel reaktions-spezifischer Erregbarkeit reduzieren. Bei aufeinanderfolgenden Versuchen hat man überdies den durch jeden Bewegungsablauf bedingten Verbrauch reaktions-spezifischer Energie zu berücksichtigen, wie später noch bei Besprechung von Protokollen genauer dargetan werden soll. Der Forderung nach Berücksichtigung der jeweiligen Intensität des Handlungsablaufes entspricht man am genauesten, indem man zunächst feststellt, in welcher Stufenfolge bestimmte, einer und derselben Erregungsqualität zugeordnete Bewegungsweisen auftreten. Die verschiedenen Intensitäten entsprechenden Erscheinungsformen einer Instinkthandlung kommen dadurch zustande, daß verschiedene Bewegungen bei verschiedenen Schwellwerten der von endogener Reizerzeugung und spezifischem Außenreiz gleichermaßen abhängigen Erregung ansprechen. Die Aufeinanderfolge solcher Stufen ist so regelmäßig, daß man sie benennen oder numerieren kann und in ihnen ein verlässliches Mittel zur Bestimmung der jeweiligen Reaktions-Intensität besitzt.

Zur Beantwortung der hier aufgeworfenen, an sich rein reizbiologischen Fragen muß man demnach das System angeborener Verhaltensweisen, insbesondere aber der Instinkthandlungen der zu den Versuchen herangezogenen Tierart so genau kennen, daß man nicht nur jede einzelne Bewegungsweise genau inventarisieren kann, sondern auch umstände ist, die verschiedenen Erscheinungsformen richtig und verlässlich anzusprechen, die in gestaffelter Reihe den verschiedenen Intensitäten einer einzelnen reaktionsspezifischen Erregungsart zugeordnet sind. Bei der zunächst rein deskriptiven Forschung, die die Grundlage für unsere späteren Versuche bildet, empfiehlt es sich in Hinsicht auf spätere vergleichend-stammesgeschichtliche Verwendbarkeit der Ergebnisse, von vornherein bestimmte Namen für die gefundenen Instinkthandlungen einzuführen und, ganz wie in der Morphologie, an den vom Erstbeschreiber gewählten Bezeichnungen festzuhalten. Eine derartige Voraussetzung und eine möglichst genaue Beschreibung auch der hier nicht unmittelbar für unsere eigentliche Fragestellung wichtigen Verhaltensweisen der untersuchten Arten erscheint mir deshalb angezeigt, weil gerade die Cichliden wegen ihres Formenreichtums, ihrer leichten Züchtbarkeit und vor allem wegen ihres besonderen Reichtums an klaren und stammesgeschichtlich verwertbaren Instinkthandlungen ein geradezu ideales Objekt für die vergleichende Verhaltensforschung sind, das ganz sicher noch viele weitere Untersucher finden wird. Dazu kommt, daß die herkömmliche, nur morphologische Merk-

male verwertende Systematik der Gruppe den tatsächlichen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Formen wohl nur sehr unbefriedigend entspricht, wie mir jeder Kenner der lebenden Tiere bestätigen wird. Es wäre eine dankbare Aufgabe, die Taxonomie an der Hand art-eigener Verhaltensmerkmale auszubauen und zu korrigieren, etwa in jener Weise, in der es HEINROTH bei der Gruppe der Entenvögel so erfolgreich getan hat.

II. Systematisches

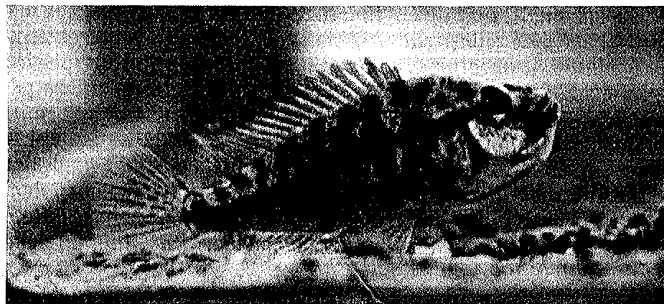
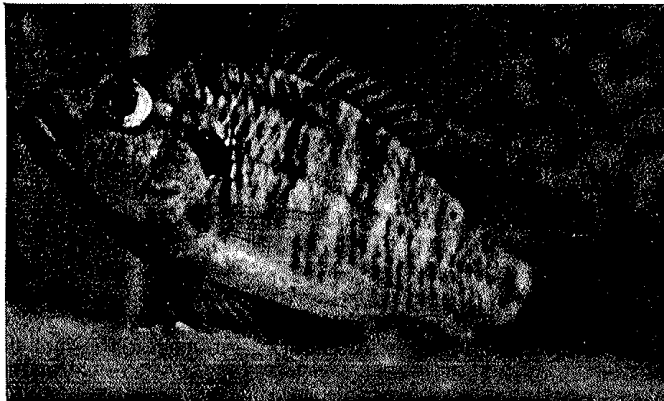
Für die vorliegende Arbeit wird nicht so sehr die vom Systematiker getroffene Kennzeichnung des Fisches von Interesse sein als die äußere Erscheinung, also Gestalt und Färbung. Die Cichliden sind meist sehr farbenprächtige Fische, die mit Hilfe verwickelter Mechanismen bei Erregungszuständen bestimmte Zeichnungsmuster hervorrufen und sie bei Abklingen der Erregung wieder verschwinden lassen. Gerade solche auffällige und taxonomisch wichtige, aber nur zeitweise und unter bestimmten Bedingungen auftretende Färbungen („Prachtkleider“) können den Systematikern vielfach unbekannt bleiben, weil die Farben sich kaum konservieren lassen bzw. der eben gefangene Fisch das kennzeichnende Farbmuster gar nicht zeigt.

Einige Cichlidenarten zeichnen sich durch eine eigenartige Form der Brutpflege aus; das ♀ nimmt nach erfolgtem Laichakt die Eier in das Maul auf und trägt sie darin bis zur Entwicklung schwimmfähiger Jungfische. Die aus dem Maul entlassenen Jungen nimmt es in den folgenden Tagen bei Gefahr und über die Nacht wieder in die Mundhöhle zurück. Die psychologischen Grundlagen dieses Vorganges sind jüngst von PETERS bei zwei Cichlidenarten näher untersucht worden. Es scheint sich bei der Maulbrutpflege nicht nur um einen Schutz des Geleges und später der Jungfische zu handeln, sondern die Entwicklung der Eier zu lebensfähigen Embryonen ist tatsächlich vom Aufenthalt in der Mundhöhle abhängig; die die Entwicklung fördernden Faktoren sind noch unbekannt. Zu den Maulbrütern gehört auch die Art *Astatotilapia strigigena* Pfeffer, deren Paarungsbiologie ich im folgenden ausführlich behandeln werde, und die Art *Haplochromis multicolor* Schüller, die ich zu vergleichenden Untersuchungen und Kreuzungsversuchen mit ersterer Art herangezogen habe. Leider sind mir die übrigen Arten der beiden Gattungen nicht zugänglich gewesen. Da z. B. die Gattung *Geophagus* sowohl maulbrütende wie nicht maulbrütende Arten umfaßt, wäre es wissenswert, ob die Verhältnisse bei den oben erwähnten beiden Gattungen einheitliche sind. Die Maulbrutpflege stellt wohl keinen primitiven Zustand dar, und wir haben dort, wo sich innerhalb einer Gattung neben einer nur vom ♀ betriebenen Maulbrutpflege eine von beiden Geschlechtern geübte Brutpflege findet, wie sie für die Hauptmasse der Cichliden typisch zu sein scheint, vielleicht die Möglichkeit, die Entstehung der Maulbrutpflege zu erforschen; es würde dies um so wichtiger sein, als die von mir untersuchten maulbrütenden Arten einen Paarbildungsmechanismus besitzen, der von dem der anderen bisher von mir untersuchten Arten grundsätzlich abweicht. Mit Rücksicht darauf, daß vorliegende Untersuchung den ersten Angriff gegen ein weites, bisher nahezu unbearbeitet gebliebenes Gebiet darstellt, lassen sich derzeit noch nicht verallgemeinernde Schlüsse ziehen.

III. Besonderheiten in Körperbau und Färbung

Astatotilapia strigigena Pfeffer ist ein in Ostafrika und im oberen Nilgebiet beheimateter Cichlide, der im Jahre 1935 erstmalig lebend ein-

geführt wurde und seitdem durch die Großzüchtereien rasche Verbreitung fand. Das ♂ erreicht eine Länge von 70 mm, das ♀ steht dem gleichalten ♂ in der Größe nur um ein geringes nach. Bei spezifischen Erregungszuständen besitzen die ♂♂ eine sehr lebhaft auffallende Färbung, der Rumpf weist eine im wesentlichen blaue Strukturfarbe auf, die Bauchflossen sind tiefschwarz, die Rückenflosse teilweise in bestimmter Weise schwarz und rot gefärbt. Auf Einzelheiten dieses „Prachtkleides“ wird noch später einzugehen sein. Das ♂ trägt sein Prachtkleid nur beim Kampf mit Rivalen und bei der Balz zur Schau. Beim abreagierten Individuum verschwindet das Prachtkleid vermöge physiologischen Farbwechsels (Pigmentballung in den Farbzellen) binnen weniger Sekunden, und ebenso schnell erscheint es auch. Die Färbung des abreagierten ♂, bzw. des ♂, das dem Einfluß von Artgenossen oder auch anderen Fischen entzogen ist, stimmt mit der des nicht sexuell reagierenden ♀ derart überein, daß in diesem Zustand ein sekundärer Geschlechtsunterschied in der Färbung nicht mehr besteht. Ich bezeichne diese Färbung beider Geschlechter als die asexuelle Färbung (Abb. 1 und 2), weil alle kennzeichnenden männlichen Reaktionen nur von dem das Prachtkleid zeigenden ♂ ausgeführt werden. Die asexuelle Färbung besteht im wesentlichen aus einer gelben bis olivfarbigen Grundtönung, über der eine bestimmte dunkle Streifenzeichnung liegt, die durch entsprechende Anordnung von Melanophorengruppen zustande kommt. Sie bildet auf den Rumpfsseiten

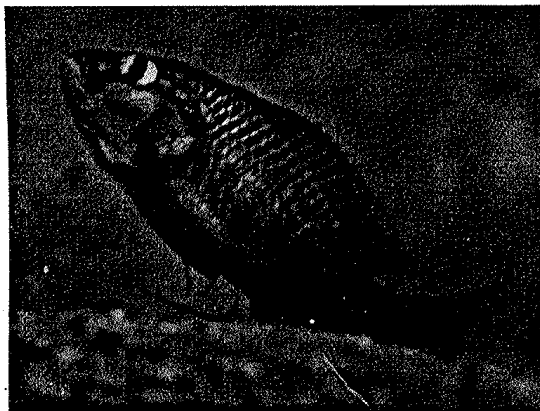
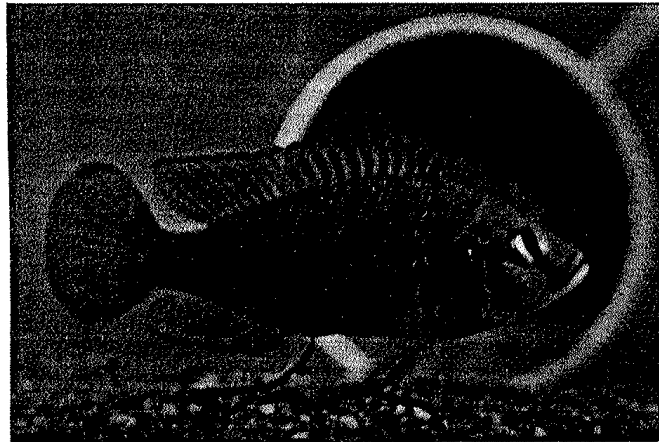
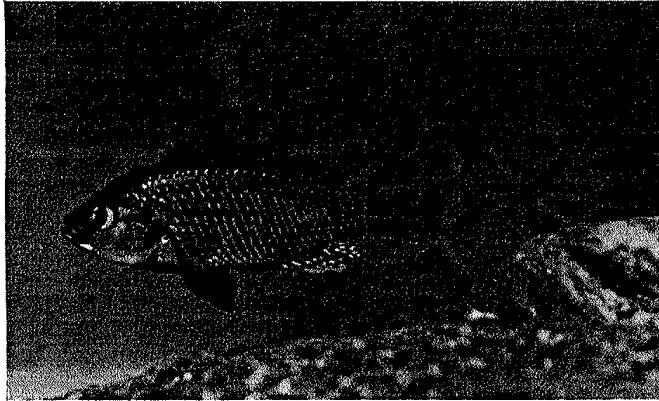


Oben Abb. 1. *Astatotilapia strigigena* PFEFFER. ♂ in asexueller Zeichnung. Fot. A. Stejskal
Unten Abb. 2. ♀ in asexueller Zeichnung, mit Eiern im Maul. Fot. Verfasser

eine Anzahl von oben nach unten laufender, leicht gebogener Querstreifen, ferner auf der Kopfoberseite und zwischen den Augen unregelmäßige Strichzeichnungen. Die Querstreifen erscheinen in der Mitte etwas verdickt, ferner sind an diesen Stellen dunkle Flecke derart angeordnet, daß ein von der Schwanzflossenwurzel zum Kiemendeckel ziehendes Längsband entsteht. Ein zweites, etwas schwächeres Längsband verläuft in der Mitte zwischen dem oberen Rückenkontur und dem erstgenannten Band.

Alle diese Zeichnungsweisen entstehen und verschwinden durch die Ausbreitung und die Zusammenziehung von Chromatophoren, die zu drei physiologisch fest in sich geschlossenen Systemen vereinigt sind. Das Chromatophorensystem des Prachtkleides besteht erstens aus den tiefen Melanophoren, welche die Blaustruktur der Körperseiten unterlegen und durch ihre Ausbreitung hervortreten lassen, zweitens aus jenen, die die schwarzen Abzeichen am Auge, am vorderen Teil der Rückenflosse, an der Kehle und an den Bauchflossen entstehen lassen (Abb. 3, 4, 5). Weiter gehören zu ihm noch Chromatophoren, die den roten Rand der Rückenflosse bilden. Alle diese Zellen weisen stets einen untereinander gleichen Kontraktionszustand auf. Es kommt nie vor, daß etwa das schwarze Feld an der Rückenflosse gezeigt wird, ohne daß die schwarzen Abzeichen an Auge, Kehle und Bauchflosse genau den gleichen Färbungszustand aufwiesen oder dergleichen. Der Färbung des asexuellen Kleides liegen zwei weitere Melanophorensysteme zugrunde, die untereinander eine gewisse Bindung zeigen. Die Farbzellen der Querstreifen liegen oberflächlich in der Haut, die der Längsbänder in einer tieferen Schicht. Sie müssen wesentlich dichter gelagert oder pigmentreicher sein, da sie trotz ihrer tieferen Lagerung dichtere und schärfer abgegrenzte dunkle Felder erzeugen als die Melanophoren der Querbänderung. Die Beziehungen aller dieser Systeme untereinander sind kurz folgende. Das Prachtkleid und das asexuelle Kleid sind obligat antagonistisch, streng gleichzeitig mit der Ausbildung des einen verblaßt das andere, niemals sind die Querstreifen und die schwarzen Abzeichen gleichzeitig nebeneinander voll ausgeprägt. Wohl aber können unter ganz bestimmten, kaum mehr als physiologisch aufzufassenden Einwirkungen alle Färbungen des ganzen Fisches gleichzeitig verschwinden, z. B. bei plötzlicher Beleuchtung des Nachts und manchmal bei extrem niedrigen Temperaturen. In allen diesen Fällen erscheinen oder verschwinden beide Systeme der Längs- und Querbänderung des asexuellen Kleides gleichzeitig. Zum asexuellen Kleid gehört zwischen den Streifen eine hell ockergelbe Färbung, die bei dem im Blau des Prachtkleides erstrahlenden Fisch völlig fehlt. Es wird erst eine histologische Untersuchung entscheiden können, ob hierbei lipochromtragende Farbzellen beteiligt sind, die dem zweiten System zugehören würden, oder ob eine allgemeine Gelbfärbung tieferer Schichten durchscheint. Endlich gibt es einige wenige Farbmerkmale, die sich an allen beschriebenen Umfärbungsvorgängen nicht beteiligen und auch beim völligen Verblässen des ganzen Fisches bei Kälte und plötzlicher Beleuchtung einige Farbe behalten. Es sind dies die in beiden Geschlechtern bunt blau und rot gezeichnete Afterflosse und ein dunkler, metallisch glänzender Fleck auf dem Operculum.

Das ♀ besitzt mit Ausnahme des Augenstriches weder die Melanophorengruppen noch die blaue Strukturfarbe des männlichen Prachtkleides. Wenn das ♀ bei sexueller Stimmung die dunkle Zeichnung der asexuellen Färbung verliert, ist es sehr einheitlich gelboliv gefärbt. Diese Färbung ist nicht nur funktionell dem Prachtkleid des ♂ analog, sondern verhält sich auch physiologisch insofern gleich, als sie bei Narkose hervortritt. Alte ♀♀, die sich nicht mehr fortpflanzen, weisen manchmal die Melanophorengruppen des männlichen



Oben Abb. 3. ♂ im Prachtkleid. Fot. Verfasser
 Mitte Abb. 4. ♂ im Prachtkleid, sein Spiegelbild androhend. Fot. A. Stojskal
 Unten Abb. 5. ♂ im Prachtkleid, Fegbalz. Fot. A. Stojskal

Prachtkleides und sogar etwas blaugrüne Strukturfarbe auf, so daß man von einer Analogie des physiologischen Farbwechsels zur echten Hahnenfederigkeit reden könnte. Ein wohl sehr altes ♀ zeigte die Pigmentierung in verstärktem Maßstab und benahm sich wie ein ♂, d. h. sie drohimponierte und balzte. Das ♀ hatte einmal in normaler Weise abgelaicht und die Jungen hochgebracht, ein neuerliches Ablichten war nicht mehr zu erzielen. Die ♀♀ haben im allgemeinen einen kräftigeren und derberen Kopf- und vor allem Kieferbau als die ♂♂, was durch die Maulbrutpflege bedingt ist; Abb. 5 und Abb. 2 zeigen den Unterschied deutlich.

IV. Die Kämpfe der Männchen

Geschlechtsreife *Astatotilapia*-♂♂ können jederzeit durch ein artgleiches ♂ zum Kampf und durch ein ♀ zur Balz veranlaßt werden.

Bringt man zu einem ♂, das allein in einem Aquarium ist und dann die asexuelle Färbung aufweist, ein zweites annähernd gleichstarkes, ebenfalls asexuell gefärbtes ♂, so spielen sich folgende Vorgänge ab: Das ♂ nimmt den Gegner wahr und nähert sich ihm langsam, wobei es sich gleichzeitig umzufärben beginnt; durch Ballung der Melanophoren schwinden die dunklen Querstreifen innerhalb weniger Sekunden. Gleichzeitig erscheint das leuchtende Prachtkleid. Alle Flossen werden auf das äußerste gespreizt und der ganze Körper straffer gehalten, wodurch erst die Strukturfarben ihren eigenartigen Glanz erhalten. Das ♂ nähert sich in diesem Zustand dem Gegner und zeigt ihm nun bei diesem Imponiergehaben (HEINROTH 1910) das voll entfaltete Prachtkleid und ein Höchstmaß des Körpers, indem es sich breitseits zum Gegner stellt. Das weitere Verhalten ist durchaus von dem Aussehen und dem Benehmen des Gegners abhängig. Gegenüber einem gleichwertigen ♂, das somit ebenfalls Prachtkleid und Imponiergehaben zeigt, steigert sich das Imponieren und leitet zu feindlichen Handlungen über. Die beiden Gegner schwimmen parallel zueinander, derart daß ihre Schwanzflossen neben dem Kopf des Partners liegen. Sie spreizen alle Flossen noch stärker aus als zuvor und strecken die radii branchiostegi derart nach unten, daß an der Kehle ein hoher und schmaler medianer Kamm entsteht. Dieses Benehmen hat die Bedeutung des Drohimponierens. Wir wollen es als die 1. Stufe der feindlichen Handlungen bezeichnen. Seine Wirkung liegt im wesentlichen darin, sich dem Gegner so groß und farbenprächtig wie nur eben möglich zu zeigen, ihn dadurch einzuschüchtern und möglichst vor Ausbruch des Kampfes zur Flucht zu veranlassen. Die Vergrößerung des Kopfes ist auf das Gesehenwerden von der Seite „berechnet“ und im Einklang hiermit steht die Entwicklung der Kampfhandlung aus der Parallelstellung heraus. Unmittelbar folgt als Steigerung des gegenseitigen Androhens die 2. Stufe der feindlichen Handlungen: die ♂♂ führen mit den maximal gespreizten Schwanzflossen langsame Schläge vor dem Gesicht des Gegners aus. Nachdem sich die beiden so einige Zeit hindurch angedroht haben, folgt die 3. Stufe der feindlichen Handlungen, der Kampf selbst. Er beginnt damit, daß ein ♂ mit weitgeöffnetem Maul auf die ihm zunächst befindliche Körperstelle des Gegners, die Rumpfseite oberhalb der Analöffnung losstößt. Da der so Angegriffene den Stoß zu erwidern sucht, entzieht er zugleich dem anderen seine Flanke. So entwickelt sich ein gegenseitiges Umkreisen, bei dem jedes ♂ dem Gegner so viele Rammstöße wie nur eben möglich beizubringen versucht. Dabei nimmt der Kampf zusehends an Heftigkeit zu und die Rammstöße richten sich dann auch gegen den Kopf und andere Körperstellen. Es handelt sich hier nicht um ein eigentliches

Beißen, vielmehr wird das weitgeöffnete Maul mit den ihre bezahnte Innenseite nach vorne kehrenden Kiefern durch das Vorschwellen des Körpers dem Feind wie eine Art Säge in die Körperflanke hineingerammt, so daß in kurzer Zeit lebensgefährliche Schädigungen auftreten. Wir können diese Reaktion nicht nur bei vielen Cichliden, sondern auch beim Kampffisch, *Betta splendens*, beobachten, wo LISSMANN sie als ein Beißen auffaßt. Schließlich gibt ein Gegner den Kampf auf, ergreift die Flucht und wird im gleichen Augenblick vom Sieger heftig verjagt. Der Verfolgte verliert sofort sein Prachtkleid, zeigt die asexuelle Färbung und bekundet von jetzt ab einen deutlichen Inferiorismus (A. A. ALLEN). Bei dem siegreichen ♂ können sich wohl Zeichen einer Reaktionsermüdung einstellen, indem das Prachtkleid sich rückzubilden beginnt, aber meist greift es sehr bald wieder den Gegner an.

Die beschriebenen drei Stufen der Feindesreaktion sind typische, im Sinne des S. 42 Gesagten zur Quantifizierung der Wirksamkeit auslösender Reize verwendbare Intensitätsstufen einer Instinkthandlung. Im allgemeinen folgen sie, dem allmählichen Anschwellen der reaktionsspezifischen Erregung entsprechend, in der beschriebenen Reihenfolge aufeinander. Ausnahmen, die im Überspringen einer Stufe bestehen, kommen bezeichnenderweise bei besonders plötzlicher Einwirkung starker Reize vor. Begegnen sich z. B. zwei ♂♂, von denen das eine bereits das Prachtkleid trägt, so wird das einleitende Imponiergehaben bei dem anderen sich „umfärbenden“ ♂ sehr kurz oder ganz übersprungen, d. h. es geht sofort zum Drohimponieren über. Ist andererseits ein ♂ in anderen Reaktionen schwelterniedrig, so kann es auf den Gegner, solange er nicht das Prachtkleid und Drohimponieren zeigt, mit Balz ansprechen; die typische Stufe des einleitenden Imponiergehabens ist ausgefallen. Eine Untersuchung der die feindlichen Reaktionen auslösenden Reizsituationen setzt daher auch die Kenntnis der auf den Geschlechtspartner ansprechenden Instinkthandlungen voraus.

V. Inventar der Instinkthandlungen der Paarbildung

Setzt man zu einem zuvor getrennt gehaltenen und daher asexuell gefärbten ♂ ein laichwilliges ♀, so bekommt man folgendes zu sehen: das ♂ richtet seine Augen auf das ♀ und verhält sich zunächst genau, wie ich es oben beim Imponiergehaben gegenüber einem zweiten ♂ beschrieben habe: Umfärbung ins Prachtkleid, Spreizen aller Flossen bei gleichzeitigem langsamen Heranschwimmen. Ist dieses Stadium erreicht, so bricht plötzlich das Imponiergehaben ab und das ♂ führt als eine neue Reaktion eine Balzhandlung vor dem ♀ aus. Um eine Vermengung grundverschiedener Vorgänge zu vermeiden, bezeichne ich die beiden Geschlechtern gegenüber in gleicher Weise erfolgende einleitende Reaktion des ♂ als das einleitende Imponiergehaben. Wie wir zuvor gesehen haben, spricht dieses einem ♂ und einem ♀ gegenüber in gleicher Weise an. Anstatt jedoch, wie gegenüber einem anderen ♂, in Kampfhandlungen überzugehen, macht das Imponiergehaben bei Anwesenheit eines ♀ einer Balz Platz, die sich durch bestimmte, sehr verwickelte Bewegungsformen auszeichnet. Das ♂ schwimmt nahe an das ♀ heran, stellt seinen Körper schräg mit dem Kopf nach oben in einem Winkel von etwa 45° zum Boden ein und biegt das Schwanzende derart rückenwärts ab, daß dessen Längsachse trotz der aufgerichteten Körperhaltung parallel zum Boden liegt. Zugleich ist das Schwanzende aber auch seitlich aus der Medianebene herausgedreht und vollführt nach dieser Seite zitternde Schläge von geringer Amplitude. Die bisher gespreizt gehaltenen Bauchflossen werden an den Körper angelegt. Die Rückenflosse lockert ihre

steife Haltung und macht in ihrer Längsrichtung wellenförmige Bewegungen. Der Schlag der Brustflossen wird schneller; dabei dreht sich das ♂ langsam, im Halbkreis. An den verwickelten Bewegungen nimmt auch die Rumpfmuskulatur Anteil und läßt den schiefstehenden Körper leicht erzittern. Dadurch, wie auch durch die andauernden Drehungen kommt die blaue Strukturfarbe mit ihrem auffallenden Glanz besonders zur Geltung. Die Schwanzflosse schleift über den Boden und wirbelt durch ihre Schläge Sandkörnerchen u. dgl. auf. Da die Schwimmbahnen der Balz sich schließlich immer mehr auf einen bestimmten Platz verengen, so wird an diesem zunächst eine annähernd runde Stelle blank gefegt, die das ♂ später durch eine weitere Instinkthandlung zu einer Grube vertieft. Deshalb bezeichne ich die beschriebene Bewegungsfolge kurz als Fegebalz (Abb. 5). An dieser Instinkthandlung können wir wieder das Ansprechen verschiedenschwelliger Bewegungsphasen zur Aufstellung von gesetzmäßig aufeinanderfolgenden Stufen der Intensität verwenden. Diese sind:

1. Merkliche Verstärkung des einleitenden Imponiergehabens, während das ♂ langsam auf das ♀ zuschwimmt (Erwachen positiver Taxis).
2. Das ♂ nimmt die kennzeichnende Körperhaltung der Fegebalz ein und orientiert sich breitseits zum ♀, ohne noch Fegebalzbewegungen auszuführen.
3. Volle Fegebalz.

Das ♀ besitzt die Instinkthandlung der Fegebalz nicht, abgesehen von Ausnahmefällen, wie z. B. bei längerer Haltung ohne ♂. Bei Paarungsbereitschaft kommt das ♀ bald langsam auf das ♂ zugeschwommen und folgt ihm von nun an nach; diese erste auf den Geschlechtspartner bezogene Handlung des ♀ bezeichne ich als die Nachfolgereaktion. Nicht immer beginnt sie sofort, d. h. nach der ersten Balzhandlung des ♂, solange aber das ♀ nicht unruhig hin und her schwimmt oder die Flucht ergreift, setzt das ♂ seine Fegebalzen fort. Ein äußeres Merkmal für die Paarungsbereitschaft des ♀ ist das Schwinden der asexuellen Färbung und ein nicht übermäßiges Spreizen der unpaaren Flossen; wie schon früher erwähnt, fehlt ein Prachtkleid. Die Nachfolgereaktion des ♀ wird nun für das ♂ sofort zum Auslöser weiterer Handlungen. Zunächst hat sie eine stimulierende Wirkung auf die Balz selbst, so daß sie oft förmliche Ausbrüche langer Fegebalzserien veranlaßt. Dann folgt eine Handlung des ♂, die darauf abzielt, das ♀ an eine bestimmte Stelle, an den Laichplatz zu holen; das ♂ schwimmt plötzlich betont und schnell auf das ♀ zu, führt vor seinem Kopf eine ganz kurze Fegebalz aus, macht dann eine ruckartige Wendung und kehrt schnell zu seinem ursprünglichen Platz zurück. Die Bewegungsweise bei der Wendung scheint nicht durch irgendwelche Orientierungsreaktionen gesteuert zu werden, da ihr Ausmaß mit großer Regelmäßigkeit annähernd 180° beträgt, d. h. der Fisch kehrt stets an seinen Ausgangspunkt zurück. Deshalb bezeichne ich diese Bewegungsfolge als das Umkehrschwimmen. Im Beginne der Balz „führt“ das ♂ das ♀ auf diese Weise an beliebige Stellen des Beckengrundes, da es dem Zufall überlassen ist, wo die Bewegungsfolge ihren Anfang nimmt. Deshalb wird dem Beobachter auch ihre Bedeutung erst dann klar, wenn sie durch das Hinzukommen einer Orientierungsreaktion ihren biologischen Sinn erhält. Von einem bestimmten Zeitpunkt ab wird das Umkehrschwimmen nur von dem prospektiven Laichplatz aus begonnen, das ♀ also nur zu diesem hingeführt. Noch bevor sich das ♂ in dieser Weise auf einen bestimmten Ort festlegt, beginnt es an jenen Plätzen, die es auch bei der Fegebalz bevorzugt, Grabbewegungen

mit dem Maul zu vollführen. Es entstehen also, den Scheinnestern z. B. des Halsbandregenpfeifers vergleichbar, meist mehrere blankgefegte und zu Mulden vertiefte Stellen im Bodengrund, von denen dann eine unter Vernachlässigung aller anderen zum Laichplatz gewählt und gründlicher ausgebaut wird. In diese Grube folgt schließlich das ♀ dem ♂. Darauf balzt das ♂ wieder intensiv und bringt eine weitere Reaktion: es spreizt die radii branchiostegi auf das Äußerste, so daß der Kopf sehr vergrößert wird und stößt mit dem Maul leicht gegen den Bereich der Urogenitalöffnung des ♀. Wenn dieses nun dicht über dem Boden liegt, so sieht die Bewegung des ♂ so aus, als wolle es unter das ♀ unterschlüpfen; dieses **Unterschlüpfen** löst beim ♀ eine Handlung aus, an der das ♂ sofort teilnimmt. Die Partner drehen sich in der Grube unter starker Krümmung der Körper derart im Kreise, daß die Konkavseiten einander zugewendet sind, die radii branchiostegi sind dabei aufs Äußerste gespreizt. Kommt dieses **Kreisen** zum Stillstand, so bringt das ♂ nach kurzer Zeit wieder das **Unterschlüpfen** oder nur einen Teil dieser Bewegungsfolge, nämlich das leichte Anstoßen gegen den Bereich der Urogenitalöffnung des ♀; aber auch das ♀ kann mit der gleichen Bewegung der zum Fortsetzen des Kreisens stimulierende Teil sein. Aus diesem **Kreisen** heraus entwickelt sich die **Ablaubbewegung** des ♀ und die **Besamungsbewegung** des ♂. Beide Handlungen sehen ziemlich gleich aus und haben eine gewisse Ähnlichkeit mit der Haltung und Bewegungsfolge der männlichen Balz. Das ♀ gibt die Eier in kleinen Portionen ab, die wie Perlenstränge die Geschlechtsöffnung verlassen. Indem das ♂ besamend über die Eier hingleitet, die durch die Wasserbewegung schnell aus dem Verband geraten sind, verdrängt es das ♀ etwas von der Stelle. Dieses sucht nun sofort eifrig die Grube nach Eiern ab und schnappt sie auf. Dann beginnt wieder das **Kreisen**, dem wieder **Ablauben** und **Besamen** einer neuen Portion Eier folgt. Zwischen den einzelnen Laichabgaben balzt das ♂. So vollzieht sich innerhalb weniger Minuten der Laichakt. Das ♀ entfernt sich nach seiner Beendigung mit merklich dickem Maul, das oft über 50 Eier enthält. Es beachtet das ♂ nun nicht mehr. Dieses setzt seine Fegebalz entweder gleich oder, falls es sehr abregiert ist, erst nach entsprechender Zeit wieder fort, und da das ♀ nunmehr mit Flucht antwortet, kommt es zu Angriffen seitens des ♂. Daher muß man eiertragende ♀♀ isolieren, falls das Aquarium nicht zureichend Schlupfwinkel gewährt. Das ♂ beteiligt sich in keiner Weise an der Brutpflege. Frühestens nach dem 12. Tage verlassen die Jungen zum erstenmal die Mundhöhle des ♀. Bei der geringsten Störung werden sie wieder aufgeschnappt. In dieser Zeit verjagt das brutpflegende ♀ jeden heranahenden Fisch, also auch ein das ♀ anbalzendes ♂.

VI. Das Kampfhandlungen auslösende Schema des A.-♂

1. Beteiligung der Rezeptoren

Dem Fische stehen für die Wahrnehmung eines Artgenossen wie überhaupt eines Gegenstandes der Umwelt der Gesichtssinn, der Geruchssinn und der Tastsinn nebst dem Seitenliniensystem zur Verfügung. Folgende Versuche zeigen, daß beim ♂ der Gesichtssinn für die Wahrnehmung des Gegners von ausschlaggebender Bedeutung ist: a) Zwei durch eine durchsichtige Glasscheibe getrennte ♂♂ entwickeln die feindlichen Handlungen in gleicher Weise wie beim Fehlen der Scheibe. b) Wir stellen zwei gleichgroße Aquarien mit je einem ♂ in Wasser, in dem vorher noch kein Fisch gewohnt hat, längsseits nebeneinander. Die Reaktionen entwickeln sich ebenso wie im ersten Versuch. c) Das ♂ bekämpft sein eigenes Spiegelbild; es bringt dabei

die einleitenden Reaktionen in gleicher Weise wie gegenüber dem zweiten ♂, hingegen kann der Ausbruch des Kampfes (Rammstoß) sich oft verzögern, wohl deshalb, weil der Gegner im Spiegel Kopf gegen Kopf zum Kämpfer steht, anstatt Kopf bei Schwanzflosse, wie im Normalfall. Die Chemorezeption ist also zur Auslösung dieser anfänglichen Reaktion sicher ganz entbehrlich. Nur bei einigen anderen ganz bestimmten Verhaltensweisen, die eine bis zur Berührung gehende Annäherung der beiden Partner bedingen, gibt sie den Ausschlag, wie wir noch sehen werden. Die Wahrnehmung von Erschütterungen und Strömungen des Wassers durch das Seitenliniensystem wird bei der Untersuchung der auslösenden Bewegungsmerkmale untersucht werden müssen; bei der Auslösung der ersten Glieder der auf den Feind bezugnehmenden Handlungskette jedoch ist sie sicher entbehrlich, wie aus Versuchen mit bewegungslos gemachten Fischen eindeutig hervorgeht. Ob nach dem einleitenden Imponiergehaben die Handlungskette sich nach der Seite der Kampfhandlungen oder nach der der Balz fortsetzt, ist ausschließlich von optischen Reizen abhängig, wodurch die Versuchstechnik sich wesentlich vereinfacht.

Aus Gründen der Übersichtlichkeit sollen Farb- und Formenmerkmale gesondert von den Bewegungsmerkmalen untersucht werden. Auch will ich die Versuche, in denen Fische als reizauslösende Objekte dienten, getrennt von jenen mit künstlichen Attrappen besprechen.

2. Auslösende Farben- und Formenmerkmale

Bei einem isoliert gehaltenen und daher asexuell gefärbten *Astatotilapia*-♂ ruft nicht nur der Anblick von Artgenossen — sowohl von asexuell gefärbten als auch das Prachtkleid tragenden ♂♂, ferner von ♀♀ und von noch nicht geschlechtsreifen Individuen — das Prachtkleid hervor; vielmehr können es Fische von verschiedener Form und Farbe zur Umfärbung und zum einleitenden Imponiergehaben veranlassen, z. B. *Hemichromis bimaculatus*, ein sehr bunt gefärbter Cichlide, *Nannacara anomala*, ein dunkeloliv gefärbter Zwergcichlide, ein roter Schwertträger (langgestreckte Körperform), ein Diamantbarsch (mehr hochkörperige Form). Das einleitende Imponiergehaben wird demnach auch durch recht unspezifische Reizkombinationen ausgelöst. Allerdings ist deren Wirkung vom adäquaten Reiz quantitativ verschieden: am schnellsten, innerhalb weniger Sekunden, erfolgt die Reaktion bei Anwesenheit eines das Prachtkleid zeigenden artgleichen ♂. Das Ansprechen der Reaktion auf verschiedene Objekte ist keineswegs nur durch Schwellerniedrigung der auslösenden Reize bedingt.

Das weitere Verhalten des ♂ hängt vom Aussehen und vom Verhalten der Gegenseite ab. Feindliche Handlungen (Stufe 1, 2 und 3, S. 47) können jederzeit durch das einleitende Imponiergehaben eines artgleichen ♂ ausgelöst werden, nicht aber durch die oben angeführten Fische, obwohl sie das einleitende Imponiergehaben hervorrufen. Diese Fische werden vielmehr bei entsprechenden Verhaltensweisen als **Weibchen** behandelt, also angebalzt. Unter Umständen gehen nun aber *Hemichromis* und *Nannacara* zum Angriff auf das sie anbalzende A.-♂ über und lösen dadurch feindliche Handlungen bei ihm aus. Wir werden auf diese Fälle bei Besprechung der auslösenden Bewegungsmerkmale zurückkommen und wollen hier nur im Auge behalten, daß diese beiden Objekte **primär nicht in das Schema des Feindes passen!** Ein ♂, das von vorneherein einen Inferiorismus bekundet und daher die asexuelle Färbung behält, wird als **Weibchen** behandelt, also angebalzt, allerdings nur so lange als es sich ruhig verhält; in der Regel flieht das „inferiore“ ♂ vor dem die Fegebalz ausführenden Gegner und wird dann

sobald verjagt; sowie sich das verjagte ♂ wieder ruhig verhält, erfolgen neuerliche Balzreaktionen vor ihm. Diese Beobachtungen, die ich wiederholt an Gesellschaften von mehreren ♂♂ anstellen konnte, zeigen wohl deutlich, daß das ♂ erst durch sein Prachtkleid und Gehaben die Kampfhandlungen des Artgenossen auslöst.

Die sehr komplexe Reizkombination: Prachtkleid + Gehaben ist nun näher auf die spezifisch auslösende Wirkung ihrer Komponenten: Farbenverteilung und Bewegung zu untersuchen. Bei einer Ermittlung des Einflusses der Farbe setze ich voraus, daß auch *Astatotilapia* Farben sieht, wie es als erster K. v. Frisch, später zahlreiche andere Autoren bei Knochenfischen nachwiesen. Die Wirkung der Farben des Prachtkleides an sich ließ sich mittels bewegungslos gemachter ♂♂ prüfen. In der Narkose mit Urethan verliert ein A-♂ die Streifen der asexuellen Färbung vollständig, es tritt die blaue Strukturfarbe hervor, ebenso der schwarze Augenstrich; hingegen liegen Rücken- und Bauchflossen eng an dem Körper, so daß also an der Zurschaustellung des Prachtkleides, wie sie das einleitende Imponiergehaben kennzeichnet, noch manches fehlt. Stellt man solch ein narkotisiertes ♂ mit einem durchsichtigen Zelluloidhalter über dem Boden auf, so zeigt das Versuchs-♂ regelmäßig folgendes Verhalten: Umfärbung, einleitendes Imponiergehaben, dann Fegebalz vor dem Narkotisierten, nach einiger Zeit feindliche Reaktionen.

Protokoll. ♂ A. 1, seit einigen Stunden isoliert, reagiert auf Darbietung des narkotisierten ♂ A. 2 wie folgt: 1. Wahrnehmung des Objektes und sofortige Umfärbung. 2. Durch eine Minute hindurch einleitendes Imponiergehaben. 3. Eine Fegebalz mit geringer Intensität (75 Sekunden nach Wahrnehmung des A. 2). 4. Während der nächsten 7 Minuten sechs Fegebalzen von einer etwas geringeren Intensität als normalerweise dem ♀ gegenüber. Dann unvermittelt ein Rammstoß gegen A. 2 unmittelbar über seiner Urogenitalöffnung. Nach 45 Sekunden neuerlicher Rammstoß, also eindeutig feindliches Benehmen. — A. 2 wird entfernt (15.05 Uhr).

Um 15.17 Uhr wird A. 1 in ein anderes Aquarium gebracht, es ist zunächst ziemlich scheu. Deshalb wird ein A-♀ dazugesetzt. ♂ A. 1 färbt darauf sofort um und balzt intensiv. Jetzt wird das ♀ entfernt (15.22 Uhr), nach weiteren 13 Minuten und mithin 30 Minuten nach Beendigung des 1. Versuches wird ♂ A. 2 wieder narkotisiert hinzugebracht. ♂ A. 1 nimmt den Narkotisierten wahr, färbt sofort um, schwimmt drohend zu ihm und führt seitliche Schwanzschläge aus. Dann steht es 15 Sekunden regungslos neben ♂ A. 2, schwimmt weg und verliert das Prachtkleid (Zeichen völligen Abreagiertseins). Nach 2 Minuten wieder Umfärbung ins Prachtkleid, Drohponieren und seitliche Schwanzschläge, dann sofort eindeutige Fegebalz. In den folgenden 3 Minuten verhält sich das ♂ (A. 1) wieder gänzlich abreagiert. Dann einleitendes Imponiergehaben, hierauf stößt es gegen die Urogenitalöffnung von A. 2, ein Zeichen des Beginns feindlicher Reaktion. Daraufhin wird ♂ A. 2 an einen anderen Platz gestellt. — Um 15.42 Uhr bringt ♂ A. 1 eine eindeutige Fegebalz, gleich darauf nochmals. 2 Minuten später erfolgen unvermittelt heftigste (!) Rammstöße gegen ♂ A. 2.

Ein gleiches Verhalten zeigten übereinstimmend eine Anzahl weiterer Versuche. Für das anfängliche Anbalzen ist nicht Schwellerniedrigung verantwortlich zu machen; für diese Erscheinung, die bei jedem einzelnen Versuch berücksichtigt wurde, ließ sich ein verlässlicher Maßstab finden: ♂♂ mit Schwellerniedrigung der Balzhandlung überspringen nämlich die den Normalfall kennzeichnende Stufe des einleitenden Imponiergehabens und balzen das eingebrachte Objekt, ♀ wie auch ♂, sofort an. Gerade bei den Versuchen mit narkotisiertem ♂ dauerte das einleitende Imponiergehaben länger als gegenüber dem nichtnarkotisierten Artgenossen an. Das anfängliche Verhalten des ♂: sofortige Umfärbung steht durchaus im Einklang mit der Beobachtung, daß sich das ♂ bei Anwesenheit von „prächtigen“ ♂♂ beschleunigt umfärbt und sofort das Imponiergehaben zeigt. Das ausgiebige Imponieren vor dem narkotisierten Gegner spricht für eine zunächst vorhandene feindliche Einstellung zum Objekt, die aber in Ermangelung eines entgegennenden Imponiergehabens endlich verschwindet. Die dann folgende

Fegebalz spricht nicht gegen diese Annahme, weil, wie dem zweiten Teil des obigen Versuches zu entnehmen ist, sogar eine schon angeklungene feindliche Reaktion wieder aussetzt, um der auf das ♀ bezugnehmenden Handlung Platz zu machen. Das bewegungslos gemachte ♂ besitzt also neben den die Kampfhandlungen auslösenden Merkmalen auch solche, die in dem die Balz auslösenden angeborenen Schema eine Rolle spielen. Daß die, zwei gegensätzlichen Funktionskreisen zugeordneten Schematen bei bestimmten Reizeanordnungen tatsächlich gleichzeitig und durcheinander ansprechbar sind, das zeigen die in vielen Fällen fast gleichzeitig ausgeführten Reaktionen der Fegebalz und der seitlichen Schwanzschläge. Beide Reaktionen besitzen, wie eingangs beschrieben wurde, derart kennzeichnende Bewegungsfolgen, daß bei der Beobachtung kein Zweifel entstehen kann, wie das ♂ das Objekt behandelt. Oft ließ das in Parallelstellung drohende ♂ plötzlich den Körper schief absinken und führte die Bewegungen der Fegebalz aus, um nach kurzer Zeit wieder sich parallel zu stellen und seitlich mit dem Schwanz zu schlagen. Sehr deutlich wurde dieses doppelte Verhalten in einem zweiten Versuch vor einem bewegungslos gemachten ♂ (Kurve, Abb. 6), das hinter einer durchsichtigen Trennscheibe aufgestellt war, um so die Möglichkeit einer geruchlichen Wahrnehmung sicher auszuschalten.

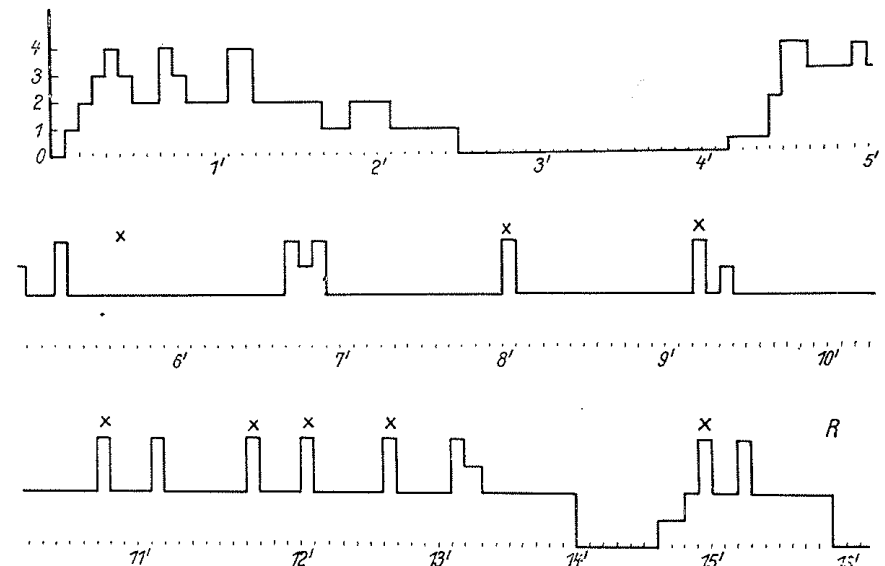


Abb. 6. Kurve einer von Angriffshandlungen (x) unterbrochenen Fegebalz vor narkotisiertem ♂. Auf der Ordinate die 4 Intensitätsstufen der Balzreaktion (vgl. S. 60), auf der Abszisse die Zeit in Abschnitten von 5 Sekunden. Ab R (Rammstoß) ausschließlich feindliche Behandlung

Bei obigen Versuchen wurde nämlich erstmalig ein geruchlich bedingter Unterschied im Verhalten des ♂ gegenüber einem bewegungslos gemachten ♂ und einem ebensolchen ♀ deutlich. Der erste Rammstoß, der einer Reihe der eben beschriebenen aus Kampf und Balz gemischten Reaktionen folgte, begann mit einem gleichsam zögernden, leichten Ansetzen des Mauls im Bereiche der Urogenitalöffnung des Narkotisierten, was geradezu den Eindruck eines „Beriechens“ machen konnte. Im nächsten Augenblick setzten dann mit großer Wucht die eigentlichen Rammstöße ein; es entfielen also

die erste und zweite Stufe der feindlichen Reaktionen, was an sich schon die plötzliche Einwirkung eines starken Reizes im Augenblick der körperlichen Berührung vermuten läßt.

Bei Ausschaltung des Geruchsreizes durch die Trennscheibe verzögerte sich der Umschlag von der anfänglichen Balz in die feindlichen Reaktionen merklich, und die „gemischten“ Reaktionen hielten dementsprechend wesentlich länger an. Die Kurve (Abb. 6), die diesen recht verwickelten Vorgang zeitgetreu und vollständig wiedergibt, stammt von einem Versuch, in dem von der sechsten Minute ab feindliche Handlungen die anfängliche Balz unterbrechen. Der Anfang zeigt völlige Übereinstimmung mit den später zu besprechenden Kurven der Balz vor bewegungslos gemachten ♀♀ (Abb. 7, S. 60). Bei den mit x bezeichneten Stellen schlug das ♂ drohimponierend seitlich mit dem Schwanz. Die Kurve zeigt schon in der 6. Minute den ersten Umschlag in der Reaktionsweise; da aber das Drohimponieren keine Entgegnung findet, so bricht noch siebenmal jeweils wieder die Fegebalz durch; erst von der 15. Minute an behandelt das ♂ das Objekt ausschließlich feindlich (R = Rammstoß). Da Kontrollversuche zum gleichen Ergebnis führen, ist eine Beteiligung des Geruchsorgans bei den früheren Versuchen erwiesen; auch das unterschiedliche feindliche Ansprechen des ♂ bei beiden Versuchserien spricht hierfür. Die geruchliche Wahrnehmung (bei Fehlen der Trennscheibe) löst bei nächster Annäherung der Fische Rammstöße als höchste Intensitätsstufe der feindlichen Reaktion aus, während sich bei rein optischer Wahrnehmung des bewegungslos gemachten ♂ die Stufenreihe der feindlichen Handlung stark verzögert abspielt und, wofern sie überhaupt die Intensität des Rammstoßes erreicht, dies nur nach Vorausgehen der anderen Stufen vermag. Dieses widerspricht keineswegs unserer Aussage (S. 50) über das Vorherrschen der optischen Reize vor allem im Beginne der Reaktionskette: gerade die Versuche mit positivem Nachweis chemischer Reizwirkungen zeigen klar, daß die auslösende Chemorezeption erst bei stärkster Annäherung, ja erst bei Berührung mit dem Körper des Gegners stattfindet.

Wenn die Balz doch endlich in feindliche Handlungen umschlägt, so kann man hier den Grund für diesen Umschlag keineswegs im Nichtreagieren des angebalzten bewegungslosen Objektes erblicken. Denn in den Versuchen mit narkotisierten ♀♀ (S. 60) balzten die ♂♂ ein bewegungsloses ♀ bis zur völligen Reaktionsermüdung an. Das Verweilen des Objektes am Platze bedeutet sogar an sich schon ein die männliche Balz förderndes „Bewegungsmerkmal“ des laichwilligen ♀, da jeder andere Fisch eben die Annäherung des fegebalzenden ♂ nicht in dieser Weise über sich ergehen läßt.

Selbstverständlich ist das *Astatotilapia*-♂ nicht imstande, das gegnerische ♂ oder das laichwillige ♀ dinghaft zu erfassen und beide einsichtig zu unterscheiden; vielmehr hängt ihre verschiedene Behandlung ausschließlich von den Reizen ab, die vom Gegner ausgehend Kampf und vom ♀ ausgehend Balz auslösen. Gehen nun diese gegensätzlichen und normalerweise nie „zweideutig“ an einem Fisch vereinigten Reize unter den Bedingungen unseres Versuchs doch vom gleichen Objekt aus, so lösen sie beide gegensätzliche Verhaltensweisen wechselweise aus, bis schließlich die Kampfhandlungen die Oberhand behalten. Das Fehlen des Imponiergehabs schwächt die Wirkung des artgleichen ♂ als Auslöser der Kampfhandlungen so weit ab, daß die verminderte Reizkombination offenbar sehr lange einwirken muß, ehe der Rammstoß erfolgt, der bei gleichzeitiger Einwirkung von Prachtkleid und Gebaren in wenigen Sekunden eintritt. In der Zwischenzeit finden die beiden Geschlechtern gemeinsamen Merkmale des narkotisierten ♂ Zeit, im Versuchstiere die auf das ♀ gemünzte Balz auszulösen.

Einige weitere Versuche galten der Wirksamkeit der einzelnen Merkmale des so hoch differenzierten männlichen Prachtkleides. Als ich prächtigen Männchen die schwarzen Abzeichen an Rücken- und Bauchflossen abschnitt, lösten sie die Kampfhandlungen des Gegners mit einer geringen, aber doch deutlich feststellbaren Verzögerung aus. Dieser Versuch gibt an sich allerdings noch keine Auskunft darüber, ob die schwarzen Flossenteile spezifisch oder nur durch die optische Vergrößerung des Körpers wirken, so daß etwa andersfarbige auffallende Färbungen an gleicher Stelle es ebensogut täten. Eine solche weniger spezifische Wirkung der gespreizten Flossen ist nämlich deshalb recht wahrscheinlich, weil bei sehr vielen Fischarten, die alle das homologe Imponieren in Breitseitstellung haben, das Körpermuster auf die unpaaren Flossen übergreift, deren Randzeichnung das Gesamtbild ebenfalls vereinheitlichen kann. Bei dem Labyrinthfisch *Collisa lalia* ist das erstgenannte Prinzip so weitgehend verwirklicht, daß man den imponierenden Fisch schon sehr genau betrachten muß, um die Grenze zwischen unpaaren Flossen und Rumpf festzustellen. Die Vergrößerung der „Körperfläche“ beim plötzlichen Aufrichten der Flossen wirkt auch auf den menschlichen Beobachter überraschend. Ähnliches gilt unter den Cichliden für *Pterophyllum*. Bei sehr vielen Cichliden sind die unpaaren Flossen farbig umrandet. Bei *Hemichromis bimaculatus* trägt der obere Teil der Schwanzflosse einen Rand von gleicher Farbe wie die Rückenflosse, ihr unterer Teil aber einen Rand in der dunklen Farbe des Afterflossensaumes. Beim Imponieren überdecken sich die benachbarten Ränder der unpaaren Flossen, so daß eine einheitliche, oben und unten verschiedenfarbig eingefasste Fläche entsteht. Bei *Astatotilapia* ist nun das gleiche Prinzip in geringerem Umfange in den Färbungsverhältnissen von After- und Schwanzflosse zu finden, während das Verhältnis der Rumpf- und der Flossenfärbung nicht nur nicht angeglichen ist, sondern wohl geradezu auf eine Kontrastwirkung abzielt. Beim etwas kleineren *Haplochromis multicolor*, welcher systematisch *Astatotilapia* sehr nahe stehen dürfte — die Gattungskreuzung ist fruchtbar — ist hingegen die Harmonie der Färbung schon eher gewahrt. Die anderen maulbrütenden Cichliden, *Tilapia natalensis* usw. sind mir nicht zugänglich gewesen. Der Paarbildungstypus der weiter oben angeführten Cichlidenarten und der Labyrinthfische ist ganz anders als bei *Astatotilapia* und *Haplochromis*, auch die feindlichen Verhaltensweisen stimmen nicht ganz überein. Die Gegensätzlichkeit im Prachtkleid bei *Astatotilapia* und *Haplochromis* scheint mir deshalb mit Rücksicht auf die bis in Einzelheiten übereinstimmende Paarbildungs- und Kampfweisen beider Arten sehr bemerkenswert. Die von mir gehaltenen *Astatotilapia*-♂♂ zeigten nun nicht immer das Höchstmaß der Rücken- und Schwanzflossenfärbungen; so war besonders das Rot bei vielen Stücken nur schwach angedeutet; selbst meine stärksten ♂♂, die eine kräftige Rotfärbung aufwiesen, reichen damit noch nicht an das Prachtkleid heran, das nach dem Schrifttum über Importfische der Art im Freileben zukommt. Aber auch bei Berücksichtigung dieser Mitteilungen bleibt der Kontrastcharakter gewahrt und somit der Gegensatz zu *Haplochromis*. Andererseits findet sich auch bei *Astatotilapia* die gleiche Erscheinung, für die wir oben *Hemichromis* als Beispiel nannten, nämlich das Übergreifen des Rückenflossensrandes auf die Schwanzflosse. So sagt ein Importbericht: „Bei besonderem Wohlbefinden des Fisches ziehen sich roter Saum und schwarzer Rand der Rückenflosse auch durch den oberen und hinteren Teil der Schwanzflosse.“ Diese Aussage betrifft freilich *Haplochromis philander dispersus*, der aber in Größe, Form und Farbe *Astatotilapia strigigena* so weitgehend gleicht, daß

ich beide Arten als Lokalrassen einer Spezies ansehen möchte, schon mit Rücksicht auf ihr Verbreitungsgebiet.

Mit Rücksicht auf die möglichen Beziehungen von fein differenzierten Flossenzeichnungen zur Körpergröße stellte ich bei *Astatotilapia* wiederholt ungleich große und fast gleich große Gegner einander gegenüber. Sofern nun ein Individuum überhaupt nicht abreagiert war, hatte die Größe des Gegners keinen Einfluß auf die Entwicklung des Drohimponierens. Es spielte auch keine merkbare Rolle, ob der wenige Millimeter breite rote Saum fehlte (Amputation) oder vorhanden war. Wie schon erwähnt, müssen aber die schwarzen Flächen erhalten bleiben, um die Reaktionen nicht zu verzögern, und dies spricht eben für ihre Bedeutung als spezifische Feindesmerkmale („Drohsignale“), deren Wirkung mit der absoluten Körpergröße nicht unmittelbar in Beziehung stehen muß. Für das Verhalten gegenüber einem größeren Partner führe ich folgende Beobachtung an: Ein 45 mm langes Männchen beantwortete den Anblick eines 75 mm langen Männchens, das zwar teilweise das Prachtkleid, aber noch nicht das Imponiergehaben zeigte, weil es sich gierig auf am Boden liegendes Futter stürzte, mit einer leichten Fegebalz, wobei es in den schönsten Farben strahlte. Als nun der körperlich weit überlegene Gegner mit Drohimponieren begann, erwiderte das kleine ♂ dieses und gab sogar seitliche Schwanzschläge. Sowie es aber den ersten Rammstoß des großen Gegners erhielt, brach sein Imponiergehaben sofort zusammen und das Prachtkleid bildete sich zur asexuellen Färbung zurück. Bei *Hemichromis*, wie auch beim Labyrinthfisch *Betta*, bei denen wir das Prinzip der Körperflächenvergrößerung mit Hilfe der medianen Flossen verwertet finden, drohen wesentlich größeren verschiedenen Männchen einander niemals an. Zwischen gleichgroßen *Astatotilapia*-♂♂ findet in der Regel ein sehr lange andauerndes Drohimponieren und Kämpfen (bis zu 10 Minuten beobachtet) statt. In einem Fall, wo die beiden fast gleichgroßen Gegner auch sehr gleichwertig erschienen und mit größter Ausdauer kämpften, gab ganz plötzlich der zweifellos prächtiger gefärbte und einige Millimeter höhere Gegner auf und ergriff die Flucht; in diesem Augenblick war die Kampfesintensität des Siegers deutlich erhöht. Von großem Einfluß auf den Ausgang des Kampfes ist demnach die Ausdauer des Kämpfers und auch seine Gewandtheit, mit andern Worten seine Reaktionsstärke; denn der Kämpfende entzieht mit jedem Rammversuch dem Gegner seine empfindliche Körperflanke und erschwert ihm dadurch das Beibringen von Rammstößen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß weder das besser entwickelte Prachtkleid noch auch überragende Größe in beiden Hinsichten benachteiligte ♂♂ zwingen müssen, ihr Drohimponieren zu unterlassen oder einzustellen. Die feinstdifferenzierten Flossensaumfärbungen geben bei *Astatotilapia* keinen quantifizierend erfassbaren Ausschlag gegenüber dem Gesamtbild und stellen wahrscheinlich nur Stufen oder Endstadien einer Entwicklungsrichtung des Prachtkleides dar.

Für die Frage nach der Wirksamkeit der Farben würden auch entsprechend ausgebaute Versuche bei einfarbigen Beleuchtungen zweifellos von Bedeutung sein; leider nötigte der Mangel entsprechender Vorrichtungen zu ziemlich groben Versuchsanordnungen. Um nämlich Unterschiede des Verhaltens im homogenen Licht gegenüber dem in weißem Lichte genau zu erfassen, mußten, wie sich herausstellte, die Fische in ihren Aquarien mehrere Tage lang mit dem einfarbigen Licht bestrahlt werden, ehe die Versuche beginnen konnten, und ihre feindlichen Handlungen waren dann stets merklich verzögert. Vor die Lichtquelle (30 Watt-Birne) setzte ich ein Agfa-Rotfilter,

das für die Entwicklung hochempfindlicher orthochromatischer Platten vorgeschrieben wird und alle Farben bis auf Rot zuverlässig ausschaltet.

Protokoll Nr. 22. Zwei ♂♂ sind in einem Aquarium durch eine durchsichtige Trennscheibe isoliert. Das Aquarium wird zwei Stunden lang völlig verfinstert und dann durch ein Agfa-Rotfilter beleuchtet. Beide ♂♂ bilden innerhalb von 2 Minuten die schwarzen Augen- und Flossenzeichnungen aus. Die blaue Strukturfarbe wird nicht sichtbar, der Körper erscheint matt lachsrot gefärbt. Innerhalb der nächsten 3 Minuten werden Drohimponieren und seitliche Schwanzschläge ausgeführt. Das eine ♂ reagiert nun zunächst intensiver, indem es zum Rammstoß übergeht, während das andere erst nach einigen weiteren Minuten in gleicher Weise den Angriff erwidert. Am Vormittag — bei Tageslicht — hatten die beiden Männchen innerhalb von 12 Sekunden das Prachtkleid gezeigt und binnen 30 Sekunden gekämpft!

Im Einklang hierzu stehen folgende Beobachtungen: während bei Tages- oder Kunstlicht das ♂ sein Spiegelbild wie einen Gegner bekämpft (intensive Rammstöße), erfolgten in der Dunkelkammer bei homogenem Rotlicht auf das Spiegelbild immer nur Drohimponieren und seitliche Schwanzschläge, während die 3. Stufe der feindlichen Reaktion ausblieb. So antwortete in einem derartigen Versuch das ♂ innerhalb von 8 Minuten fünfmal auf sein Spiegelbild mit seitlichen Schwanzschlägen und erst nach Entfernung des Rotfilters mit Rammstößen! Dabei ist zu berücksichtigen, daß das ♂ den Gegner, d. h. sein eigenes Spiegelbild sogar drohimponierend sieht. Der verspätete Kampfausbruch oder sein Unterbleiben im zweiten Fall zeigen daher eindeutig die Wirksamkeit der Farbe als kampfauslösendes Merkmal. Der Einwand, es sei nur die geringe Intensität des gefilterten Lichtes an der Reaktionsverzögerung schuld, ist nicht stichhaltig, da alle Cichliden gerade bei schwächster Beleuchtung am lebhaftesten kämpfen und balzen.

3. Auslösende Bewegungsmerkmale

Weiter untersuchte ich die Bewegungen des drohenden und kämpfenden ♂, vor allem die Parallelstellung, die seitlichen Schwanzschläge und den Rammstoß auf ihre Wirksamkeit als handlungsauslösende Merkmale. Im Versuch lassen sich das Drohimponieren und oft schon seitliche Schwanzschläge allein durch bloße Parallelstellung einer Attrappe hervorrufen, deren Anblick zunächst nur das einleitende Imponiergehaben ausgelöst hatte. Wenn hier das Objekt in beliebiger Stellung zunächst nicht das Schema des Feindes zum Ansprechen brachte, so mußte der Versuchsleiter die Parallelstellung fortgesetzt aufrecht erhalten, da sonst die feindliche Handlung wieder abklang. Nur ein *Astatotilapia*-♂ in einleitendem Imponiergehaben besitzt schon als unbewegtes Objekt die primäre Kennzeichnung als Feind. Bietet man einem ♂ ein narkotisiertes ♀ dar, das er zunächst anbaldzt, und hält es, den Ortsveränderungen des ♂ folgend, dauernd in Parallelstellung zu ihm, so antwortet das ♂ mit Drohimponieren, jedoch mit geringerer Intensität als auf ein parallel stehendes ♂. Bei nun völlig regungslos gehaltenem Objekt beginnt das ♂ sofort wieder mit der Fegebalz. Man kann mit dem narkotisierten ♀ je nach Belieben durch beharrliches Parallelstellen Drohimponieren oder durch Nachahmen der Nachfolgereaktion oder durch Ruhighalten die Fegebalz auslösen. Schon hieraus geht die hohe Bedeutung der Bewegungsweisen als Merkmale auslösender Reizsituationen hervor. Auch bei diesen und ähnlichen Versuchen reagierten die ♂♂ sehr fein auf die verschiedenen Bewegungen des gleichen Objektes. Durch bloße Parallelstellung des ♀ läßt sich die Kampfreaktion des ♂ jeweils bis zur 2. Stufe treiben, die Rammstöße lassen sich jedoch damit nicht auslösen. Macht man aber denselben Versuch mit einem bewegungslos gemachten *Astatotilapia*-♂, so

antwortet das Versuchstier wesentlich intensiver feindlich und führt unter Umständen auch Rammstöße aus.

Wie wichtig die Parallelstellung nebst dem Drohimponieren für das Auslösen der Kampfhandlungen ist, geht aus folgenden Beobachtungen hervor: stellt man in das Aquarium mit dem Versuchstier ein enges Glas mit einem zweiten ♂, so zeigt dieses zwar das Prachtkleid und einleitendes Imponiergehaben, kann sich aber in dem engen Raum nicht parallel stellen und mit dem Schwanz schlagen. Das Versuchs-♂ reagiert nun auf den derart eingeschlossenen Artgenossen mit Drohimponieren und seitlichen Schwanzschlägen, führt dazwischen aber immer wieder eine kurze Fegebalz aus. Trotz langer Dauer des Versuches kommt es nicht zu Rammstößen. Um das Drohimponieren beim ♂ andauern zu lassen und besonders um seine Angriffsreaktion auszulösen, sind bestimmte Bewegungen der parallelstehenden Objekte notwendig, und zwar die seitlichen Schwanzschläge. Da narkotisierte Fische ihre Flossen einfallen lassen, lassen sich die Schwanzflossenschläge nicht getreu nachahmen. Im Versuch braucht man oft das parallel gestellte Objekt nur so zu bewegen, daß Kopf und Hinterende seitlich aus der Medianebene herauschwingen, um die feindliche Handlung beim ♂ heftiger werden zu lassen. Sie fiel aber jeweils besser aus, wenn man das betreffende Objekt von vorne auf das ♂ zu- und in Parallelstellung seitlich an ihm vorbeiführte, als wenn man es von hinten her seitlich zum ♂ schwimmen ließ; denn eine solche Bewegungsweise trägt schon die Merkmale der Nachfolge-reaktion des ♀. Hatte z. B. das ♂ das betreffende Objekt schon anzubalzen begonnen, so wertete es dessen Von-hinten-Herankommen als Weibchenmerkmal und setzte die Balz zunächst fort. Es läßt sich vorläufig noch nicht entscheiden, in welcher Weise das seitliche Schwanzschlagen auf die optische Wahrnehmung wirkt; es wäre denkbar, daß dabei die Bewegung des Partners (Schwanzschläge) in sich wesentlich ist, die sich mit starren Attrappen nicht nachahmen läßt.

Fragen wir weiter, ob das Versuchsmännchen die seitlichen Schwanzflossenschläge als Wassererschütterungen mit dem Seitenliniensystem bzw. anderen Rezeptoren des mechanischen Sinnes wahrnimmt, oder ob die Spezifität der gesehenen Bewegungsweise seine Angriffe auslöst, so spricht der Umstand, daß das ♂ auf die Schwanzschläge gleichermaßen antwortet, wenn eine Trennscheibe zwischen beiden steht oder nicht, mehr für die optische Auslösung, ohne jedoch eine gewisse Mitwirkung des mechanischen Sinnes bündig auszuschließen. Vielleicht könnte das ♂ auch die von ihm selbst erzeugten Wasserschwingungen nach ihrer Reflexion an der Trennscheibe wahrnehmen; allerdings hätten sie dann eine andere Richtung. Der Versuch, durch herabfallendes Karminpulver den Bereich der Wasserbewegung festzustellen, scheiterte; doch zeigte er, daß keine wesentlichen Strömungen entstanden. Ein unter Wasser aus einer Pipette ausfließender Wasserstrom wirkte erst, wenn er wesentlich stärker war als die Wasserbewegungen, die die Schwanzschläge erzeugen, und zudem löste er nie Angriffe aus. Vielmehr zieht sich das ♂ beim Auftreffen des Strahles, vor allem auf den Kopf, ängstlich in eine Deckung zurück. Dagegen läßt sich durch Schlagen des Körpers mit einem Glasstäbchen der Rammstoß auslösen.

Der Rammstoß ist die höchste Intensitätsstufe der feindlichen Handlungen und hat auch die stärkste auslösende Wirkung. Schlägt man ein vor einem narkotisierten ♀ balzendes ♂ mit einem Glasstäbchen gegen die Rumpfsseite, so antwortet es augenblicklich mit Rammstößen, beginnt aber nach kurzer Zeit wieder zu balzen. Durch Wiederholung des Schlages ist neuerlich die Angriffsreaktion auslösbar. In gleicher Weise läßt sich durch das Rammen

mit anderen Objekten, besonders auch mit Attrappen, die zunächst die Balz ausgelöst haben, jeweils sofort die Angriffsreaktion hervorrufen. Auch mit sehr primitiven Attrappen, z. B. kleinen glänzenden Paraffinscheiben von verschiedener Form, deren Anblick bei einem schwellerniedrigten ♂ allein das einleitende Imponiergehaben auslöst, kann man einen Rammstoß hervorrufen, wenn man sie dem ♂ gegen die Rumpfsseite stößt. Die Reaktion flaut dann aber sofort ab, d. h. ein Stoß der Attrappe ruft nur einen Gegenstoß des ♂ hervor und dann ist ein neuer Rammstoß der Attrappe zur Auslösung der nächsten Reaktion notwendig. Der Schlag wirkt sich rein reflexmäßig aus, wie man auch beim Schlagen des ♂ mit einem Glasstäbchen feststellen kann; das Männchen wendet dann seinen Kopf in angriffsbereiter Haltung jener Seite zu, aus der der Schlag kam.

VII. Das Paarungshandlungen auslösende Schema des A.-♂

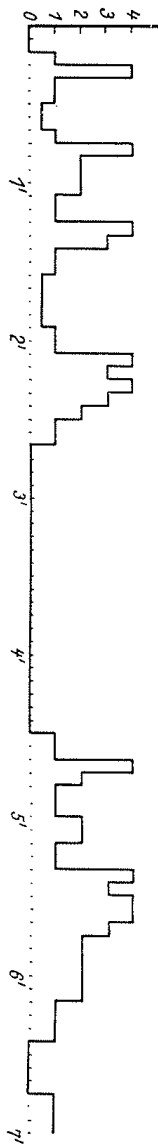
1 Versuche mit Fischen

Ein brünstiges ♂ führt, wie bereits beschrieben (S. 48 ff.), bei Wahrnehmung eines artzugehörigen ♀ das einleitende Imponiergehaben und unmittelbar darnach die Fegebalz aus. Bleibt das ♀ hierauf in der Nähe des ♂, — was seinerseits als erstes Anzeichen einer Bezugnahme auf den Geschlechtspartner zu werten ist —, so setzt das ♂ die Balz fort. Folgt das ♀ dem ♂ nach, so läuft die männliche Handlungskette weiter (Umkehrschwimmen, Unterschlüpfen, Kopula usw.), zwischendurch aber legt es stets Serien von Fegebalzen ein. Flieht das ♀ dagegen vor dem balzenden ♂, wie immer bei Laichunfähigkeit, so bricht das ♂ die Fegebalz ab und verjagt das ♀ heftig, aber ohne die Bewegungsweisen des Kampfkomments.

Die Fegebalz stellt also als die erste, vom ♂ ausgeführte, auf die Paarbildung abzielende Instinkthandlung eine typische Werbhandlung dar; als Balz pflegen wir eine Handlung zu bezeichnen, die im Gegensatz zum Imponiergehaben nur eines der beiden Geschlechter ausführt und die als Auslöser geschlechtlicher Antworthandlungen nur beim anderen Geschlecht wirkt. Die Fegebalz bildet ein sicheres Kriterium bei der Analyse jener Reizsituation, auf die das bereitliegende „Weibchen“-Schema anspricht. Wir vermissen nun auch bei aufmerksamer Betrachtung des ♀ gerade jene auffallenden Strukturen und Färbungen, die sonst bei Cichliden in beiden Geschlechtern sehr verbreitet sind und einer experimentellen Untersuchung ihres Wertes als Auslöser feste Angriffspunkte bieten. Das ♀ führt zunächst auch keine besonderen Bewegungsweisen aus, die für das ♂ ein auslösendes Merkmal darstellen könnten; die schon angeführten Verhaltensweisen — Nachfolgen oder Fliehen — beeinflussen ja schon das bereits balzende ♂. Für eine Einwirkung chemischer Reize läßt sich kein Anhalt finden; dagegen spricht die Auslösbarkeit der Balz durch asexuell gefärbte ♂♂. Erst beim Kreisen, während dessen das ♂ die Gegend der Urogenitalöffnung des Partners mit dem Maul berührt, scheint eine Kontrolle durch das Geruchsorgan stattzufinden. Gelangt nämlich die Paarbildung zweier ♂♂ bis zum Kreisen¹⁾, so sieht man hier in der Regel das plötzliche Hervorbrechen der feindlichen Handlungen. Gegen die Annahme, das ♀ besitze einen auf Entfernung wirkenden art- und geschlechtsspezifischen Geruchsstoff, an dem es vom ♂ als

¹⁾ Anm.: In ihrer Balzreaktion extrem schwellerniedrigte ♂♂ beginnen nicht selten sofort nach dem Zusammensetzen einander anzubalzen. Da bei einem solchen Überspringen des einleitenden Imponiergehabens kampaflösende Reize zunächst nicht gesetzt werden, kann die Balzreaktion beider Partner geraume Zeit, oft bis zum Kreisen und Versuch des Unterschlüpfens andauern.

♀ erkannt würde, läßt sich das regelmäßige Ansprechen der männlichen Paarungsaufforderung gegenüber einem ♀, das sich in einem neben dem Aquarium des ♂ stehenden Behälter befindet, ins Feld führen; dasselbe lehren die Paarbildungsversuche des A.-♂ mit ♀♀ und ♂♂ anderer Cichlidenarten. Die Analyse wird sich also auf optische Reize beschränken dürfen. Wir werden dabei besonders die Umstände, die zu irrtümlichen Paarbildungen mit Fischen anderer Art führen können, zu berücksichtigen haben, weil sie Einblicke in den Aufbau des Schemas gestatten.



Ich habe zunächst die Fegebalz vor dem artgleichen ♀ untersucht, insbesondere um die Reaktionsintensität gegenüber dem normalen Objekt festzustellen. Bei Benützung bewegungslos gemachter ♀♀ läßt sich feststellen, wie und mit welcher Ausdauer die Fegebalz bei Ausschaltung jeglicher Bewegungen stattfindet; ferner kann man mit den Objekten verschiedene Bewegungen ausführen, um aus den hierauf erfolgenden Reaktionen des ♂ Anhaltspunkte für den Anteil der Bewegungsmerkmale im Schema zu finden.

Zu den Versuchen narkotisierte ich die ♀♀ mit Urethan derart, daß sie etwa 15 Minuten lang völlig bewegungslos blieben, und stellte sie in durchsichtigen Zelluloidhaltern auf den Bodengrund. Das geschah hinter einer Mattscheibe, um das ♂ nicht zu erschrecken; ich entfernte sie, wenn das ♂ gerade nicht in ihre Richtung blickte. Es blieb nun noch eine dünne durchsichtige Glasscheibe dicht vor dem ♀ stehen, bis zu welcher sich das ♂ nähern konnte. Diese Versuchsanordnung schließt eine Beteiligung von Wahrnehmungen des chemischen und mechanischen Sinnes sicher aus.

Die Versuche ergaben, daß das ♂ auf das bewegungslose ♀ unverzögert anspricht und durch längere Zeit hindurch mit jeweiligen Unterbrechungen die Fegebalzen ausführt. Die Reaktionsintensität läßt sich übersichtlich in Form einer Balzkurve darstellen (Abb. 7). Auf der Abszisse ist die Zeit in Abständen von 5 sec. eingetragen, auf der Ordinate die vier Intensitätsstufen der gesamten Reaktion, wie folgt:

1. = Einleitendes Imponiergehaben,
2. = Verstärkung der Reaktion, während das ♂ auf das Objekt zuschwimmt (Erwachen positiver Taxis),
3. = Annahme der die Fegebalz kennzeichnenden Körperhaltung, ohne Bewegungen der Fegebalz,
4. = Vollständige Fegebalz.

Eine größere Versuchsreihe führte zu ganz übereinstimmenden Ergebnissen; sofort nach Wahrnehmung erfolgt einleitendes Imponiergehaben, anschließend eine Anzahl von Fegebalzen, nach denen das ♂ merklich abreagiert fortschwimmt, die asexuelle Färbung annimmt und das Objekt jetzt nicht mehr beachtet. Schon nach 1—2 Minuten nimmt es wieder Bezug darauf, neuerliche Umfärbung und Fegebalz, oder Ausführen der Reaktion nur bis zur 2. Intensitätsstufe. Das Verhalten des ♂ schlägt auch bei Versuchsdauern von 30 Minuten nicht in feindliche Handlungen um, nur die Intensität der Balz läßt weiterhin nach. Da ein nicht laichfähiges ♀ sich sofort zurückzieht und das ♂ dies sofort mit tätlichem Angriff beantwortet, so muß das bloße Stehen-

Abb. 7. Kurve einer Fegebalz vor dem narkotisierten ♀

bleiben am Platze schon einen auslösenden Wert als Merkmal der Paarungswilligkeit besitzen.

Stellt man das bewegungslose ♀ abermals waagrecht, aber mit der Bauchseite nach oben auf, so führt das ♂ niemals die Fegebalz aus, sondern antwortet nur mit einleitendem Imponiergehaben, dessen auslösendes Schema, wie früher (S. 51) ausgeführt, recht merkmalar ist. Auch bei längerer Versuchsdauer ändert es sein Verhalten nicht. Sobald man aber das ♀ in die Normallage zurückdreht, bricht augenblicklich die Fegebalz wieder aus. Bei neuerlicher Umkehr des ♀, auch vor den Augen des ♂, bleibt die Balz stecken. Für die Normallage des ♀ können seine Flossen keine Merkmale bedeuten, weil das ♂ auf ein flossenamputiertes ♀ sofort mit Fegebalz von normaler Stärke anspricht.

Bei Versuchen, mit Teilen des weiblichen Körpers, nämlich mit Kopf und Rumpf allein die Fegebalz auszulösen, sprach das ♂ nur mit einleitendem Imponiergehaben an, solange die Teile unbewegt gehalten wurden. Erst bei mehrmaligem Hinbewegen der Teile auf das ♂ balzte es, aber nur sehr schwach. Wenn also die Formmerkmale allein einwirken, so muß der weibliche Körper vollständig sein. Bei Hinzukommen von Bewegungsmerkmalen ersetzen diese quantitativ die Wirkung der Formmerkmale, ganz ebenso wie wir es bei der Kampfreaktion (S. 59) kennen gelernt haben.

Für das Ansprechen der Fegebalz ist das Vorhandensein oder Fehlen der asexuellen Färbung des ♀ augenscheinlich ganz belanglos. Laichunfähige, daher asexuell gefärbte ♀♀, die an der Flucht durch Einsperren in kleine Behälter verhindert werden, werden mit gleicher Intensität angebalzt wie narkotisierte ♀♀, die infolge der Narkose keine asexuelle Färbung zeigen.

Bevor ich auf Ergebnisse von Attrappenversuchen eingehe, die über die Formmerkmale nähere Aufschlüsse geben werden, analysieren wir die auslösende Wirkung der Bewegungsweisen des ♀. Wird ein narkotisiertes ♀ mittels eines Zelluloidhalters und Glasstäbchens auf ein ♂ hinbewegt, so beginnt dieses sofort intensiv zu balzen. Hat es sich nach einer Balz vor dem bewegungslos gehaltenen ♀ von diesem abreagiert abgewendet, so löst erneutes Nachfolgenreaktion des ♀ sofort wieder die Balz aus. Unsere Nachahmung der weiblichen Nachfolgereaktion, d. h. seine Passivbewegung in Richtung auf das ♂, besitzt eine sehr starke Wirkung. Sie ist ja auch die erste auf den Geschlechtspartner bezugnehmende Handlung des ♀, und somit ihrer Bedeutung nach eine weibliche Aufforderung zur Paarbildung. Die nächste Handlung des ♀, sein Mittun beim Kreisen, folgt oft erst viele Stunden später, und bis dahin bleibt die Nachfolgereaktion für das ♂ das einzige den paarungswilligen Geschlechtspartner bezeichnende Signal. In der Auslösung der Nachfolgereaktion liegt die eigentliche biologische Bedeutung der Fegebalz. Die Nachfolgereaktion ist das nächste Glied der zur Paarbildung gehörenden Kette verschränkter Instinkthandlungen von ♂ und ♀. Für die Reaktion ist das Einhalten einer langsamen Fortbewegung kennzeichnend. Führt der Versuchsleiter das bewegungslos gemachte ♀ ein klein wenig zu schnell, so stellt das ♂ die Balz ein, schwimmt dem ♀ nach und beginnt es schließlich feindlich zu behandeln. Stellt er bei der Nachahmung des Nachfolgens das ♀ schließlich neben das balzende ♂, so balzt dieses um so heftiger und führt oft schon die Reaktion des Unterschlüpfens¹⁾ (S. 50)

¹⁾ Herausgeberanm. O.K. Diese Verhältnisse stimmen überraschend gut zum Verhalten des Halsbandregenpfeifers nach H. LAVEN (1940). Der Fegebalz beim Fisch entspricht das Scheinmisten des Vogelmannchens, das ebenfalls mit der Zeit sein ♀ heranlockt, dem Unterschlüpfen des Fisch-♂ beim Vogel die Ablösung unter den gefächerten Schwanz.

aus, um das ♀ zum Kreisen zu veranlassen. Das Kreisen selbst läßt sich nicht auslösen, weil man dem schlaffen Körper des narkotisierten ♀ nicht die kennzeichnende Einbiegung aufzwingen kann. Dreht man das ♀ bloß um seine Vertikalachse, so stellt das ♂ sofort das eben begonnene Kreisen ein und benimmt sich feindlich, da der bei dieser Drehungsart unvermeidliche Durchgang durch die Parallelstellung beim ♂ sofort Drohimponieren auslöst. Wird das ♀ jetzt wieder bewegungslos gehalten, so klingt die feindliche Reaktion des ♂ ab und es beginnt bald wieder zu balzen. Wenn das ♂ in der oben beschriebenen Weise noch nicht zum Unterschlüpfen zu bringen ist, so genügt ein leichter, in der Gegend der Urogenitalpapille ausgeübter Berührungszreiz mit dem Maule des narkotisierten, heranbewegten ♀, um beim ♂ die für das Kreisen kennzeichnende Körperhaltung auszulösen. Ein entsprechendes Verhalten des ♀, Stimulation des ♂ zum Kreisen war gelegentlich beobachtet worden. Wird das balzende ♂ mit dem narkotisierten ♀ kräftig gerammt, so reagiert es augenblicklich feindlich. Hält man das ♀ nun wieder bewegungslos, so beginnt das ♂ bald wieder zu balzen. Es lassen sich so mit dem gleichen Objekt beim ♂ abwechselnd die auf den Feind und die auf den Geschlechtspartner bezugnehmenden Handlungen auslösen, doch bleibt das feindliche Verhalten nur während der Dauer der mit dem Objekt ausgeführten Parallelstellung oder der Rammstöße erhalten.

Daß auch bei völliger Ausschaltung der artbezeichnenden Form- und Farbmerkmale des *Astatotilapia*-♀ die beschriebenen Bewegungsmerkmale ihre volle Wirksamkeit entfalten können und somit als Auslöser im eigentlichen Sinne des Wortes zu betrachten sind, geht aus folgenden Versuchen mit andersartigen Fischen ziemlich eindeutig hervor.

Ein zu einer Gesellschaft von *Nannacara anomala* (Zwergcichliden) gesetztes A.-♂ beginnt regelmäßig sofort sowohl die ♀♀ als auch ♂♂ dieser Cichlidenart anzubalzen. Es spielt dabei keine Rolle, ob das A.-♂ vorher durch einige Zeit isoliert gehalten oder ob es gerade erst von seinen Artgenossen entfernt wurde. Die *Nannacara*-Gesellschaft, die ich durch einige Zeit hielt, bestand aus 3 ♂♂ von etwa 6—7 cm Länge und aus 3 etwa 3—4 cm langen ♀♀. Die Färbung dieser Fische ist sehr einseitlich grauoliv mit grünlichem Glanz, die ♂♂ haben eine große graue Rückenflosse. Das *Astatotilapia*-♂ machte nun zunächst keinen Unterschied beim Anbalzen der einzelnen Zwergcichliden, sein weiteres Verhalten wurde aber durch das Benehmen der angebalzten Fische bestimmt. Die kleineren ♀♀ begannen stets bald die Flucht zu ergreifen und wurden dann sofort heftig verfolgt. Hatten sich die ♀♀ nach einiger Zeit wieder beruhigt, so begann das A.-♂ wieder mit der Fegebalz vor ihnen, die zum gleichen Ergebnis führte. Wurden hingegen die größeren *Nannacara*-♂♂, die besonders außerhalb der Fortpflanzungszeit ziemlich träge sind, angebalzt, so ertrugen sie zunächst eine Zeit hindurch die Annäherung des balzenden A.-♂. Dann konnte aber der Fall eintreten, daß ein angebalztes ♂ feindlich reagierte, wobei es unter Kiemendeckelabspreizen drohimponierte und anschließend bei Parallelstellung gegen das A.-♂ seitliche Schwanzflossenschläge ausführte. Dadurch wurden auch beim A.-♂ die feindlichen Handlungen ausgelöst und es kam zum Kampf. Paarbildungen zwischen *Nannacara*-♀♀ und A.-♂♂, zu denen letztere bereit wären, sind deshalb nicht möglich, weil die Paarbildung bei *Nannacara* nach einem gänzlich anderen Typus verläuft als bei *Astatotilapia*, das balzende A.-♂ paßt unter keinen Umständen in das Schema des Geschlechtspartners des *Nannacara*-♀.

Auch die beiden Geschlechter der Cichlidenart *Hemichromis bimaculatus* werden von *Astatotilapia* regelmäßig angebalzt. Die Wirksamkeit der angeborenen Bewegungsweisen geht besonders aus der nachstehend mitgeteilten Beobachtung hervor:

(Protokoll.) Ein A.-♂, das seit einiger Zeit brünstig ist, wird zu einem etwa 2 cm längeren *Hemichromis*-♂ gesetzt. Das sonst sehr angriffslustige H.-♂ ist zufolge der Störung zunächst schein (besonders auch durch meine Anwesenheit) und unterläßt feindliche Reaktionen. Das A.-♂ bringt sofort eine Fegebalz, die mit jeweiligen Unterbrechungen durch mehrere Minuten fortgesetzt wird, das H.-♂ schwimmt langsam im Aquarium umher. Jedemal, wenn es dabei dem A.-♂ entgegenschwimmt, erhöht dieses die Intensität der Balz.

Demnach hat die langsame Bewegungsweise des H.-♂ die Wirksamkeit der Nachfolge-reaktion (S. 49). Das A.-♂ führt nun sogar das Umkehrschwimmen aus, innerhalb von 3

Minuten fünfmal. Das H.-♂ beginnt jetzt erst mit geringer Intensität feindlich zu reagieren, indem es dem Gegner einen leichten Rammstoß in die Rumpfteile versetzt. Der relativ geringe Berührungszreiz löst nun beim A.-♂ sofort das Unterschlüpfen aus und es versucht mit maximal gespreizten radii branchiostegi den „Partner“ zum Kreisen anzuregen (!). Als nun das H.-♂ ernsthaft zu rammern beginnt, verhält sich das A.-♂ noch unschlüssig und führt noch eine kurze Fegebalz aus, bevor es mit Drohimponieren einsetzt. Die intensiver werdenden Angriffe des H.-♂ führen schließlich zu einem sehr heftigen Kampf. Das H.-♂ wird nun durch Schläge mit einem Glasstäbchen derart eingeschüchtert, daß es jegliches Imponiergehaben einstellt. Nach kurzer Zeit beginnt das A.-♂ wieder zu balzen, bis infolge feindlichen Verhaltens des H.-♂ wieder der Kampf ausbricht. Ich mußte das A.-♂ entfernen, da es sonst innerhalb kürzester Zeit vom Gegner getötet worden wäre.

Bin ebenso intensives Reagieren wie im obigen Protokoll habe ich nie wieder durch Hinzusetzen eines *Hemichromis*-♂ veranlassen können, weder bei anderen noch bei diesem A.-♂. Das Versuchstier hatte wohl beträchtliche Schwellerniedrigung der Balz und des Kampfes. Doch gelang es regelmäßig, eine fast normalintensive Fegebalz durch *Hemichromis*-♂♂ wie ♀♀ bei A.-♂♂ auszulösen.

Dem Nachweis, daß in den angeführten Versuchen mit Fremdfischen tatsächlich die Bewegungsweise das auslösende Moment war, dienen Kontrollversuche unter Ausschaltung der Bewegungen. Ein A.-♂ spricht auf narkotisierte *Nannacara*, die man ihm ins Aquarium stellt, zunächst mit einleitendem Imponiergehaben an und erst nach langer Zeit mit einer Fegebalz von sehr geringer Intensität. Sind die Balzhandlungen des betreffenden ♂ nicht etwas schwelerniedrigt, so unterbleibt die Fegebalz überhaupt. Auf bewegungslos gemachte *Hemichromis* reagiert das ♂ nur mit einleitendem Imponiergehaben, niemals aber mit Fegebalz, gleichgültig ob es schwelerniedrigt ist oder nicht. Läßt man nun die Fische im gleichen Aquarium aus der Narkose erwachen, so beginnt das ♂ in dem Augenblick zu balzen, in dem der Fisch wieder in Normallage umherschwimmt, ohne umzufallen (Narkosennachwirkung). Alle Kontrollversuche führten zu dem gleichen Ergebnis. Auch dem Cichliden *Cichlasoma facetum* gegenüber zeigt das A.-♂ das gleiche Verhalten wie gegenüber *Nannacara*. Daß die beiden Arten *Nannacara* und *Cichlasoma facetum* im Gegensatz zu *Hemichromis* bei Ausschaltung der Bewegungen angebalzt werden können, wenn auch mit sehr geringer Intensität, scheint darauf zu beruhen, daß N. und C. in der Färbung gewisse Anklänge an das *Astatotilapia*-♀ zeigen, die dem sehr bunten *Hemichromis*-♂ fehlen. Die Unterschiede in der Gestalt sind bei allen drei Arten verglichen mit *Astatotilapia* wohl annähernd gleich groß, ja es dürfte gerade *Hemichromis* darin am ähnlichsten sein. Alle 3 Fischarten lösen also die Fegebalz durch Bewegungsweisen aus, die auf das ♂ so einwirken können, wie die Nachfolgereaktion des eigenen ♀. Wenn der fremde Fisch sich auch gar nicht um das Versuchs-♂ kümmert, so schwimmt er doch nun zufälligerweise alle Augenblicke ihm entgegen oder ihm nach und das genügt vollkommen zur Auslösung der Balz. Schnell und unruhig herumschwimmende Fische können daher die Fegebalz nicht hervorrufen; ein Schwerträger (Xiphophorus) z. B. wird niemals angebalzt. Bewegt man aber den narkotisierten Fisch langsam auf das A.-♂ hin, so erfolgt eine Fegebalz, allerdings mit wesentlich geringerer Intensität als gegenüber *Nannacara*, *Hemichromis* usw., woran sicher auch die sehr abweichende Gestalt des Schwerträgers ihren Anteil hat. Das Bewegungsmerkmal ist quantitativ sehr stark wirksam und kann den Form- und Farbmerkmalen die auslösende Wirkung weitgehend, aber doch nicht ganz abnehmen. Wir begegnen dieser Erscheinung auch bei den Verhaltensweisen anderer Tiere, z. B. bei Vögeln. Als analoges Beispiel zu dem Verhalten des balzenden Fischmännchens ließe sich z. B. eine von LORENZ oft beobachtete Verhaltensweise des balzenden Pfaues (*Pavo*

cristatus) anführen. Die Antworthandlung der Pfauenhenne auf die Balz des ♂ besteht in einer aus sehr einfachen Bewegungskoordinationen aufgebauten Pick-Zeremonie, d. h. die Henne macht vor dem balzenden Hahn Bewegungen, wie um etwas vom Boden aufzupicken¹⁾. Das ♂ reagiert hierauf mit einer wesentlichen Verstärkung der Balz, bzw. mit einer dabei besonders betonten Körperhaltung. Die gleiche Handlung kann nun auch durch ein zufällig vor dem Pfau Futter vom Boden aufpickendes Haushuhn, ja sogar durch eine Futter auflesende Haustaube ausgelöst werden. Auch in diesem Falle ist der Auslöser eine im Vogelreich weitverbreitete Bewegungsfolge und daher leicht nachahmbar. Die Stufenreihe: pickende Pfauenhenne, Haushuhn, Zwerghuhn, Haustaube zeigt außerdem, daß das Schema des Bewegungsvorganges sehr einfach ist; im Versuch würde sich der Auslöser wahrscheinlich mit einer ziemlich primitiven Attrappe darstellen lassen.

Im Hinblick auf eine Fragestellung, die uns im folgenden Abschnitt beschäftigen wird, seien hier schon zusammenfassend folgende Ergebnisse der eben besprochenen Versuche unterstrichen. Die Bewegungsmerkmale sind im Versuch durch die Attrappe, bzw. durch andersartige Fische leicht zu ersetzen. Die vom ♂ beantworteten Bewegungen des ♀ tragen in ihrer Einfachheit und in ihrer verhältnismäßigen Eindeutigkeit die Kennzeichen von Auslösern, d. h. von Signalen, welche die Art zur besonderen Funktion der Reizaussendung herausdifferenziert hat. Für die Farb- und Formmerkmale des ♀ gilt dies nicht. Sie sind im Attrappenversuch kaum oder nur ungemein schwer zu ersetzen, ja ihre volle auslösende Wirkung würde sich wahrscheinlich nur durch völlige Angleichung an das Objekt erreichen lassen.

2. Attrappenversuche

Wir bedienen uns des Attrappenversuches als eines Hilfsmittels zur Erforschung des auslösenden Schemas, indem wir durch veränderte oder vereinfachte Nachbildung des Objektes seine reaktionsauslösenden Merkmale zu ermitteln suchen. Wenn wir auch in vielen Fällen durch Darbieten lebender Artgenossen oder artfremder Fische die auslösende Wirkung besonderer morphologischer Strukturen belegen konnten, so ist doch gerade an der Attrappe dieser Funktionsnachweis weit schärfer zu erbringen. In vielen Fällen können wir ein artgleiches lebendes Tier nicht nur durch Narkose, sondern auch durch Bemalung, Amputation und andere Gestaltsveränderungen in eine Attrappe verwandeln, wie schon im vorigen Kapitel geschehen. Damit können wir aber schwer Stufenreihen der Wirksamkeit innerhalb einer Merkmalsgruppe darstellen, wie dies mit wirklichen, toten Attrappen möglich ist. Bei Herstellung derartiger Stufenreihen an künstlichen Nachbildungen findet man beim dazu erforderlichen Probieren im Versuch oft wichtige Merkmale heraus, die bei der Benützung des lebenden Tieres als Attrappe leicht übersehen werden können. Weist doch auch ein verhältnismäßig einfacher Tierkörper eine große Zahl morphologischer Differenzierungen auf, bei deren Gesamtbetrachtung einem nur zu leicht ein wesentliches Merkmal entgeht, das er mit dem natürlichen Objekt gemeinsam hat, ohne daß dies dem Versuchsansteller bewußt wird. Der nachstehend mitgeteilte Versuch kann als Beispiel für das eben Gesagte dienen.

Bei den ersten Versuchen, bei *Astatotilapia*-♂♂ Kampf- und Balzhandlungen mit Attrappen auszulösen, stellten sich erhebliche Schwierig-

¹⁾ Herausgeberanm. K. L.: Dieses Picken ist ein typisches Beispiel einer Übersprunghandlung im Sinne von N. TRINBERGEN (siehe S. 1 dieses Heftes).

keiten ein, weil die Versuchstiere auch auf ziemlich merkmalsreiche Attrappen mit Flucht antworteten. Die Nachbildungen waren aus Pappe, Plastilin und Paraffin in verschiedenen Graden der Ähnlichkeit mit *Astatotilapia* hergestellt worden. Alle Versuchs-♂♂ antworteten auf sie mit heftigen Fluchtreaktionen. Nach längerem Herumprobieren stellte sich heraus, daß die optische Oberflächenbeschaffenheit der Attrappe derjenigen des lebenden Fisches gleichen muß, um ein Ansprechen auszulösen. Daß die Oberflächenbeschaffenheit ein sehr wesentliches, wenn auch, wie später gezeigt wird, nur erworbenes Merkmal des Artgenossen ist, beweist folgender Versuch: ein frisch getötetes ♂ oder ♀ wurde vom ♂ sofort mit normaler Intensität angebalzt. Wenn die Objekte nach eintägiger Formolkonservierung infolge der Eiweißfällung glanzlos und weiß getrübt waren, so antwortete das ♂ auf diese Präparate mit heftigen Fluchtreaktionen, auch wenn die Attrappe, hinter Glas gezeigt, nur auf das Auge wirken konnte. Präparate, die erst wenige Stunden in Formol gelegen hatten, und noch einigermaßen die schleimige und glasige Oberfläche besaßen, konnten Balzreaktionen auslösen. Es kam nun darauf an, die Oberfläche der Attrappen einer Fischoberfläche möglichst gut anzugleichen, was am besten bei Paraffinattrappen gelang, die ich mit Aluminiumstaub bestreute und mit einem Schellackanstrich glänzend und zugleich wasserfest machte. Es war dann aber immer noch — wenigstens in der Mehrzahl der Fälle — notwendig, die betreffenden Attrappen im Aquarium leicht hin und her zu bewegen, die Wirkung der Attrappe also durch zusätzliche Bewegungsreize etwas „aufzubessern“.

Ebenso wie in den Versuchen mit narkotisierten ♀♀ galt es eine Attrappe herzustellen, die auch bei ganz oder fast ganz bewegungsloser Darbietung das ♂ zum Anbalzen bringt, um so die Wirkung der Form- und Farbmerkmale des Objektes untersuchen zu können. Aus etwa 3 mm dicken Paraffinplatten fertigte ich flächenhafte Attrappen von verschiedener Form (Rechteck, Quadrat, Ellipse, annähernde Fischform), ferner eine Reihe körperlicher Attrappen, nämlich eine Kugel und je eine Form nach Gipsabgüssen eines *Hemichromis*- und *Astatotilapia*-Formolpräparates. Diese Nachbildungen fielen ziemlich plump aus, vor allem fehlten ihnen die feineren Strukturen der Fischkörper. Auch die Flossen bildete ich nicht nach, weil das ♂ auch ♀♀, deren Flossen amputiert sind, in normaler Intensität anbalzt. Alle Attrappen trugen die gleiche schon oben beschriebene silbergrau-glänzende Oberfläche und im Innern so viele Metallstückchen, daß sie ein wenig schwerer als Wasser waren. Bei jedem Versuch handhabte ich sie in gleicher Weise: ich brachte sie etwa 20 cm vom Versuchsfisch entfernt und ohne daß er sie bemerkte ins Wasser und ließ sie langsam absinken.

Als Versuchstiere dienten zunächst frischisolierte ♂♂, die kurz zuvor noch mit Artgenossen vergesellschaftet gewesen waren. Sie zeigten sichtliche Erregung, zogen sich dann aber gleich scheu in eine Ecke zurück. Wurden nun die Attrappen langsam mittels eines Glasstäbchens dem Versuchstier genähert, so wich es ihnen aus. Den Zustand jedes einzelnen Versuchstieres prüfte ich nachträglich mittels eines ♀, wobei sich die normale Balzreaktion ergab. Auch ♂♂, die einige Stunden hindurch isoliert worden waren, zeigten das eben beschriebene Verhalten. Wesentlich bessere Ergebnisse lieferten Versuche mit brünstigen ♂♂, welche mehrere Tage, am besten 1 bis 2 Wochen lang in Einzelhaft verbracht hatten. Sie zeigten gegenüber allen Attrappen eindeutig einleitendes Imponiergehaben, vor den Abgussattrappen nach dem einleitenden Imponiergehaben auch Fegebalz, allerdings von geringer Stärke. Vor den übrigen Attrappen nahmen sie nach kurzem

Imponiergehaben wieder die asexuelle Färbung an. In der Reaktion gegenüber den verschieden geformten Flächenattrappen andererseits war jedoch ein Unterschied unverkennbar. Vor rechteckigen und quadratischen Attrappen blieb das ♂ an seinem Platz, färbte sich prächtig und spreizte die Flossen, um bald darauf wieder die asexuelle Färbung zu zeigen; gegen die Ellipse und die Fischform dagegen schwamm das Männchen, nachdem es „an Ort“ durch etwa 30 bis 60 Sekunden in einleitendem Imponiergehaben verweilt hatte, gerichtet an, machte dann kehrt und färbte sich wieder ins asexuelle Kleid zurück. Es sei nochmals betont, daß alle Attrappen in gleicher Weise gehandhabt wurden; ich ließ sie bis dicht über den Grund absinken und drehte sie dort leicht hin und her, vermied jedoch peinlich, sie in Richtung auf das ♂ zu bewegen. Es läßt sich also folgende Stufenreihe aufstellen:

I. Rechteck, Quadrat: Einleitendes Imponiergehaben,

II. Ellipse, Fischform, Kugel: Einleitendes Imponiergehaben, Hinschwimmen,

III. Abgüßattrappen: Einleitendes Imponiergehaben, Hinschwimmen, Fegebalz.

Die Fegebalz war hier unbedingt weit schwächer als vor einem narkotisierten ♀. Das ♂ fegte höchstens 2 oder 3 mal kurz, schwamm dann zurück und reagierte nicht mehr, auch wenn die Attrappe bis zu 30 Minuten im Aquarium blieb. Daß die Wirkung der Abgüßattrappen unbedingt stärker war als die der Serien I und II, ließ sich jedesmal zeigen, wenn ich nach einer von ihnen eine Abgüßattrappe einbrachte; das ♂ reagierte dann mit Fegebalz, es unterschied also deutlich zwischen den flächenhaften und den körperlichen Nachbildungen.

Weitere Reaktionen erhält man durch Bewegungen der Attrappen. Durch Nachführen der Abgüßattrappen hinter dem abgebalzt wegschwimmenden ♂ ließ sich nochmals eine Fegebalz und in vielen Fällen anschließend ein leichter Rammstoß auslösen. Auf Parallelstellen und leichtes seitliches Bewegen der soeben angebalzten Attrappen ging das ♂ sogleich zum Angriff über. Hielt ich die Attrappe vollkommen ruhig, so konnte es wieder zu einer Fegebalz kommen, die bei erneutem Mitgehen der Attrappen in Parallelstellung abermals durch feindliche Handlungen abgelöst wurde, falls das ♂ noch nicht gänzlich abreagiert war. Auf Rammstöße der feindlich behandelten Attrappe gegen das ♂ verstärkte dieses sofort die Heftigkeit seiner Kampfhandlungen. Versuchte ich das ♂ mit einer angebalzten Abgüßform zum Kreisen zu reizen, indem ich mit dem Vorderende der Attrappe das ♂ in der Gegend seiner Analöffnung sehr leicht berührte, so gelang das nicht, wohl aber gab es dann sofort Kampfreaktionen. Dagegen ließ sich auf diese Weise ein schwellerniedriges *Haplochromis*-♂ zu deutlich anklingendem Kreisen bewegen. War jedoch das *Astatotilapia*-♂ gegenüber einer Attrappe abreagiert, so konnte auch andauerndes Nachfolgenlassen keine weiteren Handlungen mehr auslösen. Das ♂ wich dann jedem Annäherungsversuch aus und zeigte die asexuelle Färbung.

Kurz gesagt: Mit den ebenen Attrappen (Rechteck, Ellipse, Fischform) konnten Kampfreaktionen ausgelöst werden, wenn man mit ihnen Angriffe auf das ♂ nachahmte. Begannen die „Angriffe“ der Attrappe sofort nach ihrem Einbringen und das ♂ hatte noch nicht mit einleitendem Imponiergehaben reagiert, so zog es sich vor ihnen zurück und floh. Wartete man hingegen, bis das ♂ auf die Attrappen mit einleitendem Imponiergehaben deutlich Bezug genommen hatte, so antwortete es auf die jetzt erst „angreifenden“ Attrappen mit Rammstößen. Die Reaktionen gegenüber Ellipse und Fischform verliefen wesentlich intensiver als gegenüber dem Rechteck, vor dem das ♂ stets etwas ängstlich blieb.

VIII. Versuche mit isoliert aufgezogenen Männchen

Bisher blieb bei Untersuchung der handlungsauslösenden Merkmale des Kampf- und Geschlechtskumpans die Frage unbeantwortet, welche von diesen Merkmalen als angeborene Auslöser, also in Form unbedingter Reflexe¹⁾, welche nur auf Grund individueller Erwerbungs Vorgänge handlungsauslösend wirken, im Sinne Pawlows also bedingte Reflexreize darstellen. Aus Untersuchungen an Vögeln wissen wir, daß bei der Auslösung von auf den Artgenossen gemünzten Handlungen erworbene und angeborenermaßen beantwortete Merkmale in quantitativ sehr verschiedener Weise beteiligt sein können.

Wegen der Dauerhaftigkeit bestimmter, in frühester Jugend erworbener bedingter Reflexe („Prägung“ LORENZ 1935) muß man zu ihrer sicheren Ausschaltung die Versuchstiere schon in sehr frühen Entwicklungsstadien, wozumöglich vom Ei an von Artgenossen getrennt halten. Da meine Versuche, Astatotilapien aus dem Ei oder von sehr frühen Entwicklungsstufen ab aufzuziehen mißlingen, so galt es möglichst hochentwickelte Embryonen zu erhalten, die aber noch nicht die Mundhöhle des Weibchens verlassen haben durften. Da das Weibchen erfahrungsgemäß frühestens am 12. Tage nach dem Abläichen erstmalig Junge aus der Mundhöhe entläßt, entnahm ich einem bruttragenden Weibchen am 9. Tag eine Portion von 16 Jungen, von welchen ich zwei sofort in je einem Glase bei reichlicher Durchlüftung isolierte (Nr. 1 und 2). Sie besaßen noch einen reichlichen Dottervorrat und vermochten sich noch nicht vom Boden zu erheben. Von den restlichen 14 Jungen waren zwei Tage später fünf tot, die meisten begannen eben zu schwimmen. Eines von ihnen (Nr. 3) isolierte ich, nahm dem Weibchen 20 weitere Junge ab und setzte eines von ihnen einzeln (Nr. 4). Alle übrigen ließ ich beisammen. Die Aufzucht gelang bei entsprechender Pflege verhältnismäßig leicht; die vier einzeln gehaltenen Stücke blieben in ihrer körperlichen Entwicklung anfangs hinter ihren Geschwistern zurück, überholten sie jedoch im Laufe von etwa 5 Wochen, waren also zuletzt kräftiger als der Durchschnitt ihrer geselligen Geschwister. Sehr auffallend war eine große Unruhe, von der die einzeln Gehaltenen zeitweise, und zwar besonders in den ersten Wochen befallen schienen. Sie schwammen dann rastlos an der einen nicht verdeckten Seite ihrer kleinen viereckigen Behälter hin und her. BRÜCKNER beschreibt Entsprechendes von isolierten Haushahnkücken. Erst als die Fischchen etwa 15 mm lang waren, begann die Unrast seltener zu werden. Sie wurden nun in größere Einzelaquarien umgesetzt. In der etwa 35 Stück zählenden Geschwisterschar begann das stärkste, etwa 30 mm lange ♂ im Alter von 68 Tagen zum erstenmal mit geringer Intensität seine Geschwister anzubalzen (22. August). Von der blauen Strukturfarbe sah man zu diesem Zeitpunkt kaum Andeutungen, hingegen waren die schwarzen Zeichnungen der Augen und der Flossen sowie der Brust gut ausgebildet. Bald darauf begann ich Attrappenversuche mit dem isolierten Fisch Nr. 3 (Alter 73 Tage). Seine kennzeichnende Färbung der Rückenflosse und Andeutungen der blauen Strukturfarbe ließen es bisher als

¹⁾ Herausgeberanm. K. L.: Die Übereinstimmung zwischen jenen Auslösemechanismen, die wir als angeborene Schematen bezeichnen, und den von Pawlow als unbedingte Reflexe beschriebenen angeborenen Reaktionsweisen hatte mich veranlaßt, beide kurzerhand gleichzusetzen. Je weiter aber die Analyse der angeborenen Schematen vordringt, desto mehr erscheint die Bezeichnung „unbedingter Reflex“ als eine unzulässige Erweiterung des Reflexbegriffes, da der im rezeptorischen Sektor allein gelagerte „Reizfilter“ des angeborenen Schemas aller Wahrscheinlichkeit nach ein besonderer, hochdifferenzierter und vom eigentlichen Reflexvorgang trennbarer neuraler Apparat ist.

♂ ansprechen. Bisher hatte ich es nie in einem Erregungszustand und somit auch nicht in seinem Prachtkleid beobachtet.

Zunächst versuchte ich es der Reihe nach mit folgenden sehr einfachen Attrappen: 1. braune Plastilinkugel ohne jeden Anstrich, 2. eine gleiche Kugel mit leichtglänzender Oberfläche, 3. braune Plastilinzigarre, Schellackanstrich, 4. gelbe Wachskugel, mit Silberstäubchen leicht gepudert. Die Durchmesser der gleichgroßen Kugeln entsprachen der anderthalbfachen Höhe des Männchens, die Länge der Attrappe 3 annähernd der Länge des Männchens (30 mm). Jede Attrappe hing für 30 Minuten in das Aquarium wenige Millimeter über den Bodengrund; nach einer Pause von 30 Minuten folgte die nächste. Die Reaktionen auf die 4 Gegenstände waren sehr gering. Ein maximales Spreizen der Flossen verriet wohl erkennbare Erregung, doch kam es nicht zu einem einwandfreien einleitenden Imponiergehaben. Als die Attrappe dem ♂ nachzufolgen begann, wich es aus.

Am 2. September bot ich dem jetzt 78 Tage alten ♂ eine Plastilinkugel, deren Oberfläche von Aluminiumstaub glänzte („Silberkugel“). Es erregte sich wesentlich stärker als beim ersten Versuch und zeigte schon ein nahezu typisches einleitendes Imponiergehaben, doch verschwand die asexuelle Färbung nicht vollkommen und weitere Handlungen unterblieben.

3. Versuch: Am 12. September erscheint vor dem nun 88 Tage alten ♂ eine 30 mm lange Paraffinscheibe von sehr primitiver Fischumrißform ohne Farbanstrich mit grob gerasterter Oberfläche und ein wenig Aluminiumstaub (Attrappe 6). Da das ♂ zunächst außer einem einleitenden Imponiergehaben keine weitere Reaktion brachte, hörte ich leider zu beobachten auf, beließ aber die Attrappe im Aquarium. Kurz darauf sah ich das ♂ dicht neben der Attrappe eindeutig und lebhaft balzen, und zwar nicht weniger intensiv, als seine gleichaltrigen normal aufgezogenen ♂♂ gegen ihre Geschwister balzten. Hier sind jedoch noch zwei Nebenumstände nachzutragen. Das ♂ reagierte auf den Beobachter, der dicht am Aquarium stand, ängstlich. Das kann seine Geneigtheit, auf die Attrappen in den beiden ersten Versuchen anzusprechen, vermindert haben. Von nun ab verhielt ich mich vorsichtiger, so daß weiterhin dieser Einwand wegfällt. — Im dritten Versuch hing die Attrappe 6 an einem Faden 10 mm über dem Boden und drehte sich leicht um den Anheftungspunkt. Wenn das ♂ zwar weiterhin auch auf die nun völlig bewegungslose Attrappe eindeutig mit Balz ansprach, so kann doch beim ersten Darbieten der flachen Fischform ihre Bewegung mitgesprochen haben.

Weiterhin beobachtete ich quantifizierend, wie es zum Vergleich der Wirksamkeit merkmalverschiedener Attrappen stets geschehen sollte; und zwar zählte ich nicht nur die Fegebalzen innerhalb einer bestimmten Zeit, sondern berücksichtigte auch die Stärke jeder einzelnen Balzhandlung. Kennzeichnend ist es auch, wie lange das Tier, sei es auch mit eingeschalteten kürzeren oder längeren Pausen, das Fegebalzen fortsetzt. Es ergibt sich dabei kein regelmäßiger Rhythmus. So balzte z. B. das ♂ im nächsten Versuch am 13. September (Alter 89 Tage) die Attrappe „Fischumrißform“ (Nr. 6) wie folgt an:

Protokoll A, 1.: „10.00 Uhr Attrappe eingebracht. Eine jeweils einige Sekunden dauernde Fegebalz findet statt um: 10.06, 10.08, 10.10, 10.12, 10.17, 10.28, 10.31, 10.50, 10.55 Uhr. Das ♂ zeigt fast während der ganzen Versuchszeit das vollständige Prachtkleid.“

Für die Reaktionsstärke gegenüber einem bestimmten Objekt läßt sich niemals eine Norm finden, d. h. der Fisch kann im nächsten Versuch dasselbe Objekt mit höherer oder geringerer Intensität anbalzen. Für dieses

Verhalten ist zweifellos das Ausmaß der Schwellerniedrigung von wesentlichem Einfluß.

Da 45 mm lange ♂♂ nach meinen Beobachtungen noch kein besamungsreifes Sperma abgeben, dürften auch meine Versuchstiere im gegenwärtigen Zustande bei Längen von 30 bis 35 mm noch keineswegs voll geschlechtsreif gewesen sein, obwohl sie gelegentlich heftig balzten.

Die Intensität der Balz gegenüber einem bestimmten Objekt läßt sich aus der Zeit, die seit der letzten Auslösung dieser Bewegungsweise verstrichen ist, nur sehr ungenau voraussagen. Der gegenwärtige Spiegel reaktionsspezifischer Erregbarkeit hängt eben außer von der Zeit der Stauung noch von einer ganzen Anzahl anderer, dem Versuchsleiter nicht unmittelbar zugänglicher Faktoren ab. Ceteris paribus ist die Dauer der Stauung sicher unmittelbar der erreichten Reaktionsintensität proportional, wie aus allen größeren Versuchen mit sehr langen Stauungszeiten und entsprechend starken Schwellerniedrigungen hervorgeht. Versucht man aber feiner zu quantifizieren, so treten die vielen unkontrollierbaren Begleitumstände als kaum zu überwindende Fehlerquellen hinzu. Deshalb läßt sich auch die Wirksamkeit zweier merkmalverschiedener Attrappen bei zeitlich getrennter Darbietung beider nur sehr grob vergleichen, bei geringeren Unterschieden überhaupt nicht. Zwar kann man, wenn eine Attrappe unmittelbar nach Anbieten einer anderen, entgegen dem zu erwartenden Ermüdungsgefälle eine stärker Reaktion gibt, auf ihre stärkere Wirksamkeit schließen, die verhältnismäßig Quantität der Wirksamkeit mehrerer Attrappen läßt sich aber auf dieser Wege nur mühsam ermitteln. Eine weitere Unsicherheit bringt die verhältnismäßig große Dauer der Ruhepause mit sich, die man zwischen die Darbietungen der beiden zu vergleichenden Attrappen legen muß. Zeigt man nämlich eine Attrappe unmittelbar nach einer stärker wirkenden, so macht sich eine, später noch ausführlich als das „Trägheitsphänomen“ zu besprechende Ausstrahlung der durch die erste Attrappe aktivierten Erregung bemerkbar. Um dieser Fehlerquelle zu entgehen, muß man eine Mindestzeit verstreichen lassen, die ihrerseits wieder durch die Möglichkeit der Auswirkung anderer, unanalysierter Faktoren zur Fehlerquelle wird. Beide vermeidet man im sogenannten „Wahlversuch“, der die beiden zu vergleichenden Attrappen gleichzeitig darbietet. Um eine mögliche Beeinflussung durch Verschiedenheiten des Ortes zu verringern, bot ich beide Attrappen möglich nahe nebeneinander. Bei einem Abstand von 5 cm läßt sich noch klar unterscheiden, auf welche von beiden der Fisch reagiert.

Es soll untersucht werden, ob beim isolierten ♂ Formenmerkmal des Objektes eine Rolle spielen. Die Attrappe 6 besitzt zwei wesentlich Qualitäten: einen immerhin etwas differenzierten Umriß und eine differenzierte Oberfläche. Im nächsten Versuch befestigte ich in einem Abstand von 5 cm zur Attrappe 6 ein gleichgroßes Paraffinrechteck mit homogener Silberoberfläche = Attrappe Nr. 7 („Silberrechteck“).

Protokoll Nr. a, 2: 17 Minuten nach Beendigung von Versuch a, Die Attrappen werden um 11.12 Uhr eingebracht. Reaktionen: B = Fegebalz, B = besonders intensive Fegebalz. R = Rammstoß.

11.12	11.14	11.16	11.18	11.19	11.20	11.26	11.33	11.40	11.41	11.42	11.43	11.
Nr. 7: B+B+B	B+B	B						B+B	B+	B+	R+B	
Nr. 6:	+R	+R	R+B	B+B	B	B			R	R		R+

Die Bevorzugung des Silberrechteckes als Geschlechtspartner vor dem Fischumrißform (Nr. 6) war eindeutig. Die wenigen Balzen gegen Nr. 6 waren von sehr geringer Intensität und erfolgten teils im Anschluß an die Ram-

stoßreaktionen. Nur einmal wurde das Silberrechteck gerammt, und zwar im Anschluß an eine feindliche Reaktion gegen die Fischumrißform und außerdem erst gegen Ende des Versuches. Bemerkenswert ist die feindliche Handlung des Rammstoßes deshalb, weil der übrige Kampfkomment gänzlich fehlt. Das Verhalten des jungen Versuchs-♂ entsprach in dieser Hinsicht vollkommen dem des in der Geschwisterschar balzenden Vergleichs-♂ und dessen Brüdern. Die rammen ganz unvermittelt einen zufällig in der Nähe stehenden Artgenossen, gleichgültig welchen Geschlechtes. Die Auslösung der Handlung ist also beim unreifen ♂ noch nicht an die beim reifen ♂ unbedingt erforderliche Reizsituation, das Vorhandensein eines zweiten, Schwanzschläge ausleitenden Prachtkleid-♂ gebunden. Die unreife Reaktion ist weniger selektiv als die reife, was recht häufig und bei den verschiedensten Tieren vorkommt.

Der Untersuchung der Oberflächenwirkung des Objektes diente der folgende Versuch (vom 16. September). Wir bringen ein gelblich mattes Paraffinrechteck von 31×10 mm (Nr. 8) und ein gleichgroßes Rechteck mit homogener, durch Aluminiumstaubaufgabe gebildeter Silberoberfläche, somit kräftig glänzend, zugleich in das Aquarium. Nach 3 Minuten wird das Silberrechteck einmal gerammt, nach weiteren 2 Minuten und in der Folge das gelbe matte Rechteck intensiv angebalzt, das Silberrechteck aber nicht mehr beachtet. Als ich 22 Minuten nach Versuchsbeginn beide Rechtecke ihre Plätze wechseln lasse, spricht das ♂ nach 2 Minuten wieder mit Balz auf das gelbe matte Rechteck an und beachtet auch in der Folge das Silberrechteck nicht. Das „matte“ Rechteck entbehrt allerdings nicht eines gewissen leichten Glanzes, der aber erst im Wasser zustande kommt. Ich möchte hier vorwegnehmen, daß auch in späteren Versuchen sich keine Bevorzugung der intensiver glänzenden Attrappen feststellen ließ; das ängstliche Verhalten von nicht isoliert aufgezogenen ♂♂ gegenüber glanzlosen Attrappen, das ich früher beschrieben habe, trat nie wieder auf. Wenn ich später nur Attrappen mit Silberoberflächen verwendete, geschah dies mehr aus technischen Gründen, weil diese Oberflächen, selbst wenn sie viele Stunden im Wasser hängen, sich kaum verändern.

Die folgenden Versuche sollten entscheiden, ob die Lage des Rechteckes gleichgültig ist; das vorhin eindeutig bevorzugte Rechteck Nr. 8 (gelb matt) wird lotrecht über dem Bodengrund befestigt. Das ♂ hat 15 Minuten vor Beginn dieses Versuches das gleiche Rechteck in der waagerechten Lage angebalzt.

Prot. a, 4 vom 16. September: 12.50 Uhr: Rechteck lotrecht eingebracht. ♂ verliert sofort die asexuelle Färbung. 12.52 Uhr: einleitendes Imponiergehaben. 12.55 Uhr: ebenso, schwimmt dann erregt um das Objekt herum. 12.56 Uhr: ebenso, dann Fegebalzstellung, nur einen Augenblick. 12.58 Uhr: einleitendes Imponiergehaben. 13.04 Uhr: ebenso, Versuchsschluß.

Der nächste Versuch wurde als Kontrollversuch am folgenden Tag ausgeführt: Prot. a, 5: 11.16 Uhr: Rechteck Nr. 8 lotrecht eingebracht, bis 11.32 Uhr: Also durch 16 Minuten wiederholt einleitend Imp. 11.32 Uhr: Rechteck waagrecht gestellt. 11.33 Uhr: 3mal leicht gerammt, dann Balz. 11.34 Uhr: 3mal leicht gerammt, dann Balz. 11.35 Uhr: 2mal leicht gerammt. 11.39 Uhr: 5mal leicht gerammt. 11.41 Uhr: leicht gerammt, dann Balz von 15 Sekunden Dauer, also eine außergewöhnlich intensive Balz.

Der nächste Versuch wird am 19. September nochmals mit lotrecht hängendem Rechteck ausgeführt: Prot. a, 6: 10.42 Uhr: Rechteck eingebracht. 10.43 Uhr: einleitendes Imponiergehaben. 10.44 Uhr: ebenso, dann Fegebalzstellung angedeutet. 10.45 Uhr: Balz von 8 Sec. Dauer, dann 1mal gerammt, dann Balz von 5 Sec. Dauer. 10.51 Uhr: einleitendes Imponiergehaben. 10.52 Uhr: Balz ganz kurz. 10.55 Uhr: einleit. Imp., dann 3mal leicht gerammt. 10.56 Uhr: Balz, kurz.

Nach diesen Versuchen scheint die waagerechte Längsachse des Objektes eine Rolle zu spielen; allerdings kann man vorläufig einwenden, die

Bevorzugung des waagrecht liegenden Objektes konnte darauf beruhen, daß die ersten Versuche mit einem solchen begannen. Was die feindlichen Handlungen anbelangt, so scheint das lotrecht hängende Rechteck für die Auslösung des Rammstoßes vollkommen ungeeignet zu sein.

Wie schon die bisher mitgeteilten Versuche zeigen, kann das Weibchenschema des isoliert aufgezogenen ♂ auch nicht annähernd so merkmalsreich sein, wie das eines unter Artgenossen aufgewachsenen ♂; das angeborene Weibchenschema ist erstaunlich merkmalsarm. In der Geschwisterschar tritt die Fegebalz der ♂♂ schon frühzeitig auf, gewiß lange bevor sie Eier zu besamen vermögen.

Bemerkenswerterweise reagierte sogar ein ♀ aus der Geschwisterschar auf die Fegebalz ihres 72 Tage alten Bruders, so daß es zu einem anhaltenden Kreisen kam, ohne daß die Paarbildung zu einem Laichakt führte, da auch das ♀ noch nicht laichfähig war. Beide Geschlechter führen demnach die Paarbildungsreaktionen schon lange aus, bevor sie ihren biologischen Sinn zu erfüllen imstande sind. Zu dieser Zeit hält die Geschwisterschar auch noch sozial zusammen. Das Erwachen der Balz vor dem der Kampfhandlungen ist für *Astatotilapia* bezeichnend. Bei allen anderen daraufhin beobachteten Cichliden war die Reihenfolge umgekehrt.

Es ist fraglich, ob das frühzeitig in der Geschwisterschar balzende ♂ am Artgenossen feinere Unterscheidungen trifft oder ob der in der Jugendzeit ausgeführten, fast als Leerlaufreaktion anmutenden Fegebalz noch das gleiche weite Schema zugrunde liegt, welches das isoliert aufgezogene ♂ besaß. Zu genauer Prüfung dieser Fragen sonderte ich zwei annähernd gleich starke in der Geschwisterschar balzende Bruder-♂ im Alter von 88 Tagen in getrennten Behältern ab und machte mit ihnen dieselben Attrappenversuche wie mit dem isoliert aufgezogenen ♂, ihrem Bruder. Dabei ließen sich keinerlei positiv auf den Geschlechtspartner, wie überhaupt auf einen Artgenossen bezugnehmende Handlung erzielen, auch nicht als die beiden ♂ eine Woche lang isoliert gehalten waren. Auch auf merkmalsreichere Abgussattrappen antworteten sie nur sehr zögernd mit einleitendem Imponiergehaben, verhielten sich also genau wie ein erwachsenes geschlechtsreifes ♂, das nach Absonderung von seinen Artgenossen nur unter den Anzeichen extremer Schwellerniedrigung zu einem positiven Ansprechen auf Attrappen zu bewegen ist. Kennzeichnend war ferner das gleiche ängstliche Verhalten der beiden ♂ gegenüber nicht glänzenden Attrappen und Formolpräparaten, wie ich es früher (S. 65) bei erwachsenen ♂♂ ausführlich beschrieben habe. Nach Beendigung der negativ verlaufenden Attrappenversuche prüfte ich die Zustände der jungen ♂♂ gegenüber artzugehörigen ♀♀; die ♂♂ sprachen sofort mit intensiver Fegebalz an. Wie die Versuche insgesamt lehren, ist das angeborene Weibchenschema außerordentlich weit und merkmalsarm. Durch einen Erwerbungs Vorgang vom Typus der Prägung (LORENZ 1935), d. h. durch ein „Bedingen“ der noch gar nicht ausgereiften und funktionierenden Reaktion auf komplexe Reizzusammenstellungen verengt sich das Gesamtschema schon im jugendlichen Alter und vor Erlangung der Geschlechtsreife zu seiner endgültigen selektiveren Form.

Die folgenden Versuche sollen das Balz-auslösende angeborene Schema näher analysieren, und auch die Art der Erwerbungs Vorgänge ist noch aufzuklären. Bisher hatte ich dem Versuchs-♂ meist waagrecht hängende, rechteckige Attrappen geboten. So könnten sich bedingte Reflexe gerade auf diese Form gebildet haben. Deshalb bot ich diesmal den isoliert aufgewachsenen ♂♂ anfangs die Silberkugel.

Prot. a, 7 vom 24. September: 12.05 Uhr: Silberkugel eingehängt, sofort einleitendes Imponiergehaben, intensiv und ausdauernd, dann weggeschwommen. 12.11 Uhr: einleitendes Imponiergehaben (e. I.); dann Fegebalz von 12 Sec. Dauer. 12.12 Uhr: e. I. 12.19 Uhr: e. I. 12.30 Uhr: e. I. 12.34 Uhr: e. I. und schwache Fegebalz. 12.35 Uhr: e. I. und schwache Fegebalz, bleibt noch 1 Minute im e. I. schwimmt dann abreagiert fort.

Kontrollversuch vom 26. September als Wahlversuch zwischen Silberkugel und gelber, fast glanzloser Wackskugel: Prot. a, 8:

11.45 Uhr 46 Min. 48 Min. 50 Min. 51 Min. 52 Min. 53 Min. 54 Min. 57 Min. 59 Min. 12.03 Uhr 5 Min.

Silberkugel: I. I. B (10) B (10) B (10) B (1) B (1) B (3) I. B B

Gelbe Kugel: B (3)

(I. = einleitendes Imponiergehaben, B (10) = Fegebalz von 10 Sek. Dauer, B = kurze Fegebalz.

Die Silberkugel wurde eindeutig bevorzugt und lebhaftest angebalzt. Als schließlich die Balzintensität immer geringer wird, bewege ich die Kugel um 15.08 Uhr an der Angel langsam hin und her, lasse sie dem ♂ nachfolgen und stelle sie schließlich dicht neben das ♂. Daraufhin spreizt es die Flossen aufs äußerste, drohimponiert ganz kurz und balzt 5 Sekunden. Dann schwimmt es abreagiert fort und ist nun nicht mehr zum Ansprechen zu bringen.

Während die soeben mitgeteilten Versuche wegen einer längeren Störung der Heizanlage bei nur 22° C liefen, hat das Wasser weiterhin wieder 25 bis 26°, d. h. die für *Astatotilapia* optimale Temperatur, die den Fischen sonst stets zur Verfügung stand. Bei dieser Temperatur wären die zuvor beschriebenen Reaktionen sämtlich noch wesentlich intensiver ausgefallen.

Kontrollversuch am 29. September. Protokoll a, 9. Das ♂, jetzt 45 mm lang, balzt die Silberkugel aufs heftigste an. Je länger jedoch der Versuch währt, um so mehr läßt die Balzlust nach, genau wie wenn ♂♂ narkotisierte ♀♀ anbalzen.

	Gesamtbalz
Silberkugel: lt. Prot. a, 8; Temperatur 22°; während 15 Minuten	39 Sek.
Silberkugel: lt. Prot. a, 9; Temperatur 25 1/2°: 1. bis 21. Minute	165 Sek.
21. bis 81. Minute	nicht beobachtet
81. bis 102. Minute	63 Sek.

Die Silberkugel blieb also bei Versuch a, 9 durch 102 Minuten im Aquarium. Zwischen 21. und 81. Min. wurde nicht beobachtet. Die Balzintensität beträgt nach obigen Ziffern im fünften Viertel des Versuches nur noch 40% der Intensität des ersten Versuchsviertels.

Am Ende des ersten Viertels der Versuchszeit (a, 9) sah ich sogar Andeutungen des Umkehrschwimmens, d. h. das ♂ versuchte die Kugel wegzuführen. Leichte Pendelbewegungen, in die die Wasserbewegungen der intensiven Fegebalz die dicht daneben hängende Kugel versetzten, schienen die Reaktionsauslösung zu fördern. Nachdem die Silberkugel über Nacht im Aquarium geblieben war, ließ sich am folgenden Tag von 13—14 Uhr keine Reaktion des ♂ erzielen; es schien durch die andauernde Anwesenheit des Objektes reaktionsermüdet. Diese völlige Abstumpfung, wie sie gegenüber einem lebenden ♀ nie vorkommt, dürfte darauf beruhen, daß das Tier an dem Objekt mit seinen Handlungen nicht weiter kommt. In einem solchen Versuch wird das befriedigende Endglied einer Handlungskette nie erreicht. Ein laichreifes ♀ wäre in diesen Versuchen schon längst auf die Fegebalz eingegangen und dem ♂ nachgefolgt. Wenn das ♂ dann gegenüber der Kugel vollkommen gleichgültig geworden war, schwamm es meist in hoher Unruhe an der Vorderwand des Aquariums auf und ab, und auch Annäherungen der Kugel blieben wirkungslos. Wurde nun die Kugel entfernt und erst nach vielen Stunden wieder in das Aquarium gebracht, so konnte sie durch Nachfolgen wieder eine wenn auch wenig intensive Balz auslösen. Als ich mich am 1. Oktober wieder bemühte, mit der Kugel Balzreaktionen hervorzurufen und beim Versagen schließlich mit einem grünen Paraffinrechteck Versuche anstellte, reagierte das ♂ augenblicklich mit größter Intensität! Als ich das Rechteck

nun langsam dem ♂ näherte, wurden seine Fegebalzen immer heftiger, ja es versuchte schließlich mit dem Rechteck zu kreisen. Als ich jedoch das Rechteck um die Vertikalachse drehte, versackte die Reaktion wieder; das Kreisen verlangt, wie schon früher ausgeführt wurde, eine besondere Stellung des Partners. Es ist besonders wichtig, daß sich die Partner dauernd die gleiche Fläche zudrehen.

Am 3. Oktober balzte das ♂ die frisch eingeführte Silberkugel sofort lebhaft an. Als nach einiger Zeit ein grünes Rechteck hinzukam, balzte das ♂ längere Zeit hindurch beide Objekte abwechselnd an und wandte sich schließlich mehr dem Rechteck zu, weil dies sehr leichte Objekt in dem von der Balz unruhigen Wasser mitschwang, die schwere versilberte Plastilkugel aber nicht. Ich möchte also ausdrücklich betonen, daß erst der Erfolg der männlichen Reaktionen, nämlich die Passivbewegungen der Attrappe, die Bevorzugung des Rechteckes zur Folge hatte. Das Rechteck blieb nun mehrere Tage hindurch im Aquarium hängen, und abermals stumpften sich die Reaktionen ab; die Gründe hierfür sind die gleichen wie für das Abklingen der Handlungen gegenüber der Silberkugel.

Um es nochmals zu wiederholen: der Fisch verliert jeden Anteil an einem bestimmten Objekt, weil es die weibliche Antworthandlung, die Nachfolgereaktion vermissen und daher die männliche Handlungskette wiederholt abreißt. Ein solches Ausbleiben des lustvollen Abschlusses einer Kette funktionell zusammengehöriger Instinkthandlungen empfindet ein tierisches Subjekt, wie wir z. B. aus LORENZ-TINBERGENS Versuchen mit abnormen Objekten zur Eirollbewegung der Graugans wissen (1938), als so unangenehm, daß es einen wirksamen Strafreiz darstellen kann. Dieses Adressieren des Objektes ist spezifisch an dessen Merkmale gebunden, woraus sich das Annehmen eines zweiten Objektes nach Adressur der Reaktionen auf das erste erklärt. Auch wird die Adressur bald vergessen.

Weiterhin bot ich nur noch Kugeln, und zwar vorwiegend die Silberkugel. In sehr kurzen Versuchen bemühte ich mich, die weiblichen Nachfolgebewegungen mit der Silberkugel nachzuahmen und so die Reaktionen des ♂ weiterzubringen. Nach dem 15. Oktober war eine Schwellerniedrigung der feindlichen Reaktionen beim ♂ unverkennbar, es reagierte dann beim Erscheinen der Kugel mit Imponiergehaben und stand mehrere Sekunden lang in der gespreizten Körperhaltung neben ihr. Schließlich löste sich die Spannung der Muskeln, der Körper knickte zur typischen Fegebalzstellung ein. Es konnte dann immer noch der Fall eintreten, daß der Fisch die ersten Fegebalzbewegungen mit steif aufgerichteter Rückenflosse ausführte, ein ganz abnormales Verhalten. Schließlich ging die gespreizte Haltung zurück, die Flosse machte die normalen wellenförmigen Bewegungen und die Fegebalz kam nun erst zur vollen Entfaltung. Die aufeinanderfolgenden Bewegungen des Kampfkomments konnten mit der Silberkugel, aber auch mit einem Silberrechteck nicht ausgelöst werden. Zu dieser Zeit fanden zwischen den in der Geschwisterschar lebenden ♂♂ schon die normalen vollständigen Kampfhandlungen vom Drohimponieren bis zum Rammstoß statt.

Ließ ich also die Silberkugel nach Art laichwilliger ♀♀ „langsam heranschwimmen“, während das ♂ in Fegebalz war, und ahmte mit ihr auch das weibliche Nachfolgen und Kreisen nach, so gelang es, bei dem ♂ nahezu alle männlichen Verhaltensweisen der Paarbildung, mit alleiniger Ausnahme der Spermaabgabe, hervorzurufen. Langsames Heranführen der Kugel steigerte die Intensität seiner Fegebalz, das ♂ schoß ruckweise vor der Kugel her zum gewählten Laichplatz und führte dann, wofern sich die Kugel entsprechend bewegte, dort mit ihr die typische Bewegung des Kreisens aus (S. 50). Der

vom ♂ mit der Kugel beschriebene Kreis mußte aus unbekanntem Gründen etwas größer sein, als wenn normale ♂♂ mit wirklichen ♀♀ kreisen. Das Versuchs-♂ schien sich dabei in eine entsprechend größere Entfernung zur Kugel selbst einzustellen. Es scheint, daß sich bei der Bewegung des Unterschlüpfens (S. 50) ein Mangel bestimmter unbedingter Reize der Attrappe bemerkbar machte. Da gerade die nächste Annäherung und das Stoßen mit dem Maule fehlten, vermute ich, daß dies chemische Reize waren.

Wurde die Kugel in höhere Wasserschichten gebracht oder gar bis dicht unter den Wasserspiegel hinaufgezogen, so brach die Balz des ♂ ab, es nahm Imponierstellung ein und näherte sich mit gespreizten Flossen schräg aufwärts schwimmend der Kugel, was fast den Eindruck einer feindlichen Reaktion machte. Ein laichwilliges ♀ hält sich eben normalerweise nahe dem Grunde auf, ein Entweichen nach oben wirkt angeborenermaßen als Merkmal des Fehlens der Laichwilligkeit. Entfernte sich die Kugel langsam und weniger weit nach oben von dem balzenden ♂, so antwortete es wiederholt mit der Bewegungsweise des Umkehrschwimmens (S. 49), indem es so die Kugel zum Ort des Kreisens zurückzuholen versuchte. Verschwand die Kugel überhaupt, so schwamm das ♂ in höchster Erregung gegen die helle unbewachsene Vorderscheibe des Beckens an, nach dem verschwundenen Partner suchend. Nach diesen Versuchen will es mir scheinen, als ob die Silberkugel alle optischen Reize zu setzen vermöchte, die bei der Aktivierung der Balz- und Paarungshandlungen unbedingt reflexauslösend wirken, mit anderen Worten, daß nur Bewegungsmerkmale diese Wirkung entfalten. Da an dem Versuchs-♂ das Ausmaß einer möglichen Schwellerniedrigung sich nicht in der S. 42 geschilderten Weise nachprüfen ließ, so möchte man annehmen, es müßten sich noch wirksamere Attrappen herstellen lassen. Nach dem Allgemeinverhalten des Tieres hatte ich aber nicht den Eindruck, als ob nach Abklingen seiner Reaktionen auf die adäquat bewegte Attrappe eine wesentliche „Reststauung“ der Balzhandlungen bestanden hätte.

Durch entsprechende Bewegungen des Silberrechteckes ließ sich das Kreisen nicht auslösen. Es gelingt auch nicht, das Rechteck während der linearen Kreisbewegung dauernd so zu drehen, daß es dem ♂ fortwährend und genau die gleiche Ansicht bietet, eine offenbar unerläßliche Bedingung, die die Kugel automatisch und unfehlbar erfüllt. Dazu kommt aber noch, daß jede ruckartige Drehung des in sich starren und flächigen Gebildes offensichtlich so wirkte, wie das Sich-Parallelstellen eines feindlichen ♂. Jedenfalls erhöhte jede derartige Bewegung an Attrappen, die auch sonst kampfauslösende Merkmale trugen, diese ihre Wirksamkeit gewaltig.

In einer letzten Versuchsreihe — Ende Oktober — bemühte ich mich, beim isolierten ♂ die normalen auf den Feind bezugnehmenden Handlungen (Drohimpunieren, seitliche Schwanzschläge, Rammstoß) durch Attrappen auszulösen. Wie bereits erwähnt, drohimponierten die ♂♂ infolge der inzwischen eingetretenen Schwellerniedrigung der auslösenden Reize auch die Kugel an, doch ging die feindliche Handlung dann stets in die Balz über. Weiterhin war daher stets mit einer beginnenden Drohhandlung zu rechnen, und erst das weitere Verhalten konnte eindeutig auf den Kampfhandlungen auslösenden Wert der betreffenden Attrappe schließen lassen. Zunächst ließ sich durch Parallelstellen eines Rechteckes ein wesentlich intensiveres Drohimponieren auslösen als es gegenüber der Kugel erfolgte, schließlich kam aber doch wieder die Fegebalz zum Durchbruch. Um intensivere feindliche Handlungen auszulösen, mußten merkmalreichere Attrappen geboten werden. Abgüßattrappen lösten stets nur Kampf aus. Es scheinen also im angeborenen Kampf-auslösenden Schema auch Formmerkmale eine

Rolle zu spielen, was deshalb merkwürdig ist, weil solche in dem Balz-auslösenden Schema offensichtlich gar keine Wirkung haben. Einen merklichen Unterschied in der Intensität der Reaktion auf silberige und blauglänzende Abgüsse konnte ich nicht feststellen. Sehr intensiv wirkte eine flächenhafte mit blauem Stanniolpapier beklebte Attrappe, die durch netzförmige Rillenzeichnung die Wirkung der einzelnen blauglänzenden Schuppen nachahmte. Führte ich sie langsam an der Vorderscheibe vorbei, so wurde sie sofort mit dem vollen Kampfkoment angegriffen. Die Reaktionsintensität steigerte sich nicht merklich, als die Rückenflosse der Attrappe auch die kennzeichnenden schwarzen Randflecke erhielt. Nach den Versuchen brachte ich wieder die Silberkugel ein; sie wurde kurz angedroht und dann lebhaft angebalzt. Auch unter Berücksichtigung der Schwellerniedrigung in den Kampfreaktionen lassen die Versuche erkennen, daß das Kampfhandlungen auslösende angeborene Schema sehr merkmalreich ist. Sehr wahrscheinlich hätte erst eine Attrappe mit dem vollen *Astatotilapia*-Prachtkleid im Verein mit den entscheidenden Bewegungsmerkmalen die vollständige Kette der Instinkthandlungen des Kampfes beim ♂ ausgelöst.

Eine zusammenfassende Betrachtung der mitgeteilten Attrappenversuche am isoliert aufgezogenen *Astatotilapia*-♂ zeigt einen merkwürdigen Gegensatz zwischen der Auslösbarkeit der Balzhandlungen und der Kampfhandlungen. Die Balz sprach vom ersten Versuche ab wahllos auf die verschiedensten Objekte an, das Kämpfen dagegen weit selektiver nur auf Farben- und Bewegungsmerkmale des artgleichen Gegners. Bei normal aufgewachsenen ♂♂ war das Verhältnis der Selektivität gerade umgekehrt; hier war die Balzauslösung an eine Fülle von kaum nachahmbaren Merkmalen gebunden, die Kampfhandlungen dagegen sprachen auf nahezu die gleichen Merkmale an wie beim isoliert aufgezogenen Versuchstier. Bringen wir nun diese Erscheinungen mit dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Auslösern unter den beantworteten Merkmalen in Beziehung, so ergibt sich folgendes: die Farb-, Form- und Bewegungsmerkmale, die wir von vornherein als reizauslösend ansprachen, erwiesen sich, von einigen Feinheiten (S. 55) abgesehen, als dem angeborenen Schema zugehörig, d. h. als unbedingt auslösend. Die „zufällig“ vorhandenen Merkmale können, in eine Komplexqualität vereinigt, bedingt auslösend wirken: dem ♀ gegenüber reagiert das ♂ im Beginne der Balzhandlungskette zunächst ausschließlich auf solche erworbene Merkmale, erst einen Schritt weiter in der Folge der Reaktionen treten die angeborenermaßen beantworteten Auslöser des ♀, nämlich Nachfolgen und Kreisen in Funktion. Während so das ♀ mehr bedingte als unbedingte Reize aussendet, ist das Prachtkleid tragende und imponierende ♂ sozusagen über und über mit Auslösern gepanzert, die angeborenermaßen beantwortet werden und quantitativ so stark über die vielleicht vorhandenen bedingten Handlungen überwiegen, daß kein wesentlicher Unterschied in den Reaktionen von normal- und isoliert aufgezogenen *Astatotilapia*-♂ zu bemerken ist. Es ist dies eine Bestätigung der von DEMOLL schon vor mehr als 20 Jahren ausgesprochenen Regel, daß „Instinkte“ nur durch einfachste Reize ausgelöst werden. Wo die Soziologie einer Tierart ein besonders verwickeltes und spezifisches angeborenes Ansprechen von Instinkthandlungen auf den Artgenossen nötig macht, dort müssen besondere einfache und zugleich generell unwahrscheinliche Reize ausgesandt werden, eine Leistung, die von sehr verschiedenen besonderen Differenzierungen des Körpers und des Instinkthandlungsschatzes übernommen wird. Ein angeborenes Ansprechen auf Komplexqualitäten scheint es nicht zu geben.

IX. Das Paarungshandlungen auslösende Schema des *Astatotilapia*-♀

Während ein A.-♂ dauernd brünstig ist, auch nach einer Paarung sehr bald wieder zu balzen beginnt und daher ein äußerst günstiges Objekt für experimentelles Arbeiten darstellt, kommt ein ♀ in ganz unregelmäßigen Zeitabständen in Fortpflanzungsstimmung und ist dann nur durch ein bis zwei Tage hindurch in einem normalen, d. h. nicht schwellerniedrigten Zustand, was die Versuchsmöglichkeiten beschränkt. Die erste auf den Geschlechtspartner bezugnehmende Reaktion des ♀, die Nachfolgereaktion, erfolgt nämlich erst kurze Zeit vor dem Laichakt. Aus diesen Gründen muß ich mich auf die vorläufige Mitteilung einiger weniger Beobachtungsergebnisse beschränken.

Der Zeitpunkt der Laichfähigkeit des ♀ ist an der Dicke seines Bauches nur ungenau bestimmbar. Ein laichfähiges ♀ antwortet auf die Fegebalz des ♂ sehr bald mit der Nachfolgereaktion; ist es hingegen nicht laichfähig, so flieht es, welche Reaktion das ♂ durch sein Verhalten unterstützt. Sobald das ♀ auch nur leicht unruhig wird, verjagt das ♂ es mit größter Heftigkeit. Bei genauer Beobachtung läßt sich feststellen, daß sehr oft erst die Fegebalz des ♂ beim ♀ die Flucht auslöst. Ein längeres Zusammenhalten der Geschlechter vor dem Laichakt ist nicht vorgesehen und auch nicht erforderlich, da das ♂ am Brutgeschäft nicht teilnimmt. Es kann der Arterhaltung nur dienlich sein, wenn das ♂ sich mit möglichst vielen ♀♀ verpaart und sich daher mit jedem einzelnen nur möglichst kurz zu befassen hat.

Bei der Erforschung des auslösenden Schemas des Geschlechtspartners ergaben sich insofern erhebliche Schwierigkeiten, als laichfähige ♀♀ auch auf ziemlich merkmalsreiche körperliche Attrappen nicht antworteten. Sehr oft flohen sie vor ihnen, besonders wenn sie nicht glänzten. Bei Verwendung von frischgetöteten Artgenossen und von Formolpräparaten ließ sich auch hier zeigen, daß die optische Oberflächenbeschaffenheit der Attrappe von ausschlaggebender Bedeutung ist. Das Schema ist offenbar sehr merkmalsreich und vor allem ist die aus recht verwickelten Bewegungen bestehende Fegebalz des ♂ ein wichtiges und zugleich ein sehr spezifisches Merkmal. Wie wichtig die Fegebalz als auslösendes Merkmal ist, das zeigt sich zunächst im Versuch durch ihre Ausschaltung. Wurde das ♂, auf dessen Balz das laichfähige ♀ mit der Nachfolgereaktion antwortete, narkotisiert, mittels eines Glasstäbchens im Aquarium herumgeführt und dem ♀ genähert, so wichen die ♀♀ vor der herannahenden Attrappe aus oder reagierten feindlich mit seitlichen Schwanzschlägen. Nie aber zeigten sie die spezifisch weiblichen Handlungen, die das lebende ♂ durch seine Fegebalz auslöst. Nach längerer Isolierung vollführte ein ♀ gegenüber dem bewegungslosen ♂ eine kurze Fegebalz, also die männliche Aufforderung zur Paarbildung, die im Normalfall ein ♀ niemals ausführt; ich werde auf diese Erscheinung noch zurückkommen. Auch wenn das bewegungslose ♂ schief gehalten und hin- und herbewegt wurde, um die Balzbewegungen vorzutäuschen, änderte sich das Verhalten des ♀ nicht. Nach diesen Beobachtungen ist die Fegebalz tatsächlich ein so wesentlicher Auslöser der weiblichen Paarungshandlungen, daß bei ihrem Fehlen das ♀ auf das ♂ nicht anspricht.

Um die Wirkung des Prachtkleides in seiner Gesamtheit zu untersuchen, dienten Versuche mit homogenem Rotlicht (Agfa Rotfilter, vgl. oben S. 56). Auch bei dieser Beleuchtung laichte das ♀ ab. Dieses Ergebnis darf allerdings nicht zu der Annahme verleiten, das männliche Prachtkleid habe keine Merkmalsbedeutung für das ♀, vielleicht weil es für das ♂ ein Merkmal des feindlichen Artgenossen darstellt. Einer quantifizierenden Untersuchung des

Einflusses des Prachtkleides auf das ♀ ist der Umstand hinderlich, daß sich der Grad der Paarungsbereitschaft, der „Aktualspiegel“ der reaktionspezifischen Erregbarkeit (LORENZ 1939) am ♀ nicht bestimmen läßt. Eine verhältnismäßig kleine Hebung dieses Spiegels, also eine Senkung der Reizschwelle der betreffenden Reaktion hat bereits zur Folge, daß diese nunmehr auf ein um ein oder mehrere Merkmale ärmeres Objekt anspricht. Deshalb ist die Möglichkeit des Ablaufes bei Ausschaltung eines Merkmales nie ein Argument gegen seine Wirksamkeit, auch in bezug auf geschlechtliche Zuchtwahl. Ganz besonders bei den Handlungen eines Fisch-♀, deren Erregbarkeitsspiegel einen so schnellen hormonal bedingten Anstieg und Wiederabfall durchmacht, kann immer nur der Wahlversuch über die Wirksamkeit oder Nichtwirksamkeit eines Merkmales entscheiden. Im Einzelversuch — wie bei Ausschaltung der Farbmerkmale durch einfarbige Beleuchtung — kann man nie wissen, ob das Tier bei Vorhandensein des Farbmerkmales vielleicht wenige Minuten früher angesprochen hätte oder nicht. Das Gelingen des Versuches in jenem Augenblick, da die Reaktion ohne Farbmerkmal eben noch nicht erfolgt, unmittelbar darauf aber bei seinem Vorhandensein ausgelöst wird, sagt ebenfalls nichts aus, da ja gerade zu dieser Zeit die kritische Schwellerniedrigung erreicht worden sein kann. Am ♀ des Stichlings (*Gasterosteus aculeatus*), das wegen des weit konstanteren Erregbarkeits-Spiegels seiner Balzhandlungen ein viel günstigeres Versuchsobjekt ist als das *Astatotilapia*-♀, konnte TISBERGEN einwandfrei eine auslösende Wirkung des roten ♂-Prachtkleides beweisen, die LEINER auf Grund des Gelingens von Paarbildung und Abläichen in einfarbigem Lichte zu Unrecht gelegnet hatte. Auch beim Stichling erwies sich die Farbe als ein Merkmal unter vielen, die nur in ihrer summierten Einwirkung den optimal adäquaten Reiz zur Auslösung der weiblichen Paarbildungshandlungen ausmachen.

Sehr aufschlußreich waren die Beobachtungen von Paarbildungen von *Astatotilapia*-♀♀ mit *Haplochromis multicolor*-♂♂. Die ♂♂ dieser ebenfalls maulbrütenden Cichlidenart verfügen über das gleiche Inventar der Instinkthandlungen wie A.-♂♂, doch weichen sie von diesen in Größe und Gestalt, besonders aber im Prachtkleid sehr ab. So fehlen dem *Haplochromis*-♂ die schwarzen Flossenzeichnungen, Rücken- und Schwanzflosse sind ganz anders gefärbt und die Strukturfarben des Rumpfes sind wesentlich heller und mehr mit kupferigen Tönen vermischt. Im Normalfall laicht bei *Astatotilapia* das ♀ mit einem gleichstarken oder stärkeren ♂, bei *Haplochromis* umgekehrt das ♀ meist mit einem kleineren ♂ ab. Da nun *Haplochromis* überhaupt beträchtlich kleiner bleibt als *Astatotilapia*, so ist bei einer Kreuzung von A.-♀ × H.-♂ das ♀ erheblich größer als das ♂, was für die Paarbildung ein Hindernis darstellen kann. Daher suchte ich jeweils kleine, d. h. noch nicht ausgewachsene A.-♀♀ aus und ebenso zur Kreuzung H.-♀ ~ A.-♂ ein kleines A.-♂. Es konnte nun einwandfrei festgestellt werden, daß sowohl die A.-♀♀ als auch die H.-♀♀ auf die Fegebalz der „Ersatzobjekte“ erst mit Verspätung reagierten und schließlich ablaichten, d. h. sie verpaarten sich erst unter dem Einfluß der Schwellerniedrigung. Als ich einmal das A.-♀, das bereits auf die Balz des artgleichen ♂ ansprach und sich von ihm zum Kreiser anregen ließ, in ein anderes gleichgroßes Aquarium zu einem H.-♂ umsetzte laichte es mit ihm erst nach 3 Tagen ab. Normalerweise folgt das Abläichen fast unmittelbar auf das Kreisen. Das Umsetzen bedeutet erfahrungsgemäß keine Störung.

Mehrfach sah ich folgendes sehr merkwürdige Verhalten: Das A.-♀ balzte zunächst das H.-♂ kurz an und behandelte es dann sofort feindlich indem es drohimponierend seitliche Schwanzschläge ausführte und sogar zu

rammen begann. Ein derartiges abnormales männliches Verhalten zeigen A.-♀♀ regelmäßig untereinander, wenn man sie längere Zeit ohne ♂ gehalten hat. Die Auslösbarkeit von Verhaltenszügen des anderen Geschlechtes (Ausführen der männlichen Aufforderung zur Paarbildung) bei einem brünstigen ♀, dem der Geschlechtspartner fehlt, ist auch von sehr vielen Vögeln, z. B. von der Stockente (*Anas boschas*), vielen Tauben, Rabenvögeln usw. bekannt. Das männliche Verhalten eines schwuellerniedrigen A.-♀ ist insofern von dem normalen Balzverhalten des ♂ etwas verschieden, als an die kurze Fegebalzhandlung sofort Drohimponieren mit seitlichen Schwanzschlägen anschließt. Das mußte beim Kreuzungsversuch ein feindliches Verhalten des *Haplochromis*-♂ auslösen, da auch bei *Haplochromis* der Schwanzschlag Kampfhandlungen auslöst. Das H.-♂ wurde also vom A.-♀ zunächst wie ein A.-♀ behandelt. Das H.-♂ ist nicht imstande, die männliche Reaktion im A.-♀ zu unterdrücken, eine Wirkung, welche das artgleiche ♂ mit absoluter Regelmäßigkeit ausübt¹⁾. Bei der Art *Haplochromis multicolor* konnte ich öfter beobachten, wie das ♀ ein soeben eingesetztes vollprächtiges, aber noch nicht balzendes ♂ mit Drohimponieren behandelte und sogar rammte; hier vermochte also nur das balzende oder kämpfende ♂ die männliche Reaktion im ♀ zu unterdrücken, offenbar indem es Inferiorismus hervorrief. Merkwürdigerweise gab das A.-♀ nach längerem Zusammensein mit dem H.-♂ doch endlich sein männliches Gebaren auf, ja in drei Fällen laichte es sogar ab. Die Umstellung vom männlichen zum weiblichen Gebaren konnte ich nie beobachten und muß es offen lassen, ob sie mit einem Schlage oder allmählich geschieht.

Drei Kreuzungen von A.-♀ ~ H.-♂ und eine Kreuzung H.-♀ ~ A.-♂ glückten; in keinem Fall kamen Junge hoch. Nach der Paarung hatten die ♀♀ zunächst einige Tage hindurch das Maul voller Eier, dann wurde es von Tag zu Tag kleiner und ein bis zwei Tage vor dem normalen Schlüpftermin der Jungen war keine Brut mehr vorhanden. Beim letzten Kreuzungsversuch (A.-♀ ~ H.-♂) öffnete ich am achten Tag nach dem Laichtakt dem ♀ das Maul. Dabei gab es zwei Embryonen von sich, welche noch einen ziemlich großen Dottersack, sonst aber einen normalen Körper besaßen. Die anfängliche Entwicklungsfähigkeit der befruchteten Eier ist somit erwiesen, doch scheinen die Embryonen eine sehr hohe Sterblichkeit zu haben; vielleicht können sie sich überhaupt nicht weiterentwickeln.

Weitere Versuche müssen zeigen, ob das Fehlen des artgenössischen Prachtkleides oder die zu geringe Größe des *Haplochromis*-♂ die Verpaarung erschweren.

Die Schwierigkeiten, die sich bei Attrappenversuchen mit normal aufgewachsenen ♀♀ ergaben (S. 76), bestanden auch bei denselben Versuchen mit isoliert aufgezogenen ♀♀, jedoch mit einem sehr wesentlichen Unterschied: diese zeigten nämlich vor den verschiedensten Paraffinattrappen mit glänzender oder matter Oberfläche nicht die Flucht- und Angstreaktionen, die bei normal aufgewachsenen ♀♀ vor derartigen Nachbildungen nie fehlten. Es gelang mit Paraffinrechteck- und Abgußattrappen Droh- und auch Angriffsreaktionen auszulösen. Ein stark schwuellerniedriges ♀ drohte und balzte zugleich vor einer Silberkugel, benahm sich in dieser Hinsicht also genau wie

¹⁾ Herausgeberanm. K. L.: Eine durchaus analoge Beobachtung machte LORENZ bei Enten-Bastardzuchten. Durch nicht artgleiche ♂♂ wird das männliche Verhalten der Enten meist nicht unterdrückt. Von zwei mit einem Spießerpel zusammengesetzten Stockenten zeigte die stärkere männliche Verhalten gegen die schwächere. In letzterer wurde das männliche Gebaren wohl mehr durch die starke Artgenossin als durch den artfremden Erpel unterdrückt, von dem sie sich aber immerhin gelegentlich treten ließ. Die stärkere Ente verhielt sich nach Umsetzen zu einem artgleichen Erpel sofort wieder weiblich.

ein schwuellerniedriges ♀ gegenüber einem artzugehörigen ♀, wenn ein balzendes oder imponierendes ♂ fehlt. Das betreffende ♀ laichte einige Tage nach dem Versuch allein ab und trug die Eier zwei Tage im Maul.

Wie schon die Ergebnisse der bisherigen Attrappenversuche deutlich erkennen lassen, ist das höchst merkmalsreiche und verwickelte Schema des ♂ angeboren. Prachtkleid und Balzbewegungen des ♀ tragen den Signalcharakter der typischen Auslöser, denen ein angeborenes Schema beim ♀ entspricht. Wie im einzelnen die Auslöser im Schema fixiert sind und worauf im besonderen die spezifische auslösende Wirkung der Balzbewegung beruht, bedarf noch eingehender Untersuchung.

X. Das Reizsummenphänomen

Wenn ein Tier irgendwelcher Art dressurmäßig auf Außenreize antwortet, so sind wir gewohnt zu sehen, daß es auf die Komplexqualität aller die Dressursituation kennzeichnenden Reize anspricht. Der Wegfall eines einzigen Einzelreizes kann dann die Gesamtqualität der Wahrnehmung zerstören bzw. verändern und damit die sonstige Beantwortung aller übrigen Reize verhindern. Auch bei primitiven Menschen ist es ähnlich, ebenso bei Kindern, jede Änderung einer Einzelheit ergibt eine Revolution der Ganzheit. Da nun tierische Wahrnehmungen dem menschlichen Forscher immer nur durch die Methode des Dressurversuches zugänglich gemacht wurden — man denke an die Untersuchungen des „bedingten Reflexes“ — so ist es nicht verwunderlich, daß heute noch die „diffuse“ Wahrnehmung von Komplexqualitäten als der Typus aller tierischen Wahrnehmung gilt. Diese besonders von VOLKELT (1914) hervorgehobenen Befunde haben tatsächlich vollste Gültigkeit, solange es sich um Reaktionen auf Erworbenes handelt. Vögel versagen in ihrem Dressurverhalten, sowie nur eine kleinste dem Menschen völlig unwesentlich erscheinende Einzelheit an der Dressursituation geändert wird. Gerade bei den gewohntesten, am festesten eingeschlifften Situationen beantworten sie dann die Änderung eines Einzelmerkmals mit größter Unruhe und Flucht (LORENZ 1935). Zweifellos sind die hochintensiven Fluchtreaktionen, die wir wiederholt durch wenig merkmalverminderte Attrappen unbeabsichtigtermaßen auslösten, in gleicher Weise zu erklären. Tatsächlich erwies sich gerade die Oberflächenqualität des Artgenossen als ein erworbenes Merkmal (S. 70), dessen geringfügige Abänderungen die Attrappe (z. B. Formolpräparat) zum heftigst wirkenden Schreckmittel werden lassen. In ähnlicher Weise sah LORENZ seine Dohlen vor einem weißen Artgenossen in größtem Schrecken fliehen, ganz so, wie etwa Kinder es dem „schwarzen Mann“ gegenüber tun. Auf Grund dieser sich aufdrängenden Analogien hat sich für die eben beschriebene Erscheinung bei uns der Ausdruck die „Gespensreaktion“ eingebürgert.

Ganz anders verhält sich das Tier, wenn wir die Merkmale, die ein angeborenes auslösendes Schema zusammensetzen, Schritt für Schritt abbauen. Es kann zwar ein einzelnes Merkmal für die Auslösung der Reaktion unentbehrlich sein, aber immer nur in dem Sinne, daß die Quantität der Wirkung der noch übrigen Merkmale zur Auslösung der Verhaltensweise nicht mehr genügt. Selbst bei sehr starkem Merkmalabbau kann man noch schwache Intentionbewegungen der betreffenden spezifischen Verhaltensweise beobachten, die zeigen, daß der geringe Rest auslösender Merkmale immer noch qualitativ ebenso wirkt, wie die Gesamtheit. Besonders aber geht die Summenhaftigkeit der Merkmalwirkung aus dem Umstande hervor, daß sich die auslösenden Wirkungen einzelner Merkmale gegenseitig vertreten können,

so daß bei gleichem Aktualspiegel der reaktionsspezifischen Erregbarkeit eine gleichintensive Reaktion einmal durch die Merkmale ABC, ein andermal durch die Merkmale BCD ausgelöst werden kann. Wegfall der richtigen Lagebeziehung beim Schwanzschlagen verringert seine Wirkung (S. 51), das Ausschalten der schwarzen Abzeichen an den Flossen (S. 55) hat fast die gleiche Wirkung wie das der Prachtkleidfarbe (S. 57), Schwanzschlagen ohne Prachtkleidfalten wirkt ungefähr ebenso wie Flossenspreizen und Prachtkleid ohne die Bewegung der 2. Stufe. Objekte, denen bestimmte balzauslösende Merkmale fehlen, wie andersartige Fische und Bruchstücke des artgleichen ♀, die in Ruhe nicht angebalzt werden, können durch leise Andeutungen der Nachfolgereaktion das, was ihnen an körperlichen Merkmalen fehlt, durch Bewegungsmerkmale wettmachen usw.

Vergleicht man nun abwägend die Wirksamkeit der einzelnen Merkmale miteinander, so findet man große quantitative, aber keine qualitativen Unterschiede. Unter Berücksichtigung des S. 79 Gesagten findet man eine durchaus feststehende Stufenreihe der Wirksamkeit der einzelnen auslösenden Merkmale des angeborenen Schemas. Diese Stufenreihe fällt mit der Stufenreihe der Intensitäten der auslösenden Instinkthandlungen zusammen, welche die Merkmale erzeugen bzw. zur Schau stellen. Zunächst muß man bei dieser Tatsache noch folgendes berücksichtigen: Da die Skala der einer gemeinsamen reaktionsspezifischen Erregungsqualität entspringenden Handlungen auf Schwellenunterschieden beruht, so daß bei ansteigendem Erregungsspiegel stufenweise immer noch eine Reaktion zu den bereits in Gang befindlichen hinzukommt, so muß die Gesamtwirkung schon durch die einfache Summation der Reize sich steigern. Wenn zum Prachtkleid und Flossenspreizen zunächst Parallelstellen, dann Spreizen der Kiemenhaut, dann der Schwanzschlag und schließlich der Rammstoß hinzutreten, so geht neben den jeweils hinzukommenden Reizen auch noch die Aussendung der zuerst genannten unentwegt weiter und es entspricht nur der Reizsummenregel, daß Prachtkleid plus Parallelstellen plus Schwanzschlag wirksamer sind, als etwa das Prachtkleid allein. Aber auch bei Einzeldarbietung der Merkmale in dieser Reihenfolge ist das höherschwellige stets wirksamer als das vorangehende. Das Prachtkleid ohne Flossenspreizen vermag noch nicht die Fegebalz des anderen ♂ zu unterdrücken (S. 52), Flossenspreizen plus Prachtkleid, ohne Parallelstellung (S. 58) löst Drohimponieren und seitliche Schwanzschläge aus, läßt aber dazwischen noch Fegebalz durchbrechen. Die Parallelstellung allein ohne Prachtkleid, Flossen- und Kiemenhautspreizen, selbst durch ein narkotisiertes ♀ ausgeführt (S. 57), hat bereits eindeutig feindliche Behandlung des Objektes zur Folge, mehr noch die Nachahmung des Schwanzschlages mit einer Attrappe, trotz Unvollständigkeit der Bewegung (S. 66). Die höchste Intensität der feindlichen Handlungen, der Rammstoß vermag sogar ganz allein, ohne daß überhaupt ein „Objekt“ vorhanden ist (S. 59), eine Handlung gleicher Intensität auszulösen. Entsprechendes gilt auch für die einfachere Reaktionskette des ♀; so konnte der zufällig die Nachfolgereaktion nachahmende *Hemichromis* (S. 62) ohne alle weiblichen Farbmerkmale intensivste Fegebalz auslösen.

Dieses Parallelgehen zwischen Intensität der Instinkthandlung selbst und derjenigen ihrer auslösenden Wirkung ist keineswegs selbstverständlich. Es wäre an sich durchaus vorstellbar, ja geradezu näherliegend, daß etwa ein nur wenig intensiv reagierendes schwächliches ♂ bei dem Gegner besonders intensive Kampfhandlungen auslöste. Dies scheint aber nicht nur bei *Astatotilapia*, sondern auch bei sehr vielen anderen Tieren nicht so zu sein. So greifen sehr viele Vögel in den Kampf zweier Artgenossen immer in der

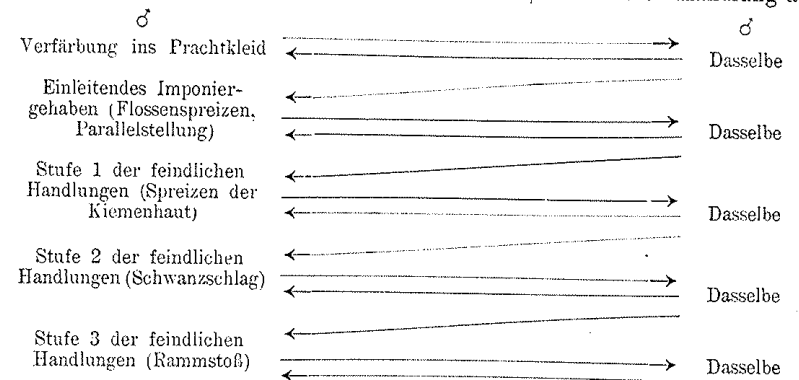
Weise ein, daß sie den Übergeordneten, d. h. intensiver reagierenden angreifen (LORENZ 1935); gleiches stellte EVANS an *Anolis* fest. Selbst für das sogenannte „Friedenstiften“ höchststehender Säugetiere dürfte die beschriebene Erscheinung die sparsamste Erklärung sein.

XI. Zusammenfassung

An dem Cichliden *Astatotilapia strigigena* PFEFFER wurden die zum Zusammenfinden der Geschlechter und zum Laichakt führenden Verhaltensweisen untersucht. Die beteiligten Instinkthandlungen wurden beschrieben, benannt und inventarisiert. Auf den rein deskriptiven Teil der Arbeit wurde mit Hinblick auf spätere vergleichende Forschung besonders Gewicht gelegt. Eine besonders sorgfältige Erfassung der einzelnen Intensitätsstufen bestimmter Instinkthandlungen war zur quantifizierenden Beurteilung der Wirkung auslösender Merkmale nötig.

Ferner wurden die reizphysiologischen Bedingungen der Auslösung einzelner Verhaltensweisen und die rezeptorischen Korrelate spezifisch beantworteter Reizsituationen, die angeborenen auslösenden Schematen, näher untersucht. Hierzu eignen sich als klare Indikatoren besonders die gesetzmäßig ansprechenden Instinkthandlungen.

Schema der Kette sich gegenseitig auslösender Verhaltensweisen beim Kampf zweier ♂♂ (das im Schema links stehende ♂ reagiert intensiver und spricht daher stets als erstes mit der nächst höheren, intensiveren Handlung an):



Die Pfeile geben die Richtung auslösender Reizwirkung wieder. Die Wirkung der angeführten Reize auf das ♂ ist in allen Fällen experimentell sichergestellt, was beim ♀ aus technischen Gründen (kurze Periode der Laichwilligkeit) nicht in gleichem Maß möglich war.

Beteiligung der Rezeptoren: Die Wirkung der im Schema angeführten Reize ist fast rein optisch. Die anfänglich vermutete Rheorezeption des Schwanzschlages konnte nicht erwiesen werden (S. 58). Chemorezeption spielt nur bei den nächste Annäherung der Partner bedingenden Verhaltensweisen eine Rolle (Rammstoß, Unterschlüpfen, Kreisen). Nur wenn es zu diesen weit am Ende der Kette stehenden Reaktionen kommt, dürfte das ♂ das Geschlecht des Partners olfaktorisch (S. 54) unterscheiden.

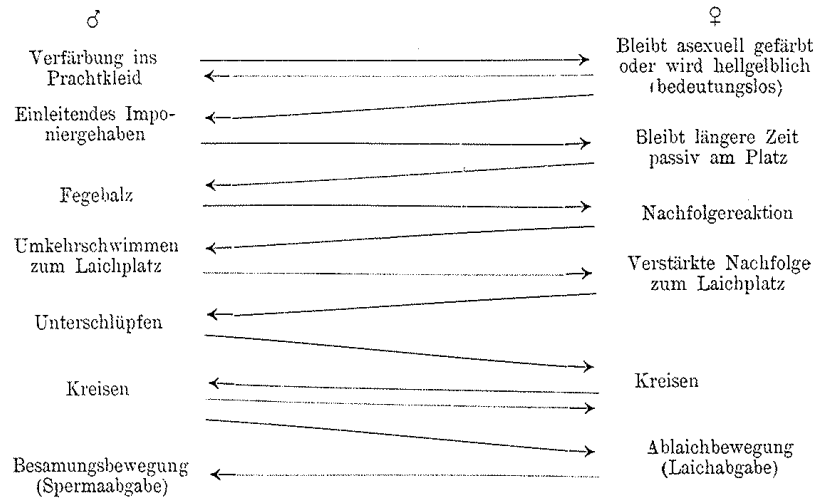
Das kampfauslösende Schema: Narkotisierte ♂♂, die bei zusammengelegten Flossen das Prachtkleid zeigen, werden trotzdem zunächst angebalzt,

dann wechselweise auch bekämpft. Der endgültige Umschlag ins feindliche Verhalten ist wahrscheinlich chemorezeptorisch bedingt (S. 54).

Amputation der schwarzen Abzeichen an Rücken- und Bauchflossen ergibt Verzögerung und Intensitätsverminderung der Kampfhandlungen. Ähnlich, aber stärker wirkt die Ausschaltung der blauen Strukturfarbe durch einfarbige Beleuchtung (S. 55 und S. 57).

Stärker als die Farb- und Formmerkmale wirken die Bewegungsmerkmale auslösend. Parallelstellen einer Attrappe, selbst eines narkotisierten ♀, löst prompt den Schwanzschlag aus (S. 57). Ein durch enges Einschließen in einem Glasgefäß an Parallelstellen und Schwanzschlagen verhindertes ♂ löst trotz seines Prachtkleides und Flossenspreizens nur Kampfhandlungen der 2. Stufe aus und wird zwischendurch sogar wiederholt angebalzt (S. 58)! Das Spiegelbild wirkt weniger intensiv als ein wirklicher Gegner wegen der andersartigen Orientierung besonders beim Schwanzschlag, der nicht wie dort gegen den Kopf des Fisches gerichtet ist (S. 51). Die Wirkung des Schwanzschlages kann an der Attrappe durch Hin- und Herdrehen um eine lotrechte Achse nachgeahmt werden (S. 58) und bewirkt intensive Kampfhandlungen. Der Rammstoß löst reflexartig die gleiche Handlung des anderen ♂ aus. Selbst mit Attrappen, die sonst überhaupt keine Wirkung entfalten, läßt sich durch leichtes Rammen je ein Gegenrammstoß erzielen.

Schema der Kette der Verhaltensweisen beim Laichakt:



Die Auslösungsbedingungen der Balz sind grundsätzlich anders als die des Kampfes: Es gelingt im Gegensatz zu diesem nicht, die Balz durch Attrappen auszulösen. Bei Ausschaltung der Bewegungsmerkmale werden überhaupt nur wirkliche Artgenossen angebalzt. Dieses Ansprechen auf die Komplexqualität des Artgenossen erweist sich im Versuch mit isoliert aufgezogenen Jungfischen als erworben. Beim Hinzukommen bestimmter Bewegungsmerkmale (S. 63) können auch andersartige Fische balzauslösend wirken und zwar besser als Attrappen, weil die allgemeine Komplexqualität „Fisch“ mehr mit dem komplexerworbenen ♀-Schema gemein hat als eine Attrappe, die stets nur einzelne,

wenn auch kennzeichnende und unbedingt reflexauslösende Reize nachahmen kann. Angeboren sind nur die Reaktionen auf die Bewegungsmerkmale des ♀. Langsames Nachfolgen sowohl der anderer Fische (S. 63) als auch der Attrappe wirkt beim isoliert aufgezogenen ♂ (S. 73) auslösend und ver stärkend auf die Fegebalz bzw. als Auslöser des Unterschlüpfens. Auch Objekte, die unbewegt keine Balz auslösen, wie andere Fische (S. 63) oder Stücke des artgleichen ♀ (S. 61) können durch Hinzukommen des Bewegungsmerkmals wirksam werden. Das Kreisen der Attrappe löste beim isoliert aufgezogenen ♂ prompt Kreisen aus (S. 74).

An einem isoliert aufgezogenen ♂ konnten alle auf das ♀ bezugnehmender Reaktionen ohne weiteres mit einfachsten Attrappen (Silberkugel) ausgelöst werden, wofür nur die Bewegungsmerkmale in der richtigen Weise nachgeahmt wurden. Selbst das Umkehrschwimmen ließ sich durch Fortbewegen der Attrappe vom ♂ weg auslösen (S. 74). Nur das Unterschlüpfen versagte, offenbar wegen des Ausbleibens unbedingter chemischer Reize, die bei nächster Annäherung wirken (S. 59). Unbedingte Reaktionen auf irgendwelche Form- und Oberflächenmerkmale des ♀ waren nicht nachweisbar. Im Wahlversuch wurde das „Silberrechteck“ deutlich vor der gleichfarbigen Fischform bevorzugt (S. 69), ebenso in schärfstem Gegensatz zum Normaltier (S. 65) glanzlose Objekte vor solchen mit nachgeahmtem Fischglanz (S. 70).

Kampfreaktionen ließen sich beim isoliert aufgezogenen ♂ durch unbewegte Attrappen nicht auslösen. Dagegen genügte die Bewegung des „Silberrechtecks“ um eine lotrechte Achse, um die Wirkung des Parallelstellens und Schwanzschlages auszulösen, so daß mit dieser Attrappe das Kreisen nicht so wie mit der Kugel auslösbar war (S. 74). Um intensivere Kampfhandlungen auszulösen, mußten viele Merkmale zusammenwirken. Eine flächenhafte Attrappe, die die Farbe und Schuppenstruktur des ♂ nachahmte, wurde schon bei langsamem Vorüberführen an der Vorderscheibe im vollen Kampfkoment angegriffen.

Über die Auslösungsbedingungen des Paarungsverhaltens des ♀ ließ sich nur wenig ausmachen. Isolierte ♀♀ verhalten sich nach einiger Zeit männlich, balzen also andere ♀♀ an und unter Umständen auch das ♂ (S. 77). Das wichtigste auslösende Merkmal des ♂ ist die Fegebalz, bei deren Ausschaltung (S. 76) die Nachfolgereaktion des ♀ unterblieb.

Als wichtigstes Allgemeinergebnis möchte ich es werten, daß sich die Reaktionen auf besonders zur Reizaussendung differenzierte Strukturen, Farben und Bewegungsweisen (Auslöser, LORENZ 1935) als angeboren erwiesen, während die Reaktion des ♂ auf die Komplexqualität des passiv ruhenden ♀ erworben ist. Es scheint kein angeborenes Reagieren auf Komplexqualitäten zu geben (S. 75).

Alle einzelnen, unbedingt auslösenden Merkmale wirken summenhaft, es läßt sich für jedes einzelne von ihnen eine bestimmte verhältnismäßige Wirksamkeit quantifizierend nachweisen. Auch beim Wegfall starkwirkender Merkmale wird die Reaktion nicht gänzlich zunichte, sondern nur geschwächt. Bei der Reaktion auf adressierte Komplexqualitäten „zerbricht“ das Fehlen eines kleinen Einzelmerkmals stets die ganze Dressur. Die Selektivität des Ansprechens angeborener Schematen beruht darauf, daß die volle Intensität der ausgelösten Instinkthandlung nur durch die quantitative Summation aller gleichzeitig einwirkenden Reize erreicht wird.

Schrifttum

ALLEN, A. A.: Sex rhythm in the ruffed grouse (*Bonasa umbellus* L.) and other birds. The Auk Bd. XI, Nr. 2, April (1934). — BRÜCKNER, G. H., Untersuchungen zur Tiersoziologie,

insbesondere zur Auflösung der Familie. Zeitschr. Psych. Bd. 128, H. 1—3, Februar (1933). — EVANS, TH. L., Cuban field studies on the Territoriality of the Lizard *Anolis sagrei* J. comp. Psychol. 25, 97—125 (1938). — LAVEN, H., Beiträge zur Biologie des Sandregenepeifers (*Choradrins hiaticula* L.). Journal für Ornithologie 88, 1940, 184—286. — LEINER, M., Ökologische Studien an *Gasterosteus aculeatus*. Zeitschr. Morph. u. Ökol. 14 (1929). — LISSMANN, H., Die Umwelt des Kampffisches, *Betta splendens* Regan. Zeitschr. vergl. Phys. Bd. 18 (1932). — LORENZ, K., Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Journ. Ornith. Bd. 83, H. 2/3 (1935). — Ders., Über die Bildung des Instinkt-begriffes. Naturw. Bd. 25, H. 19—21 (1937). — Ders., Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia biotheor. Bd. II (1937). — PELKWIJK, J. J., und TINBERGEN, N., Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L. Zeitschr. Tierpsych. Bd. 1, 193—200 (1938). — PETERS, H., Experimentelle Untersuchungen über die Brutpflege von *Haplochromis multicolor*. Ebenda Bd. 1, 201—218 (1938). — VOLKELT, H., Die Vorstellungen der Tiere. Arb. zur Entwicklungspsych. Herausg. v. F. KRUEGER, II. Leipzig 1914.

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Groningen (Holland)

Direktor: Prof. Dr. F. J. J. Buytendijk

Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische

Von

A. MEESTERS, Groningen

Eingegangen am 19. Dezember 1939

Mit 10 Abbildungen und 28 Tabellen

Inhalt: Einleitung S. 84. — I. Methode und Einfluß der Dressurfiguren bei der Wahl 84. A. Methode 84. B. Einfluß der Dressurfiguren bei der Wahl 89. — II. Größenwahrnehmung 93. A. Spontane Bevorzugung großer Figuren 94. B. Relationsäquivalente 95. C. Größenkonstanz 103. D. Grenzwerte der Unterscheidungsvermögen 105. — III. Gestaltwahrnehmung 106. A. Spontane Bevorzugung von Gestalten 106. B. Grundsätze der Gestaltbildung 111. C. Gestaltäquivalente 115. D. Der Komplexcharakter der Wahrnehmung 122. — IV. Analyse der natürlichen Futterwahl 133. A. Bewegte und unbewegte Objekte beim Hecht 133. B. Bewegung und Bewegungsnachahmung von Würmern 135. C. Formnachahmung von Würmern 137. D. Bedeutungsänderung von Formen nach spezifischer Nahrungsaufnahme 138. — Rückblick 142. — Zusammenfassung 145. — Schrifttum 146.

Einleitung

Die folgenden Versuche gehen von der Frage aus, wie das Gesichtsfeld der Fische organisiert ist. Sie prüfen mittels einer durch Dressur erzwungenen Bevorzugung bestimmter Figuren und einer spontanen Futterreaktion die Äquivalenz und Nichtäquivalenz (KLÜVER) optischer Eindrücke. Im besonderen verfolgen sie die verschiedenen Gestaltheigenschaften, wie sie die Begründer der Gestaltpsychologie festgestellt haben (s. u. a. MATTHAEI 1927 und 1929).

I. Methode und Einfluß der Dressurfiguren bei der Wahl

A. Methode

1. *Versuchsordnung.* Von den verschiedenen zur Dressur von Fischen verwandten Methoden seien einige hervorgehoben. Miss GOLDSMITH (1914), die zuerst die Unterscheidung geometrischer Figuren durch Fische nachwies, fütterte ihre Versuchstiere mit der Pinzette

und bot ihnen dann zwei gleichfarbige Plättchen, von denen das eine dieselbe Form wie die Pinzette hatte (spitzes gleichschenkeliges Dreieck), das andere eine davon abweichende. Stacheln wählten dann z. B. das der Pinzette gleichende Plättchen sowohl, wenn es neben einer dreispitzigen Figur als auch neben einem Plättchen stand, das in einer runden Scheibe endigte. SCHALLER (1926) hielt die Dressurfiguren dicht über die Wasseroberfläche. Die Tiere mußten aus dem Wasser springen, um das Futter zu erreichen, das sich vor der +-Figur befand. Die —-Figur, vor der mit Chinin getränktes Fleisch befestigt war, wurde schnell weggezogen, wenn die Fische danach sprangen.

NOLTE (1932), HOSCH (1936), HORIO (1938) und HAGER (1938) wandten ungefähr dieselbe Dressurmethode wie HERTER (1929 und 1930) an, der die Dressurfiguren an der Außenwand des Aquariums anbrachte¹⁾. Auch für meine Dressurversuche mit Figuren, die in den ersten drei Teilen dargestellt werden sollen, schien seine Methode in mancherlei Hinsicht geeignet.

HERTER befestigte vor der +-Figur im Wasser ein Stückchen Futter, vor der —-Figur ein Stückchen Wachs. Die Figuren waren in der Regel an der vom Aufenthaltsraum des Tieres entferntesten Aquariumswand angebracht. Da sie häufig nach der nächstgelegenen Figur oder nach der, die sie zuerst sahen, schwammen, war es wesentlich, die Figuren im gleichen Abstand von ihnen und zu gleicher Zeit in ihrem Gesichtsfeld darzubieten.

Um dies leichter zu erreichen, habe ich im Gegensatz zu HERTER einen Vorraum im Aquarium abgeschottet (Abb. 1) und ließ die Tiere aus einer Öffnung in der Zwischenwand (a) die Figuren wählen. Die benutzten Glas-aquarien waren in der Regel 25 cm lang, 18 cm breit und 22 cm hoch. Die Öffnungen in den weißgefärbten Zinkschotten waren $2\frac{1}{2} \times 2\frac{1}{2}$ cm groß, für gewöhnlich von einem senkrecht zur Platte stehenden 1 cm hohen Rand manschettenartig umgeben.

Die Dressurfiguren waren, mit einigen Ausnahmen, aus mattweißem oder -schwarzem Papier geschnitten und wurden auf quadratische Zinkscheibchen von 4 cm Seitenlänge geklebt, die mit schwarzem oder weißem Papier bedeckt waren. Diese Scheiben wurden mittels eines an der Rückwand befestigten Kupferdrahtes (b) an der Außenfläche der dem Versuchsleiter zugekehrten Aquariumswand angebracht, im Abstand von 1 cm und in gleicher Höhe wie die Öffnung im Schott, d. h. in dem genannten Aquarium 7 cm über dem Boden. Am umgebogenen Ende von b konnte ein dünner Kupferdraht (c) befestigt werden, der bis zur Mitte der Scheibe im Wasser hing. Am freien Ende von c befand sich vor der +-Figur ein Stückchen Regenwurmfleisch, vor der —-Figur ein Stückchen Wachs, etwa ebensogroß und von ähnlicher Farbe und Form. Zwischen den Figuren stand im Aquarium eine Zinkplatte (d) von $3\frac{1}{2}$ cm Breite.

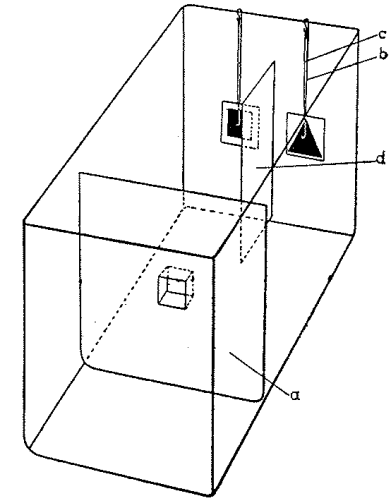


Abb. 1

Hinter den Scheiben war die ganze Vorderwand des Aquariums mit einem Karton bedeckt, der — soweit nicht besonders erwähnt — mit dem gleichen Papier wie die Scheiben klebt war: Seitenwände und Bodenfläche deckte weißes Papier.

Die Aquarien standen so im Zimmer, daß das Licht von zwei $1\frac{1}{2}$ m entfernten Nordostfenstern auf die Figuren fiel. Reichte das Tageslicht nicht aus, so konnten die Figuren und ihr Hintergrund mittels einiger Lampen gleichmäßig beleuchtet werden.

2. *Versuchstiere.* Die Wahl fiel ursprünglich auf Elritzen (*Phoxinus laevis*), echte „Argentiere“, die sich nach den Erfahrungen vieler Forscher gut für Dressurversuche eignen. Da diese Tiere häufig etwas unruhig sind, habe ich auch Versuche mit dem dreistacheligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) und dem Sonnenfisch (*Xenotus megalotis*) gemacht. Beide sind räuberischer und werden weniger rasch abgelenkt; auch für sie sind die Augen weitaus die wichtigsten Sinnesorgane.

¹⁾ Ebenso ZUNNI (1939), dessen Arbeiten nach Abschluß unseres Manuskriptes erschienen; auf seine Ergebnisse kommen wir in Fußnoten zurück.