

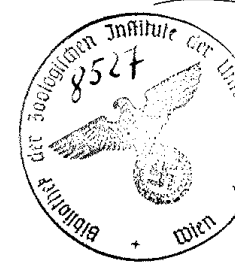
Die Übersprungbewegung

Von

N. TINBERGEN

Eingegangen am 20. Januar 1940

Mit 17 Abbildungen



Inhalt: I. Einleitung. — II. Beschreibung einiger Tatsachen. A. Bewegungen der Nahrungsaufnahme 3. B. Bewegungen der Körperpflege 6. C. Schlafen 7. D. Sexuelle Bewegungen 8. E. Bettelbewegungen 9. F. Bewegungen des Brütens 9. G. Nestbaubewegungen 10. — III. Versuch zur Kausalanalyse der Übersprungbewegung. A. Die Ausschöpfung der Reaktion 15. 3. Zu plötzlichem Erreichen des Zweckes 16. 4. Ausbleiben der notwendigen äußeren Reizung 18. B. Die Form der Übersprungbewegung. 1. Die beschränkte Möglichkeit des Abreagierens im Allgemeinen 21. 2. Die besonderen art-eigenen Zusammenhänge 23. 3. Die Formunterschiede zwischen der Übersprungbewegung und ihrem „Vorbild“ 24. — IV. Die Funktionen der Übersprungbewegung. A. Entspannung 28. B. Mitteilung 28. — V. Die stammesgeschichtliche Deutung der Formdivergenz 31. — VI. Signalbewegungen anderer Art. A. „Erwachende Handlungen“ 32. B. Intensionsbewegungen 34. C. Reine Demonstrationsbewegungen 34. — VII. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen 36. — Schrifttum 39.

I. Einleitung

Auf das hier zu behandelnde Prinzip wurde ich zum erstenmal aufmerksam, als ich im Frühjahr 1933 das Fortpflanzungsverhalten der Schneeammer untersuchte. Die Schneeammer-♂♂ sind, wie die der europäischen Ammerarten (HOWARD 1920, 1929), im Frühjahr streng reviergebunden. Wenn sich zwei Nachbarmännchen an der gemeinschaftlichen Grenze begegnen, entwickelt sich nicht in allen Fällen ein Kampf, sondern oft stehen sich die Tiere nur drohend gegenüber. Dieses Drohgehaben wird dann und wann von eigentümlichen Pickbewegungen unterbrochen, die bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck erwecken, der Vogel nähme Nahrung auf. Bei genauerem Zusehen bemerkt man jedoch, daß die Bewegung unvollständig ist: nicht nur frißt der Vogel gar nichts, auch sein Schnabel erreicht nicht einmal den Boden. Es ist auch ganz unwesentlich, ob Nahrung da ist: oft spielen diese Grenzkämpfe sich auf der dicken Schneedecke ab.

Diese Freßbewegungen waren sicher keine Reaktionen auf die Wahrnehmung etwaiger Nahrung. Es könnte aber sein, daß sie von innen aus erregt worden waren. Als solche inneren Faktoren könnten wir entweder enterozeptive, im Darm rezipierte Reize oder endogene zentral-nervöse Erregungen vermuten. Es wären die Freßbewegungen also vielleicht als „Leerlaufreaktionen“ im Sinne LORENZ (1935, 1937 a und b) zu betrachten, womit eine vorläufige, allerdings noch näher zu beweisende Erklärung gegeben wäre.

Diese Erklärung kam mir aber sehr unwahrscheinlich vor. Nichts im Verhalten der Tiere deutete auf Freßstimmung; sie zeigten nur dieses „sinnlose“ Picken und gar keine anderen Bewegungen der Nahrungssuche; ihre sonstigen Bewegungen erzählten nur von Kampflust und geschlechtlicher Erregung. Wohl aber waren die Pickbewegungen mehr an eine ganz bestimmte

äußere Situation gebunden: sie traten immer während Grenzkämpfen auf, und besonders dann, wenn ein Tier nicht tatsächlich angriff, sondern zögerte, als ob es nicht anzugreifen „wagte“.

Es schien mir denn auch dieses „Scheinpicken“ in irgendeiner Weise von der gleichzeitigen Aktivierung zweier verschiedener Triebe abhängig zu sein, nämlich einerseits des durch den Anblick des drohenden Gegners erweckten Fluchttriebes und andererseits des Angriffstriebes, der auf die Anwesenheit eines sexuell gestimmten Männchens, dazu noch hart an der Reviergrenze, ansprach. Es schien also, als ob die Pickenbewegungen an die Stelle der von der Situation gleichzeitig erweckten und unterdrückten Bewegungen traten. Deshalb beschrieb ich diese und ähnliche Erscheinungen in einer 1939 erschienenen vorläufigen Mitteilung unter den Namen „substitute activities“. Inzwischen hat A. KORTLANDT, ohne meine Beobachtungen zu kennen, dasselbe Prinzip beim Kormoran entdeckt und in einer wertvollen Arbeit genau beschrieben, als „Übersprunghandlung“ bezeichnet und weitgehend analysiert. Die von ihm geprägte Unterscheidung zwischen „autochthoner“ und „allochthoner“ nervöser Energie sei hier übernommen: sie geht von der Erkenntnis aus, daß die meisten tierischen Bewegungen zum Teil von inneren Faktoren (einem Drang) getrieben werden, und daß eine Übersprungbewegung *nicht* von ihrem eigenen Drang (von autochthoner Energie), sondern von einem anderen Drange getrieben wird, dessen normale Äußerung verhindert ist. Die von der Situation autochthon erregbaren Bewegungen erscheinen nicht, die Übersprungbewegung wird als Ersatz gezeigt und ist somit allochthon erregt worden.

Die von KORTLANDT und von mir voneinander ganz unabhängig gewonnenen Schlußfolgerungen zeigen viel Übereinstimmendes und in gewissem Sinne unterstützen sie sich denn auch. Grundsätzlich unterscheiden sich unsere Deutungen in manchen Fällen dadurch, daß KORTLANDT versucht, durch die Annahme ursächlicher Einflüsse von subjektiven Erlebnissen auf die Eigenschaften der Bewegungen eine Erklärung für die speziellen Formeigenschaften der Übersprungbewegung zu geben, während ich versuche zu objektivistischen Erklärungen zu gelangen. Mit der KORTLANDT'schen Deutung werde ich mich weiter unten noch auseinandersetzen haben, weil sie meiner Meinung nach, wie so viele derartige vitalistische „Erklärungen“, auf ebenso unbeweisbaren wie unwiderlegbaren Trugschlüssen beruht.

Als ich einmal auf die Übersprungbewegung aufmerksam geworden war, fand ich durch Beobachtung viele neue Beispiele. Allmählich wurde mir auch klar, daß sich unter den als „Zeremonien“, „Paarungsspiele“, „Balzbewegungen“, „Kampfspiele“ u. ä. bekannten, manchmal so fremdartig anmutenden Bewegungen viele Übersprungbewegungen finden. Das war mir überraschend, weil diese Zeremonien, wie wir ja jetzt wissen, Signalfunktion haben, weil sie als Mitteilung wirken, und zwar als ungewollte Mitteilung. Es ist schon so oft betont worden, daß tierische Sprache nicht von einem Mitteilungswillen motiviert wird, aber die Frage, wie sie eigentlich verursacht wird, hat man nicht oft gestellt, und dann konnte man sie meist nur sehr unbefriedigend beantworten. Hier schien sich nun ein verheißungsvoller Weg zur Untersuchung der Verursachung dieser ungewollten Mitteilungen zu eröffnen. Dies war denn auch der Hauptzweck dieser Arbeit. Als Nebenergebnis bot sich die Möglichkeit, diese Art Signalbewegung von andersartigen Signalbewegungen schärfer zu unterscheiden.

Die Untersuchung der Übersprungbewegung warf aber außer der Ursachenforschung noch andere Fragen auf. Durch vergleichendes Beobachten kann man erstens zu sehr interessanten Homologisierungen gelangen,

deren Wichtigkeit besonders bei der Untersuchung der „ritualisierten“ Signalbewegungen kaum überschätzt werden kann. Weiter fördert die Untersuchung der Übersprungbewegung Zusammenhänge zwischen den verschiedenen endogen getriebenen Instinkthandlungen in LORENZ' Sinne (1937 a, b, 1939) und den Gruppen von Instinkthandlungen innerhalb eines arteigenen Aktionssystems zutage. Diese Zusammenhänge sind merkwürdig starr und weisen so auf eine strenge, der Erscheinung des Überspringens zugrunde liegende Gesetzmäßigkeit in der Funktion des Zentralnervensystems hin. In diesem Sinn wird die Untersuchung der Übersprungbewegung ein Mittel zur Untersuchung von Gesetzmäßigkeiten der Struktur eines Aktionssystems. Schließlich kann die vergleichende Betrachtung zum besseren Verständnis der Funktion der Übersprungbewegung führen. Die Einsicht in ihre Leistung erlaubt uns wieder einen Einblick in die mutmaßliche Stammesgeschichte, und ohne sich in sie zu vertiefen, kann man schwerlich die oft gewaltige, beinahe groteske „Ritualisierung“ oder „Formalisierung“ verstehen, die die Betrachtung der als Signale dienenden Übersprungbewegungen so überaus fesselnd macht.

Die folgende Zusammenfassung wird sich hauptsächlich auf das von KORTLANDT und mir gesammelte Tatsachenmaterial beziehen. Im Schrifttum fand ich mehrere Beschreibungen ähnlicher Beobachtungen, die die betreffenden Autoren meistens ohne nähere Analyse, sozusagen nur als merkwürdige Erscheinung verbuchten. Manchmal jedoch wurden sie auch einer analytischen Betrachtung unterworfen. Verschiedene Autoren haben das Prinzip denn auch unabhängig voneinander „entdeckt“. So finden sich vor allem bei SELOUS (1901, 1933), bei HUXLEY (1914, 1938), bei PORTELLE (1936, 1938, 1939) und bei KIRKMAN (1937) verschiedene Ansätze zu einer Analyse, die sich alle schon in der Richtung bewegen, in der wir sie jetzt weiter auszubauen versuchen. Trotzdem ist das Tatsachenmaterial, auf das sich die folgenden Ausführungen stützen, überaus dürftig. Viele der hier erreichten Schlüsse sind noch nicht viel mehr als Arbeitshypothesen, die zu prüfen und zu ergänzen bzw. zu ersetzen noch höchst notwendig sein dürfte. Es wird sich so zeigen, daß hierzu an erster Stelle peinlich genaue Beschreibungen von Übersprungbewegungen verschiedener Art und Vergleichen mit den autochthon getriebenen „Vorbildern“ nötig sind.

Herr KORTLANDT hat mir erlaubt, sein noch unveröffentlichtes Manuskript zu benutzen, wofür ich ihm Dank schulde. Zu großem Dank bin ich weiter meinem Freunde Dr. KONRAD LORENZ verpflichtet, der das Manuskript gelesen und sehr wertvolle Kritik geliefert hat.

II. Beschreibung einiger Tatsachen

Bevor ich zur Analyse übergehe, muß ich besonders den fernerstehenden Leser von der Häufigkeit und der Formenmannigfaltigkeit der Erscheinung selber überzeugen. Ich wähle dazu einige Beispiele und ordne sie nach der Gruppe von Instinkthandlungen (dem „Funktionskreis“), der sie, wenn autochthon getrieben, angehören. Wenn ich hierbei Bewegungen ohne Mitteilungsfunktion und andere mit einer solchen und damit einhergehender starker „Ritualisierung“ in wahlloser Folge mitteile, so wird das wohl nicht viel schaden; auch bei der Beobachtung macht man ja ihre Bekanntheit in buntem Durcheinander.

A. Bewegungen der Nahrungsaufnahme

Das im Frühjahr zum Nistplatz zurückgekehrte *Fischreihermännchen* sucht sich eine passende Niststelle auf irgendeinem Ast. Hier stellt es sich

auf und beginnt seinen „Liebeslockruf“ zu äußern, der dann und wann mit der „Schnappbewegung“ (Abb. 1) abwechselt. „Diese Bewegung ist sehr merkwürdig. Der Kopf wird bei ganz gestrecktem Hals nach vorn und unten bis auf das Niveau der Füße gebracht, bisweilen sogar bis unter die Füße, nämlich wenn

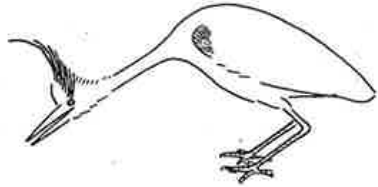
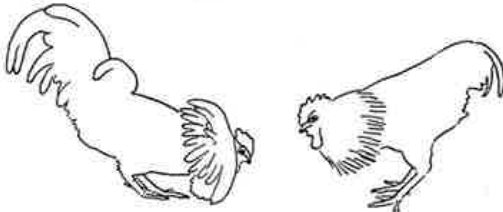


Abb. 1. Die Schnappbewegung des Fischreiher
Nach VERWEY, 1930

der Vogel ein wenig seine Fersen beugt. In dem Augenblick nun, in dem der Vogel so weit als möglich seinen Hals gestreckt, seine Beine gebeugt und seinen Kopf nach unten gebracht hat, öffnet er den Schnabel und klappt die beiden Hälften mit einem gut hörbaren Schlag wieder zu. Wir hören also ein hohlklingendes Schnabelklappen. Die Hauben- und Nackenfedern stehen während der Prozedur aufgerichtet“

(VERWEY 1930, S. 23—24). VERWEY glaubt, daß „hier die Fischgreifbewegung dem Liebesleben dienstbar ist“ (S. 25). Die Schnappbewegung „ist ausschließlich dem Männchen eigen, und zwar nur solange sich dieses nach der Paarung sehnt“ (S. 25). Das Schneeammermännchen zeigt, wie beschrieben, Pickbewegungen während des Drohens. Aber auch in einer anderen Situation tritt das Scheinpicken auf. Wenn sich ein nicht ganz begattungsreifes Weibchen zu ihm gesellt, so beginnt der erste Abschnitt des gepaarten Lebens, währenddessen das Männchen mehrere Male am Tage zu begatten versucht, das Weibchen ihm aber ausweicht. Es erfolgt dann ein Balzflug zu zweien („sexual flight“, HOWARD 1929), indem das Männchen dem Weibchen während kürzerer oder längerer Zeit im Fluge folgt. Die Weigerung des Weibchens hat entweder vor Beginn oder nach Beendigung des Balz-Paar-Fluges das Auftreten von Freßbewegungen beim Männchen zur Folge. Diese Freßbewegungen sind genau so unvollständig wie beim Drohen. Sie wechseln hier mit richtigen Balzbewegungen ab, bei denen das Männchen sein buntgeschecktes Rückenkleid vorführt (TINBERGEN 1939b).

Die amerikanische Alpenlerche zeigt beim sexuellen Kampf nach PICKWELL (1931) dasselbe Verhalten wie die Schneeammer. PICKWELL beschreibt die Grenzkämpfe zwischen benachbarten revierbehauptenden Männchen wie folgt: „Now and then they will approach each other in this attitude and peck away at the ground furiously, like two cock roosters in an intermission of battle“ (S. 56). Das „Scheinpicken“ zweier kämpfender Haushähne (Abb. 2) ist jedem Tierbeobachter natürlich bekannt; ich fand es auch bei LORENZ (1935) erwähnt; vgl. auch TINBERGEN (1939a).



Die revierbehauptenden Männchen unserer Feldlerche zeigen häufig dasselbe Verhalten. Ich fand es nirgends erwähnt, habe es aber oft beobachtet.

Ein sehr schönes Beispiel des Vorkommens von Freßbewegungen als Übersprungbewegungen liefert der Säbelschnäbler. Er unterbricht das Kämpfen

oft durch Übersprungbewegungen verschiedener Art; MAKINK sagt in seiner sehr genauen Verhaltensbeschreibung dieser Art (1936): „Sometimes the bowing before fighting is interrupted by a furious throwing of straws... and by waterpecking and shaking of the head or also by a fierce food-mowing especially when in the water“ (S. 18). Weil die Bewegungen der Nahrungssuche beim Säbelschnäbler so spezialisiert sind, ist es leicht, die Herkunft der während des Kämpfens auftretenden Freßbewegungen einwandfrei festzustellen. Bei allen vorher genannten Übersprungbewegungen könnte man ja im Zweifel darüber sein, ob man es z. B. nicht mit unvollständigen Nistbewegungen zu tun hätte, eine Möglichkeit, die, wie wir später sehen werden, sogar bei einem Männchen einer Art, bei der nur das Weibchen baut, nicht ausgeschlossen ist.

Sehr klar ist die Ableitung aus Freßbewegungen auch beim Drohgebaren der Kohlmeise und der Blaumeise. Zwei kämpfende Revierbesitzer setzen sich auf einen Ast knapp an der Reviergrenze und „fangen sehr energisch mit dem Schnabel auf dem Substrat zu hämmern an. Dieses erfolgt nicht an irgendein Nahrungsobjekt, sondern davon vollkommen unabhängig. Ein kahler, harter Stamm oder auch Knospen werden behackt, ohne daß irgendwas gefressen wird. Meistens sind die Tiere hierbei nicht weiter als 50 cm voneinander entfernt“ (TINBERGEN 1937, S. 223).

Außer bei Vögeln sind mir nur wenige Beispiele von Übersprungbewegungen bekannt, zweifellos aber bloß infolge Unkenntnis der Tatsachen.

Die Männchen des dreistacheligen Stichlings verteidigen im Frühjahr ein Revier genau so wie die extremsten Territoriumsvögel. An der Grenze zwischen zwei Revieren drohen die Männchen öfter als sie kämpfen. Das Drohen (Abb. 3) besteht aus Bewegungen, die den normalen Freßbewegungen stark ähneln: die Fische stellen sich nebeneinander beinahe senkrecht auf, Kopf nach unten, und stochern mit dem Mund im Sande (TER PELKWIJK und TINBERGEN 1937). Aus verschiedenen hier nicht zu behandelnden Gründen wissen wir, daß dies Freßbewegungen und nicht Nestgrabbewegungen sind. Bei dieser Bewegung kehren sich die Fische außerdem die Breitseite zu und stellen die Bauchstacheln, manchmal auch die Rückenstacheln auf.

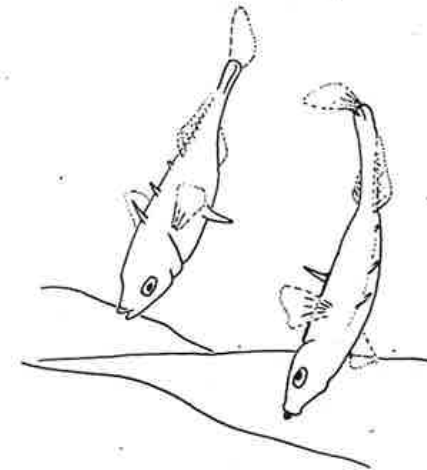


Abb. 3. Drohende Stichlingsmännchen

Im Amsterdamer Zoo beobachtete ich Oktober 1939 einen Kampf zwischen zwei Mufflonböcken, die ein starkes Gitter voneinander trennte. Der stärkere, am meisten kampfbereite Bock vollführte zwischen zwei aufeinanderfolgenden Angriffen merkwürdige, „nervöse“ Scharrbewegungen mit einem Vorderfuß. Jedesmal nach diesem Scharren senkte er den Kopf zu der aufgescharrten Stelle und schnüffelte ganz oberflächlich darüber, um sich dann sofort wieder aufzurichten und nach dem Gegner hinzuschauen. Zweifellos handelte es sich hier um eine Bewegung der Nahrungssuche.

Wie wir diesen Tatsachen vorläufig entnehmen können, sind Übersprungbewegungen aus dem Funktionskreis der Nahrung beim Kämpfen besonders häufig; sie können aber auch als Bestandteil der Balz auftreten.

B. Bewegungen der Körperpflege

Auch die aus diesen Trieben „überspringenden“ Bewegungen können in verschiedenen Situationen auftreten. Unter Vögeln scheint *Gefiederputzen* als Übersprungbewegung am häufigsten vorzukommen, es sind mir aber auch Beispiele von *Baden* und von *Schnabelwetzen* bekannt.

Der *Haubentaucher*, dessen Paarungszeremonien HUXLEY (1914) sorgfältig untersuchte, putzt sich während der Paarungsvorbereitung dann und wann die Schulterfedern („habit-preening“). Dieses Gefiederputzen zeigen ♂ und ♀; es wechselt mit Kopfschütteln ab („bouts of shaking“, eine Bewegung, die vielleicht auch mit dem Ordnen des Gefieders zu tun hat).

Beim *Star* tritt Gefiederputzen bei Revierkämpfen auf. Ein bei der Nisthöhle singendes ♂ kommt auf die Annäherung eines fremden ♂ drohend herbei, stellt sich vor dem Gegner auf und fängt dann an, sich mit „nervösen“ Bewegungen im Rücken- und Unterflügelgefieder zu putzen. Sobald der Gegner sich zurückzieht, hört das Putzen auf und das Tier nimmt seinen Gesangsposten wieder ein (TINBERGEN 1939 a).

Ein anderes Beispiel von Putzen in einer feindlichen Situation erwähnt LORENZ (1935). Er sagt anlässlich des Scheinpickens des drohenden *Haushahnes*: „... es ist z. B. nicht leicht verständlich, warum der drohende Hahn „zum Schein“ etwas vom Boden aufpicken muß, warum der Kranich in derselben Lage sich hinter dem Flügel putzt. Beim *grauen Kranich* sieht diese Zeremonie noch wie ein gewöhnliches Putzen aus, und jeder, der die Bedeutung der Zeremonie nicht kennt, würde es für ein solches halten. Beim *Mandschurenkranich* würde man die entsprechende Bewegung kaum noch für ein Putzen ansprechen, obwohl ihre Homologie zu dem Scheinputzen des grauen Kranichs sicher ist“ (S. 317).

Kämpfende *Schneeammer*-♂♂ machen nicht nur Pickbewegungen, sondern putzen sich oft auch unter dem Flügel oder in die Schulterfedern.

Nach KORTLANDT tritt beim *Kormoran* Sichschütteln auf, wenn das Tier nach einem leichten Schrecken weiter nicht zur Flucht gereizt wird.

Der *Säbelschnäbler* putzt das Gefieder bei der Begattungseinleitung (Abb. 4). MAKKINK sagt hierüber: „Every normal copulation begins, in both birds, male and female, with pecking into the water and into the plumage anywhere.“ Weiter unten: „The plumage preening by both members of a pair,

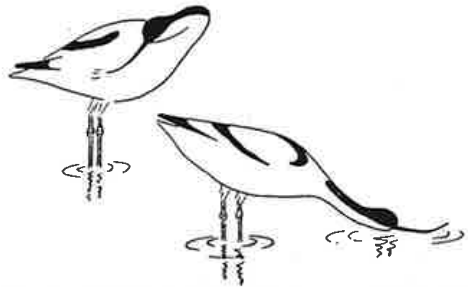


Abb. 4. Begattungseinleitung des Säbelschnäblers. Das ♂ putzt sich noch, das ♀ hat schon die dem Übersprungputzen folgende Bereitschaftsstellung eingenommen. Nach MAKKINK, 1936

connected with and interrupted by the dipping of the bill into the water, always precedes copulation“ (1936, S. 13).

Ungefähr ähnlich ist die Rolle des Übersprungputzens bei *Tauben*. Viele Taubenarten putzen sich vor der Begattung unter dem Flügel. Angaben hierüber finden sich z. B. bei CRAIG (1909), WHITMAN (1919) und CARPENTER (1933).

Der *Branderpel* putzt sich ebenfalls vor der Begattung die

Flügelunterseite (Abb. 5): „Er schwimmt hoch auf dem Wasser, hält den Hals ganz gerade, den Kopf stolz. Dann taucht er schnell nacheinander zwei- bis dreimal den Kopf ins Wasser und pickt sich mit dem Schnabel unter dem etwas aufgehobenen Flügel. Meistens hört man dabei, wenigstens bei nicht zu großer Entfernung, ein sehr eigentümliches Geräusch, das ohne Zweifel durch das Gleiten des Schnabels über die Federschäfte verursacht wird“ (MAKKINK 1931, S. 19).



Abb. 5. Übersprungputzen des Branderpels unmittelbar vor der Begattung. Nach MAKKINK, 1931

Bei verschiedenen Vögeln tritt *Baden* als Übersprungbewegung auf. Häufig kommt *Baden* als „Begattungsnachspiel“ vor, z. B. bei vielen Anatiden. Bei der *Brandente* treten die Bewegungen auch, und zwar in beiden Geschlechtern auf, wenn die Paarung wegen Bereitschaftsmangel des einen Gatten frühzeitig abbricht (MAKKINK 1931).

Der *Kormoran* schüttelt sich unter den oben genannten Umständen nicht nur, sondern er machte auch *Badebewegungen* (KORTLANDT).

Schließlich kann auch *Schnabelwetzen* als Übersprungbewegung auftreten. Ich kenne dieses nur von einer einmaligen Wahrnehmung der Balz von *Paradisea minor*, die ich im Zoologischen Garten in Washington beobachtete. Verschiedene ♂♂, die zu gleicher Zeit balzten, wetzten ihre Schnäbel dann und wann zwischen den einzelnen Balzvorführungen; die Bewegungen traten so oft auf und machten einen so stark „ritualisierten“ Eindruck, daß an ihrem Übersprungcharakter nicht zu zweifeln war.

Pelzpflegehandlungen treten auch bei Säugern als Übersprungbewegungen auf. Ein Schimpanse, der im psychologischen Versuch die Belohnung, die er gewöhnlich erhält, nach Lösung seiner Aufgabe nicht vorfindet, bricht in heftiges, oft wütendes Toben aus, wobei er sich häufig andauernd kratzt. Dr. G. L. FINCH, der mich hierauf aufmerksam machte, konnte dieses Verhalten, wie er mir zeigte, bei seinen sämtlichen Versuchstieren in YERKES „Anthropoid Experiment Station“ zu Orange Park (Florida) beliebig auslösen.

Eine ähnliche Erscheinung beobachtete PORTIELE beim Orang Utan. „Das Sich-den-Kopf- bzw. den Körper-, besonders dann die Arme- und den Bauch-Kratzen, wird zumal von jungen Orangs öfters zum Vorschein gebracht. Es ist dann aber nicht immer als Äußerung der Bequemlichkeitssuche zu deuten. Gar oft mag hier ein Abreagieren von etwaigem Ärger vorliegen, weil die Tiere ihrem Kopfe nicht folgen können-bzw. weil man ihnen nicht den Willen tut“ (PORTIELE 1939, S. 67).

Das Sich-hinterm-Ohr-Kratzen beim Menschen, was besonders dann auftritt, wenn man daran behindert wird, einer Situation bzw. einem Problem auszuweichen, dürfte stammesgeschichtlich auch Übersprunghaarpflege sein.

C. Schlafen

Bei zwei Vogelarten hat man Schlafhaltung unter Umständen beobachtet, die an sich gar nicht schlafauslösend sind, im Gegenteil von hoher Erregung anderer Art begleitet werden. MAKKINK gibt folgende Beschreibung beim *Säbelschnäbler* (Abb. 6): „One of the most curious occurrences in the conflicts is the assuming of the sleeping attitude (the bill behind one wing). This occurred especially with birds which were thronging sideways about each other (‘‘thronging

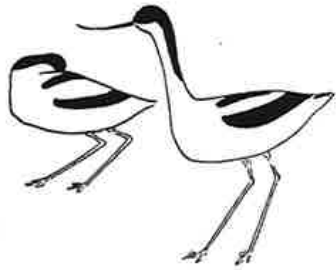


Abb. 6. Übersprungschlafen beim kämpfenden Säbelschnäbler. Nach MAKKINK, 1936

Kopf in die Schulterfedern steckte und so dem unmittelbar vor ihm drohend abwartenden Gegner gegenüber stand. Auch hier wechselte das Schlafen mit heftigem Drohen ab.

D. Sexuelle Bewegungen

Es sind mir einige Fälle vom Auftreten sexueller Handlungen in nicht sexuellen Situationen bekannt. PALMGREN beschreibt (1934) wie ein während des Herbstzuges gekäfigter *Fitislaubvogel* außer den Sprung- und Flatterbewegungen, die man als Anzeichen von „Zugunruhe“ betrachtet, auch dann und wann Balzbewegungen vollführte.

Der *Kormoran* zeigt bei Revier(= Nest-)Kämpfen sowie bei nicht sexuell bedingten Kämpfen verschiedene sexuelle Bewegungen, vor allem das „Rhythmische Flügelklappen“ (Abb. 7) und das „Gurgeln“ (Abb. 8). Beide sind leicht formalisierte Begattungseinleitungsbewegungen (KORTLANDT).

Es scheint weiter, daß beim *Säbelschnäbler* Begattungen vorkommen, die nicht primär sexuell ausgelöst worden sind. MAKKINK erwähnt hierüber: „... it has already been mentioned that copulations often occurred after the birds had been flushed. Further it was striking that they also often took place as a continuation of a battle. So too after an excitement.“ (MAKKINK 1936, Seite 14).

Ein weiterer Fall scheint mir das *explosive Singen* eines vor einem Raubvogel gerade noch in sichere Deckung entkommenen Singvogels zu sein. *Grasmücken* und *Lerchen* sind mir speziell als solche „Übersprungssänger“ bekannt. In Grönland beobachtete ich auch wiederholt, wie ein Polar-

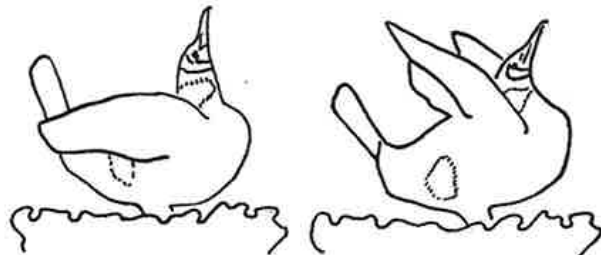


Abb. 7. Zwei Stellungen des „rhythmischen Flügelklappens“ des Kormorans. Nach KORTLANDT, 1938



Abb. 8. Das „Gurgeln“ des Kormorans. Nach KORTLANDT, 1938

sideways“ ist eine nur beim Kampfe und bei einigermaßen gehemmten Vögeln auftretende Bewegungsweise, N. T.) and how unbelievable it may seem, it always happened at or even during the very attack. Moreover, the bird may at the same time squat on its tarso-metatarsi. This behaviour doubtless has nothing to do with ordinary sleeping, and therefore I propose the term „pseudosleeping“ (MAKKINK 1936, S. 21). MAKKINK beobachtete dasselbe Verhalten in derselben Situation bei *Austernfischern*.

Bei kämpfenden *Schneeammern* sah ich einige Male, wie einer den

fuchs von einem kleinen Schwarm in der Nähe brütender *Steinschmätzer* und *Schneeammern* umflatterte, die ihre manchmal in Angriffe übergehenden Rundflüge durch kurzen hastigen Gesang unterbrachen. Weiter sei an das Benehmen unserer einheimischen Säger Eulen gegenüber erinnert. Inwieweit die stark sexuell anmutenden Umgangsformen vieler Affen Übersprungcharakter haben, wage ich auf Grund ungenügenden Beobachtungsmateriales nicht zu entscheiden.

E. Bettelbewegungen

Beide Gatten eines Silbermöwenpaares leiten die Begattung mit Bewegungen ein, die den jugendlichen Bettelbewegungen sehr ähnlich sind (Abb. 9). Sie neigen sich dabei ein wenig vornüber, ziehen den Hals etwas ein und wippen nun ruckweise mit dem Kopf, wobei ein wie „kliu“ klingender Laut hervor- gebracht wird. Diese Bewegung zeigt manchmal das ♀ allein – ; das ♂ beantwortet sie dann mit richtigem Füttern. Vor der Begattung aber stimmt das ♂ mit denselben Bettelbewegungen ein, oder beginnt



sogar oft als erster damit, und es reizen sich dann die Gatten durch ihr gegenseitiges Betteln zur Begattung. Ausführlichere Beschreibungen findet man bei GOETHE (1937) und TINBERGEN (1932).

F. Brüten

Jedem Besucher von Vogelfreistätten ist das Verhalten von beim Brüten gestörten *Austernfischern* bekannt: sie setzen sich einfach irgendwo hin, oft an einer ziemlich weit vom Nest entfernten Stelle, und benehmen sich dabei so genau wie ein brütender Vogel, daß der nicht mit der Art bekannte Beobachter meint, er habe dort sein Nest. Dies Verhalten könnte man nun freilich als Fortsetzung des Brütens an einer sichereren Stelle als das Nest deuten; dann hätte es mit Übersprungbewegungen nichts zu tun und würde eher eine Leerlaufreaktion darstellen. Da jedoch oft beide Vögel eines Paares sich so hinsetzen, und da das „Scheinbrüten“ nur bei Unterbrechung des normalen Brütens durch *Gefahr*¹⁾ auftritt, dürfte es sich um Übersprungbrüten handeln.

Kormorane setzen sich nach KORTLANDT während Nestkämpfen oft ins Nest zum „Scheinbrüten“. Jedoch ist diese Übersprungbewegung unter den genannten Umständen viel seltener als die sexuellen Handlungen.

Der *Säbelschnäbler* setzt sich nach MAKKINK (1936) besonders „in exciting encounters“. Diese Bewegung wird von MAKKINK weiter nicht gedeutet, und KORTLANDT betrachtet sie als Übersprungbrüten. Obwohl auch hier!) die kennzeichnenden Bewegungen des Sträubens der Bauchfedern sowie des

¹⁾ Herausgeberanm. O.K. Einen Pillkopper *Halsbandregenpfeifer*, der sich nicht aufs Nest zurückwagte, weil ich zu nahe daran lag, habe ich einige Meter abseits vom Nest scheinbrütend im Lichtbild festgehalten. Dabei unterlassen sie stets das Nestschulden, Bewegungen, die jedem Platznehmen auf dem wirklichen Nest, gleich ob mit oder ohne Gelege, unweigerlich vorausgehen.

Schaukeln und des Trampelns fehlen, ist die Gleichsetzung meines Erachtens kaum fraglich, da das Fehlen einzelner Komponenten, wie wir später sehen werden, nicht sicher dagegen spricht.

G. Nestbaubewegungen

Bei Gänsen und Schwänen ist das „Halseintauchen“ als Begattungsvorspiel weit verbreitet (HEINROTH 1910). LORENZ hat entdeckt, daß diese Zeremonie bei der Graugans kein „Antrinken“, auch keine Badebewegung (MAKKINK 1931) ist, sondern daß die Tiere dann und wann Pflanzenteile vom Boden des Wassers aufnehmen und sogar mit der typischen Nestbaubewegung „zurücklegen“. Das Halseintauchen ist also bei der Graugans, wie wohl auch bei den anderen Anatiden, eine mehr oder weniger formalisierte Nestbaubewegung, die „im Dienste“ des Begattungsvorspiels steht.

Bei Silbermöwen tritt „Scheinnisten“ vor allem beim sexuellen Kampf auf. Besonders die ♂♂, aber manchmal auch die ♀♀ reagieren auf einen imponierenden gleichgeschlechtigen Gegner oder auf eine in das Revier eindringende Möwe mit Nistscharrbewegungen (TINBERGEN 1936a). Es ist diese Bewegung die häufigste Form des Drohens. Die Bewegungsweise selber ist der vom Paar ausgeführten Nistscharrbewegung

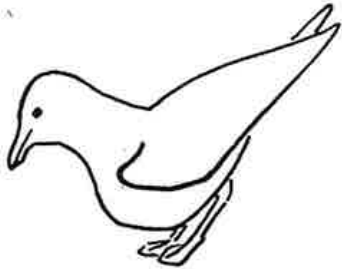


Abb. 10. Das als Drohen wirkende Übersprungnisten der Silbermöwe

(Abb. 10) gleich, wird auch als solche von GOETHE (1937) beschrieben und abgebildet. Doch hat GOETHE übersehen, daß das Nistscharrn auch als Übersprungbewegung auftritt und dann eine überaus häufig auftretende Drohbewegung ist, obwohl er zwei Fälle erwähnt, in denen er es zwar gesehen, aber nicht als Drohen aufgefaßt hat. Er sagt z. B.: „Auch auf die Ruffaufforderung eines Nachbarmännchens wird, wie schon erwähnt, von Paaren mit dem Nisttrieb geantwortet (gemeint ist wohl Nistbewegung; es ist eben Aufgabe dieses Aufsatzes, zu zeigen, daß eine solche Bewegung von einem „fremden“ Trieb aus erregt werden kann, N. T.). Ich beobachtete einmal ein ♂, das beim Anblick eines Paares bei der Nisttriebäußerung auf seinem Spielnest das gleiche allein ausführte“ (S. 30 bis 31). Weiter unten: „Die Reaktion (auf eine plötzlich erscheinende eierraubende Möwe, N. T.) war folgende: alle Tiere stoben erschreckt zum Nest, kuschelten sich neben den brütenden Gatten und beide zeigten erregt und hörbar den Nisttrieb . . .“ (S. 31).

Eine Silbermöwe, die ihren Gatten beim Brüten ablösen will, daran jedoch durch das Sitzenbleiben des Gatten verhindert ist, bringt verschiedene Übersprungbewegungen. Während die normale Ablösungshandlung das Ausstoßen des „Au-Rufes“ (Zärtlichkeitslautes, PORTIÈRE 1928) ist, wie in der Abb. 11 wiedergegeben, zeigt der ablösende Vogel jetzt Übersprungnisten in zwei Weisen: er bringt Nistmaterial



Abb. 11. Ablösung einer brütenden Silbermöwe



Abb. 12. Das Anschleppen von Nistmaterial als Übersprungbewegung bei Blockierung des Brutdranges durch das Sitzenbleiben des Gatten



Abb. 13. Das Auftreten von Nistbewegungen in derselben Situation wie in Abb. 12

(Abb. 12) oder er setzt sich dicht neben dem Gatten zum Muldendrehen (Abb. 13) hin, (TINBERGEN 1936b).

KIRKMAN (1937) gibt eine sehr schöne Beschreibung ähnlicher Beobachtungen bei der Lachmöwe. Wie er zeigt, kommt ein großer Teil der Bautätigkeit nach Brutbeginn nicht durch autochthones Bauen zustande, sondern „a considerable number, if not most, of the additions are made owing to causes quite unrelated to the building of the nest; they are due to a substitute reaction, by which is here meant a reaction substituted for one that is prevented from taking place.“ „The occasion is the return of a bird to its nest. It is feeling broody and is eager to sit on the eggs, but its mate is in occupation and refuses to budge. It tries to get the mate off by wedging itself under its breast, by pushing its foot against the immovable flank, by calling notes, by sitting on the back of the sitter. It is all no use; there is complete obstruction.“

When this happens it is predictable that the frustrated bird, unable to satisfy its brooding urge, will find relief by substituting for incubation some reaction associated with the situation, usually gathering nest material. The following are two instances, and they could be multiplied.“ Eins dieser Beispiele sei hier wiedergegeben: „A returning bird, on being refused the eggs, went in search of nest material; it returned, dropped a weed on the margin of the nest, then tried to push the sitting bird out with its foot. This failing, it stood, beak downwards, uttering the crooning call note used to summon chicks or the hen to food. As this also failed, the bird again went collecting; it returned without anything, again tried the effect of the call note, and again departed. It came and went twice more. The second time it appeared with a single short stalk projecting from the corner of its beak, with a comic resemblance to a toothpick. It found the nest vacated, whereupon it dropped the stalk into it and settled down.“ (S. 78—79).

Bei Blockierung reagiert also die Lachmöwe den Brutdrang, ebenso wie die Silbermöwe, an erster Stelle durch Nestbaubewegungen ab. Wohlgermerkt aber folgt dieser Handlung nicht etwa das Muldendrehen wie bei normaler Ablösung, sondern die Fütterungsbewegung. In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß PORTIÈRE, wie er mir mitteilt, die von GOETHE und mir als Nistbewegungen bzw. Muldendrehen beschriebenen Bewegungen als Bewegungen des Jungenfütterns betrachtet. Obwohl dagegen spricht, daß die Bewegung in Einzelheiten einer Nistscharrbewegung ähnlich ist und der Fütterungs-

bewegung gar nicht ähnelt, wird PORTIELJES Annahme dadurch gestützt, daß er manchmal sah, wie der Vogel tatsächlich Futter bis in den Mund hinaufwürgte. Weil ich das nie wahrgenommen habe, muß ich annehmen, daß PORTIELJES Beobachtungen einen selten auftretenden (allerdings mir noch unerklärbaren) Sonderfall betreffen. Der Tatbestand bei der Lachmöwe macht es aber wahrscheinlich, daß auch bei der Silbermöwe dem Muldendrehen eine Komponente der Fütterungsbewegung beigemischt ist. Obwohl dies also noch genau untersucht werden muß, sei doch betont, daß die von GOETHE und mir als Nisten oder Muldendrehen bezeichnete Bewegung sicher an erster Stelle eine solche ist; unsicher bleibt nur, inwieweit ihr eine andere Komponente beigemischt ist.

Beim *Höckerschwan*-♂ kann nach PORTIELJE (1936) der Angriffstrieb ebenfalls zum Auftreten von Nistbewegungen Anlaß geben. Das von ihm beobachtete bigame *Cygnus olor*-♂ wagte es nicht, ein ihm überlegenes *C. bewickii*-♀, das sich in der Nähe eines seiner zwei Nester befand, tatsächlich anzugreifen, sondern stellte sich in Imponierstellung, „Aufrafftrieb äußernd“ neben ihm auf. „Hier dürfte also ein emotionelles Abreagieren in Frage kommen, denn symbolische Nisttriebäußerungen bzw. „Scheinnisten“ lagen hier doch wohl nicht vor.“ (S. 154).

Die angeführten Tatsachen ließen sich noch beliebig vermehren; sie mögen aber genügen, um das allgemeine Vorkommen von Übersprungbewegungen sowie ihre Formenmannigfaltigkeit zu belegen. Wie sie weiter zeigen, ist die Übersprungbewegung oft unvollständig, ihre Form mutet oft eigentümlich „formalisiert“, „ritualisiert“ an und das Tier erreicht mit ihr nicht das, was die Bewegung im Normalfall bewirkt.

Schließlich ist es klar, daß die anfänglich gegebene Erklärung, welche die Übersprungbewegung als Folge gegenseitiger Hemmung zweier antagonistischen Triebe auffaßt, mindestens nicht für alle Fälle zutrifft.

Obwohl unsere Tatsachenkenntnisse noch quantitativ wie qualitativ überaus dürftig sind, genügen sie also jedenfalls zur Erkenntnis, daß nicht alle Fälle in der gleichen einfachen Weise erklärt werden können. Eine jetzt zu versuchende weitere Analyse wird zu zeigen haben, inwieweit die für die einzelnen Fälle zu gebenden Erklärungen auf eine gleiche Grunderscheinung zurückgeführt werden können.

III. Versuch zur Kausalanalyse der Übersprungbewegung

A. Die Auslösung

Wie gesagt, ist das Auftreten von Übersprungbewegungen nicht immer von einem Konflikt zweier Triebe abhängig. Und doch glaubt man bei Betrachtung der Bedingungen, die dem Auftreten der oben behandelten Übersprungbewegungen zugrunde liegen, eine gewisse Gesetzmäßigkeit zu verspüren, und zwar lassen sich diese Bedingungen den folgenden vier verschiedenen Titeln unterordnen.

1. Der Konflikt zwischen zwei antagonistischen Trieben

Es ist vielen Beobachtern aufgefallen, daß Vögel oder auch andere Tiere oft gar nicht richtig kämpfen; vielmehr bleibt es nur beim Drohen (manchmal auch, vielleicht nicht mit Recht, Imponieren genannt). Und zwar tritt das Drohen immer dann auf, wenn der Angriffsdrang vom Flucht drang gehemmt erscheint, eine Folgerung, die aus folgenden Überlegungen hervorgeht.

In seiner schönsten Form sehen wir das Drohen mittels Übersprungbewegungen bei reviergebundenen Tieren und besonders bei Begegnungen an der Grenze des Reviers.

Nun haben ja viele Beobachtungen gelehrt, daß der Angriffsdrang eines Revierbesitzers gerade an der Grenze dem Flucht drang Platz macht; die Situation „gleichgeschlechtiger Artgenosse im Revier“ reizt maximal zum Angriff; die Situation „gleichgeschlechtiger Artgenosse in seinem eigenen Revier“ reizt zur Flucht. Sehr klar ist dies von WUNDER (1930) am dreistachligen Stichling gezeigt worden; den Vogelkennern sind diese Verhältnisse seit dem Erscheinen von HOWARDS „Territory in Bird Life“ (1920) bei vielen Arten bekannt. Wir sind also zu dem Schluß berechtigt, daß bei einer Begegnung zweier Revierbesitzer an der Grenze ihrer Reviere in beiden Angriffs- und Flucht drang zu gleicher Zeit aktiviert werden. Diese beiderlei Bewegungen sind aber untereinander völlig unvereinbar und können unmöglich zu gleicher Zeit ablaufen. Vielmehr kann dreierlei geschehen:

Erstens: Die beiden Handlungsweisen werden zwar gleichzeitig, aber beide in sehr unvollkommener Form gezeigt; sie kommen nicht über die Stufe von Intentionsbewegungen hinaus. Sehr schön ist solches gemischte Verhalten bei Hunden zu beobachten. Ein Hund, der von einem ihm bekannten überlegenen Hund bedroht wird, duckt sich vor ihm unter angriffslustigem Klaffen und zeigt also Ansätze von Angriff sowie von Flucht.

Eine zweite Möglichkeit ist, daß die beiden Handlungsweisen nacheinander auftreten, indem das eine Tier sich über eine kurze Strecke zurückzieht oder flieht, das andere dagegen vordringt, worauf sie die Rollen tauschen und das ganze Doppelspiel sich oftmals wiederholt. Wir sehen dann in schneller Folge:

Tier A: Flucht → Angriff → Flucht → Angriff → Flucht usw.
Tier B: Angriff → Flucht → Angriff → Flucht → Angriff usw.

Bei der *Schneeammer* habe ich solche „Pendelflüge“ wiederholt beobachtet (TINBERGEN 1939 b). PICKWELL (1931) beschreibt sie von der *amerikanischen Alpenlerche*. Beim *Stichling* kann man, wenn zwei ♂♂ als Nachbarn in einem Behälter nisten, das Hin- und Herschwimmen beliebig oft sehen.

Die dritte Möglichkeit besteht darin, daß beide Triebe sich vollständig und zu gleicher Zeit auszuleben versuchen. Das ist aber physisch unmöglich und das Ergebnis ist eine Übersprungbewegung, denn das Tier kann auch nicht ruhig bleiben, wenn seine Triebe von äußeren Reizen aktiviert werden. McDUGALLS Aussage: „The animal in which any instinctive impulse is excited does not suspend action“ trifft hier genau den Nagel auf den Kopf. Das Auffallendste ist eben, daß das Tier nicht einfach nichts tut, sondern irgend etwas „sich ausleben“ muß.

Obwohl also die oben gegebene Erklärung Vieles für sich zu haben scheint, habe ich doch ihre Richtigkeit beim Stichling experimentell zu prüfen versucht. Falls sie nämlich zuträfe, so sollte es gelingen, ein Tier in Angriffsstimmung durch Erregung des Fluchttriebes zum Drohen (= Übersprungfressen) zu bringen, vorausgesetzt, daß Angriffs- und Flucht drang sich auf denselben Gegenstand beziehen.

Ein Stichlings-♂ greift nun die Nachbildung eines Männchens im vollen Prachtkleide immer an, wenn man sie unter gewissen Vorsichtsmaßnahmen in das Revier bringt. Läßt man nun die Attrappe zurückkämpfen, indem man das ♂ fortwährend mit ihr anstößt, so hat das anfänglich nur stärkere Reizung des Kampftriebes zur Folge, bald aber Reizung des Fluchttriebes. Das ♂ benimmt sich dann, als wäre es von einem Eindringling besiegt worden, und verkriecht sich irgendwo zwischen den Pflanzen. Hält man die Attrappe nun ruhig, so kommt das ♂ allmählich wieder zum Vorschein



Abb. 14. Der beistehend geschilderte Versuch.
Das drohende ♂ (links) fixiert das Modell.

aufzutreten, zutreffen: Das Picken der Schneeammer, der Alpenlerche, der Feldlerche, des Haushahns, des Säbelschnäblers, der Kohl- und Blaumeise, das Schnappen des Stichlings; die Körperpflegebewegungen des Stares, des Kranichs, der Schneeammer; das Nistscharren der Silbermöwe, das Brüten des Austernfischers, das „Zurücklegen“ des Höckerschwanes.

Obwohl es sich in den genannten Fällen immer um einen Konflikt zwischen Angriffs- und Fluchttrieb zu handeln scheint, möchte ich doch annehmen, daß Übersprungbewegungen bei jedem Konflikt zwischen zwei antagonistischen Trieben auftreten können; denn das kann man auch an sich selbst erleben. Manche Bewegungen eines „nervösen“ Menschen dürften in derselben Weise zu erklären sein. Hier spielt sich zwar der Widerstreit zwischen Fluchttrieb und irgendeinem anderen Trieb in einem höheren Plan ab; es bleibt aber im Grunde ein Widerstreit zwischen zwei Trieben. Die schon besprochenen Übersprungbewegungen unzeitgemäßer Körperpflege z. B. (er kratzt sich hinter dem Ohr, sie greift unablässig an den Haarknoten usw.) tritt besonders dann auf, wenn man sich in „Verlegenheit“ befindet, so wenn man gerne weggehen möchte, daran aber durch äußere (oder öfter durch innere) Faktoren verhindert ist. Hierher gehören auch Übersprungbewegungen wie das rastlose Hin- und Herlaufen des Vortragenden, das Spielen mit dem Taschentuch, mit Schlüsseln usw., wenn man besonders gerne etwas recht Wesentliches sagen möchte, darin aber von dem Verlangen, es erst nach gehörigem Nachdenken scharf zu formulieren, gehemmt wird. Bei manchen Vortragenden bleibt allerdings zeitlebens ein Fluchttrieb mit im Spiel.

Die hier besprochene Erklärung hat gewiß auch EDM. SELWIS vor Augen gestanden, als er anlässlich der Tanzbewegungen eines Steinschmätzer-♂ beim Frühjahrskampfe schrieb: „... is it so unlikely that rival birds, wishing to fight yet half afraid to, and being thus in a state of great nervous tension, should fall into certain violent or frenzied movements, into little paroxysms of fury, as when a man is popularly said to 'dance with rage?'“ (1901, S. 76).

und greift auf einmal wieder an. Jetzt aber wechselt es mit Kämpfen und Drohen ab. Die Abb. 14 ist während eines solchen Versuches aufgenommen worden.

In einer maximal den Kampftrieb aktivierenden Situation („rotes ♂ im Revier“) hat also das Reizen des Fluchttriebes das Auftreten einer Übersprungbewegung zur Folge, und zwar des auch sonst als Drohen wirkenden Übersprungfressens.

Diese Erklärung dürfte für alle genannten Fälle, in denen Übersprungbewegungen während des Drohens

2. Reizung einer „erschöpften Reaktion“

Wie bekannt, gibt es eine Ermüdungserscheinung, die weder auf Ermüdung des Rezeptors noch auch der Muskeln zurückzuführen ist, sondern speziell die dem „Schema“ zugrunde liegende nervöse Verbindung betrifft und reaktionsspezifisch ist. Merkwürdigerweise gibt es nun Beobachtungen, die darauf hinzuweisen scheinen, daß bei optimaler Reizung einer solchen ermüdeten Reaktion eine Übersprungbewegung auftreten kann.

Eine brütende Graugans reagiert wie so viele bodenbrütende Vögel, auf die Situation „Ei außerhalb des Nestes“ mit „Eirollbewegungen“, mittels welcher sie das Ei ins Nest zurückbefördert. Die Eirollreaktion ermüdet sehr schnell¹⁾. Bei andauernder Reizung durch ein außenliegendes Ei streckt die Gans zwar den Hals in die Richtung des Eies, zeigt also das einleitende zielstrebige Appetenzverhalten, rollt das Ei dann aber nicht ein. In dieser Situation ist beobachtet worden, daß die Gans statt das Ei zu rollen, plötzlich einen Halm aufnimmt und mit der angeborenen Nistbewegung „zurücklegt“ (LORENZ und TINBERGEN 1938). Wir faßten diese Bewegung damals als Übersprungbewegung auf. Dieser Deutung widersprach KORTLANDT. Seiner Meinung besteht zwischen dem Verhalten der Graugans und einer Übersprungbewegung „jedoch ein kardinaler Unterschied: die Gans wird nämlich weder durch Umweltfaktoren noch durch einen antagonistischen Impuls gehemmt, das Ei hinein zu rollen, während das Kriterium der Übersprunghandlung gerade ist, daß die ganz normal zum Aufwallen kommende Triebabhebung durch besondere Umstände inhibiert ist und der Drang dadurch irgendwo anders einen Ausweg sucht“.

Während auch ich jetzt die Richtigkeit der damals von uns gegebenen Deutung bezweifle, glaube ich doch nicht, daß wir ohne weiteres mit KORTLANDT sagen können, es sei keine Hemmung vorhanden. Im Gegenteil, es scheint mir jetzt vielmehr, daß vielleicht doch dieselbe Hemmung, die aus der von der Gans einem übergroßen Ei gegenüber gebrachten Demutgebärde hervorging, auch das Einrollen des normalen Eies verhindert hat. Wie dem auch sei, unsere erste Deutung befriedigt mich jetzt auch nicht mehr, und solange dieser Fall so isoliert dasteht, läßt sich schwierig etwas über die Verursachung aussagen.

Es sei übrigens betont, daß ich nicht die Hemmung als Bedingung für das Auftreten von Übersprungbewegungen voraussetzen möchte, wie dies KORTLANDT tut. Ich möchte vielmehr die Übersprungbewegung als eine von allochthonem Drange verursachte Bewegung bezeichnen; die ursächlichen Bedingungen des Überspringens aufzudecken, ist eben Aufgabe meiner Analyse.

Auf den ersten Blick scheint die folgende Beobachtung auf ähnliche Zusammenhänge zu weisen, wie wir sie damals bei der Graugans vermuteten, weshalb wir sie dort auch zum Vergleich herangezogen haben. Eine nestverteidigende Grasmücke zeigt die Reaktion des „Sichlahmstellens“, dessen Aufgabe es ist, einen Räuber, der auf diese Bewegungen reagiert, vom Nest wegzulocken. Die Reaktion erschöpft sich stets sehr rasch und kann dann von einem mehr oder weniger ritualisierten Gefiederputzen gefolgt werden.

Bei genauerer Betrachtung scheint mir nun schwer vorstellbar, daß die Reizung der erschöpften Reaktion des Sichlahmstellens als solche die Übersprungbewegung auslöst. Eher glaube ich, daß die Situation zu einer Reizung zweier antagonistischer Triebe Anlaß gibt, dieser Fall also dem des bei Stö-

¹⁾ Herausgeberanm. O. K.: Das gilt nicht allgemein. Ein Halsbandregenpfeiferpaar rollte zu seinen eigenen 2 Eiern 10 Attrappeneier ins Nest, und mehrfach sah ich besonders ♀♀ um so wahlloser zugreifen, je mehr Gelegenheit ich ihnen bot.

rungen am Nest „scheinfressenden“ Säbelschnäblers und ähnlichen Fällen sehr ähnlich oder besser davon nicht zu unterscheiden ist. Die Situation löst anfänglich „Sichlahmstellen“ aus, und nachdem diese Reaktion erschöpft ist, bleibt als nächste Möglichkeit des Abreagierens die Übersprungbewegung des Gefiederputzens übrig. Eine Art, die das Verhaltenselement des Sichlahmstellens überhaupt nicht hat, ist in der Situation „Feind beim Nest“ sowieso zum Vollführen von Übersprungbewegungen gezwungen.

Tatsächlich spricht sehr vieles dafür, das Sichlahmstellen auch als spezialisierte Übersprungbewegung zu betrachten. Die Schwierigkeit, anzugeben, welchem Funktionskreis diese Reaktion „entnommen“ ist, besteht nicht nur in diesem Fall, und ich werde darauf noch zu sprechen kommen.

3. Zu plötzliches Erreichen des Zweckes

KORTLANDT hat beim Kormoran beobachtet, daß ein angreifendes Tier Übersprungbewegungen, und zwar sexuelle Bewegungen, ausführt, sobald der Gegner Reißaus nimmt. Er erklärt das Auftreten von Übersprungbewegungen in diesem Fall dadurch, daß „das Streben das Triebziel so schnell erreicht, daß nach der Befriedigung noch Energie übrigbleibt, die das Tier loswerden muß“.

Ein ähnlicher Fall ist das Abreagieren des Fluchtdranges, wenn nach leichter Beunruhigung keine weitere fluchtauslösende Reizung erfolgt. Ein Kormoran zeigt dann Sichschütteln und Baden, und reagiert hiermit auch wirklich den Flucht drang ab. KORTLANDT sagt hierüber: „Hat das Tier einmal eine dieser Bewegungen gemacht (gemeint sind die Übersprungbewegungen, N. T.), so ist der Schrecken überwunden, wie aus der Ausdrucksbewegung und aus folgendem hervorgeht. Wenn ich versuchte, Kormorane hinter einer Deckung zu beschleichen, so erschranken sie manchmal durch das Brechen eines Zweiges; dann wartete ich einige Augenblicke, bis ich hörte, wie sie die Federn schüttelten, womit der Schrecken verschwunden war und ich ruhig weiter schleichen konnte“¹⁾.

Ich schließe mich der von KORTLANDT gegebenen Erklärung in der Hauptsache an. Nur möchte ich dahingestellt sein lassen, ob das Erreichen des Triebzieles „zu schnell“ stattfindet, ich glaube mehr, das Plötzliche spiele eine Rolle. Jeder Tier- und Selbstbeobachter weiß, wie stark die Nachwirkung des Kampfdranges und des Flucht dranges sein kann. Eine objektiv festgestellte Tatsache möchte ich hier anführen. Die Kampfbereitschaft eines revierbehauptenden Stichlings-♂ steigt im Vergleich mit der Balzbereitschaft und der zur Nahrungssuche, wenn es sein Revier verteidigt. Nach einem wilden Kampf kann man es mit einer Attrappe fast nicht mehr zum Balzen bringen: dieselben Attrappen, die es gewöhnlich zum Neste führt, greift es jetzt wütend an. Die Nachwirkung des Angriffsdranges verschwindet im Laufe einiger Minuten. Diese erhöhte Bereitschaft ist ein Zeichen dafür, daß die gesamten inneren das Kämpfen erregenden Faktoren

¹⁾ LORENZ macht mich hier darauf aufmerksam, daß es in diesem Falle sehr schwer zu beurteilen ist, ob primär die Federn geschüttelt wurden oder ob vielleicht primär der Schrecken verschwunden war. Im letzteren Falle hätten wir es vielmehr mit einem „Kontrast“ (analog dem spinalen Kontrast der Nervenphysiologen) zu tun. Die Fluchtstimmung, die immer in Flachlegen der Federn (Vorbereitung zum Fliegen) resultiert, stellt das Federnaufstellen unter Hemmung. Bei Wegfall dieser Hemmung durch Abklingen der Fluchtstimmung äußert die inzwischen zustande gekommene Stauung des Federnaufrichtens sich in verstärktem Federsträuben und, bei größerer Intensität, im Sichschütteln. Diese alternative Erklärung hat viel Bestechendes; angesichts der von KORTLANDT mitgeteilten Tatsache aber, daß in derselben Situation auch Badebewegungen auftreten, glaube ich vorläufig, daß die Auffassung als Übersprungbewegung die richtigere ist.

nicht sofort zur ursprünglichen Intensitätsebene zurtücksinken, sondern erst allmählich nachlassen.

Ein Überschuß an „nervöser Energie“ scheint also auch hier Bedingung für das Auftreten von Übersprungbewegungen zu sein. Das Tier kann bei adäquater Reizung autochthon abreagieren; wenn aber diese Reizung eben fehlt, kann der aktivierte Drang sich nur durch eine Übersprungbewegung aufbrauchen.

Es scheint mir, daß diese Erklärung auch für das Auftreten vieler anderer Bewegungen zutrifft. Erstens dürften die sogenannten Begattungsnachspiele in dieser Weise zu erklären sein. Manchmal besteht ein Begattungsnachspiel auch aus Bewegungen des täglichen Lebens; so baden Gänse und Schwäne sich ausgiebig, viele Tiere putzen sich usw. In diesen Fällen aber und eigentlich überall, wo das Nachspiel Bewegungen der Körperpflege enthält, könnte man glauben, sie seien autochthon erregt worden, weil nach der Paarung oft die Hautbedeckung in Unordnung geraten ist. Es gibt aber auch andere Begattungsnachspiele. Das ♀ des Wassertreters *Phalaropus lobatus* z. B., das in Balz und Begattung die Initiative nimmt und ja auch das Prachtkleid trägt, greift das ♂ nach der Begattung oft an und vertreibt es (TINBERGEN 1935).

Bei vielen Begattungsnachspielen ist es auch schwer auszumachen, von welchen Triebhandlungen sie abgeleitet sein könnten. So schwimmen die Stockerpel bekanntlich im Halb- oder im Ganzkreis um das ♀ herum, wobei sie den Kopf und den gestreckten Hals flach auf das Wasser legen und dann und wann übertriebene Nickbewegungen machen. LORENZ hält, nach längerem Studium, diese beim ersten Blick so sinnlose Bewegung für ritualisiertes Vorwärtsschwimmen.

Beide Gatten eines Säbelschnäblerpaares rennen nach der Begattung eine kurze Strecke nebeneinander mit eigentümlich nach unten gebogenem Hals, und gehen dann erst zur Nahrungssuche auseinander (MAKKINK 1936).

Die Frage aber, ob alle Begattungsnachspiele als Übersprungbewegungen entstanden sind, ist von unserer Schlußfolgerung unabhängig, daß auch nach der Begattung die Erregung noch anhält und oft in nicht-sexuellen Bewegungen abreagiert.

Oft auch treten bestimmte Bewegungen kurz nach der Begattung häufiger als sonst auf, ohne daß man sie je als Begattungsnachspiel bezeichnen würde. Der Wassertreter z. B. zeigt besonders häufig nach der Begattung das Nistscharren. Daß diese Beziehung sehr innig sein muß, geht z. B. daraus hervor, daß ich in meiner Arbeit über *Phalaropus* schrieb „Especially after coition the female would go on land and begin to turn and scrape“ (1935, S. 10), ohne daß ich mir des Zusammenhangs mit dem Problem der Übersprungbewegung auch nur im geringsten bewußt war und bloß aus der Überlegung, daß etwas so Auffälliges doch nicht verschwiegen werden konnte! Ähnliche Beobachtungen von Übersprungbewegungen, die zwar kurz nach der Begattung auftreten, jedoch nicht als Begattungsnachspiele bezeichnet werden, gibt es mehrere. Daß man hier nicht von Begattungsnachspielen redet, ist wohl erstens dem Umstand zuzuschreiben, daß sie nicht ritualisiert, nicht so eindringlich „sinnlos“ („Spiel“) sind, und zweitens der Tatsache, daß sie oft unbemerkt in autochthon getriebene Handlungen übergehen.

Dasselbe tritt nicht nur nach der Begattung, sondern auch nach Kämpfen auf: VENABLES beschreibt z. B. beim Kleiber, daß in einer Periode (März), in der die Tiere nur noch ausnahmsweise bauen, „after driving away the Blue Tits, the female carried another piece of dead wood into the hole . . .“ (1938, S. 27). Er sagt darüber weiter: „This definite start of building after success-

ful territorial aggression may be akin to the similar incident described by ELIOT HOWARD of the Yellow Bunting . . . and VENABLES and LACK record a Great Crested Grebe . . . which frequently added reeds to its nest after a territory fight with Coots . . .

Beim dreistachligen Stichling haben verschiedene Nestbauhandlungen eine ähnliche Verbindung mit dem Kämpfen.

Das Gemeinsame aller dieser Erscheinungen scheint mir der Umstand zu sein, daß eine triebmäßige Betätigung, die unter Einfluß innerer und äußerer Faktoren steht, bei Erreichen des objektiven Zweckes, d. h. bei Aufhören der äußeren Reizung, durch Nachwirkungen der inneren Faktoren in eine Bewegung eines anderen Triebes fortgesetzt wird. Die letzte Bewegung kann eine richtige Übersprungbewegung sein, oder sie kann als solche ihren Ursprung nehmen und allmählich durch erneute Reizung autochthon aktiviert werden.

Wie bei beinahe allen behandelten Erscheinungen sind auch hier weitere Schlüsse erst nach genügend zahlreichen und genauen vergleichenden Beobachtungen möglich.

4. Ausbleiben der notwendigen äußeren Reizung

Die Pickbewegungen des Schneeammermännchens nach einem Balzflug (S. 4) oder bei der Balz vor einem eben angekommenen ♀, sowie so viele Balzbewegungen überhaupt, sind schwerlich in einer der drei behandelten Weisen zu erklären. Wir wissen ja, daß solche Bewegungen oft ausbleiben, wenn der Partner nur durch Signalbewegungen die nächste Stufe des Verhaltens auslöst: falls das Schneeammer-♀, statt zu fliehen, die Begattungsstellung annimmt, begattet das ♂ es oft. Seine Begattungsbewegungen waren also nicht erschöpft.

Nicht immer ist das Fehlen des Signalverhaltens des Gatten Ursache des Abbrechens des Verhaltens; manchmal bricht das Verhalten auch trotz optimaler äußerer Reizung ab; wir schließen daraus, daß in solchen Fällen der innere Drang unteroptimal sein muß. Ob auch in solchen Fällen Übersprungbewegungen auftreten können, ist mir nicht bekannt; vorläufig interessiert uns also nur das Auftreten von Übersprungbewegungen in Fällen optimaler innerer bei ungenügender äußerer Reizung.

Wie hier also von Erschöpfung der Reaktion nicht die Rede ist, so besteht auch die Situation „plötzliches Erreichen des Zweckes“ in diesen Fällen nicht.

Dagegen könnte das Verhalten durch einen Widerstreit antagonistischer Triebe hervorgerufen worden sein. Es könnte z. B. der Fluchttrieb immer dann aufwallen, wenn der Partner nicht die in der Situation notwendige Signalhandlung hervorbringt. Es läßt sich für diese Auffassung sicher vieles sagen, denn bei vielen Vögeln z. B. ist die zur Paarung erforderliche körperliche Berührung unter nichtsexuellen Bedingungen fluchterregend.

Man findet diese Auffassung auch hier und da im Schrifttum. KORTLANDT erklärt die Putzbewegungen, die beim Säbelschnäbler, nach MAKINK die Begattung einleiten, aus einem Widerstreit zwischen Begattungsdrang und Furcht vor Berührung. Er sagt, auf MAKINKS Arbeit fußend: „Der Säbelschnäbler hat einen sehr empfindlichen Schnabel und schon diesen möglichst bei Begegnungen mit Artgenossen, wie sich beim Kämpfen zeigte. Es würde sehr begreiflich sein, daß der Säbelschnäbler dadurch auch vor einer Kopulation mehr Furcht haben würde als kräftiger gebaute Vögel. Aus MAKINKS Veröffentlichungen und mündlichen Erläuterungen geht nun hervor, daß einer Kopulation stets Bade- und Putzbewegungen (Picken ins Gefieder) vorangehen. . . . Dieses Verhalten ist meiner Meinung nach dadurch erklärbar, daß

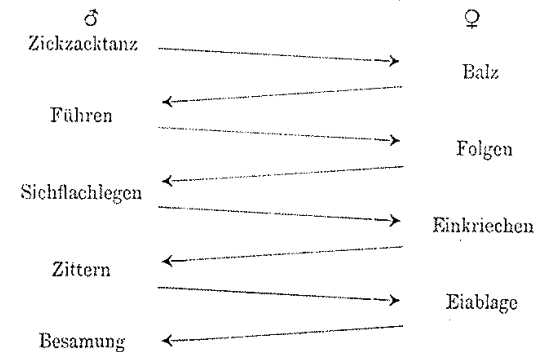
man annimmt, daß das Tier seine Furcht vor Berührung über die Komfortriebsdisposition abreagieren muß, bevor es zu der Paarung überzugehen wagt.“

Meines Erachtens dürfte es aber zu gezwungen sein, einem paarungslustigen ♂ einen Fluchttrieb zuzuschreiben, der dem Paarungsdrang die Waage halten soll. Vielmehr muß etwas anderes als Fluchttrieb ihm am Ablaufenlassen seiner Paarungshandlungen verhindern. Meiner Meinung nach kommen die vielen als Balzkomponenten erscheinenden Übersprungbewegungen dadurch zustande, daß ein innerer Drang zu einer Handlungsphase infolge des Ausbleibens der notwendigen äußeren Reizsituation sich nicht Luft machen kann und nun als Übersprungbewegung überläuft.

Dieser innere Drang besteht während der ganzen Fortpflanzungsperiode, kommt aber relativ selten als „Leerlaufreaktion“ zum Durchbruch, weil die adäquate Reizung meistens schon auftritt, bevor die innere Stauung ein objektloses Abreagieren verursacht. Wo, wie bei vielen Vögeln und Fischen, der Paarung eine lange vorbereitende Handlungskette vorausgegangen ist, steigt der immer mitwirkende innere Drang durch das Ablaufen der ersten Komponenten dieser Handlungskette. Wird die ganze Kette vollständig durchlaufen, so bringt das letzte Glied, die Paarung, statt weiterer Zunahme des Dranges vielmehr Entspannung, wenn auch nicht immer volle, so daß noch Paarungsnachspiele nachfolgen können. Bricht die Handlung aber irgendwo durch das Fehlen der adäquaten Reizsituation ab, so muß der Drang in anderer Weise abreagieren.

Die Zunahme des Dranges läßt sich in solchen Fällen objektiv beweisen, wie ich an einem Beispiel zeigen möchte.

Beim dreistachligen Stichling setzt das paarungsbereite ♂ durch seine erste Reaktion auf ein vorbeischwimmendes ♀, den Zickzacktanztanz, die Kette der Paarungshandlungen in Gang. Dieser Zickzacktanztanz löst beim legerreifen ♀ die Balz aus. Diese Balzbewegung reizt wieder das ♂ zum nächsten Glied seiner Handlungskette, dem zum-Neste-führen, und so fort, wie das nach den Arbeiten von LEINER (1929, 1930), WUNDER (1930), TER PELKWIJK und TINBERGEN (1937) aufgestellte Schema es zeigt:



Die Pfeile bedeuten, daß die Auslösung der folgenden Reaktion durch wesentliche Mithilfe der vorhergehenden experimentell gesichert ist, wie es eine spätere ausführliche Veröffentlichung im einzelnen belegen wird.

Das Schema bedeutet jedoch nicht, daß z. B. das Zittern des ♂ nur vom Einkriechen des ♀ beeinflusst wird, sondern auch die vorangegangenen Handlungen tragen zur Erhöhung der Bereitschaft zum Zittern bei. Dies geht aus folgendem Versuch hervor: wenn man ein totes ♀ ins Nest legt,

löst der Anblick beim ♂ oft Zittern aus. Gibt man statt eines toten ♀ ein noch weniger vollwertiges Modell, so löst ein solches manchmal kein Zittern, sondern nur Beißen aus. Man kann nun in dieser Situation durch Darbieten eines optimalen ♀-Modells beim ♂ die Zickzackbewegungen und das Führen auslösen. Unter Umständen kommt es dann (bei Anwesenheit beider Modelle) auch zum Zittern, obwohl das zweite Modell dem ♂ nicht gefolgt ist, also nicht die dem Zittern unmittelbar zugeordnete Reizsituation geliefert hat. Das ♂ zittert dann also unter Einfluß der Anwesenheit beider Modelle, aber in Berührung mit dem ersten Modell. Zittern im leeren Nest kommt nie vor.

Nehmen wir jetzt das zweite Modell weg, so bleibt beim ♂ der Drang zum Zittern größer als vor dem Einbringen des Modells, denn während es vorher das erste Modell nur biß, zittert es jetzt dann und wann. Diese erhöhte Bereitschaft bleibt während einiger Minuten bestehen.

Das für uns hier wesentliche in diesem Versuch ist: Das Ablaufen der ersten Glieder einer Balzhandlungskette hat eine erhöhte Bereitschaft für das nächste Glied zur Folge, was sich in einer Erniedrigung des Schwellwertes für dessen äußere Auslösung offenbart. Es sei vielleicht zum Überfluß noch besonders betont, daß es sich hier nicht um die erregende Wirkung der Reizsituation des betreffenden Gliedes selber (also der Situation „♀ im Nest“) handelt, sondern um die Wirkung vorangegangener Prozesse (des „Führens“). Es muß demnach ein besonders starker Drang im Tiere gerade dann bestehen, wenn seine Balzhandlungskette vorzeitig infolge des Fehlens einer erforderlichen Reizsituation abbricht.

Wenn also 1. eine Übersprungbewegung bei der Balz oder bei der Begattungseinleitung besonders dann auftritt, wenn das Tier auf eine noch ausgebliebene Signalhandlung des Partners „wartet“, 2. gerade dann ein stark erhöhter innerer Drang zur Vollführung seiner nächsten Bewegung besteht, so schließen wir, daß in solchen Fällen dieser innere Drang mit einer Übersprungbewegung abreagiert.

Dieses Prinzip muß sich aber nicht immer nur in der einfachsten Form verwirklichen. Weitere Verwickelungen kommen hauptsächlich dadurch zustande, daß diese Übersprungbewegungen verschiedene, gewissermaßen sekundäre Funktionen haben können. Näheres darüber ist in Abschnitt IV ausgeführt.

Wie diese vergleichenden Betrachtungen lehren, können Übersprungbewegungen in drei verschiedenen Situationen ausgelöst werden: bei Hemmung einer ganz bestimmten, von der Situation ausgelösten Bewegung durch gleichzeitige Erregung einer anderen, mit ihr unvereinbaren Bewegung; bei Nachwirken eines Dranges nach Erreichen des Zweckes, und bei Ausbleiben der für das Weiterlaufen einer Handlungskette notwendigen äußeren Reizsituation. In diesen sämtlichen Situationen wirken, wie sich objektiv feststellen ließ, innere Faktoren („Drang“), welche sich in einer Bereitschaft zu ganz bestimmten Bewegungen äußern. In sämtlichen Fällen waren diese Bewegungen jedoch infolge von Hemmung oder von ungenügender Unterstützung durch notwendige Außenreize unmöglich. Bei sämtlichen beobachteten Übersprungbewegungen läßt sich also das Bestehen eines Dranges nachweisen, der bei Unmöglichkeit des normalen Abreagierens durch Überspringen auf ein „Nebengeleise“ abläuft.

B. Die Form der Übersprungbewegung

Die Betrachtung der Form wirft verschiedene Fragen auf. Erstens will man wissen, weshalb in bestimmten Situationen immer ganz bestimmte

Bewegungen als Übersprünge auftreten. Weshalb pickt die drohende Schneeammer gerade; weshalb soll sich der Branderpel vor der Begattung ausgerechnet untern Flügel putzen usw.? Denn diese Bewegungen sind, wie wohl nicht nochmals betont zu werden braucht, so art- und situationspezifisch, daß hier strenge Gesetzmäßigkeiten vorliegen müssen.

Weiter aber fällt bei jeder Übersprungbewegung eine gewisse „Nervosität“ des Tieres auf, die bei derselben Handlung fehlt, wenn sie autochthon ausgelöst wird. Die Bewegung ist außerdem sehr oft unvollständig und zeigt auch andere Abweichungen von der autochthon verursachten Handlung, die dem Beobachter zwar schon bei oberflächlicher Wahrnehmung den Eindruck geben, mit etwas Fremdartigem zu tun zu haben, dessen wahre Natur er aber erst bei genauerer analytischer Betrachtung erfäßt.

Obwohl ich zur Lösung dieser Frage nur wenig Endgültiges beitragen kann, sei hier doch kurz auf sie eingegangen, weil das wenigstens zu einer klareren Fragestellung führen kann.

1. Die beschränkte Möglichkeit des Abreagierens im allgemeinen

Trotz des Tatsachenmangels ist es doch schon jetzt auffällig, wie wenig formverschieden die Übersprungbewegungen sind. Es ist, als ob jede Art nur über sehr wenige Möglichkeiten des Abreagierens verfügt, so daß deshalb ein überfließender Drang immer mit Freß-, Putz-, Nist- oder noch wenigen anderen Bewegungen abreagieren muß. Tatsächlich finden wir schon bei oberflächlicher vergleichender Betrachtung einige Gesetzmäßigkeiten, die uns diese starke Beschränkung einigermaßen verständlich machen können.

Erstens handelt es sich immer um im Alltagsleben der Art sehr oft vollführte Bewegungen, und zwar haben wir es (meistens) mit *angeborenen* Bewegungen zu tun. Wir brauchen ja nicht daran zu zweifeln, daß die Freßbewegungen eines Stichlings, die Putz- und Badebewegungen einer Gans, das Einnehmen der Schlafstellung beim Säbelschnäbler usw. angeborene Bewegungen sind. Bei den beiden erstgenannten Arten ist dies außerdem durch isolierte Aufzucht bewiesen worden (Graugans: LORENZ, Stichling: TINBERGEN). Es ist denn auch bestimmt nicht richtig, jedenfalls nicht eindeutig ausgedrückt, wenn HUXLEY die Übersprungputzbewegungen des Haubentauchers als „habit-preening“ bezeichnet. Die Bewegung tritt unabhängig von Gewohnheitsbildungen auf. Sehr klar ist das z. B. beim drohenden Scheinmistern einer eben geschlechtsreifen Silbermöwe am Anfang der Fortpflanzungszeit. Hier zeigt ein Jungtier, das die autochthone Bewegung noch nie gemacht hat, die Übersprungbewegung eben so oft und eben so vollkommen oder unvollkommen wie alte erfahrene Tiere.

Nur beim Menschen liegt die Sache anders; hier treten auch erlernte Bewegungen sehr oft als Übersprungbewegungen auf; man denke nur an das Anzünden einer Zigarette, an das Aufziehen der Taschenuhr usw.¹⁾ Trotzdem findet sich auch beim Menschen das angeborene Element: weshalb sollte sonst unzeitgemäße Haarpflege im Übersprung (Sich hinterm Ohr Kratzen) so überaus häufig sein?

Eine in sehr starkem Maße angeborene Übersprungbewegung ist auch der Kuß. Der Kuß ist die einigermaßen ritualisierte infantile Saugebewegung und tritt während der Paarungseinleitung als typische Übersprungbewegung auf.

Die Übersprungbewegungen sind also im allgemeinen von sehr häufig auftretenden angeborenen oder erlernten Handlungen abgeleitet. Mensch und

¹⁾ Herausgeberanm. O. K.: Ein alter Vogelstimmenimitator ahmte mit ungeheurem Stimmumfang vortrefflich das Kachau-Kachau der Mantelmöwe nach und fand jedesmal den plötzlichen Übergang zum piano des weiteren Vortrags, indem er die beiden Spitzen seines Vollbartes um die Zeigefinger abwickelte.

Tiere können gestauten Drang also nur mit Hilfe häufig funktionierender nervöser Koordinationen abreagieren.

Eine zweite Gesetzmäßigkeit ist von KORTLANDT entdeckt worden. Während manche Bewegungen auch auf stärkste äußere Reizung nicht ansprechen, wenn nicht gewisse hormonale Bedingungen erfüllt sind, ist das Auftreten derselben Bewegungen als Übersprungbewegungen von diesen hormonalen Bedingungen vollkommen unabhängig! KORTLANDT zeigte überzeugend, daß der Kormoran sexuelle Übersprungbewegungen im Winter gleich oft und gleich intensiv zeigt wie in der Fortpflanzungszeit. Von einem Alter von 3 Monaten an reagiert er Angriffsdrang mit sexuellen Übersprungbewegungen ab, die nicht wie die autochthon verursachten sexuellen Übersprungbewegungen eine jahreszeitliche Periodizität zeigen. Es tut also nichts zur Sache, ob der Handlungskomplex hormonal geweckt ist oder nicht. Diese Tatsache, deren Allgemeingültigkeit weiter geprüft werden sollte, liefert zu gleicher Zeit ein sehr bedeutsames Nebenergebnis: der Komplex der sexuellen Erbkoordinationen ist auch im Winter da, und der hormonale Einfluß reizt es zeitgemäß als Ganzes, und zwar unabhängig von dem hier besprochenen unzeitgemäßen nervösen Einfluß.

Eine von mir veröffentlichte Beobachtung bei der Silbermöwe scheint sich dem Gesagten nicht einzufügen. Ich sah das Übersprungnisten bei drohenden *Silbermüwen* im Frühjahr auch bei Streitigkeiten während der Nahrungssuche, niemals jedoch im Winter. BROEKHUYSEN (1937) hat inzwischen gezeigt und mit Bildern belegt, daß bei Silber- und Mantelmüwen das drohende Scheinnisten bei Futterstreitigkeiten während des ganzen Winters auftreten kann. Weil es jedoch nicht ganz ausgeschlossen ist, daß die von BROEKHUYSEN beobachteten Müwen autochthon sexuell aktiviert waren, bleibt die Sache bei den Silbermüwen vorläufig unentschieden.

Eine andere Tatsache, die vielleicht in diesen Zusammenhang gehört ist das Auftreten von infantilen Handlungen bei erwachsenen Tieren. Vor allem kommt Betteln als Balzkomponente vor; wie gesagt, kennen wir es als Übersprung-Saugen sogar beim Menschen. Auch in solchen Fällen tritt also eine Bewegung als Übersprungbewegung auf, die autochthon in derselben Zeit nicht gebraucht wird.

Beim *Kormoran* fand KORTLANDT eine weitere beachtenswerte Tatsache. Wie bekannt, werden viele Handlungen von einem inneren Faktorenkomplex in Zusammenarbeit mit äußeren Faktoren verursacht, sind also „Aktion und Reaktion in einem“ (PORTIÈRE). Den „Aktions“-Charakter der Instinkthandlung hat LORENZ besonders betont. Es gibt aber auch Handlungen, und zwar Erbkoordinationen (also mehr als einfache Reflexbewegungen), die nur als Reaktion auftreten und nie unter Schwellerniedrigung oder gar als Leerlaufreaktionen vorkommen. Eine solche reine Reaktion ist nach KORTLANDT das Flügelrocknen beim Kormoran, das nur auf die Reizsituation „nasses (schweres) Gefieder“ anspricht. Wie KORTLANDT besonders hervorhebt, tritt beim Kormoran das Flügelrocknen nie als Übersprungbewegung auf, obgleich die anderen Äußerungen der „Komforttriebdisposition“, die nicht reine Reaktionen sind, sehr wohl überspringen. KORTLANDT glaubt nun, es bestehe ein ursächlicher Zusammenhang zwischen dem Reaktionscharakter des Flügelrocknens und dessen „Unbrauchbarkeit“ als Übersprungbewegung. Eine reine Reaktion könne nicht zum Abfließen eines Dranges dienen, weil eben keine Verbindung mit einem Trieb da ist.

KORTLANDT drückt sich zwar anders aus. Erstens spricht er nicht von inneren Faktoren, sondern vom „Triebmäßigen“ oder „Psychischen“. Zweitens schließt er seinen Betrachtungen eine bestimmte stammesgeschichtliche Hypothese an, indem er von der Auffassung ausgeht, daß alle Bewegung ursprünglich triebmäßig ist, und daß beim Flügelrocknen das Triebmäßige sich sekundär „zurückgezogen“ hat. Ersteres betrifft, soweit es sich um eine Beschreibung handelt, nur einen Unterschied im Wortgebrauch. Die stammesgeschichtliche

Hypothese, die an sich schon unwahrscheinlich ist, ist von ihrer tatsächlichen Basis scharf zu trennen, und ich glaube gut daran zu tun, mich hier auf die objektiv wiedergegebenen Tatsachen zu beschränken. Das tatsächliche Fundament seiner Regel, daß eine reine Reaktion nicht als Übersprungbewegung dienen kann, dürfte oben richtig wiedergegeben sein.

Ähnliche Fälle, welche die Regel weiter unterstützen können, sind mir nicht bekannt. Auch hier wird also das Sammeln weiterer Tatsachen von größerer Wichtigkeit sein. Wohl aber läßt die von KORTLANDT hervorgehobene Tatsache sich sehr gut mit anderen, gleich zu erörternden Tatsachen in Verbindung bringen.

Beim Kormoran stellte KORTLANDT noch eine andere Regel auf, die er das „vice-versa-Prinzip“ nannte: wenn eine Triebdisposition A mit Bewegungen der Triebdisposition B abreagieren kann, so kann umgekehrt auch B mit Bewegungen von A abreagieren. Die tatsächliche Begründung beruht darauf, daß ein kämpfender Kormoran sexuelle Übersprungbewegungen zeigt, ein sexuellgestimmter Kormoran dagegen Übersprungkampfbewegungen. Diese Regel aber scheint mir ungenügend begründet zu sein. Zwar hat KORTLANDT überzeugend gezeigt, daß blockierter Angriffsdrang mit sexuellen Bewegungen abreagiert wird, nicht aber, daß blockierter Geschlechtsdrang sich in Kämpfen verströmt. Er sagt zwar: „Der nicht auf die gewöhnliche Weise ausgelebte Geschlechtsdrang wird beim Kormoran zu allererst durch Nestbauen und Kämpfen abreagiert“, aus seiner weiteren Begründung geht aber hervor, daß er schlechthin alles Aufwallen von Angriffsdrang in Anwesenheit des Geschlechtspartners als Übergangskämpfen betrachtet. Dem geschlechtlichen Kämpfen aber gehen die Kennzeichen einer Übersprungbewegung vollkommen ab; das Kämpfen ist keineswegs unvollkommen und ist meistens, um KORTLANDTs eigenes Argument zu gebrauchen, unverkennbar zielstrebig. Weil dies die einzige Begründung der Regel ist, und weil so viele Tatsachen bestimmt nicht zu der Regel stimmen, so glaube ich, sie vorläufig ablehnen zu müssen.

2. Die besonderen arteigenen Zusammenhänge

Wie wir sahen, gibt es anscheinend bei jeder Art nur ziemlich wenige Bewegungen, die überhaupt als Übersprungbewegungen auftreten können. Dabei bleibt es aber doch noch ein Rätsel, weshalb bei jeder Art ein bestimmter Drang unter bestimmten Umständen immer mit einer ganz bestimmten Übersprungbewegung abreagieren muß. Eine angriffslustige Silbermöwe wird, wenn gehemmt, immer Übersprungnisten und nie z. B. Übersprungbetteln zeigen, ein Kormoran unter gleichen Umständen wird immer sexuelle Übersprungbewegungen vollführen; ein Haushahn wird Übersprungfressen zeigen, ein Kranich Übersprungputzen. Bei jeder Art gibt es also arteigene, in hohem Maße starre Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Funktionskreisen. Zur Erklärung dieser besonderen Zusammenhänge kann ich beinahe nichts beitragen. Nur auf einen Zusammenhang, der zwar höchstens in sehr beschränktem Maße Einfluß hat, sei hier hingewiesen.

Oben sprachen wir schon von jener Graugans (LORENZ und TINBERGEN), die statt ein außenliegendes Ei hineinzurollen, einen Halm ergriff und ihn zurücklegte. Das Auffällige an dieser Beobachtung ist, daß beide Bewegungen von derselben Form des Appetenzverhaltens eingeleitet werden. Es könnte sein, daß wenn nicht das Appetenzverhalten einer Handlung blockiert ist, sondern nur die Erbkoordination, diejenige Handlung als Übersprunghandlung in Betracht kommt, deren Appetenzverhalten dem der blockierten Erbkoordination am ähnlichsten ist. Tatsächlich kommt es oft vor, daß nicht eine ganze Handlungskette blockiert wird, sondern nur das Endstück, die „consummatory action“ CRAIGS. In sehr schöner Form sah ich das z. B. bei einem *Hecht*. Nachdem er mit einem Stichling schlechte Erfahrungen gemacht hatte, wollte er wochenlang diese Art selektiv nicht mehr fangen. Die Fanghandlung des Hechtes besteht aber aus zwei Gliedern: erst kommt das Sicheinstellen, das orientierte Appetenzverhalten, dann erst das schnelle Zustoßen. Das Zielnehmen hatte er sich nun nicht adressiert: auf jeden Stichling stellte er sich ein; das Zustoßen aber unterblieb.

3. Die Formunterschiede zwischen der Übersprungbewegung und ihrem „Vorbild“

Eine genaue Vergleichung der Bewegungsform von autochthon und allochthon verursachten Bewegungen ist zwar wegen Tatsachenmangels erst in sehr beschränktem Maße möglich, kann uns aber doch jetzt schon einen Schritt weiter bringen.

Übersprungbewegungen sind, vielleicht öfter als autochthone Bewegungen, weitgehenden Intensitätsschwankungen unterworfen. Das Drohen eines Stichelings- δ kann von einem kaum merkbaren Vornüberneigen bis zum Senkrecht-in-den-Sand-beißen variieren; beim begattungsbefürchtigen Säbelschnäbler beginnt „The dipping into the water and the pecking into the plumage . . . in a less prominent way, but increase by and by and finally reach such a degree of fierceness, that the movements become feverish and exaggerated“ (MARKINK 1936, S. 14). Es wäre nicht schwer, dies auch für andere Übersprunghandlungen zu belegen. Diese Intensitätsunterschiede sind von der Intensität des Dranges abhängig, in dessen Dienst die Übersprungbewegung steht. Beim Säbelschnäbler nimmt die Intensität des Putzens ja zu, bis sich die Begattung vollzieht; das zwischen richtige Kämpfe eingeschaltete Drohen des Stichelings- δ ist um so vollständiger, je wilder die Kämpfe sind, vorausgesetzt natürlich daß in beiden Gegnern Fluchtdrang und Angriffsdrang sich ständig die Waage halten.

Obwohl nun die Übersprungbewegung sicher ganz intensiv ablaufen kann, bleibt sie doch in einer Hinsicht immer unvollständig. Wenn ein Stichling sehr intensiv droht, stößt er seine Schnauze mit heftigeren Stoßbewegungen in den Sand, als er es je während der Nahrungsaufnahme tut. Trotzdem frißt er beim Drohen nie wirklich; er bringt nur einen gewissen Abschnitt aus der Handlungsfolge des Fressens.

Es könnte freilich das Ausbleiben der nächstfolgenden Handlungsstufe die Folge des Fehlens der zu dieser Stufe nötigen Reize sein; Versuche zur sicheren Entscheidung dieser Frage habe ich nicht gemacht. Manche Beobachtungen aber weisen darauf hin, daß, wenn solche Reize geboten werden, die Handlung sich entweder doch nicht fortsetzt, also unvollständig bleibt, oder aber jetzt autochthon erregt wird und so das Tier vom einen Funktionskreis in den anderen treibt. Den ersteren Fall belegt die Unvollständigkeit des so oft vorkommenden Übersprungsputzens, wo doch die adäquaten Reize frei einwirken können, den zweiten haben wir schon bei Besprechung der Begattungsnachspiele kennen gelernt.

Die übergroße Heftigkeit der Übersprungbewegung bei intensivem Drang, von der oben die Rede war, ist ein Symptom einer anderen sehr allgemein vorkommenden Eigentümlichkeit. Die Heftigkeit der Bewegung gehört nicht zur Übersprungbewegung, im Falle des drohenden Stichelings also nicht zum Fressen, sondern wird vom intensiven Angriffsdrang verursacht. Dieser verursacht nun aber mehr Bewegungskomponenten, die nicht zu den Freßhandlungen, sondern zum Kämpfen gehören. In der Abb. 14 (S. 14) ist z. B. sehr deutlich zu sehen, wie das drohende δ nicht wie beim Fressen beidäugig den Boden, sondern mit einem Auge den Gegner fixiert. KORTLANDT hat ähnliche Tatsachen beim Kormoran in vielen Fällen festgestellt und sagt, bei der Übersprungbewegung würden die Ausdrucksbewegungen des primären Dranges gezeigt.

Diese Tatsachen weisen alle darauf hin, daß der primäre Drang, d. h. im Stichelingsbeispiel also der Angriffsdrang, in vollem Umfang wirksam bleibt; aus der von diesem Drang aktivierten Bewegungsfolge fallen nur die tatsächlich unmöglichen Komponenten aus und an ihre Stelle tritt ein Bruchstück einer anderen Bewegung, nicht aber eine Handlung mit allen dazu

gehörigen Komponenten. Erst sekundär, nach mehr oder weniger zufälliger äußerer Reizung, dürfte die Übersprungbewegung sich manchmal zur richtigen Handlung entwickeln, wobei dann aber der autochthone Drang den primär wirksamen Drang „weggepreßt“ haben dürfte, und dann ist die Bewegung nicht länger eine Übersprungbewegung.

Ein weiterer Unterschied zwischen der Übersprungbewegung und ihrem autochthonen Vorbild ist die andere Orientierung. Während die Übersprungbewegung selbstverständlich nicht dem auslösenden Schema „gehört“, sondern gewissermaßen auf Leerlauf, d. h. unabhängig von weiterer autochthoner Verursachung losgeht, ist es ohne weiteres klar, weshalb bei Übersprungfreßhandlungen die Orientierung auf ein Freßziel so oft wegfällt. Ein die Schnappbewegung machender Fischreiher schnappt ins Leere; eine hackende Kohlmeise nimmt sich keine Beute oder Beuteersatz, dasselbe gilt für den Stichling usw. Ich glaube die Erklärung dieser Erscheinung in der eben festgestellten Tatsache suchen zu müssen, das nur eine Komponente der Handlungsfolge überspringt. Diese Komponente bringt nur ihre Orientierung mit, d. h. der Reiher schnappt nach unten, die Kohlmeise hackt auf die Unterlage, der Stichling schnappt ebenfalls auf den Grund. Die genauere Orientierung ist Sache der bei autochthoner Verursachung vorangehenden Komponente, also des dem Aufnehmen der Nahrung vorangehenden Appetenzverhaltens. Das Appetenzverhalten bringt ja so oft die Einstellung auf die Beute mit; und erst nachdem diese Einstellung sich vollzogen hat, läuft die Erbkoordination des Ergreifens selber ab. Das ist z. B. beim wirklich fischenden Reiher gut zu sehen, und es gilt ebenso auch für einen Frosch, den Stichling, den Hecht usw.

Tatsache ist also — bei den wenigen für diese Analyse verfügbaren Beispielen — daß das Appetenzverhalten nicht mit-überspringt, und daß nur ein Glied aus der Handlungsfolge zum Abreagieren benutzt wird. Hypothese ist die Annahme, daß die unvollkommene Orientierung der Übersprungbewegung aus Unvollständigkeit zu erklären sei. Bei den drei genannten Beispielen freilich dürfte die Richtigkeit dieser Annahme gesichert sein. Zu genauerer Prüfung sollten wir aber über genaue Analysen der autochthonen Vorbilder verfügen, und das beinahe vollkommene Fehlen derartiger Analysen macht hier sicherere Aussagen unmöglich.

Im Beispiel des drohenden Stichelings fehlt nicht nur das Appetenzverhalten, sondern das übersprungene Glied ist auch unvollkommen. Während ein autochthon fressender Stichling, wie gesagt, auch während des Zupackens die Beute fixiert, blickt der drohende Stichling, während er in den Grund stößt, den Gegner an. Es fehlt also nicht nur die zeitlich vorangehende Komponente, sondern auch eine zum überspringenden Glied selber gehörige, die sonst damit simultan verschränkt ist.

Nun wissen wir durch LORENZ' Arbeiten, daß in einer Bewegung, die bei oberflächlicher Betrachtung als ein einheitliches Glied einer Handlungskette erscheint, tatsächlich zwei verschiedene Bewegungskomponenten simultan miteinander verschränkt sein können; eine zentral koordinierte, nach einmaliger Auslösung als Ganzes ablaufende Komponente, die Erbkoordination, und eine von Außenreizen fortwährend beeinflusste und gesteuerte, bei Ausbleiben der Außenreize einfach wegfallende Komponente, die Taxis. Experimentell wurde diese Verschränkung von LORENZ und TINBERGEN (1938) in der Eirollbewegung der Graugans analysiert, von TINBERGEN und KUENEN (1939) in der Sperrbewegung von jungen Drosseln. Für eine weitere Besprechung

der simultanen Taxis-Instinktverschränkung sei auf LORENZ 1937b und 1939 verwiesen.

Kehren wir zum Stichel zurück, so heißt das Fehlen der Fixierbewegungen der Augen, daß wenigstens ein Teil der Taxis-Komponenten nicht mit-übersprungen ist. LORENZ, den ich auf das Fehlen des Appetenzverhaltens sowie auf die anderen Ausfallserscheinungen aufmerksam machte, äußerte den Gedanken, daß vielleicht die Taxis-Komponente als Ganzes bei der Übersprungbewegung fehle. Auf den ersten Blick scheinen die Tatsachen, daß der Stichel sich nach unten kehrt, daß der Reiher nach unten schnappt usw. gegen diese Annahme zu sprechen. Es ist nun aber sehr die Frage, ob die Abwärtswendung des Kopfes nicht zur zentral-nervösen Erbkoordination gehört. Das wäre in diesen besonderen Fällen nur durch Analyse der autochthonen Freßbewegung zu klären; ein Vergleich mit der in dieser Weise untersuchten Eirollbewegung der Graugans aber zeigt, daß auch hier die Instinkt-Komponente eine scheinbare Taxis-Komponente enthält. Die Gans senkt ja den Kopf abwärts und vollführt auch beim „Leerlaufrollen“ — wobei die Bewegung also gar nicht von Außenreizen gesteuert wird — die ventrale, in ihrer Medianebene verlaufende Kopfbewegung. Es ist aber klar, daß diese Bewegung, obwohl sie als eine in bezug auf die Außenwelt orientierte Bewegung anmutet, bei rein zentraler Koordinierung genau so ablaufen kann. Denn die Medianebene und die Bauchseite sind im Bau des Tieres festgelegt. Weil die Leerlaufrollbewegung die ventral-mediane Kopfbewegung enthält, so muß diese denn auch zur zentral-koordinierten Komponente gehören.

So ist es sehr wohl möglich, daß auch die ventral-mediane Bewegungen des übersprungfressenden Reihers, des übersprungfressenden Stichelns usw. zur zentral-koordinierten Komponente gehören. Während also die sicher taxisartigen Augenbewegungen fehlen, treten weiter beim Übersprungfressen außer den sicher zentral-koordinierten Komponenten nur Komponenten auf, deren Taxisnatur zum mindesten fraglich ist.

Selbstbeobachtung unterstützt weiter die Annahme des Fehlens der Taxis-Komponente. Unserem Übersprungkratzen fehlt eine steuernde Taxis-Komponente, eine juckende Stelle ist nicht nur ganz und gar überflüssig, sondern zerstört auch sofort den Übersprungcharakter der Bewegung. Genau so ist es mit dem Hervorholen einer Zigarette. Wenn man sie mit der gewohnten, durch Gewöhnung eingeschliffenen Bewegung nicht vorfindet, macht man entweder eine ganz andere Übersprungbewegung, oder man wird sofort autochthon aktiviert und sucht ärgerlich mit orientierten Bewegungen weiter.

Wenn diese Betrachtungen mit der oben behandelten Tatsache, daß eine reine Reaktion nicht als Übersprungbewegung auftreten kann, in Verbindung gebracht werden, helfen sie uns zu einem besseren Verständnis des Überspringens. Denn nach allen bisherigen Erfahrungen scheint das Überspringen ein zentraler Vorgang zu sein, bei dem ein endogener Drang nur über eine endogen getriebene, ererbte oder erworbene Bewegungskoordination abregiert werden kann. Es können also weder die peripheren reinen Reaktionen, noch die — ja als Reflexkombinationen zu betrachtenden — Taxis-Komponenten zum Abregieren endogener Erregungsstauung verwendet werden.

Eine grundsätzlich andere Erklärung gibt KORTLANDT. Er schließt aus den Formunterschieden zwischen autochthoner und allochthoner Bewegung, die ihm beim Kormoran aufgefallen waren, daß „dasjenige, was wir vom biologischen Standpunkte aus für das Wesentlichste halten, bei der Übersprunghandlung mehr oder weniger fehlt. Wenn wir uns fragen,

was das Wesentlichste des Verhaltens von Tieren ist, so ist das die biologisch sinnvolle Zielstrebigkeit. Tatsächlich zeigt sich bei näherer Betrachtung aller besprochenen Übersprung-handlungen, daß gerade der Teil der Handlung mehr oder weniger fehlt, der für das Erreichen des Triebzieles das Essentielle ist...“ Dieser Feststellung schließt er eine spekulative Hypothese über die Verursachung des Verlusts der Zielstrebigkeit an, indem er sagt: „Offenbar wird beim Verhalten von Tieren und Menschen ein Bewegungskomplex zu einem sinnvoll zielstrebigem Verhalten koordiniert. Darum müssen wir annehmen, daß ein psychologischer Faktor oder besser psychologische Moment da ist, das bei zielstrebigem Verhalten eine koordinierende Funktion ausübt. Die Übersprungbewegung dagegen ist nicht zielstrebig, obwohl wir dieselben Einzelbewegungen daran unterscheiden können, was zu der Folgerung führt, daß dieses koordinierende psychologische Moment hier fehlt.“ Das „psychologische Moment“, das seiner Meinung nach die Bewegungsglieder zu einer zielstrebigem Handlung koordiniert (also ursächlich eingreift), ist nach ihm das Erleben, der Affekt. „Dabei ging ich von dem Gedanken aus, daß das Erleben keine überflüssige Besonderlichkeit, also kein Epiphänomen sein kann, sondern daß es eine bestimmte Funktion im Gesamtgeschehen haben muß.“

Ich glaube, dieser Gedankengang ist aus verschiedenen Gründen abzulehnen. Zum Teil ist er entschieden falsch und nicht mit den Tatsachen im Einklang, zum Teil enthält er unbeweisbare Schlußfolgerungen.

An erster Stelle ist es, wie ich oben gezeigt habe, bestimmt nicht richtig, daß wir in der Übersprungbewegung „dieselben Einzelbewegungen unterscheiden können“ wie in ihrem autochthonen Vorbild. Es fehlen ihr eben sehr wichtige Komponenten. Es genügt denn auch nicht, sich mit der Feststellung zufrieden zu geben, daß die Zielstrebigkeit fehlt, sondern sie muß vielmehr fehlen, weil die Übersprungbewegung eben nur eine aus vielen Komponenten einer zielstrebigem Handlung darstellt. Ob nun die fehlenden Glieder gerade, wie KORTLANDT sagt, die wesentlichsten sind, ist eine sehr subjektive Sache. KORTLANDT zieht zur Stütze dieser Aussage die Tatsache heran, daß der Zweck nicht erreicht wird. Nun kann eine Handlungsfolge auf sehr verschiedene Weise durch Unvollständigkeit ihren Zweck verfehlen. Wenn in einer Handlungsfolge irgendein beliebiges Glied ausfällt, so kann deshalb die Zielstrebigkeit verschwinden. Man könnte also sagen, jedes Glied sei das „Wesentlichste“, und zwar besonders dann, wenn es ausfällt! Bei genauer analytischer Betrachtung stellt es sich denn auch heraus, daß „Fehlen der Zielstrebigkeit“ eine unscharfe und wohl zu allgemein gefaßte Beschreibung der Tatsache ist, daß eine Übersprungbewegung nur ein Glied einer Handlungskette darstellt. KORTLANDT gibt aber neben dieser von der hier gegebenen abweichenden Beschreibung ja auch eine abweichende Erklärung, indem er die Unvollständigkeit der Übersprungbewegung dem Fehlen eines koordinierenden „psychologischen Momentes“, und zwar des Affektes zuschreibt. Es muß angesichts dieser Aussage betont werden, daß keine einzige Tatsache dazu angeführt wird, die gerade den Affekt als koordinierenden Faktor wahrscheinlich macht. KORTLANDT hat anscheinend diese Schwierigkeit empfunden und läßt den koordinierenden Faktor erst in ein koordinierendes Moment übergehen, wobei dem Leser allerdings nicht klar wird, was denn eigentlich der Unterschied zwischen beiden sein kann. Durch das Zwischenschalten eines gar nicht definierten und zweideutigen Wortes sind wir beinahe unbemerkt dazu gekommen, als ursächlich wirkenden Faktor ein subjektives Erleben, also nicht den subjektiv erlebten stofflichen Prozeß, anzunehmen, und zwar ohne irgendeinen tatsächlichen Grund. Denn während man ohne weiteres beipflichten kann, daß es eine Koordination (lies: vielerlei Koordination) gibt, ist doch kein Grund für die Annahme da, daß diese koordinierenden Faktoren „psychologisch“, das heißt (wie aus KORTLANDTs letztem Satz hervorgeht) ein Erleben sein müssen.

Selbstverständlich hat diese Frage nichts mit der Frage zu tun, ob Tiere Affekte erleben oder nicht. Auch hat sie nichts damit zu tun, ob der Übersprungbewegung ein „mit-übersprungener“ Affekt zukommt oder nicht. Das ist eine an sich interessante psychologische Frage, die uns aber hier gar nicht beschäftigt hat. Ich wende mich bloß gegen das so oft geübte Verfahren, den Affekt als kausalen Faktor eingreifen zu lassen und dabei ruhig den Affekt an Stelle des dem Affekt zugrunde liegenden stofflichen Prozesses zu setzen. Wie so oft, geschieht das auch in diesem Fall wieder gerade an der Stelle, bis wohin die Kausalanalyse eben jetzt durchgedrungen ist. Das ist um so mehr zu bedauern, als gerade an solchen Stellen der kausale Gedankengang äußerster methodischer Reinheit bedarf.

Die Unvollständigkeit und die hieraus sich ergebende Sinnlosigkeit, oder der Verlust der ursprünglichen Zielstrebigkeit, war mir Anlaß, die Erscheinung Übersprungbewegung statt -handlung zu nennen. Obwohl es in der vergleichenden Ethologie, soweit ich weiß, keine Regel gibt, die den Unterschied zwischen „Handlung“ und „Bewegung“ festlegte, so glaube ich doch dem einmal eingebürgerten Gebrauch gerecht zu werden, wenn ich

das Wort „Handlung“ für ein zielstrebiges Ganzes, das Wort „Bewegung“ für eine Komponente eines solchen ganzen zweckstrebigem Verhaltenselements anwende.

IV. Die Funktionen der Übersprungbewegung

A. Entspannung

Es gehört zur Definition der Übersprungbewegung, daß sie Drang abreagiert. Wir haben uns ja das Auftreten der Übersprungbewegung überhaupt nur aus der Annahme erklären können, daß ein Zwang dazu besteht, einmal aktivierten Drang durch das Vollführen von Bewegungen wieder zum Rubestand zurücksinken zu lassen. Eine Übersprungbewegung kann genau so wie die primäre Bewegung Entspannung, Katharsis bewirken. Das geht z. B. besonders klar aus KORLANDTS oben erwähnten Beobachtungen über das Abreagieren des Fluchtdranges mittels Bade- und Putzbewegungen hervor (S. 16). Es ist dieselbe Erscheinung, wenigstens zum Teil, die HUXLEY mit dem Gebrauch des Wortes „self-exhausting“ andeutet. Zum Teil dürfte auch self-exhaustion auf reaktionsspezifische Ermüdung einer autochthon aktivierten Handlung angewandt worden sein, worauf jetzt aber nicht näher eingegangen sei.

Es kann aber das Vollführen einer Übersprungbewegung vielleicht auch „self-stimulating“, ein Selbstaufladen mit Erregung sein. Diesen Eindruck bekommt man bei vielen Balzhandlungen, vor allem bei den richtigen Begattungseinleitungen. Wenn, wie MAKINK schreibt, das die Begattung einleitende Gefiederputzen beim Säbelschnäbler bei Wiederholung allmählich intensiver wird, so könnte das auf Selbstreizung beruhen. Das ist aber sehr schwer einwandfrei festzustellen, weil das Tier zu gleicher Zeit ja auch unter Einfluß der Reizung seitens des Gatten steht, und die erhöhte Aktivierung könnte ja nur Folge dieser Reizung sein. MAKINK glaubt allerdings, daß das Gefiederputzen sowohl den Gatten wie auch das Tier selbst reizt. Gerade bei der Konstanz, mit der eine bestimmt gestaltete Übersprungbewegung artgemäß auftritt (vgl. Abb. 4, 5 Gefiederputzen), könnte man vielleicht an erogene Zonen denken, eine experimentell wohl prüfbare Annahme.

B. Mitteilung

Die Übersprungbewegung hat aber noch eine zweite Funktion, die man gewissermaßen als sekundär bezeichnen kann: sie wirkt oft als ungewollte Mitteilung, als Signalhandlung („Auslöser“), indem sie in einem anderen Tier eine besondere Stimmung wachruft und es zu einer bestimmten Reaktion bringt. Die Drohbewegung des Stichlings kann als Beispiel dienen: sie hat, wie mit Attrappenversuchen leicht zu beweisen ist, das Auftreten des Fluchtdranges in jedem anderen männlichen Stichling zur Folge. Das Scheinisten der drohenden Silbermöwe hat ebenfalls die Funktion des Droheis, was aber erst durch vergleichende Beobachtung nahegelegt, jedoch noch nicht durch Versuche bewiesen ist. In den meisten der oben angeführten Fälle von Übersprungbewegungen ist diese Signalfunktion gleichfalls nicht durch Versuche, sondern nur durch Beobachtungen wahrscheinlich gemacht; die zu diesem Schluß führenden „natürlichen Versuche“ sind aber so zahlreich, daß in sehr vielen Fällen die Signalfunktion ruhig angenommen werden darf. So kann zum Beispiel sehr oft die Begattung bei einem Silbermöwenpaar unterbleiben, wenn nur einer der Gatten aufhört die Übersprungbettelbewegungen zu vollführen, die als Begattungseinleitung dienen. Der andere

Gatte stellt dann, kurz nachdem der erste zu betteln aufhörte, ebenfalls das Betteln ein. Umgekehrt kann man auch sehen, wie ein nur sehr schwach bettelndes Silbermöwenmännchen doch zu intensiverem Betteln und schließlich zur Begattung gebracht werden kann, wenn nur das Weibchen das Betteln fortsetzt.

Die Begattungseinleitung der Silbermöwe kann nun zu gleicher Zeit einen weiteren Punkt beleuchten, über den oft mißverständlich geurteilt wird. Eine Handlung, die Signal- oder Auslöserfunktion hat, muß keineswegs immer zu einer unmittelbaren Beantwortung seitens des Gegenspielers Anlaß geben. Ganz abgesehen davon, daß allerhand Nebenumstände die Reaktion unterdrücken können, ist oft eine vielmalige Wiederholung erforderlich, die durch Summation der Reize im anderen Tier die Spannung allmählich steigert. Dieser Umstand verschleiert die augenfällige Signalfunktion. Die Bettelbewegungen der begattungslustigen Silbermöwen würden zum Beispiel von keinem Beobachter mißverstanden werden, falls ihr einmaliges Auftreten im einen Gatten sofort die Begattungshandlungen des anderen Gatten auslöste. Man würde dann ein ähnliches wechselseitiges Frage- und Antwortspiel darin sehen, wie ich es oben vom Stichling schilderte. Jetzt aber werden sie zehn-, zwanzig- oder fünfzigmal wiederholt, bevor die nächste Reaktion des Gegenspielers auftritt, und ihre Mitteilungsfunktion ist daher nicht sehr augenfällig. Zu gleicher Zeit aber wird die Sache dadurch noch mehr verwirrt, daß der Gegenspieler nicht wartet, bis seine nächste Reaktion ausgelöst worden ist, sondern schon vorher mit denselben Bettelbewegungen antwortet. Auf schwache Reizung durch die Bettelbewegungen des Gatten reagiert das Tier mit Bettelbewegungen, erst nach wiederholter Reizung mit Begattungsbewegungen. Seine Bettelbewegungen reizen aber wiederum den Gatten, und so erregen sich die Tiere gegenseitig bis zur Schwelle, die für die nächste Stufe überschritten werden muß. Dazu kommt dann noch vielleicht die selbstreizende Wirkung des Bettelns¹⁾.

Ähnlich dürften die Dinge auch beim Gefiederputzen vor der Begattung des Säbelschnäblers liegen, und sicher noch bei sehr vielen Signalhandlungen im allgemeinen.

In vielen Fällen dürfte also die Übersprungbewegung diese sekundäre Signalfunktion haben; daß das nicht immer der Fall ist, scheint mir aber sicher. Oft mag z. B. ein Begattungsnachspiel nur ein Abreagieren mit daraus hervorgehender Entspannung bedeuten; auch kann man schwerlich glauben, daß der von PALMGREN erwähnte „scheinbalzende“ Fitislaubsänger (S. 8) mehr als bloß abreagierte.

Bei solchen Übersprungbewegungen aber, die zweifellos Mitteilungsfunktion haben, beobachten wir weitere Eigentümlichkeiten der Form, die oben noch nicht besprochen worden sind. Sie unterscheiden sich nämlich von dem Vorbild nicht nur durch Unvollständigkeit und Überlagerung der „Ausdrucksbewegungen“ des primären Dranges, sondern auch durch Überlagerung andersartiger Komponenten. Diese Formeigentümlichkeiten seien jetzt besprochen.

Oben brauchten wir schon öfters das Wort „Ritualisierung“, ohne den Ausdruck näher zu erklären. Es ist hiermit die Erscheinung gemeint, daß die Übersprungbewegung dem autochthonen Vorbild nicht ganz

¹⁾ Herausgeberanm. O. K.: Man vergleiche damit auch die von K. v. FRISCH als „Bienensprache“ beschriebenen Tänze der Sammlerinnen, die die Neulinge veranlassen, erst einmal eine ganze Weile mitzutanzten, ehe sie selber zum Sammeln ausfliegen.

ähnlich ist, sondern eine eigene und doch feste Form hat, die nicht nur von der schon besprochenen Unvollkommenheit herrührt. Das Gefiederputzen eines Branderpels vor der Begattung ist nur ein einmaliges schnelles Kratzen; das Halseintauchen der Gänse vor der Begattung ist nur eine flüchtige starre Ab- und Aufbewegung, die so sehr von dem autochthonen Materialsammeln verschieden ist, daß sie nicht leicht als Übersprungbewegung kenntlich wird. Seite 6 wurde schon LOREXZ' Aussage über das ritualisierte Übersprungputzen des Mandchurenkranichs zitiert, das als solches nur noch durch Vergleichung der Arten und Reihenbildung bestimmt werden kann.

Diese Ritualisierung tritt bei vielen Signalbewegungen auf. SLOUS, dem die Erscheinung auch sehr gut bekannt war, sprach von „formalisation“, HUXLEY von „ritualisation“. Obwohl ich ursprünglich auch von „Formalisation“ gesprochen habe (1939), möchte ich HUXLEY'S Ausdruck übernehmen. Wenn also eine Übersprungbewegung in anderer Weise als durch ihre Unvollständigkeit oder durch Überlagerung der primären zugehörigen Ausdrucksbewegungen von ihrem Vorbild verschieden ist, nenne ich sie ritualisiert. Verallgemeinernd (warum, vgl. unten) kann man sagen: sobald irgendeine Signalbewegung bei ihrer selbständigen Evolution ihre ursprüngliche Form verliert, ist sie ritualisiert.

Die Unvollständigkeit der Übersprungbewegung und ihre Ritualisierung machen sie oft sehr schwer erkennbar. Daher mußte ich oben die Frage, ob die vielen Schwanz- und Flügelbalzbewegungen vieler Vögel Übersprungbewegungen seien, einfach offen lassen; sie ist eben nur durch vergleichende Untersuchung zu beantworten. Oft ist das System der Übersprungbewegungen nämlich bei verwandten Arten ähnlich und zu gleicher Zeit doch verschieden, so daß die eine Übersprungbewegung bei der einen Art, die andere bei der anderen Art weniger ritualisiert ist. Diese notwendige vergleichende Untersuchung ist nun aber noch sehr wenig weit vorgeschritten. Ich betone das nur, weil hieraus klar wird, daß es oft noch nicht möglich ist, von einer bestimmten ritualisierenden Bewegung zu sagen, sie sei sicher keine Übersprungbewegung.

Die Ritualisierung einer Übersprungbewegung besteht nun offenbar aus ganz bestimmten Elementen. Das Gemeinschaftliche dieser Elemente scheint zu sein, daß sie immer eine Struktur in den Dienst der primären Handlung stellen und dadurch ihre Wirkung als Signal verstärken. Mit anderen Worten: eine während der Balz auftretende Übersprungbewegung macht Strukturen wirksam, die beim Gatten die nächsten Antworthandlungen auslösen können; eine bei blockiertem Kampfe auftretende Übersprungbewegung macht solche Strukturen wirksam, die den Angriffsdrang des Gegners hemmen usw. Zum Beispiel ist das Drohen der Stichlinge nicht nur unvollständiges Übersprungfressen, sondern das drohende Tier wendet dem Gegner erstens die Breitseite zu und richtet zweitens seine Stacheln oder auch den dem Gegner zugewandten Bauchstachel auf. Der Bauchstachel ist eine richtige Waffe, die im heftigsten Kampfe und auch bei der Abwehr gebraucht wird; das bei Zuwenden der Breitseite maximal sichtbar gemachte Rot der Unterseite wirkt als Drohstruktur, dessen einschüchternde Wirkung durch Attrappenversuche bewiesen ist.

Die Funktion der Überlagerung von Bewegungskomponenten, die wir als Ritualisierung bezeichnet haben, ist also im Falle des Drohens das Zurschaustellen der beim Kämpfen hilfreichen Strukturen.

Ob es außerdem andere Prinzipien der Ritualisierung gibt, wage ich nicht zu entscheiden. Oft freilich dürften die überlagerten Bewegungskomponenten nicht so klar in Beziehung zu Signalstrukturen stehen wie im

eben genannten Fall. Das hängt aber wieder damit zusammen, daß eine und dieselbe Struktur oft als Unterstützung verschiedener Bewegungen wirksam ist. Sind diese Bewegungen sehr verschieden, so kann die Struktur gewissermaßen ein Kompromiß zwischen den Anforderungen beider Bewegungen sein, oder wenn man will, jede Bewegung ein Kompromiß zwischen ihrer Ausgangsform und der zur Struktur passenden, idealen Demonstrationsbewegung.

Weitere genaue vergleichende Untersuchungen dürften aber das Prinzip der Überlagerung in verschiedenartigster Verwirklichung vorfinden und Bewegungen als ritualisierte Übersprungbewegungen kennen lehren, von denen wir das bei einfacher Betrachtung vorher nicht hätten ahnen können.

Fragen wir uns, ob die durch das Ritualisiertsein bedingten Formverschiedenheiten zwischen Übersprungbewegung und ihrem Vorbild eine Funktion haben, so glaube ich das bejahen zu müssen. Ich habe nämlich einmal beobachtet, wie eine Silbermöwe eine nicht ritualisierte Übersprungbewegung des Gegenspielers mißverständlich auffaßte und so beantwortete, als ob er nicht eine Übersprungbewegung, sondern die autochthone Bewegung gemacht hätte. Eine bei Revierkämpfen drohende Silbermöwe macht, wie oben erwähnt, Nistbewegungen. Diese Nistbewegungen sind nun auch Bestandteil der Balz, und die Vögel eines Paares nisten oft zusammen an der künftigen Neststelle. Die Bewegung selber ist in den beiden Fällen kaum oder gar nicht verschieden, wohl aber sind es die vorhergehenden und die nachfolgenden Bewegungen: eine drohende Möwe reckt oft erst den Hals oder zeigt Imponiergehabe und greift nach dem Scheinnisten oft an. Beides tun autochthon nistende Möwen nicht. Ich beobachtete nun einmal, wie ein lediges ♂ ins Revier eines gepaarten ♀ ging, das allein anwesend war. Das ♀ machte den Hals lang und fing dann zu scheinnisten an. Dies wurde vom ♂ mißverstanden, es kam schnell herbei und machte sich daran, neben dem ♀ in derselben Mulde „mitzunisten“. Bevor es soweit war, wurde es auch schon vom ♀ angegriffen. Das ♀ hatte von Anfang an nur gedroht, das ♂ hatte das aber — wohl unter Einfluß von sexueller Schwellerniedrigung — als Balzhandlung aufgefaßt.

Es scheint mir sehr wohl möglich, daß ähnliche Irrtümer öfters vorkommen. Jedenfalls aber ist die Aussicht auf Mißverständnisse um so geringer, je mehr sich die Übersprungbewegung von der autochthonen Bewegung unterscheidet, mit anderen Worten desto stärker sie ritualisiert ist.

Wie ausdrücklich betont sei, habe ich hier nur die Tatsache des Ritualisiertseins besprochen, sowie die weitere, daß das Ritualisiertsein eine Funktion hat, also eine Anpassung ist. Über die Ursachen der Erscheinung habe ich bis jetzt nichts aussagen wollen. Diese Frage muß aber jetzt erörtert werden.

V. Die stammesgeschichtliche Deutung der Formdivergenz

Wie wir oben gesehen haben, kann man durch vergleichende Betrachtung von Übersprungbewegungen auch stark ritualisierte Übersprungbewegungen als solche erkennen, mit anderen Worten die vergleichende Betrachtung auch hier zur Homologisierung benutzen. Das Übersprungputzen des Mandchurenkranichs ist dem Übersprungputzen des grauen Kranichs homolog. Sehr einleuchtend werden die Vorteile dieser Homologisierung besonders dort, wo sich eine Handlung ohne Vergleich nicht als Übersprungbewegung erkennen läßt. Hilft die Homologisierung uns also, den Bauplan der Bewegungssysteme der Arten kennen zu lernen, so bleibt doch, genau so wie bei der Homologisierung morphologischer Strukturen, die Frage offen, durch welche Ursachen der Bauplan bei der einen Art in dieser

Weise, bei der anderen in jener verwirklicht ist. Allerdings überläßt der auf morphologischem Gebiet arbeitende Homologienforscher diese Frage meistens seinem die Funktionen untersuchenden Kollegen.

Genau so wie bei der morphologischen Betrachtung zerfällt diese Frage wieder in zwei weitere: 1. was sind die kausalen Bedingungen, die im Individuum die arteigene Entwicklung der Bewegung besorgen und 2. was sind die kausalen Bedingungen dessen, daß sich die Arten in dieser Hinsicht verschiedenlich entwickeln, mit anderen Worten warum entwickeln die Arten sich auseinander? Denn die Homologienforschung führt doch bei aller Vorläufigkeit und Beschränktheit ihrer Ergebnisse letzten Endes zur Bearbeitung dieser allerdings noch unüberblickbaren Fragenkomplexe.

Während nun die unter 1. gemeinte kausale Analyse der Übersprungbewegungen für solche mit Mitteilungsfunktionen ebensogut und mit gleicher Aussicht auf Erfolg in Angriff genommen werden konnte wie für solche ohne Mitteilungsfunktion, ist die 2. Frage für beide Arten von Übersprungbewegungen verschieden. Es scheint nämlich, soweit sich dies wenigstens auf Grund des jetzt verfügbaren Tatsachenmaterials sagen läßt, daß stark ritualisierte Übersprungbewegungen immer solche mit Mitteilungsfunktion sind. Während nun die Evolutionsfrage für nicht-ritualisierte Übersprungbewegungen dieselbe ist wie für ihr autochthones Vorbild, ist das bei den ritualisierten Übersprungbewegungen nicht der Fall, denn die Divergenz der Form zwischen Übersprungbewegung und ihrem Vorbild verlangt eine eigene Deutung.

Hier hilft uns nun gerade die Tatsache weiter, daß die Ritualisierung nur den Übersprungbewegungen mit Mitteilungsfunktion zukommt. Die mitteilende Leistung wächst, wie wir oben gesehen haben, mit dem Grade der Ritualisierung. Das Ritualisiertsein ist also eine Anpassung, die Formdivergenz hat somit Selektionswert. Dies setzt freilich voraus, daß eine Signalhandlung artherhaltend wirkt, ein Satz dessen Richtigkeit wohl nur der bestreiten kann, dem der wichtige Einfluß von Signalhandlungen als Tatsache unbekannt geblieben ist.

Die Zuchtwahl wirkt nun im Falle sozialer Mitteilungsformen sozusagen nach zwei Richtungen. Ein einmal entstandener Formunterschied bei einer Balzhandlung des ♂ z. B. kann Selektionswert haben, weil ein solches ♂ nicht so leicht mißverstanden wird und daher leichter die Mitbalz eines ♀ auslöst als andere ♂♂. So werden zu gleicher Zeit die ♂♂ mit den stärksten abweichenden Signalhandlungen und die ♀♀ mit den zu diesen Signalhandlungen am besten passenden „Schematen“ ausgewählt werden. Eine einmal entstandene Formabartung wird also entweder ausgemerzt (nämlich wenn es keinen Gegenspieler mit gesteigerter Empfindlichkeit gerade für diese Abweichung gibt) oder sie wird von einsetzender Selektion begünstigt, und sobald das anfängt, fällt auch das dazugehörige Schema der Macht der Zuchtwahl anheim. Diese Überlegung dürfte auch zur Erklärung der Tatsache führen, daß wir in den Signalen einer Art sozusagen die Wahrnehmungsphysiologie der Art reflektiert sehen. Wir müssen also annehmen, daß Signalbewegung und das dazugehörige Schema zu gleicher Zeit ausgelesen werden. Das gilt nicht nur für die zu Signalhandlungen gewordenen Übersprungbewegungen, sondern auch für Signalhandlungen anderer Art.

VI. Signalhandlungen anderer Art

A. „Erwachende Handlungen“

Ein Schneeammer-♀ bemüht sich zu Beginn der begattungsbedürftigen Phase um Nistmaterial. Es nimmt dann und wann Halme auf, hält sie viel-

leicht eine Sekunde im Schnabel und läßt sie wieder fallen. Am nächsten Tag geht es einige Sekunden mit dem Halm im Schnabel herum; später fliegt es eine kurze Strecke mit einem aufgenommenen Halm und noch später beginnt es, richtig zu bauen. Die Bewegung sieht auch unvollständig aus, ist es aber in anderer Weise als eine Übersprungbewegung. Wenn man z. B. das früh im Frühjahr auftretende Nisten einer Silbermöwe mit dem Übersprungnisten vergleicht, fällt es auf, daß dem „erwachenden“ Nisten längeres oder kürzeres Suchen einer Niststelle vorausgeht, während das Übersprungnisten dieses vorangehende Appetenzverhalten nicht zeigt, wenigstens in weitaus den meisten Fällen nicht. Die unreifen Nistbewegungen sind auch gar nicht vom Blockieren eines anderen Dranges abhängig, sondern sind autochthon aktiviert. Im Beginn der Fortpflanzungszeit treten erwachende sexuelle und Brutfürsorgebewegungen sehr oft auf.

Als Beispiel von erwachenden Brutpflegehandlungen sei das Paarungsverhalten der Flußseeschwalbe angeführt. Der erste Schritt der Paarbildung dieser Art besteht daraus, daß sich ein Vogel einen Fisch holt und damit in bestimmter zeremonieller Weise herumfliegt, bis sich ihm ein Partner zugesellt, mit dem dann ein „Fischflug“ abgehalten wird (Abb. 15). Es kommt während eines solchen Fischfluges niemals zu einer richtigen Fütterung und derselbe Fisch kann stundenlang bei vielen Fischflügen benutzt werden. In einer späteren Phase der Paarbildung reizt ein Fischträger einen potentiellen Gatten zum Sichniederlassen an der Stelle, wo er sich sein Revier gründen will. Sowohl während des Fischfluges als während des Herunterlockens kann der Fisch auch fehlen, ohne daß die Form der Bewegung darunter merkbar leidet (TINBERGEN 1931). Dieses unvollkommene Füttern geht bald in richtiges Füttern über; es ist deshalb als erwachende Fütterungsbewegung zu betrachten.

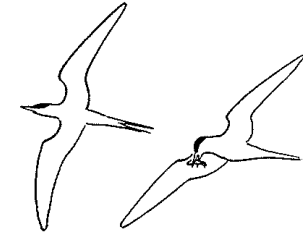


Abb. 15. Der Fischflug der Flußseeschwalbe. Nach TINBERGEN, 1931

Diese erwachenden Handlungen gehören zu den Äußerungen, die PORTIELJE Symbolhandlungen nennt, in denen nach seiner Darstellung entweder die Bewegung oder das adäquate Objekt „symbolisiert“ werden. Alle unvollständigen Bewegungen, sowie alle Handlungen die in bezug auf ein nicht optimal wirksames Objekt ablaufen, gehören also zu dieser Gruppe. Es ist demnach nicht möglich, die Symbolhandlung unserer hier besprochenen „erwachenden Bewegung“ gleichzusetzen. Unter den Sammelnamen Symbolhandlung fallen nach den von PORTIELJE hervorgehobenen Kennzeichen außer den erwachenden Handlungen auch noch Übersprungbewegungen und auch solche antochthon getriebene Handlungen, die unter dem Einfluß einer längeren Stauung schon in bezug auf unteroptimale Situationen oder Gegenstände ablaufen. Für analytische Zwecke ist also PORTIELJES Begriff zu weit.

Weil das Wort „Symbolhandlung“ schon mit vielen verschiedenen Bedeutungen belastet ist, will ich die von mir gemeinte Erscheinung lieber neu benennen. Die sich aufdrängende Bezeichnung als „unreife“ oder „reifende“ Handlung war jedoch deshalb abzulehnen, weil unter Reifung allgemein ein Wachstumsprozeß verstanden wird. Nun haben wir oben gesehen (S. 22), daß das „Erwachen“ einer Gruppe von Bewegungen unter dem Einfluß des steigenden Hormonspiegels etwas anderes ist als ihr Wachsen. Die sexuellen Bewegungen des Kormorans (genauer: die diese Bewegungen ermöglichenden körperlichen Strukturen) wachsen nur einmal und zwar im vierten Monat seines Lebens; nachdem sie gereift (= gewachsen) sind, bleibt die Struktur zeit lebens bestehen, was ja aus dem Auftreten von sexuellen Übersprungbewegungen während der sexuellen Ruhezeit hervorgeht; jedes Frühjahr aber wird die Bewegungsgruppe von neuem hormonal geweckt, „erwacht“ sie. Es ist daher vorsichtiger, schon jetzt die reifende und die erwachende Bewegung begrifflich so scharf wie möglich zu trennen und sie mit verschiedenen Namen zu belegen.

Auch die erwachende Bewegung hat oft Mitteilungsfunktion. Das erwachende Nisten einer Silbermöwe reizt den Gatten zum „Mitnisten“ und

dieses Zusammennisten bewirkt die Bindung an eine Neststelle. Das erwachende Füttern der Flußseeschwalben reizt den „gefütterten“ Partner, sich im Revier des „Fütternden“ niederzulassen, worauf dann die weiteren Paarbildungszeremonien einsetzen.

Die als Signalhandlungen wirkenden erwachenden Bewegungen zeigen auch oft Ritualisierung. Als solche sind z. B. die beim Fischflug auftretenden Bewegungen der Seeschwalben zu betrachten. Auch hier kann die Ritualisierung den Zusammenhang mit dem „Vorbild“ geradezu unkenntlich machen: die „Fischflüge“ z. B. der Brandseeschwalbe sind ohne Kenntnis der Flußseeschwalbenfischflüge nur noch schwer als erwachendes Füttern zu erkennen. Sogar bei der Zwergmöwe besteht nach den Beobachtungen L. TINBERGENS (1937) eine Zeremonie, die dem Fischflug der Seeschwalben stark ähnelt und die wir bei dieser Art sicher nicht als erwachendes Füttern ansprechen würden, wenn uns nicht der Vergleich mit den Seeschwalben die Homologisierung ermöglichte. Leider ist die Balz der Zwergmöwe uns nur durch Beobachtungen der zweifellos unvollständigen Reaktionen übersommernder Vögel bekannt.

Unsere Kenntnisse dieser Gruppe von Signalhandlungen sind noch sehr dürftig. Ich wage es denn auch nicht zu entscheiden, ob hier die Ritualisierung zu gleichartiger ethologischer wie morphologischer Verzerrung führt wie bei der Übersprungbewegung, möchte es aber vermuten, weil ja die Verzerrung nicht mit dem Ursprung der Bewegung, sondern mit ihrer Signalfunktion zusammenhängt.

B. Intentionsbewegungen

Eine Ente, die im Begriff ist aufzufliegen, vollführt mit dem Kopfe kurze ruckartige Bewegungen, die wie unvollkommene Auftriegbewegungen aussehen. Dadurch bringt sie die anderen Enten ebenfalls in Auftriebstimmung. Diese Ansätze zu einer Bewegung bzw. Anfänge einer solchen, die dem Beobachter, der die volle Bewegung kennt, sogleich verraten, was das Tier „beabsichtigt“, und daher recht treffend Intentionsbewegungen genannt worden sind, haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den erwachenden Handlungen. Der Unterschied liegt aber darin, daß die Intentionsbewegung jeden Augenblick in die vollständige Bewegung übergehen kann, während die erwachende Bewegung dazu lange Zeit, unter Umständen Wochen braucht, so lange, bis der für ihre volle Ausführung verantwortliche Hormonspiegel die volle Höhe erreicht hat.

Auch Intentionsbewegungen können ritualisiert werden. Die genannte Auftriegbewegung der Anatiden ist in vielen Formem verwirklicht, deren Homologie, wie mir LORENZ mitteilt, zwar in Einzelheiten noch nicht ganz klar, jedoch in vielen Fällen sichergestellt ist. Ob auch Intentionsbewegungen von auffälligen Strukturen unterstützt werden können, die ihre Signalwirkung erhöhen, wage ich noch nicht zu sagen. Auch hier macht sich ein großer Tatsachenmangel peinlich bemerkbar.

C. Reine Demonstrationsbewegungen

In den drei bis jetzt behandelten Gruppen von Signalhandlungen führt die vergleichende Betrachtung zu dem Schluß, daß die Bewegung primär ist und daß als Folge ihrer Aufgabe Signal zu sein eine von Selektion begünstigte Entwicklung in Richtung höchster Auffälligkeit eingesetzt hat, die nicht nur in Ritualisierung der Bewegung selber, sondern auch im Auftreten auffälliger morphologischer Strukturen besteht. Während sich im konkreten Einzelfall schwer etwas darüber aussagen läßt, was sich stammesgeschichtlich

früher entwickelt hat, die Bewegung oder die dazugehörige Struktur, so wissen wir jedenfalls, daß im allgemeinen die Bewegung ganz unabhängig von der morphologischen Signalstruktur entstanden sein muß, und in vielen Fällen muß die Struktur sekundär „hinzugekommen“ sein.

Es gibt nun auch Signalbewegungen, die eindeutig eine Anpassung an eine primär vorhandene morphologische Struktur darstellen und insbesondere dazu dienen, diese Struktur möglichst eindringlich zu zeigen. Als Beispiel sei die Balzhandlung des Stichlings-♀ beschrieben. Sie besitzt im ausgesprochenen Maße die Eigenschaft der „Unwahrscheinlichkeit“, die allen Signalen nach LORENZ eignet. Das Tier stellt den Vorderkörper schräg aufwärts, und schwimmt in dieser Haltung langsam in waagerechter Richtung auf das ♂ zu (Abb. 16). Diese Schwimmbewegung ist tatsächlich sehr unwahrscheinlich.

Das ♂ wird nun, wie es Versuche bewiesen haben, von dem dicken weiblichen Bauch besonders stark beeindruckt; es „führt“ dicke, balzende ♀♀ am besten. Würde das ♀ in normaler waagerechter Haltung auf das ♂ losschwimmen, so wäre der dicke Leib praktisch unsichtbar. Die Abb. 17 zeigt, wie das ♀ dem ♂ wirklich erscheint, wenn es in Balzstellung auf ihn zuschwimmt. Die Bewegung des ♀ stellt also seinen dicken Hinterleib unübertrefflich zur Schau, und weil man nun schwerlich annehmen kann, er sei eine Anpassung an die Balzbewegung, sondern vielmehr sein Anschwellen lediglich als Folge der Anwesenheit der dotterreichen Eier betrachten muß, so scheint die Bewegung eine Anpassung an eine einmal vorhandene Struktur zu sein.

Ich glaube, daß solche „reine Demonstrationsbewegungen“ bei denen also die Bewegung im Dienste einer Struktur und nicht die Struktur im Dienste der Bewegung steht, sehr oft vorkommen. Der Graue Kranich wendet einem Gegner den roten Hinterkopf zu. Der amerikanische Specht *Colaptes auratus* („the Flicker“) hebt bei der Balz den Schwanz seitwärts und zeigt durch seine gleichzeitige Drehung seine leuchtend gelb gefärbte Unterseite dem ♀ (NOBLE, 1936).

Allerdings dürfte in vielen Fällen die Alternative: „Bewegung im Dienste einer Struktur oder umgekehrt“ ihren Sinn verlieren, weil beide, Struktur und Bewegung sich weiter entwickeln, sobald sie Signalfunktion haben.

So machen sogenannte Imponierbewegungen, wie sie die Männchen vieler Tierarten zeigen, von schon vorhandenen Strukturen Gebrauch. Vögel z. B. sträuben die Federn, Echsen machen sich schmal und hoch, auch in Fällen, in denen eine besondere, dazu dieliche Struktur nicht entwickelt ist. Die Bewegung erscheint hier also als Anpassung an die vorhandene Struktur. Oft scheint dann später als tertiäre Anpassung noch eine besondere, die Bewegung unterstützende Struktur zu entstehen. Die amerikanische Echse *Sceloporus undulatus* (Latr.) z. B. hat einen tiefblauen Bauch, der gewöhnlich fast unsichtbar ist, beim Imponieren jedoch ins Auge springt; eine große

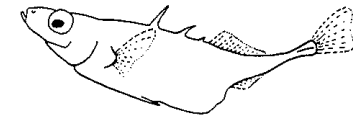


Abb. 16. Die Balzstellung des legerreifen Stichlings-♀. Nach TER PELKWIJK & TINBERGEN, 1937

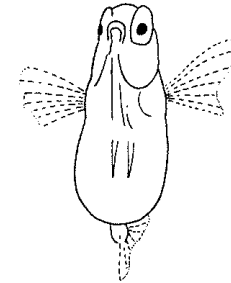


Abb. 17. Balzendes Stichlings-♀, wie es dem ♂ erscheint. Durch Heben des Vorderkörpers wird der — nachweislich als Signal wirkende — geschwollene Unterleib überhaupt erst sichtbar. Nach einem Lichtbild

Zahl von Arten der Gattung *Lacerta* haben ebenso bunte Farben an der Bauchseite, besonders der Kehle.

Im Einzelfall wird es also oft unmöglich sein, herauszufinden wie sich die Entwicklung vollzogen haben mag; daß sie aber in manchen Fällen von einer „zufälligen, sowieso vorhandenen“ Bewegung (z. B. Übersprungbewegung), in anderen von einer „zufälligen, sowieso anwesenden“ Struktur (z. B. dem dicken Leib beim Stichling-♀) ausgegangen sein dürfte, das ist sehr wahrscheinlich.

VII. Zusammenfassung und Schlußbetrachtungen

Das Prinzip der Übersprungbewegung hängt sehr eng mit der Tatsache zusammen, das ein Tier über verschiedene Richtungen des Handelns verfügt, deren jede an ganz bestimmte innere sowie äußeren Bedingungen gebunden ist. Immer wenn tierische Handlungen nicht rein reaktionsmäßig ablaufen, sondern auch von spezifischen inneren nervösen Erregungen („Drang“) getrieben werden, ruft die Wirksamkeit eines bestimmten Dranges im Tier die Bereitschaft hervor, auf ganz bestimmte Reizsituationen infolge bestimmter „Schemata“ mit ganz bestimmten Handlungen zu reagieren. Die Nomenklatur in diesem Gebiet ist nicht sehr einheitlich, und leider werden die meisten Worte wie Drang, Trieb, Stimmung usw. von verschiedenen Autoren in verschiedener Bedeutung gebraucht. In der Hauptsache aber bedeuten sie alle dasselbe, nämlich 1. daß es eine innere Verursachung gibt, und 2. daß jeder Drang (Trieb, Stimmung) nur in scharf begrenzter Richtung wirksam ist, d. h. das Tier zu einer ganz bestimmt gerichteten Gruppe von Handlungen bereit macht. Diese gewisse Trennung der Wirksamkeit verschiedener Triebe liegt der UEXKÜLLSchen Unterscheidung von Funktionskreisen zugrunde und hat auch Anlaß zur Unterscheidung verschiedener Instinkte gegeben.

Wird eine Handlung von „ihrem eigenen“ Drang verursacht, so nennen wir sie mit KORTLANDT autochthon verursacht. Die Übersprungbewegung tritt nun auf, wenn das Tier nachweislich weder von außen noch von innen zu dieser Bewegung gereizt wird, also nicht in der „Stimmung“ ist sie zu vollführen. Dagegen kann oft festgestellt werden, daß sie von einem bestimmten anderen Drang hervorgerufen wird. Die Übersprungbewegung wird also allochthon verursacht.

Die vorliegende Arbeit versucht nach Wiedergabe des noch dürftigen verfügbaren Beobachtungsmaterials eine Kausalanalyse der Übersprungbewegung.

Eine Übersprungbewegung kann auftreten, wenn im Tier zwei Triebe zu gleicher Zeit erregt werden, deren Handlungen antagonistisch sind. Ein solcher Widerstreit entsteht besonders oft zwischen Kampf- und Fluchttrieb. Beim Stichling hat, wie Versuche lehrten, das Erregen des Fluchttriebes in einem schon angriffslustigen Tier das Auftreten einer Übersprungbewegung zur Folge (S. 14).

Ein zweiter Umstand, der zu Übersprungbewegungen Anlaß gibt, ist das zu plötzliche Erreichen des Zieles. Dies scheint besonders beim Kampftrieb und beim Geschlechtstrieb vorzukommen. Die Wahrnehmung des Gegenspielers und das Vollführen der ersten Angriffs- bzw. Begattungshandlungen lassen bei plötzlichem Erreichen des Zieles (Verschwinden des Gegners bzw. Ende der Begattung) einen Drangüberschuß im Tier bestehen, den es durch allochthone Bewegungen abreagiert. Der objektive Beweis des Bestehens dieses Drangüberschusses ließ sich wieder beim Stichling führen (S. 16).

Drittens kann das Ausbleiben der notwendigen äußeren Reizung irgendwo in einer Handlungskette Übersprungbewegungen hervorrufen. Das ist be-

sonders bei Paarungseinleitungen der Fall. Innere Faktoren sowie die Signalhandlungen des Gegenspielers erhöhen die Bereitschaft des Tieres, auf dessen nächste Signalhandlung mit der nächstfolgenden sexuellen Handlung zu antworten. Auch diese Steigerung des Dranges wurde beim Stichling experimentell festgestellt (S. 19). Bleibt die nächste Signalhandlung des Partners aus, so bleibt im Tier also ein Drangüberschuß bestehen, den es durch Übersprungbewegungen abreagieren kann.

In sämtlichen drei Fällen läßt sich also das Bestehen eines Drangüberschusses objektiv beweisen. „Reine Reaktionen“, wie z. B. das Flügeltrocknen beim Kormoran, das nur als Reaktion auf die Reizsituation „nasses (schweres) Gefieder“ auftritt, können anscheinend nicht als Übersprungbewegungen auftreten, mit anderen Worten eine Übersprungbewegung kann tatsächlich nur von einem Drang aktiviert werden.

Die Untersuchung der Form der Übersprungbewegung zeigt, daß besonders solche Bewegungen als Übersprungbewegungen auftreten können, die sehr oft unter autochthoner Verursachung ablaufen. Diese Bewegungen können angeborene sowie (wenigstens beim Menschen) erworbene Koordinationen sein. Beim Menschen treten beide Arten auf. Das Aufziehen der Taschenuhr und das Anzünden einer Zigarette sind erworbene Bewegungen; als Beispiele von angeborenen Bewegungen werden Übersprunghaarpflege (Sich hinterm Ohr kratzen) und Übersprung-Saugen (Küssen) behandelt. KORTLANDT hat weiter beim Kormoran gezeigt, daß es für Frequenz wie Intensität der Übersprungbewegung gleichgültig ist, ob ihr autochthones „Vorbild“ hormonal geweckt ist oder nicht. Sexuelle Übersprungbewegungen werden vom Kampfdrang in allen Jahreszeiten in gleicher Weise hervorgerufen, vorausgesetzt daß sie ontogenetisch gereift sind.

In dreierlei Hinsicht kann die Form der Übersprungbewegung von der Form ihres autochthonen Vorbildes verschieden sein. Erstens ist sie nie eine vollständige Handlung und erreicht daher nicht den zur autochthonen Handlung „gehörigen“ Zweck. Das hängt damit zusammen, daß als Übersprungbewegung immer nur eines oder wenige Glieder aus einer Handlungskette auftreten; die letzten Glieder, die zum Erreichen des Triebzieles führen, werden meistens nicht übertragen, und ebenso auch nicht die Anfangsglieder der Handlung, die gewöhnlich das vorangehende Appetenzverhalten darstellen. So unterbleibt bei vielen Übersprungbewegungen ein Teil der Orientierungsbewegungen; nur diejenige Orientierungskomponenten treten als Bestandteil der Übersprungbewegung auf, die auch bei autochthoner Verursachung zu den mit der Übersprungbewegung übereinstimmenden Gliedern gehören. Wahrscheinlich handelt es sich hier sogar nur um scheinbare Orientierungskomponenten, die in Wirklichkeit zur zentralnervösen Erbkoordination gehören; die richtigen von Außenreizen gesteuerten Taxiskomponenten fehlen der Übersprungbewegungen wahrscheinlich ganz, auch wenn sie im autochthonen Vorbild mit der Erbkoordination simultan verschränkt sind.

Zweitens wird die Übersprungbewegung oft von „Ausdrucksbewegungen“ der primären Handlung überlagert. So geht beim drohenden Stichlingsmännchen die Bewegung des Übersprungfressens mit monokularem Fixieren des Gegners (Abb. 14) statt mit binokularem Fixieren des Bodens einher.

Drittens wird eine als Signalhandlung wirkende Übersprungbewegung von Bewegungskomponenten überlagert, die dazu dienen, die Signalwirkung eindringlicher zu machen. Das geschieht durch ein Zurschaustellen körperlichen Strukturen. Auf dieser letzten Erscheinung, die als Ritualisierung oder Formalisierung beschrieben wird, beruht die oft groteske Formumbildung der als Signal wirksamen Übersprungbewegungen. Sie können ihre Form

dermaßen verändern, daß nur noch der homologisierende Vergleich von Art zu Art sie als Übersprungbewegung erkennen läßt.

Eine nur wenig vom Vorbild abweichende Übersprungbewegung ist als Signal nicht sehr zweckmäßig, weil der antwortende Partner sie mißverständlich als die autochthone Handlung auffassen kann; ein solches Mißverständnis lernten wir bei der Silbermöwe kennen (S. 31). Das Ritualisiertsein hat also arterhaltende Funktion und stellt somit eine Anpassung dar. Damit ist eine Vorbedingung für Evolution durch Auslese gegeben. Die Erscheinung des Ritualisiertseins, sowie die Möglichkeit, auf Grund vergleichender Beobachtung Reihen zu bilden und somit zu homologisieren, führt ja zu stammesgeschichtlichen Deutungen. Auslese kann dadurch zustande kommen 1. daß starke Formunterschiede zwischen Übersprungbewegung und Vorbild zweckmäßiger sind als schwache, 2. daß ein Tier um so zweckmäßiger reagiert, je besser sein „Schema“ auf die Abweichung eingestellt ist. Die Auslese greift also gleichzeitig am Signal und am Schema an.

Kausalanalyse, Betrachtung der Form und Betrachtung der Funktion, führen also gemeinsam zu dem Eindruck, daß „zufällig“ (nämlich als Folge der Struktur des Nervensystems) auftretende Nebenerscheinungen, als welche wir ja die Übersprungbewegungen betrachten müssen, sekundär als Signale Mitteilungsfunktion bekommen haben, womit Ritualisierung der Bewegungsform sowie der „unterstützenden“ körperlichen Signalstrukturen einhergegangen ist.

Die Übersprungbewegung ist nicht die einzige Quelle von Signalhandlungen. Als weitere behandelten wir kurz: die erwachende Bewegung, die Intentionsbewegung und die reine Demonstrationsbewegung. Bei den ersten beiden ist die Bewegung ebenfalls gewissermaßen ein ethologisches Nebenprodukt, das sekundär Signalfunktion bekommen hat und deshalb in derselben Weise ritualisiert ist wie die Übersprungbewegung. Genauere Vergleiche verbot leider der gegenwärtige Tatsachenmangel. Die reine Demonstrationsbewegung endlich dürfte einen anderen Ursprung haben: die körperliche Struktur ist hier primär, die Bewegung eine Anpassung an die Struktur. Das geht besonders klar aus dem Beispiel der Balzbewegung des Stichelings-♀ hervor, das seinen in der Normalhaltung ganz unauffälligen laichgeschwellten Bauch dem ♂ mit nachweislich maximal auslösender Wirkung zur Schau stellt (Abb. 17).

In allen Fällen aber scheinen sowohl die Demonstrationsbewegung wie auch die sie unterstützende Struktur sich gleichzeitig stammesgeschichtlich weiterzuentwickeln, so daß der ursprüngliche Unterschied zwischen primären und sekundären Komponenten des Signals durch Überlagerung tertiärer Anpassungen verwischt wird.

Ich bin mir dessen bewußt, daß die oben entwickelten Gedankengänge noch viel Speklatives in sich haben. Das rührt wohl an erster Stelle von der Lückenhaftigkeit des Tatsachenmaterials her. Wir kennen erst wenige Beispiele von Übersprungbewegungen, und auch diese sind uns ja noch nicht genau genug bekannt. Diese Arbeit will demnach ganz und gar nicht ein Abschluß, sondern vielmehr eine programmatische Aufforderung sein. An erster Stelle will sie auf den großen Mangel an genauen zu Vergleichszwecken brauchbaren Beschreibungen von Verhaltenssystemen hinweisen und so zu weiterer Analyse der Verhaltenssysteme anregen.

Schrifttum

- BROEKHUYSEN, G. J., Gedragingen van geslachtsrijpe en nog niet geslachtsrijpe Zilveren Grote Mantelmeeuwen (*Larus argentatus* Pont. et *Larus marinus* L.) buiten de broedtijd. Ardea 1937, 26, 159—173. — CARPENTER, C. R., Psychobiological Studies of Social Behavior in Aves. II. Journ. Comp. Psychol. 1933, 16, 59—98. — CRAIG, W., The Expression of Emotion in the Pigeons. I. The Blond Ring-Dove (*Turtur risorius*). Journ. Comp. Neurol. Psychol. 1909, 14, 86—100. — CRAIG, W., Appetites and Aversions as Constituents of Instincts. Biol. Bull. 1918, 34, 91—108. — McDOUGALL, W., An Outline of Psychology. 6th Ed. London 1933. — GOETHE, F., Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pontopp.) auf der Vogelinsel Memmertsand. Journ. f. Ornithol. 1937, 85, 1—119. — HEINROTH, O., Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. V. Internat. Ornithol. Kongr. Berlin 1910, 590—702. — HOWARD, H. E., Territory in Bird Life. London 1920. — HOWARD, H. E., An Introduction to the Study of Bird Behaviour. Cambridge 1929. — HUXLEY, J. S., The Courtship Habits of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*); with an Addition to the Theory of Sexual Selection. Proc. Zool. Soc. London 1914, 35, 253—291. — HUXLEY, J. S., Darwin's Theory of Sexual Selection and the Data Subsumed by it, in the Light of Recent Research. The American Naturalist 1938, 72, 416—433. — KIRKMAN, F. B., Bird Behaviour. London-Edinburg 1937. — KORTLANDT, A., De uitdrukkingsbewegingen en-geluiden van *Phalacrocorax carbo sinensis* (Shaw & Nodder). Ardea 1938, 27, 1—40. — LEINER, M., Ökologische Studien, an *Gasterosteus aculeatus*. Zs. Morphol. Ökol. Tiere 1929, 14, 360—400. — LEINER, M., Fortsetzung der ökologischen Untersuchungen an *Gasterosteus aculeatus*. Zs. Morph. Ökol. Tiere, 1930, 16, 499—541. — LORENZ, K., Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Journ. f. Ornithol. 1935, 83, 137—213 und 289—413. — LORENZ, K., Über die Bildung des Instinkt-begriffes. Die Naturwiss. 1937a, 25, 289—300, 307—318 und 324—331. — LORENZ, K., Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biologica 1937b, 2, 17—50. — LORENZ, K., Vergleichende Verhaltensforschung. Verhandlungen der Deutschen Zool. Gesellsch. 1939. Im Druck. — LORENZ, K., und TINBERGEN, N., Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. I. Zs. f. Tierpsychol. 1938, 2, 1—29. — MAKINK, G. F., Die Kopulation der Brandente (*Tatorna tadorna* L.). Ardea 1931, 20, 18—21. — MAKINK, G. F., An Attempt at an Ethogram of the European Avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) with Ethological and Psychological Remarks. Ardea 1936, 25, 1—63. — NOBLE, G. K., Courtship and Sexual Selection of the Flicker (*Colaptes auratus luteus*). The Auk 1936, 53, 269—282. — PALMGREN, P., Balz als Ausdruck der Zuegkstage bei einem gekäfigten Fitislaubsänger. Ornith. Fennica 1934, 4, 84—87. — TER PELKWIJK, J. J., und TINBERGEN, N., Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L. Zs. f. Tierpsychol. 1937, 1, 193—201. — PICKWELL, G. B., The Prairie Horned Lark. Trans. Acad. Sci. St. Louis 1931, 27, 1—153. — PORTIELJE, A. F. J., Zur Ethologie bzw. Psychologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pont.). Ardea 1928, 17, 127—155. — PORTIELJE, A. F. J., Ein bemerkenswerter Grenzfall von Polygamie bzw. accessorischer Promiskuität beim Höckerschwan, zugleich ein Beitrag zur Ethologie bzw. Psychologie von *Cygnus olor* (Gm.). J. f. Ornithol. 1936, 84, 140—158. — PORTIELJE, A. F. J., Dieren Zien en Leeren Kennen. Amsterdam 1938. — PORTIELJE, A. F. J., Triebleben bzw. intelligente Äußerungen beim Orang-Utan (*Pongo pygmaeus* Hoppius). Bijdragen tot de Dierkunde 1939, 27, 61—114. — SELOUS, E., Bird Watching. London 1901. — SELOUS, E., Evolution of Habit in Birds. London 1933. — TINBERGEN, L., Feldbeobachtungen an Zwergmöwen (*Larus minutus* Pall.). Limosa 1937, 10, 12—21. — TINBERGEN, L., Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L. Archives Néerland. de Zool. 1939, 3, 324—364. — TINBERGEN, N., Zur Paarungsbiologie der Flußseeschwalbe (*Sterna h. hirundo* L.). Ardea 1931, 20, 1—18. — TINBERGEN, N., Waarnemingen aan Zilvermeeuwen te Wassenaar. De Levende Natuur 1932, 37, 214—223. — TINBERGEN, N., Field Observations of East Greenland Birds. I. The Behaviour of the Red-necked Phalarope (*Phalaropus lobatus* L.) in Spring. Ardea 1935, 24, 1—42. — TINBERGEN, N., Zur Soziologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pont.). Beitr. Fortpfl. biol. Vögel 1936a, 12, 89—96. — TINBERGEN, N., Waarnemingen en proeven over de sociologie van een zilvermeeuwenkolonie. De Levende Natuur 1936b, 40, 262—280 und 304—306. — TINBERGEN, N., Über das Verhalten kämpfender Kohlmeisen (*Parus m. major* L.). Ardea 1937, 26, 222/223. — TINBERGEN, N., Ergänzende Beobachtungen über die Paarbildung der Flußseeschwalbe (*Sterna h. hirundo* L.). Ardea 1938, 27, 247—249. — TINBERGEN, N., On the Analysis of Social Organization among Vertebrates. with Special Reference to Birds. Amer. Midland Natural. 1939a, 21, 210—234. — TINBERGEN, N., Field Observations of East Greenland Birds. II. The Behavior of the Snow Bunting (*Plectrophenax nivalis subnivalis* Brehm) in Spring. Trans. Linn. Soc. New York 1939b, 5, 1—94. — TINBERGEN, N., und KUHNEN, D. J., Über die auslösenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. und *T. e. erictorum* Turton). Zs. f.

Tierpsychol. 1939, 3, 37–60. — VENABLES, L. S. V., Nesting of the Nuthatch. Brit. Birds 1938, 32, 26–33. — VERWEY, J., Die Paarungsbiologie des Fischweibers. 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 Schematen, 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 auslösender 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 Schwellenerniedrigung auslösender Reize kann sozusagen den Grenzwert Null erreichen, so daß die Handlung schließlich auch ohne nachweisbare Außenreize hervorbricht.