Konrad Lorenz 1952
Die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung in den letzten 12 Jahren.
Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Freiburg 1952
Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig
pp. 36-58.

[OCR by *Konrad Lorenz Haus Altenberg* – http://klha.at]
Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

Die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung in den letzten 12 Jahren

Es sind fast 13 Jahre vergangen, seit ich auf der Tagung dieser Gesellschaft in Rostock über den damaligen Stand der Vergleichenden Verhaltensforschung referieren durfte. Heute ist es meine Aufgabe, in

gedrängter Form über die neuen Ergebnisse zu berichten, die unser Wissenszweig seitdem hinzu gewonnen hat, vor allem aber auch darüber, was an unseren damaligen Anschauungen und Aussagen geändert und modifiziert werden muß. JAKOB VON UEXKÜLL hat einmal gesagt: „Die Wahrheit von heute ist der Irrtum von morgen", und OTTO KOEHLER hat darauf geantwortet: „Nein, die Wahrheit von heute ist der S p e z i a l f a l l von morgen!" Ich darf heute mit eingestandenem Stolz sagen, daß buchstäblich alle wesentlichen irrtümlichen Aussagen, die ich vor 13 Jahren in Rostock gemacht habe und die ich heute berichtigen muß, genau dieses Prinzip verkörpern: Bestimmte Spezialfälle tierischen Verhaltens haben uns zwar durch ihre relativ große Einfachheit zu Simplismen und etwas vorschnellen Generalisationen verführt, aber diese Vereinfachungen und Verallgemeinerungen haben einen sehr beträchtlichen heuristischen Wert entwickelt, auch dort, wo wir sie heute beträchtlich modifizieren müssen. Die Auffindung des am leichtesten analysierbaren Falles war auch hier der erste Schritt zur Auffindung des Naturgesetzes.

Ich rekapituliere in kürzester Form die Ergebnisse der Vergleichenden Verhaltensforschung, wie ich sie 1939 in Rostock dargestellt habe. C. O. WHITMAN (1898) und O. HEINROTH (1910) hatten unabhängig voneinander das Vorhandensein genetisch fixierter und weitgehend formkonstanter B e w e g u n g s w e i s e n entdeckt, die für Arten, Gattungen, Ordnungen usw. bis hinauf zu den allerweitesten systematischen Kategorien ebenso bezeichnend sind, wie nur irgendwelche unter den taxonomisch verwerteten körperlichen Merkmalen. Auf diese Bewegungsweisen ist daher der Begriff der stammesgeschichtlichen Homologie anwendbar und mit ihm der ganze Methodenschatz der vergleichenden Morphologie. Eine Art, eine Gattung, ja eine ganze Klasse h a t eine bestimmte Instinktbewegung, ganz so, wie sie bestimmte körperliche Merkmale hat.

Keiner der beiden genannten Forscher hat je einen Ansatz zur kausalen Analyse der Instinktbewegung (Ib.) oder irgendwelche Aussagen über ihre physiologischen Eigenarten gemacht. Beide v e r w e n d e t e n sie nur als taxonomisches Merkmal. Aber sie zogen zu eben diesem Behufe unter all den verschiedenen Typen angeborener Verhaltensweisen n u r solche heran, die physiologisch von ganz bestimmter Art waren: Alle von ihnen beschriebenen und systematisch ausgewerteten Bewegungsfolgen sind reine, von Orientierungsmechanismen kaum überlagerte Instinktbewegungen. Auch an der rein deskriptiv-systematischen Zusammenstellung dieser Bewegungsweisen mußten nun bestimmte gemeinsame p h y s i o l o g i s c h e Eigenschaften in die Augen fallen, die allen damals herrschenden Anschauungen über Instinktverhalten widersprachen. Nach Anschauung der vitalistisch gefärbten „Purposive Psychology" Mc DOUGALLS (1933) mußte instinktives Verhalten stets adaptiv plastisch und nur in seinem Enderfolg konstant sein. Nach Meinung der mechanistischen Schulen, der Behavioristen, sowohl wie der Reflexologen PAWLOWscher Prägung, waren sie Ketten unbedingter Reflexe, und somit völlig starr, vor allem aber bar jeder Spontaneität. Die

von WHITMAN und HEINROTH gefundenen Bewegungsweisen entsprachen nun, was ihre Starrheit anbetrifft, völlig den Erwartungen, die man auf Grund der Kettenreflexhypothese hegen mußte. Aber sie zeigten eine ganz besondere Art der Spontaneität. Alle diese Bewegungsweisen sind um so leichter auszulösen, je länger sie nicht ausgelöst wurden, der Schwellenwert der auslösenden Reize senkt sich während der Ruhe. Außerdem aber wird die längere Zeit nicht gebrauchte Instinktbewegung selbst zu einem „Motiv" im buchstäblichen Sinne des Wortes, sie versetzt den Organismus als Ganzes in motorische Unruhe und veranlaßt ihn, aktiv nach der auslösenden Reizsituation zu suchen, was W. CRAIG als „appetitive behaviour" — Appetenzverhalten — bezeichnet hat.

Die Zweckgerichtetheit und damit die adaptive Veränderlichkeit des Verhaltens sitzt also nicht in der Instinktbewegung, sondern vor ihr, die Instinktbewegung selbst ist nicht zweckgerichtet, sondern sie ist der Zweck, den der Organismus aktiv anstrebt. Keineswegs aber stellt der arterhaltende Enderfolg den vom Subjekt angestrebten Zweck dar, und zwar auch beim Menschen nicht: Ich habe keinen Appetit danach, dicker zu werden, sondern danach, zu essen. Diese Erkenntnis CRAIGS ist einer jener Gemeinplätze, die erstmalig zu sehen offenbar wirklich „das Schwerste von Allem" ist, wie Goethe sagt!

Alle diese Erscheinungen der Spontaneität, wie Schwellerniedrigung, Ablaufen an Ersatzobjekten, periodisch-rhythmisches Auftreten, Appetenzverhalten usw., legen die Vorstellung von K u m u l a t i o n s v o r g ä n g e n zwingend nahe. „Irgend etwas" wird rhythmisch-kontinuierlich produziert und durch den Ablauf der Instinktbewegung verbraucht. Dies ist unvereinbar mit der Anschauung, daß die Instinktbewegungen Kettenreflexe seien.

Angesichts dieser Tatsachen hätte es nun nahe gelegen, folgendermaßen zu argumentieren: Die Ib. sind starr, sichtlich an genetisch fixierte Strukturen des ZNS gebunden, aber doch keine Reflexe. Gibt es a n d e r e Vorgänge, die ebenfalls starr, strukturgebunden sind, aber spontan, ohne Einwirkung äußerer Reize auftreten? Jawohl, wir kennen solche Vorgänge, in den Reizerzeugungszentren des Herzens, bei der Automatie der Atmung und durch SHERRINGTON auch im Rückenmark. Diese Frage haben leider weder CRAIG noch ich selbst gestellt, sondern auf die Antwort gewartet, die E. v. HOLST (1939) durch seine Untersuchungen über die endogen-automatische Reizproduktion und die zentralen Koordinationsvorgänge im Regenwurmbauchmark und im Fischrückenmark gegeben hat.

Ich möchte hier nicht auf den Disput eingehen, wie weit Reflexe, oder allgemeiner gesagt Afferenzen, beim Zustandekommen der Ib. überhaupt eine Rolle spielen. Woferne wir von allen Orientierungsmechanismen absehen, die mit den meisten Ib. einhergehen, spielen Afferenzen, auch speziell propriozeptorische Vorgänge beim Zustandekommen und bei der Koordination von Ib. ganz offensichtlich eine sehr geringe Rolle. Wenn es auch sicher verfrüht wäre, Ib. und HOLSTschen Endogen-Automatismus schlechthin gleichzusetzen, so ist doch sicherlich letzterer das wesentliche Element und der Motor der Spontaneität aller echten Ib.

Mit dieser Erkenntnis rückt der Vorgang der A u s l ö s u n g der Ib. in ein gänzlich neues Licht. Solange die Ib. als Kettenreflex aufgefaßt wird, was ja auch CRAIG (1918) und ich selbst ursprünglich taten, hebt sich das erste Glied der Kette wenig von den anderen ab. Nun aber bekommen wir das Bild eines spontanen, kontinuierlich ablaufenden Prozesses, der vom Zentrum her dauernd unter Hemmung steht, und nur unter Einwirkung ganz bestimmter Reize enthemmt wird. Damit tritt die Auslösung einer Ib. als ein Vorgang sui generis zutage, an dem sofort eine ganze Anzahl bedeutsamer Eigenschaften auffallen. Der auslösende Mechanismus spricht nicht auf den Komplex aller die biologisch adäquate Situation begleitenden Reize an, sondern nur auf bestimmte, einfache, aber prägnante Reizkombinationen, die als „Schlüsselreize" wirksam sind, er „schematisiert" also gewissermaßen die Gesamtsituation, daher unser ursprünglicher Terminus „angeborenes auslösendes Schema". Diese Schlüsselreize wirken auch jeder für sich auslösend, die Wirksamkeit einer Gesamtsituation (z. B. einer Attrappe) entspricht der Summe der in ihr verwirklichten Schlüsselreize [„Reiz-Summen-Effekt" SEITZ (1940), von TINBERGEN mit „law of heterogenous summation" ins Englische übersetzt]. Darin unterscheidet sich die angeborene, auf Grund eines angeborenen auslösenden Mechanismus (AAM) erfolgende Reaktion sehr grundsätzlich von der erlernten Antwort, die auch auf die Komplexqualität sehr kompliziert aufgebauter „Gestalten" selektiv ansprechen kann, die keineswegs in summierbare Teile zerlegt werden können.

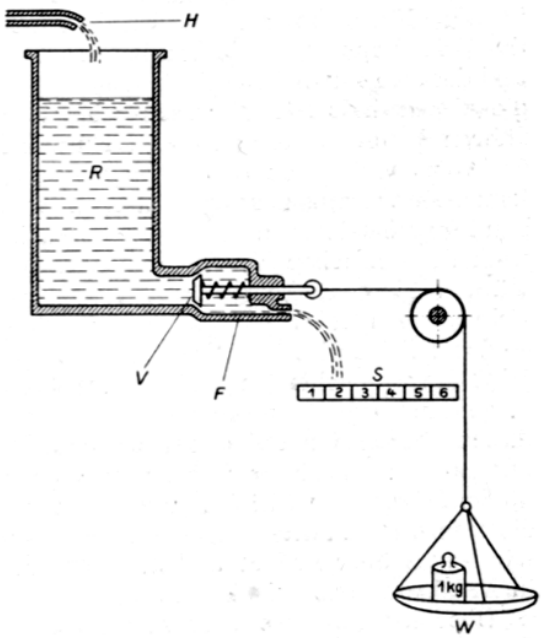

Abb. 1.

Wir kommen also zu der Vorstellung, daß instinktmäßiges Verhalten aus mindestens d r e i Gliedern zusammengesetzt ist: Erstens dem durch innere Kumulation einer aktivitäts-spezifischen Bereitschaft motivierten A p p e t e n z v e r h a l t e n , zweitens dem Ansprechen eines AAM, der die Enthemmung der Ib. bewirkt, und drittens dem Ablaufen der zweckbildenden Ib. selbst, die CRAIG (1918) als „consummatory act" bezeichnet hat. Das Zusammenwirken von endogener Reiz-Kumulierung, AAM und Ib. sei an dem Modell symbolisiert, das in Abb. 1 dargestellt ist. Der aus dem Hahn H kommende Strahl entspricht der endogenen Produktion aktivitäts-spezifischer Bereitschaft, die Feder F an dem Konusventil V der zu überwindenden zentralen Hemmung, das

Ventil selbst dem AAM, die zur Öffnung des Ventils beitragenden Gewichte auf der Waagschale W stellen die auslösenden Schlüsselreize dar. Die Ib. selbst ist durch den aus dem unteren Hahn entweichenden Flüssigkeitsstrahl symbolisiert, ihre Intensität kann an der Skala S abgelesen werden. Dieses keineswegs allzu ernst zu nehmende Modell zeigt immerhin, wie die Intensität der Ib. jeweils von zwei Faktoren, nämlich der Wirksamkeit der Reizsituation und dem Zustand der inneren Bereitschaft abhängig ist, ebenso auch, daß die Wirksamkeit eines Schlüsselreizes nur bei Kenntnis dieses Zustandes bestimmbar ist und umgekehrt, woraus sich die Notwendigkeit der sog. Methode der doppelten Quantifikation ergibt.

Dies ist, in äußerster Kürzung, der Stand unserer Analyse des instinktmäßigen Verhaltens, wie ich ihn 1938 in Rostock referierte. Was hat sich seitdem an unseren Anschauungen geändert und was ist neu hinzugekommen? Zunächst ist festzustellen: Es g i b t instinktive Verhaltensweisen, die nur aus den drei Gliedern des Appetenzverhaltens, des Erreichens der auslösenden Reizsituation mit Ansprechen des AAM und der sich nunmehr entladenden Ib. bestehen. Auch sind die Beispiele, die wir damals für diese einfachste Form der Instinkthandlung anführen konnten, völlig richtig! Nur sind diese Fälle ganz ungeheuer s e l t e n , viel seltener, als Verhaltensweisen, die unvergleichlich viel komplizierter zusammengesetzt sind, etwa in gleichem Maße, wie bei blindlings betriebenen Kreuzungsversuchen monohybride Bastarde, die nach der einfachen MENDELschen Regel aufspalten, seltener auftreten würden als weit kompliziertere und schwieriger zu durchschauende Erbvorgänge. Aber gerade deshalb können wir heute sagen, daß wir — das soll hier heißen WALLACE CRAIG und ich — das „günstige Objekt" des am leichtesten analysierbaren Falles mit gutem Witterungsvermögen aufgespürt haben: die Elementarvorgänge nämlich, die wir aus diesen einfachsten Fällen isoliert haben, sind tatsächlich dieselben, die uns in komplizierterer Anordnung immer wieder begegnen.

Im folgenden will ich nun zuerst erzählen, was uns an Wissen über die besprochenen drei Elementarvorgänge zugewachsen ist, hiernach, was wir Neues über andere und komplexere Arten ihres Zusammenspieles in Erfahrung gebracht haben.

Über das A p p e t e n z v e r h a l t e n sei nur Weniges gesagt, da es als Komponenten ja schlechterdings alle erlernten und einsichtigen Verhaltensweisen in sich schließen kann, deren genauere Abhandlung den Rahmen dieses Vortrages sprengen würde. Ich möchte nur die Untersuchungen des Schweizer Psychologen G. BALLY (1945) erwähnen, der das S p i e l als Aktivität im Appetenzbereich „bei entspanntem Feld" — wie er sich ausdrückt — auffaßt. Auf die Begriffsbestimmung des Appetenzverhaltens werde ich bei Besprechung des sog. Hierarchie-Prinzips noch zurückkommen.

Nun zum a n g e b o r e n e n a u s l ö s e n d e n M e c h a n i s m u s ! Daß dieser tatsächlich ein in sich geschlossener und eigengesetzlicher „Apparat" innerhalb des rezeptorischen Sektors im ZNS ist, ging zunächst einmal aus der Entdeckung hervor, daß er durchaus nicht nur als Enthemmer einer „consummatory action", einer Ib. vorkommt. In

dieser Funktion wurde er zwar e n t d e c k t , ist aber nicht ausschließlich an sie gebunden! Ein AAM kann geradeso gut eine Orientierungsreaktion in Gang bringen oder eine H e m m u n g bewirken. Dies tun z. B. die vielen AAM, die bei den verschiedensten Tieren auf die sog. Demutstellungen von Artgenossen ansprechen, und die schon in Gang befindlichen Ib. des Angriffes hemmen. Daß Orientierungsreaktionen ihre eigenen AAM haben können, ist für die Technik des Experimentes dort besonders wichtig. Es gibt einheitlich funktionierende Verhaltensweisen, die aus Orientierungsreaktionen und Ib. zusammengesetzt sind und es kann dann die Orientierungskomponente völlig andere AAM haben, als die Enthemmung der Ib. Wo der Verdacht auf einen solchen Sachverhalt besteht, sind W a h l v e r s u c h e auszuschließen. Beim Weibchen des Samtfalters, *Satyrus semele,* z. B. wird Begattungsverhalten durch die Duftstoffe des Männchens ausgelöst, die zugehörigen Orientierungsreaktionen aber durch optische und taktile Reize. Als TINBERGEN (1942) anfänglich im Wahlversuche den Weibchen intakte Männchen gleichzeitig mit solchen bot, die der Duftorgane beraubt waren, wandten sich die Weibchen beiden gleich häufig zu. Waren jedoch gar keine Duftspender vorhanden, so reagierten die Weibchen überhaupt nicht auf die Männchen. Ähnliches fand PRECHTL (1951) bei Molchen.

Einen beträchtlichen Zuwachs unserer Kenntnisse über die Funktionsweise und vor allem die Leistungs - B e s c h r ä n k u n g e n des AAM verdanken wir den Untersuchungen, die von TINBERGEN (1938), TINBERGEN & KUENEN (1939), BAERENDS (1950), PERDECK (1951) und sehr vielen anderen an sog. A u s l ö s e r n durchgeführt wurden. Unter Auslösern verstehen wir Differenzierungen, die ausschließlich im Dienste der einen Funktion entstanden sind, Schlüsselreize auszusenden, auf die ein AAM eines anderen Tieres anspricht. In den meisten Fällen ist dieses andere Tier ein Artgenosse (soziale Auslöser), in vielen Fällen aber auch ein Symbiont, gar nicht selten aber auch der Wirt eines sozialen Parasiten. Sehr viele Synechthren von Termiten und Ameisen leben davon, daß sie die sozialen Auslöser ihrer Wirtsarten kopieren. Gleiches tun Brutparasiten unter den Vögeln. Auslöser gibt es auf allen Sinnesgebieten, die für die Analyse des AAM günstigsten aber sind die o p t i s c h wirkenden. Die Existenz und Funktion von Auslösern wurde merkwürdigerweise anfänglich von verschiedener Seite bezweifelt, ja bestritten (G. K. NOBLE, HINGSTON, RAND u. a. m.). Es ist aber inzwischen alles, was ich 1935 nur auf Grund von Zufallsbeobachtungen — allerdings sehr zahlreichen — behauptet habe, durch exakteste Experimente einer sehr großen Zahl von Untersuchern voll bestätigt worden.

Vor allem die schon erwähnte negative Aussage, daß ein AAM n i c h t auf Komplexqualitäten, sondern nur auf sehr einfache Konfigurationen ansprechen kann, hat durch die vielen Untersuchungen an Auslösern bzw. den auf solche ansprechenden AAM eine an Sicherheit grenzende Wahrscheinlichkeit gewonnen. Der Nachweis von so sehr vielen Reiz-Sende-Apparaten, die samt und sonders die Eigenschaften der Einfachheit und Prägnanz besitzen, ist sicherlich ein starkes

Argument für obige These. Es ist ja auch modellmäßig, etwa in der Denkweise der Kybernetik, leicht vorzustellen, daß es leichter sein muß, einen Empfangsapparat zu konstruieren, der auf solche einfach-prägnante Merkmale selektiv anspricht, als einen solchen, der diffuse Komplexqualitäten auseinander zu halten vermag. Auf der anderen Seite aber muß man sich vor Augen halten, wie ungemein schwierig und verwickelt der Weg zur Differenzierung von Reiz-Sende-Apparaten ist, die optisch prägnante Reize ausschicken. Man denke etwa an die Balzorgane des Satyrhuhns, *Tragopan satyrus,* die in entfaltetem Zustand einen genau regelmäßigen blutroten Kreis in ultramarinblauem Feld ergeben, oder an viele ähnliche Differenzierungen. Solche Einfachheit und Symmetrie der Form kommt der Wahrnehmung entgegen — sie ist „leicht zu behalten"! Aber sie ist ohne allem Zweifel sowohl phylogenetisch wie entwicklungsmechanisch außerordentlich s c h w e r h e r z u s t e l l e n . Daraus folgt: Wenn ein AAM so abgestimmt werden könnte, daß er auf eine beliebige, diffuse Komplexqualität selektiv anspricht, dann hätte der Artenwandel niemals den Weg zur Differenzierung von prägnanten Auslösern beschritten!

Eine theoretisch höchst wichtige Eigenschaft des AAM ist d u r c h Attrappenversuche zutage gekommen, die vor allem an mit Auslösern korrelierten AAM angestellt wurden: Bei sehr vielen von diesen ist es möglich, Attrappen herzustellen, die das biologisch adäquate Objekt an auslösender Wirksamkeit ü b e r t r e f f e n . TINBERGEN und PERDECK (1950) untersuchten den AAM der Pickreaktion kleiner Silbermöwen, die normalerweise auf den gesenkten Schnabel des fütternden Elterntieres anspricht. Als auslösend erwies sich a) die rote Farbe des Fleckes am Unterschnabel, b) der Kontrast dieses Fleckes gegen den gelben Hintergrund, c) die schmale Form des Schnabels und d) die Steilstellung des Schnabels, die im Augenblicke des Futter-Vorwürgens ihr Maximum erreicht. Mit Ausnahme von a) (absoluter Reiz) entfalteten alle diese Schlüsselreize eine stärkere Wirkung, wenn man sie ü b e r t r i e b . Die Attrappe, die am allerstärksten auslöste, war ein mehrfach auf weißem Grunde dunkelrot geringeltes (Übertreibung und Multiplikation des Merkmals „b"), ganz dünnes (Übertreibung des Merkmals c) und fast lotrecht (Übertreibung des Merkmals d) gehaltenes Stäbchen, das mit dem natürlichen Auslöser, von menschlicher Gestaltwahrnehmung her beurteilt, kaum mehr Ähnlichkeit hatte. Es gibt Schlüsselreize, auf die der AAM genau „paßt" und die daher nicht übertrieben werden können, wie z. B. das Konfigurationsmerkmal „Kopfdurchmesser 30% des Rumpfdurchmessers", das die Bettelreaktion nestjunger Drosseln nach dem Kopfe des Elterntieres hin orientiert. M e i s t aber ist der AAM gewissermaßen „nach einer Seite hin offen", er braucht ja in jener Richtung keine scharfe Begrenzung zu haben, in der unter natürlichen Lebensbedingungen eine schädliche Übertreibung nicht zu befürchten ist. So „zielen" viele AAM der Nahrungsaufnahme bei Tieren und auch beim Menschen nach möglichster Konzentration der Nährstoffe, m. a. W. nach möglichster A r m u t an Schlackenstoffen. So selbstverständlich der arterhaltende Wert dieser Reaktionsweisen unter natürlichen Umständen ist, führen sie beim Menschen unter den

Bedingungen der Zivilisation zur Obstipation ganzer Völker» die reich genug sind, um nur von konzentrierten Nährstoffen zu leben. Wo die AAM geschlechtlicher Reaktionsweisen in der besprochenen Weise „offen" sind, führen sie zu einer scharfen geschlechtlichen Zuchtwahl in der betreffenden Richtung. STEINER (unveröffentlicht) konnte zeigen, daß bei den Zergeichliden *Nannacara anomala* die Weibchen ihr Männchen in erster Linie nach seiner Größe auswählen. Er setzte ein riesiges, aber seniles Männchen zu drei jungen, gut züchtenden Paaren in ein großes Becken. Von Stund ab gab es nur unbefruchtete Gelege, weil alle Weibchen nur den zeugungsunfähigen Riesen zum Ablaichen holten. Wiederholung des Versuchs gab ein gleiches Resultat. Es scheint mir in selektionistischer Hinsicht von größter Bedeutung zu sein, daß das natürliche Objekt einer Reaktion durchaus nicht immer das am stärksten auslösende zu sein braucht! Auch beim Menschen gibt es zweifellos geschlechtliche AAM, deren Schlüsselreize in durchaus unnatürlicher Weise übertrieben werden können.

Eine gewissermaßen unwillkommene, weil unsere Versuchstechnik komplizierende Funktionseigenschaft des AAM, hat PRECHTL (1952) in jüngster Zeit entdeckt. Bei häufiger Wiederholung eines einzelnen Schlüsselreizes e r m ü d e t der ihm zugeordnete Teil des AAM, es findet eine „Adaptation" — wenn wir diesen nicht sehr glücklichen Terminus der Reizphysiologie gebrauchen wollen — an diesen Reiz statt. Andere Schlüsselreize desselben AAM werden von dieser sehr umschriebenen Ermüdungserscheinung nicht betroffen. Ermüdet man z. B. beim jungen Buchfinken die Sperrbewegung mit einem Erschütterungsreiz, so ist sie durch einen akustischen Reiz nachträglich noch auslösbar — und umgekehrt. Merkwürdigerweise vermehrt sich die Zahl der überhaupt auslösbaren Reaktionen, wenn man mit einem Schlüsselreiz nur beinahe, aber nicht ganz, bis an die Schwelle völliger Adaptation auspumpt, dann zu einem anderen Schlüsselreiz desselben AAM überwechselt usw. Dies ist dasselbe Prinzip, nach dem der raffinierte Gastronom bei Aufstellung eines Menüs verfährt: „Variatio delectat" — und das offenbar eine sehr breite Gültigkeit besitzt. Die Ermüdbarkeit im AAM, also im afferenten Schenkel des Gesamtvorganges, kompliziert den Gang der experimentellen Untersuchung, weil aus der S. 40 besprochenen Notwendigkeit zur „Methode der doppelten Quantifizierung" die zu einer dreifachen wird. Auch wissen wir heute schon, daß wir in einzelnen Fällen die Ermüdbarkeit des Empfangsapparates irrtümlicherweise für eine solche der Ib. gehalten haben, z. B. bei der Sperrbewegung mancher jungen Sperlingsvögel.

Eine sehr wichtige Beziehung zwischen dem AAM und dem physiologischen Zustande des Gesamtorganismus hat neuerdings DREES (1950 im Druck) nachgewiesen. Bei Springspinnen ändert sich die Funktion des AAM mit dem physiologischen Zustande des Hungers. Das Beutefanghandlungen auslösende Objekt hat bei diesen Tieren eine bestimmte Größe, deren Optimum für die Auslösung des Beutesprunges genau ermittelt wurde. „Auspumpen" der Reaktion bei konstantem, standardisiertem Ernährungszustände ändert das Optimum nicht, dagegen wird das Optimalobjekt kleiner, wenn die Tiere vor dem Versuche stärker

gefüttert wurden, und größer, wenn sie hungriger waren. PRECHTL fand, daß die AAM der Sperrbewegungen junger Passeriformes bei starkem Hunger an Selektivität verlieren und auf vorher ganz unwirksame Reize ansprechen, während die Geschwindigkeit der Adaptation an den einzelnen auslösenden Reiz sich nicht ändert.

Und nun zu den neueren Ergebnissen, die unsere Vorstellung von der Instinktbewegung etwas verändert haben. Als ich vor vielen Jahren das Modell der Abb. 1 entwarf, hatte man als wahrscheinlich angenommen, daß jenes „Irgendetwas", das während der Ruhe eine Ib. kumuliert, während ihres Ablaufes aber verbraucht wird, stofflicher Natur sei. Manche Erforscher der Hormone, insbesondere der Neurohormone, sind auch heute noch dieser Anschauung. Indessen sind seitdem Tatsachen bekannt geworden, die klar dafür sprechen, daß die Art und Weise, in der das kumulierte Etwas für eine bestimmte Ib. spezifisch ist, nicht auf der Spezifität eines Erregungsstoffes beruhe. Es scheint nicht das, was kumuliert wird, aktivitäts-spezifisch zu sein, sondern das „Reservoir", in dem es kumuliert wird. Es kann nämlich aus diesem „Topf" unter bestimmten Umständen auch eine andere, als die normalerweise zugeordnete Bewegung gespeist werden. So wenigstens möchten wir heute die Tatsache der Übersprung-Bewegung (Übw.) interpretieren, die von TINBERGEN (1910) und KORTLANDT (1940) entdeckt wurde. Auf sie muß ich nun ausführlicher eingehen.

Wenn eine hochgradige, aktivitäts-spezifische Erregung durch besondere Umstände daran gehindert wird, die ihr zugeordnete Bewegungsweise in Gang zu setzen, so „ergießt" sie sich häufig in die Bahn einer anderen Ib. TINBERGEN (1940) zählt drei typische Situationen auf, in denen es zu Übw. kommt. Die erste und wichtigste ist dann gegeben, wenn eine schon aktivierte, aktivitäts-spezifische Erregung durch Ansprechen eines antagonistischen Instinktes an ihrer Auswirkung gehindert wird, wie z.B. in den unzähligen Fällen, wo Angriffsdrang durch Fluchtdrang blockiert wird. Dann kommt es zu den Übw. des Drohens, an denen die Sondergesetzlichkeit des Phänomens ja auch entdeckt wurde. Eine zweite Situation, die zu Übw. Anlaß gibt, besteht darin, daß das auslösende Objekt nicht ganz adäquat ist, so daß es zwar den Drang zu einer bestimmten Ib. aktiviert, jedoch nicht ihren vollen Ablauf bis zur befriedigenden, zweckbildenden Endhandlung (consummatory act) zuläßt. Dieser Fall tritt sehr häufig bei der Balz von Fischen und Vögeln ein, wenn das Weibchen zwar beim Männchen Paarungsintentionen auslöst, jedoch selbst noch nicht voll paarungsbereit ist, so daß die weiteren Schlüsselreize ausbleiben, die zur Fortführung und Beendigung des männlichen Paarungsverhaltens nötig sind. Die dritte typische Übersprungssituation ist dann gegeben, wenn die Appetenz nach einem bestimmten Triebziel „dieses so schnell erreicht, daß nach der Befriedigung noch Energie übrigbleibt, die das Tier loswerden muß" (KORTLANDT 1940). Es ist hier die sogenannte „Reaktions-Trägheit" (SEITZ 1940), die den aktivierten Drang noch eine Zeitlang weiter wirken läßt, wenn sein Ziel schon erreicht ist. Wie TINBERGEN (1940) an vielen Beobachtungsbeispielen zeigte, kommt es denn auch hier besonders auf die Plötzlichkeit an, mit der die

eben noch wirksame Reizsituation objektiv oder auch nur subjektiv ausgelöscht wird. Viele Beispiele dieser Art der Übw. finden sich in den sog. Paarungs-Nachspielen von Vögeln.

Allen Übw. ist gemeinsam, daß eine bestimmte, oft hochspezialisierte Ib. durch eine a n d e r e als die sie normalerweise aktivierende, „autochthone" (KORTLANDT 1940) Erregungsart hervorgerufen wird. Die „allochthone" Ib. findet dementsprechend stets in einer Umweltsituation statt, in der sie ihren ursprünglich arterhaltenden Wert in keiner Weise entfaltet. Sie ist völlig sinnlos, „atelisch". Es wäre gesucht, einen adaptiven Vorgang dahinter zu wittern, wenn der Hahn in der Konfliktsituation zwischen Angriff und Flucht Freßbewegungen vollführt, der Kranich sich putzt, der Sperling den Schnabel wetzt oder der Säbelschnäbler gar die Stellung des Schlafens einnimmt, usw. usw. Höchstens kann man mit TINBERGEN (1940) der Übw. einen gewissen Sinn als Ventil zuschreiben, durch welches überflüssige Erregung „abgeblasen" wird. Sie wirkt also im Sinne einer Katharsis beruhigend, wie jeder Raucher weiß, denn auch dem Rauchen liegt ein echter Übersprung zugrunde.

Sekundär aber können Übw. eine sehr bestimmte arterhaltende Leistung entwickeln. Da die autochthone Erregung niemals etwa in unvoraussagbarer Weise in beliebige Bahnen überspringt, sondern stets nur eine ganz bestimmte allochthone Bewegungsweise in Gang setzt, kann sie für den Kenner der betreffenden Tierart ein untrügliches Zeichen dafür werden, welche Erregungsvorgänge sich im Organismus abspielen. Dieser „Kenner" kann nun auch ein Artgenosse sein, und auf diesem Wege haben sich aus den ursprünglich atelischen Übw. in sehr vielen Fällen A u s d r u c k s b e w e g u n g e n entwickeln können, ein Vorgang, der meist mit dem später zu besprechenden Phänomen der sog. R i t u a l i s i e r u n g einhergeht.

Es seien noch einige Eigenschaften der Übw. aufgezählt, die vielleicht geeignet sind, bestimmte Vermutungen über den zugrunde liegenden physiologischen Vorgang zu erwecken. Zunächst ist der sog. „Potentialabfall" zu erwähnen. Die Intensität aller Übw. ist nämlich stets unverhältnismäßig viel geringer als diejenige des sie aktivierenden autochthonen Dranges, wobei diese Intensität jedoch, was ausdrücklich betont sei, in geradem Verhältnisse zu derjenigen des autochthonen, blockierten Dranges steht. Der Stichling, der an der Grenze seines Revieres in starkem Angriffsdrange dem Rivalen gegenübersteht und doch nicht anzugreifen wagt, vollführt als Übersprung die Bewegung des Nestgrabens mit sehr geringer Intensität, ja so schwach, daß selbst ein Kenner wie TINBERGEN (1940) sie ursprünglich für Freßbewegungen halten konnte. Durch eine wesentliche Verschärfung der Konfliktsituation, die TINBERGEN & VAN LERSEL (1947) durch Überbesetzung eines Beckens mit nistenden Stichlingsmännchen herbeiführte, wurde das Übersprung-Graben jedoch so weit intensiviert, daß wirkliche Nestgruben entstanden.

Eine weitere, sehr kennzeichnende Eigenschaft der Übw. liegt in ihrer Beziehung zu den dazugehörenden O r i e n t i e r u n g s r e a k t i o n e n . Wenn eine Ib. autochthon aktiviert mit sehr geringer

Intensität abläuft, so geschieht dies doch nie ohne die zugehörige räumliche Bezugnahme auf Schlüsselreize, ja diese ist häufig das Auffallendste, was dem Beobachter das Vorhandensein leisester Intentionen verrät: Der Vogel, in dem kaum angedeutete Freß-Intentionen anzuklingen beginnen, f i x i e r t zunächst freßbare Objekte usw. Bei allochthon aktivierten Ib. dagegen f e h l e n bei niederen Intensitätsgraden die zugehörigen Orientierungsreaktionen. Der in der Drohsituation übersprung-grabende Stichling fixiert nicht, wie er es bei autochthonem Graben täte, den wegzuschaffenden Sand, sondern vielmehr den Gegner, genau dasselbe tut der in entsprechender Lage übersprung-fressende Haushahn. Diese Bewegungsweisen sehen dann wegen des Fehlens der „Aufmerksamkeit" wie „geistesabwesend" aus. Dieses Charakteristiken der Übw. ist schon sehr frühen ornithologischen Beobachtern aufgefallen, ELIOT HOWARD (1929) sprach von „Sham-reactions". Heinroth (1910) von „Scheinputzen", „Scheinpicken" usw. TINBERGEN glaubte ursprünglich, daß bei Übw. die zugehörigen Orientierungsreaktionen überhaupt nicht mitaktiviert werden, fand aber später, daß bei sehr starkem „Druck" der blockierten und überspringenden Erregung, d. h. bei entsprechend hoher Intensität der Übw., doch der volle Gesamtablauf einschließlich aller räumlichen Bezugnahme zustande kommt.

Ein sehr merkwürdiger Zusammenhang, dessen Existent wohl als gesichert gelten darf, besteht zwischen der Körperstellung, die das Tier in der Übersprungssituation sowieso inne hat, und der Richtung des Übersprungs. Es scheint nämlich die autochthone Erregung besonders oft und leicht in die Bahn derjenigen Ib. überzuspringen, zu der jene Stellung als Ausgangsphase paßt. Die kampfdrohenden Hähne, die durch die Intentionsbewegung des Gegeneinander-in-die-Höhe-Springens in eine Haltung gebracht werden, bei der sie den Schnabel dicht über dem Erdboden haben, zeigen Übersprung-Picken. Viele analoge Beispiele finden sich bei Fischen. Anatiden zeigen in der Konfliktsituation des schweren Entschlusses zum Auffliegen häufig eine Übw. des Kopfschütteins, das autochthon zum Abschleudern von Schmutz oder Wasser dient. Bei verschiedenen Anatidenformen tritt nun diese Übw. um so häufiger auf, je mehr die autochthone Intentionsbewegung des Auffliegens formal dem Schnabelschütteln ähnelt.

Eine wichtige, wohl allen Übw. gemeinsame Eigenschaft liegt darin, daß stets solche Ib. als Übersprung auftreten, die in reichlichster endogener Erzeugung „zur Verfügung stehen". In einem erdrückenden Prozentsatz der veröffentlichten Beobachtungsbeispiele leitet der Übersprung in die Bahnen von sehr „gemeinen" Bewegungsweisen, wie Sich-Putzen, Sich-Schütteln, Sich-Kratzen, Picken bei Vögeln, Nagen bei Nagetieren, Lokomotion usw. Auch wo es sich um spezifischere Ib. handelt, sind es stets solche, deren Quelle dem betreffenden Organismus zur Zeit reichlich fließt. Auch die autochthonen Erregungsarten, deren Blockierung zum Übersprung führt, scheinen gemeinsame Eigenschaften zu haben. Hier sind es, wiederum in einer gewaltigen Mehrheit der Beispiele, die Dränge zu Kampf, Flucht und Begattung, die bei Blockierung Übw. bewirken. Die betreffenden Tätigkeiten haben erstens gemeinsam, daß bei ihnen eine hohe „Allgemeinerregung" der gesamten Motorik des

Tieres herrscht, zweitens aber, daß sie verhältnismäßig selten voll ablaufen. Ich kenne kein einziges Beispiel des Übersprungs bei Blockierung einer jener „gemeinen", den ganzen Tag lang ablaufenden, mit geringer Allgemeinerregung einhergehenden Ib.

Zum Terminus der „Blockierung", den ich hier wie TINBERGEN verwendet habe, muß gesagt werden, daß es sich bei allen Übersprung-Effekten um eine W i e d e r - Blockierung der bereits durch einen AAM e n t h e m m t e n autochthonen Erregung handelt. Das Blockiert-Bleiben einer noch so stark gestauten Aktivitätsbereitschaft führt niemals zum Übersprung, sondern stets nur zu Appetenz, Ablauf an Ersatzobjekten und im seltenen Extremfalle zur Leerlauf-Aktivität. In der Bildersprache unseres Gleichnisses von Abb. 1 ausgedrückt: Bei der Übw. muß das Ventil V geöffnet sein und das Ausfließen bereits im vollen Gange. Die „Ableitung" in eine andere Bahn findet d i s t a l vom Ventil statt. Man muß Ja überhaupt scharf zwischen der gestauten, zunächst noch latenten B e r e i t s c h a f t und der bereits aktivierten S t i m m u n g (HEINROTH 1910 u. a. O.) zu einer bestimmten Ib. unterscheiden.

Eine der merkwürdigen Parallelen zwischen Ib. und erlernten, kinästhetisch „eingeschliffenen" Bewegungsweisen liegt darin, daß auch letztere allochthon aktiviert werden können. Beim Menschen treten bekanntlich in Konfliktsituationen neben echten Ib., wie Sich-Kratzen u. ä., auch erworbene Bewegungsweisen auf, wie etwa Zigaretteanzünden, Krawatteordnen usw. Auch hier wird oft deutlich, daß die allochthon aktivierte Handlung zuerst „losgeht" und dann erst sich nach dem Objekt orientiert. In vielen Schilderungen menschlichen Übersprungverhaltens liest man, daß der Betreffende „ohne zu sehen", „mit leerem Blick" u. dgl. die Bewegungsweise durchführt. Beim Rauchen, das, wie erwähnt, oft Übersprungcharakter hat, spielen offenbar neben erworbenen auch die angeborenen Bewegungen des Saugens eine Rolle.

Es gibt Vorgänge, die darin echten Übw. gleichen, daß eine Ib. offen sichtlich als Ersatz für eine andere auftritt, bei denen aber die Blockierung des einen Triebes zur v o l l i n t e n s i v e n allochthonen Handlung führt. Wenn man z. B. ein Brutpaar des Cichliden *Hemichromis bimaculatus* durch eine entsprechende Attrappe zum Kämpfen bringt und dann, nachdem dieses seine vollste Intensität erreicht hat, den Scheingegner plötzlich verschwinden läßt, so beginnen die Fische nach wenigen Sekunden mit ebenso starker Intensität zu balzen. Kampf und Balz liegen im System des Fortpflanzungsinstinktes sehr nahe beisammen und sind vom gleichen übergeordneten Zentrum abhängig. Wahrscheinlich liegt in solchen Fällen ein vom Übersprung physiologisch grundsätzlich verschiedener Vorgang zugrunde. Man könnte annehmen, es werde durch eine aufsteigende Irradiation der Erregung vom Kämpfen aus dieses übergeordnete Zentrum erregt, das dann seinerseits ein anderes ihm unterstehendes Zentrum aktiviert. TINBERGEN hat für diese, von Übw. scharf zu unterscheidenden Handlungen den Terminus Alternativbewegungen vorgeschlagen.

Die Übersprungbewegung ist ein typischer Fall jener Ausnahme, die eine Regel bestätigt. Die grundsätzliche S p e z i f i t ä t der Erregungsart für eine ganz bestimmte Handlung wird durch sie eher unterstrichen

als aufgehoben. Ohne die Annahme einer Erregungsqualität, die im allgemeinen für eine ganz bestimmte Ib. s p e z i f i s c h ist, hätte ja der Begriff sowie der Ausdruck „Übersprung" gar keinen Sinn, Immerhin muß eingestanden werden, daß quantifizierende Untersuchungen darüber noch ausstehen, wie weit Übersprungbewegungen in dem S. 45 erwähnten Sinne „kathartisch" wirken, m. a. W. wie weit ihr Ablaufen tatsächlich gestaute Energie der autochthonen Ib. verbraucht. Vorläufig suchen wir noch nach einem günstigen Objekt, an dem dieser Nachweis zu erbringen ist.

Der Ausdruck „aktivitäts-spezifisch" darf nicht allzu enge aufgefaßt werden. Wir wissen seit langem, daß sehr verschiedene Bewegungsweisen mit verschiedenen Schwellenwerten des Ansprechens von d e r s e l b e n Erregungsart hervorgerufen werden. SEITZ (1940, 1949) hat solche Intensitätsskalen am Kampfverhalten von Cichliden sehr genau studiert. Wenn dort die verschiedenen Bewegungsweisen bei aller Verschiedenheit ihrer Form doch funktionell zusammen gehören, so sind neuerdings Fälle bekannt geworden, in denen Bewegungsweisen sehr inkongruenter Leistung aus der Quelle einer gemeinsamen Erregungsproduktion gespeist werden. Wie DREES (1950) an Springspinnen fand, können so verschiedene Verhaltensweisen, wie Beutefang und Balz, aus demselben „Reservoir" gespeist werden. Wenn dieser Autor die eine der beiden Verhaltensweisen „auspumpte", so wurde der Schwellenwert auch der anderen hinaufgesetzt bzw. sie wurde bei völliger Erschöpfung unmöglich gemacht. Beide Verhaltensweisen beginnen mit der gleichen Einleitung, Hinwendung, Fixieren und Anschleichen, auch finden sie in der gleichen Allgemeinsituation statt, was beides offenbar diese höchst interessante „Spezialkonstruktion" bei den Salticiden begünstigt hat. Auch bei diesen Tieren kommt übrigens beileibe nicht „alles" aus demselben Reservoir von Instinkterregung. Man kann die Spinnen unter Ausnutzung ihrer phototaktischen Reaktionen fast unbegrenzt oft wenden und Dutzende von Metern weit laufen lassen, ohne daß sich die Schwellenwerte von Jagd und Begattung irgendwie verändern.

Ein hochwichtiges neues Ergebnis, das die Physiologie der Ib. betrifft, verdanken wir ebenfalls DREES. Er hat an seinen Salticiden nachweisen können, daß der stoffwechselphysiologische Hungerzustand einen starken Einfluß auf das Tempo der Wiederaufladung der Ib. ausübt. Je hungriger das Tier, desto schneller stellt sich die eben „ausgepumpte" Bereitschaft zum Beutesprung wieder her. Nach neuesten Untersuchungen von PRECHTL (im Druck) an den Sperrbewegungen junger Passeriformes, besteht bei diesen gar kein Zusammenhang zwischen Hunger und Wiederherstellung der Aktivitätsbereitschaft.

Bisher haben wir Verhaltensweisen besprochen, in denen nur eine Art von Ib. aktiviert wird. Wir haben früher geglaubt, daß dies die allgemeine Regel sei. J. HUXLEY hat einmal gesagt, das ZNS der meisten Tiere gleiche einem Schiff, das von vielen Kapitänen regiert wird, von denen aber immer nur einer den Platz auf der Kommandobrücke einnimmt, wenn der eine auftritt, weicht der andere. Beim Menschen dagegen seien alle verschiedenen Motive in konflikt-erzeugender Gleichzeitigkeit am Kommando. Ich selbst habe diesen

Satz seinerzeit an den verschiedensten Stellen beistimmend zitiert. Er ist keineswegs falsch, aber er kennzeichnet einen seltenen Spezialfall. Daß dieser HUXLEY und auch uns so sehr „in die Augen stach", beruht auf dem schon erwähnten intuitiven Fingerspitzengefühl des Naturforschers, das die einfachsten Fälle auch dort mit unfehlbarer Sicherheit auffindet, wo komplexere unvergleichlich häufiger sind. Gegenseitige Inhibition von Instinkterregungen ist in Wirklichkeit viel seltener als einfache Überlagerung im Sinne von Addition der Gleichsinnigen und Subtraktion der entgegengesetzten Bewegung. Schon auf ganz elementaren Ebenen des ZNS finden sich echte „Konflikte" und ihre Lösung in Kompromissen, wie VON HOLST (1937) in seinen Arbeiten über zentrale Erregungsproduktion und relative Koordination überzeugend dargetan hat. Ganz ähnliche Erscheinungen gibt es auch auf dem höheren Integrations-Niveau der Ib. und wir finden sie überraschend oft, seit TINBERGENs Schüler VAN IERSEL uns die Augen für dieses Phänomen geöffnet hat, indem er das gleichzeitige Zusammenwirken von Paarungs- und Kampfdrang im Balzverhalten des Stichlings genau analysierte. Ein anderes Beispiel einer solchen Überlagerung: Wenn revierbesitzende Paare mancher Cichlidenarten einander an der Grenzlinie bedrohen, sieht man häufig, besonders schön bei *Etroplus maculatus,* folgenden Vorgang. Ein Fisch stellt sich dem anderen genau frontal gegenüber — meist das Männchen dem Männchen und das Weibchen dem Weibchen — und dringt langsam gegen ihn vor, der seinerseits zurückweicht. Die Bewegungen der Schwanzflosse sind dabei merkwürdig stark und je weiter der Fisch vorrückt, desto stärker wird die Inkongruenz zwischen der Intensität der Schwanzflossenschläge und der Langsamkeit des Vorrückens, es sieht aus, als schwämme der Fisch gegen eine Strömung an, die um so stärker wird, je weiter er in das feindliche Territorium vorgestoßen ist. Dieser Eindruck verstärkt sich, wenn der Fisch — meist auf einen kleinen Gegenstoß des feindlichen Revierbesitzers hin — den Rückzug antritt: nun genügt schon ein kleines Schwächerwerden der vortreibenden Schwanzflossenschläge, um den Fisch stillestehen zu lassen und sowie sie ganz aufhören, wird er mit wachsender Geschwindigkeit nach rückwärts getrieben. Noch ehe das Rückwärtstreiben seinen Kulminationspunkt erreicht hat, beginnt die Schwanzflosse wieder mit vortreibenden Schlägen, der Fisch schwimmt also noch ein merkliches Stückchen rückwärts, während die Schwanzflosse schon wieder „auf Vorwärtsfahrt" arbeitet! Die Erklärung dieser höchst erstaunlich aussehenden Bewegungsweise liegt darin, daß die Brustflossen während des gesamten Vorganges ununterbrochen „auf Rückfahrt" schlagen, und zwar um so intensiver, je weiter das Tier ins feindliche Territorium vorgestoßen ist. Zweifellos beherrscht der Drang zum Kämpfen die Motorik der Caudalis, der Fluchtdrang dagegen die der Brustflossen. Die Intensitätskurven beider verlaufen durchaus nicht spiegelbildlich —wie es bei gegenseitiger Inhibition der Fall sein müßte. Vielmehr erreicht die Rückwärtsintention ihren Höhepunkt kurz bevor der Angriff zum Stehen kommt. Drastisch vermenschlichend gesprochen: Der Fisch fürchtet sich ununterbrochen vor seinem Gegner, am meisten aber in den

Augenblicken, in denen ihn sein Zorn am weitesten ins Feindesland vorgetrieben hat.

Superposition von Ib. spielt eine besondere Rolle beim Zustandekommen des A u s d r u c k s , dem sie eine sehr große scheinbare Variabilität verleihen kann. Bei Hundeartigen z. B., deren Ausdrucksbewegungen von SCHENKEL genau untersucht wurden, besteht der Ausdruck der Fluchtintention im Zurückziehen der Mundwinkel und der Ohren

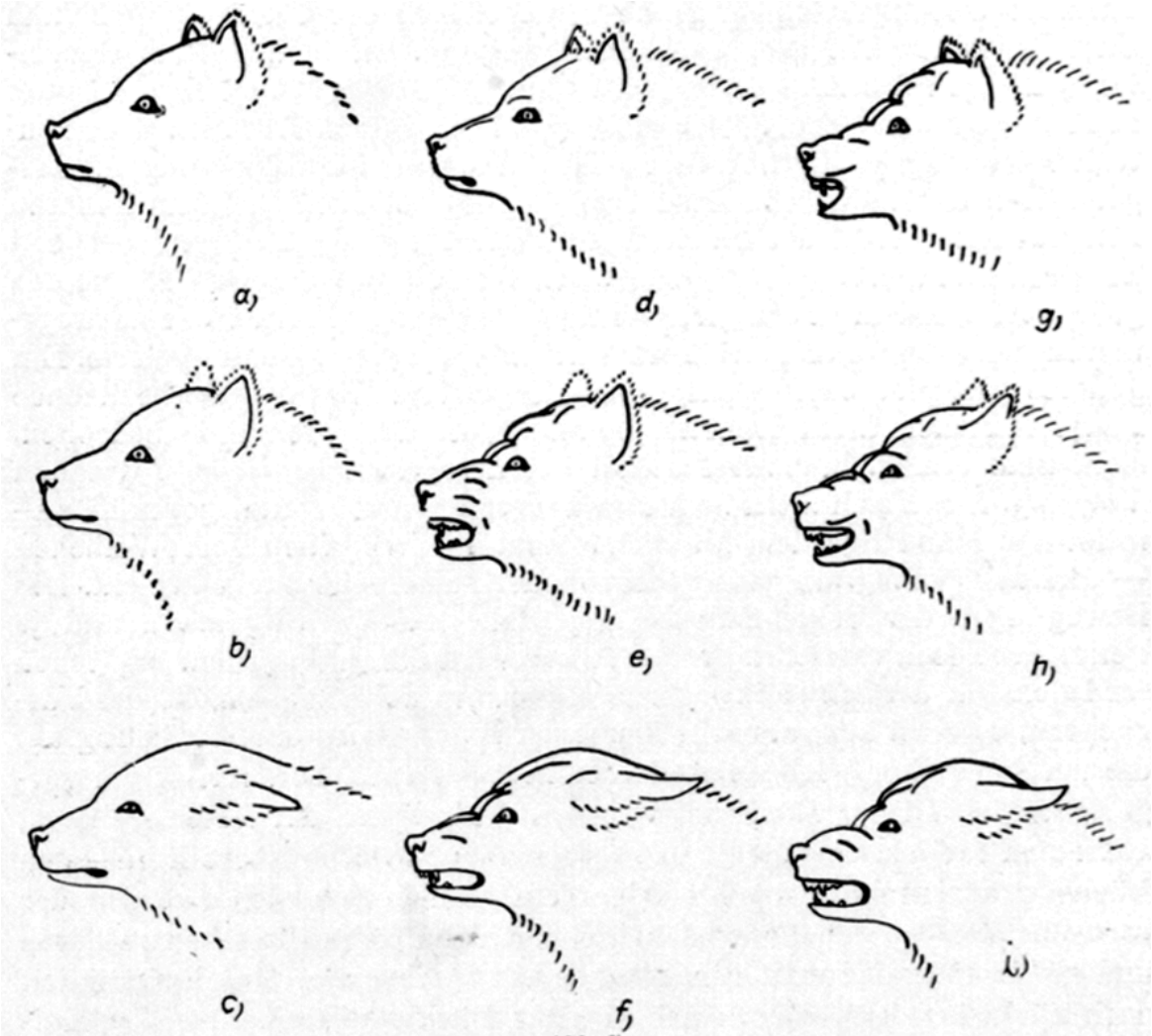

Abb. 2.

(Abb. 2c), derjenige der Kampfintention aber in leichtem Öffnen des Maules, Emporziehen der Oberlippe und gewissen Faltenbildungen an Schnauze und Stirn (Abb. 2g). Beide Ausdrucksbewegungen können einander in beliebiger Intensität superponiert werden. Abb. 2 stellt ein Quadrat dar, das, wenn man für jede der Ib. nur 3 Intensitätsstufen einsetzt, 9 unterscheidbare „Gesichtsausdrücke" ergibt. Da sich nun in vielen Fällen m e h r als nur zwei Ib. des Ausdrucks überlagern können, ergibt sich eine scheinbar unbegrenzte Variabilität, die dennoch nur auf quantitativer Veränderlichkeit weniger Invarianter beruht.

Die von uns früher für die allgemeine Regel gehaltene gegenseitige Hemmung von Ib. scheint in Wirklichkeit ein ganz spezieller Fall zu sein. Sie scheint nur dort vorzukommen, wo ein gleichzeitiges Losgehen zweier Instinkte der Arterhaltung schädlich werden kann. Es ist

natürlich höchst lebenswichtig, daß sich z. B. bei wehrlosen Tieren über die Bewegungsweisen der Flucht keinerlei andere Ib. superponieren und damit ihre Wirksamkeit herabsetzen. Die weit allgemeinere Regel aber ist, daß sich jede Ib. über jede andere superponieren kann, soweit dies mechanisch überhaupt tunlich ist. Vor allem aber können sich offensichtlich in einer Übw. autochthone Impulse mit allochthonen überlagern, eine Tatsache, die unserer Analyse oft höchst hinderlich ist. Ein Gebiet, auf dem sich unsere Kenntnisse über die Ib. in den letzten Jahren wesentlich vermehrt haben, umfaßt den Erscheinungskreis der sogenannten R i t u a l i s i e r u n g. Wenn HUXLEY schon 1914 und SELOUS 1933 von einer Ritualisation bzw. Formalisation instinktmäßiger Bewegungsfolgen gesprochen haben, so wurden sie zu der Wahl dieser Termini sicherlich durch die Analogie zu bestimmten menschlichen Verhaltensweisen veranlaßt. Diese Analogie liegt erstens darin, daß eine Folge von Bewegungen ihren ursprünglichen, alltäglichen Sinn verloren und einen neuen, als A u s d r u c k s m i t t e l gewonnen hat, zweitens aber darin, daß eine ursprünglich variable Aufeinanderfolge von Handlungen zu einer unveränderlichen „Zeremonie" erstarrt ist. HEINROTH nannte die von HUXLEY (1914) als ritualisiert bezeichneten Verhaltensweisen kurz „Zeremonien".

TINBERGEN (1940) stellt in seiner Besprechung ritualisierter Bewegungen die Ausdrucksfunktion oben an. Es gibt aber ausgesprochen ritualisierte Verhaltensweisen, die keine eigentlichen Ausdrucksbewegungen geworden sind, sondern ihre ursprüngliche Funktion behalten haben: die später zu besprechenden „Kommentkämpfe". Dementsprechend möchte ich hier auch das zweite Charakteristikon der Ritualisierungen hervorheben, nämlich das E r s t a r r e n einer aus verschiedenen Komponenten variabel zusammengesetzten Verhaltensweise zu einem einzigen und als solchem erblich festgelegten Bewegungsablauf.

Ein gutes Beispiel eines Ritualisierungsvorganges, den wir an einer schönen Differenzierungsreihe verfolgen können, ist das sog. Hetzen mancher Anatiden. In seiner ursprünglichen Form besteht es darin, daß das Weibchen nach einem kleinen Vorstoß auf einen wirklichen oder eingebildeten Gegner Angst bekommt, schutzsuchend zum Gatten zurückeilt, bei ihm angekommen wieder Mut faßt und neuerdings mit vorgestrecktem Halse nach dem Feind hin droht. Dieses Verhalten des Weibchens ist bei Casarcinen durchaus funktionell, das Männchen nimmt den vom Weibchen bezeichneten Gegner meist wirklich an und vertreibt ihn. Bei diesen Formen sind die Motivationen der einzelnen Verhaltensglieder, also 1. Aufquellen von Angriffsstimmung, 2. Überwiegen des Fluchtdranges bei Annäherung an den Gegner und Schutzsuchen beim Gatten und 3. erneutes Drohen, jede für sich variabel und klar voneinander trennbar. Durch das Zusammenspiel der Richtungskomponenten zum Feinde und zum Gatten hin kommt am häufigsten eine Lagebeziehung zustande, bei der das Weibchen mit dem vorderen Körperende dem Männchen zugewendet steht, und nach rückwärts, über die Schulter weg nach dem Feinde droht. Der Winkel zwischen Hals und Körper ist aber völlig variabel, die Weibchen der Nilgans, Alopochen und der Rostgans, *Casarca ferruginea,* laufen häufig im Kreise

um das Männchen herum, drohen dabei ununterbrochen unter ständiger Veränderung des Winkels zwischen Körperachse und Drohrichtung nach dem Feind hin und stehen schließlich, gerade nach vorne drohend, neben dem Gatten. Gerade bei *Casarca* ist aber eine Ritualisierung im gewissen Sinne angebahnt. Das Weibchen bevorzugt sichtlich die Orientierung: Kopf zum Männchen — Schwanz zum Gegner, dementsprechend die Drohgebärde über die Schulter weg nach hinten. Dies kommt besonders klar dann zum Ausdruck, wenn bei einem allein gehaltenen Paare die gesamte Bewegungsfolge in Abwesenheit eines „Feindes" abläuft: dann „supponiert" das Weibchen den nur in seiner „Einbildung" vorhandenen Feind stets genau hinter sich! Bei den Schwimmenten *(Anatinae)* ist das Hetzen zu einer fast völlig starren Ib. ritualisiert. Obwohl die Bewegungsweise bei dieser Gruppe ihre Bedeutung für die territoriale Auseinandersetzung der Paare völlig verloren hat und zur reinen Balzbewegung des Weibchens geworden ist, ist an ihrer stammesgeschichtlichen Homologie zu den vorbeschriebenen Verhaltensweisen der *Casarcinae* nicht zu zweifeln. Die völlig rhythmisch gewordene Drohbewegung des Kopfes geht hier immer über die Schulter weg nach hinten, die Bewegung ist von Orientierungsfaktoren fast, aber interessanterweise doch nicht ganz unabhängig geworden; wenn der „Feind", der hier ja eine rein „symbolische" Bedeutung hat, auch gerade vor der Ente ist, geht ihr Kopf beim Hetzen über die Schulter zurück, aber deutlich w e n i g e r w e i t , als wenn der Feind in der „vorgesehenen" Dichtung hinter ihr steht. Auch blickt die Ente scharf nach dem Feinde hin, so daß also, wenn er vorne steht, der Blick in einer völlig anderen Richtung geht, a l s derjenigen, in der die starrgewordene Ib. den Kopf zieht! Auch ist die Seite, nach der hin das Hetzen erfolgt, durch den Ort des Scheingegners bestimmt. Bei manchen Tauchenten ist das Hetzen in gänzlich anderer, ebenso klar verfolgbarer Weise ritualisiert. In diesen und sehr vielen anderen Fällen ist also die Form einer Bewegungsweise, die ursprünglich von zwei — oder mehreren — für sich variablen Orientierungsreaktionen bestimmt wurde, zu einer einzigen starren und in dieser neuen Form erblichen Ib. geworden. Wenn ich im Entstehen einer neuen Erb-Koordination das eigentliche Wesen der Ritualisierung sehe, so stimmt dazu auch die Veränderung, der sowohl Intentionsbewegungen als auch Übw. in ihrem Verlaufe unter liegen. Diese beiden Verhaltenstypen sind ja die häufigste Quelle ritualisierter Ausdrucksbewegungen. In dem Maße, in dem eine ritualisierte Bewegungsweise zur autonomen Ib. wird, gewinnt sie auch alle Eigenschaften einer solchen. Intentionsbewegungen verlieren damit völlig ihre Bindung an die Ib., deren Vorläufer und Indikatoren sie ursprünglich waren. Die vielen Ausdrucksbewegungen z.B., die ursprünglich weibliche Intentionsbewegungen zur Begattung waren, wie wir sie von Rabenvögeln, Komoranen, Pavianen und anderen kennen, haben in ihrer neuen Form mit der für Begattungshandlungen spezifischen Erregungsqualität überhaupt nichts mehr zu tun, sondern haben eine rein soziale „Bedeutung" bekommen. Die aus Übw. durch Ritualisierung entstandenen Ausdrucksbewegungen sind von den Übersprungsituationen (S. 44) völlig unabhängig geworden. Sie reagieren auch nicht mehr

einen Drang ab, wie die primäre Übw., sondern sie wirken in vielen Fällen ganz wie autochthone Intentionsbewegungen selbst-stimulierend. MAKKINK beschreibt, wie das die Begattung einleitende Übersprung-Putzen beim Säbelschnabler, *Recurvirostra avocetta,* selbststimulierend wirkt und allmählich an Intensität zunimmt. Gleiches gilt sehr wahrscheinlich für das Übersprung-Schütteln, das bei der Balz der Schwimmerpel selbststimulierend bzw. zum gegenseitigen „Aufschaukeln" der Erregung durch Stimmungsübertragung führt.

Eine besondere Stellung unter den ritualisierten Bewegungsweisen nehmen die sogenannten K o m m e n t k ä m p f e ein, die bei Knochenfischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren gar nicht selten sind. Die ursprünglich der B e s c h ä d i g u n g des rivalisierenden Artgenossen dienenden Ib. sind bei diesen teils zu völlig harmlosen „Zeremonien" erstarrt (Scheinkampf bei Mandarinente und Kampfläufer), die mehr die Funktion der Anlockung des Weibchens als die der Vertreibung des Rivalen entfalten, teils sind sie so abgeändert, daß sie zwar eine Erschöpfung und schließliches „Aufgeben" des Gegners, nicht aber seine Vernichtung zur Folge haben. Differenzierungsreihen sowohl wie die ontogenetische Entwicklung lassen keinen Zweifel daran, daß die Kommentkämpfe durch Ritualisierung aus ursprünglichen Beschädigungskämpfen entstanden sind. Ihr arterhaltender Wert liegt auf der Hand: Es muß vorteilhaft sein, wenn die stärksten Tiere zur Nachzucht selektiert werden, ohne daß die Art dabei unnötigerweise Individuen opfert.

Es muß wohl ausdrücklich betont werden, daß mir lamarckistische Deutungen des Ritualisierungsvorganges völlig fern liegen. Gerade das Entstehen einer n e u e n K o p p e l u n g zwischen zwei Ib., das ja offensichtlich beim Entstehen einer Ritualisation eine so große Rolle spielt, ist ein durchaus häufiges Vorkommnis. Meine eigenen Untersuchungen Über die Balzbewegungen der *Anatinae,* auf die ich hier verweisen darf, haben viele Beispiele davon zutage gebracht. Einer der wichtigsten Unterschiede zwischen sehr nahe verwandten Formen besteht ja gerade darin, daß dieselben Bewegungselemente in verschiedenen Verbindungen miteinander auftreten. Da nun auch manche Hausenten-Stämme sich durch das Auftreten neuer, obligater Koppelungen zwischen bestimmten Ib. von der Wildform unterscheiden, so will es scheinen, als ob gerade zum Zustandekommen dieser Bindungen nur verhältnismäßig kleine Mutationsschritte nötig seien.

Die Möglichkeit, daß eine Ritualisierung vorliegt oder sich doch zumindest über die ursprüngliche Bewegungsweise superponiert, muß bei Beobachtung von Übw. und Intentionsbewegungen stets in Betracht gezogen werden, vor allem dort, wo diese als Ausdruck funktionieren. Die Frage, ob ein primärer Übersprung oder bereits eine Ritualisation vorliegt, ist oft ebenso schwer zu entscheiden, wie jene andere, ob und wieweit eine aus zwei sich überlagernden antagonistischen Ib. zusammengesetzte Verhaltensweise ritualisiert sei. Eine Antwort kann dann nur das phylogenetisch vergleichende Studium möglichst vieler verwandter Tierformen geben. So muß denn letzten Endes wieder die gute alte vergleichend-deskriptive Methode der Analyse unter die Arme greifen.

Nachdem wir nun die wichtigsten neuen Ergebnisse über Appetenzverhalten, AAM und Ib. in Kürze besprochen haben, wenden wir uns der ziemlich neuen Erkenntnis zu, daß diese drei Elementarvorgänge durchaus nicht immer in der Weise hintereinander geschaltet sein müssen, die wir ursprünglich für die einzig mögliche hielten.

Zunächst ein Beispiel einer anderen, einfachen „Schaltungsmöglichkeit". PRECHTL & SCHLEIDT (1951) und PRECHTL (1952) fanden an neugeborenen Katzen eine Ib., die buchstäblich ununterbrochen abläuft, solange die Tiere wach sind. Der Kopf wird, im Liegen wie im Vorwärtskriechen, dauernd in großen Ausschlägen pendelnd von einer Seite zur anderen hin- und herbewegt. Diese Ib., der sog. Such-Automatismus, hat keine zentrale Hemmung, die zu ihrer Auslösung beseitigt werden muß, noch auch einen AAM, der dies besorgt. Sie geht solange weiter, bis gewisse Orientierungsreaktionen, die das Kriechen des Kätzchens beherrschen, eine ganz bestimmte Reizsituation herstellen: Die Nase des Kätzchens muß in einer bepelzten Oberfläche eine kahle Stelle finden, den Warzenhof! Der dieser Reizsituation entsprechende AAM h e m m t den bisher ununterbrochen ablaufenden „Suchautomatismus" und diese Hemmung ermöglicht es erst, daß das Kätzchen gerichtet auf die Zitze reagiert und sie faßt. Dieselbe Hemmung wird durch die nun ausgelösten Saugbewegungen und anschließend durch darauf folgenden Schlaf aufrecht erhalten. Wir sehen also hier den wesentlichsten AAM nicht vor, sondern hinter der Ib., nicht in auslösender, sondern in hemmender Funktion!

Eine andere, komplexere Schaltungsmöglichkeit der altbekannten Elemente ist die folgende: Das Appetenzverhalten stellt, ganz wie im alten CRAIG-LORENZschen Diagramm eine Reizsituation her, auf die ein AAM anspricht. Dieser löst jedoch nicht sofort eine zweckbildende Ib. aus, sondern zunächst ein neues, spezielleres Appetenzverhalten nach einer nächsten auslösenden Situation, die zweckbildende Endhandlung kommt erst nach einer ganzen Anzahl derartiger Glieder. BAERENDS (1941) und TINBERGEN, die Entdecker dieser Appetenzketten, sprechen von einer h i e r a r c h i s c h e n Organisation der Nervenmechanismen, die dem instinktiven Verhalten zugrunde liegen. Neben der Übersprungbewegung betrachte ich dieses Hierarchieprinzip als die wichtigste Entdeckung, die auf unserem Wissensgebiet im Laufe der letzten zwölf Jahre gemacht wurde. Hierarchisch organisiertes Instinktverhalten ist, wie wir heute mit Sicherheit wissen, weit häufiger als ein solches, das nur aus Appetenz, AAM und Ib. zusammengesetzt ist. Wenn alle unsere älteren Beispiele dem letztgenannten Typus entnommen waren, so beruht auch dies wiederum auf unserer durchaus legitimen Suche nach dem einfachsten, dem am leichtesten analysierbaren Fall.

Zwei Beispiele mögen zur näheren Erläuterung des Hierarchieprinzips genügen. Ein Wanderfalke, in dem der Drang zum Beutemachen erwacht, verläßt seinen Ruhesitz und beginnt sein Jagdgebiet zu durchstreifen, mehr oder weniger auf gut Glück, vielleicht mit einer gewissen Bevorzugung von jüngst erfolgbringenden Örtlichkeiten. Welche Art von weiteren Bewegungsweisen der Jagd der Vogel dann zeigen wird, hängt von der Art der Beute ab, die er nun findet. Er kann einen Star,

einen Kiebitz oder eine Krickente aus einer Schar herausgreifen, eine schwache Möwe vom Wasser oder ein Säugetier von einem offenen Feld. Der wesentliche Punkt liegt darin, daß der Anblick eines dieser Beuteobjekte nicht unmittelbar einen „consummatory act" hervorruft, sondern ein Appetenzverhalten speziellerer Art. Zum Beispiel wird der Falke beim Anblick eines Krickentenschwarmes nicht sofort mit dem Zustoßen reagieren, sondern zunächst mit einer bestimmten Form des Scheinangriffs, die darauf abzielt, eine einzelne Ente aus der Schar abzusprengen, und erst wenn dies gelungen ist, kommt es zum eigentlichen Zustoßen, und nur wenn dieses den Vogel in die geeignete Lagebeziehung bringt, erfolgt das Schlagen der Beute, die zweckbildende Ib.

TINBERGEN (1950) interpretiert den solchem Verhalten zugrunde liegenden physiologischen Vorgang wie folgt: Die Aktivierung eines Zentrums auf dem höchsten Integrationsniveau veranlaßt ein Appetenzverhalten von sehr allgemeiner Natur. Dieses wird fortgesetzt, bis eine neue Reizsituation von enger, begrenzter Wirkung ein Appetenzverhalten von untergeordneter Art hervorruft, das wiederum weiterläuft, bis eine nächste auslösende Situation erreicht ist, usw., bis hinab zur zielbildenden Endhandlung. Wir kennen bereits die Tatsachen, die dafür sprechen, daß die auslösenden Reize nicht auf einen, wenn auch komplexen Reflexmechanismus wirken, sondern dafür, daß sie vielmehr nur eine Hemmung beseitigen und damit den vom aktivierten Zentrum ausgehenden motorischen Impulsen freie Bahn schaffen. Dem „Reflex" verwandt ist höchstens der AAM, der die Hemmung beseitigt, unter welcher die Zentren der Ib., die sich selbst kontinuierlich aufladen, für gewöhnlich stehen. Gäbe es keine derartigen Hemmungen, so würden sich alle Zentren gleichzeitig und ununterbrochen motorisch entladen und eine „Bewegungskakophonie" chaotischer Impulse wäre die Folge. Die geordnete Aufeinanderfolge der einzelnen Ib. aber bewirken eben die AAM, die auf adäquate Schlüsselreize hin eine nach der anderen in Gang setzen. Jedes Zentrum, auf jedem Integrationsniveau, hat seinen eigenen „Block" mit zugeordnetem AAM, und solange der Block nicht durch Reizung des AAM beseitigt ist, kann das Zentrum seine motorischen Impulse nicht „loswerden".

An Hand des Fortpflanzungsverhaltens des dreistacheligen Stichlings, *Gasterosteus aculeatus,* entwickelte TINBERGEN (1950) ein graphisches Modell der Instinkt-Hierarchie, das in Abb. 3 wiedergegeben ist. Die „Zentren" sind durch Kreise symbolisiert, ursächliche Einwirkungen durch Pfeile, die „Blocks" durch schraffierte Rechtecke, die AAM durch ein Schema der Nervenzelle und motorische Bahnen durch ausgezogene Linien. Das höchste Zentrum entbehrt eines zugeordneten Blocks. Dies scheint typisch für Zentren vom höchsten Integrationsniveau zu sein, was aus der Tatsache hervorgeht, daß die Aktivierung eines so allgemeinen Dranges stets unmittelbar zu einem Appetenzverhalten allgemeinster Art führt. Beim Stichling ist es die im Vorfrühling stark zunehmende Tageslänge, die durch Beeinflussung verschiedener anderer endokriner Drüsen eine Vermehrung des Gonadenhormons bewirkt. Diese ruft dann ihrerseits eine Erregung des höchsten „Zentrums" hervor. Die von diesem erzeugten Impulse können sich in zwei

Richtungen ergießen: erstens zum nächst niedrigeren Zentrum hin, zweitens aber in die Bahn des Appetenzverhaltens. Da das niedrigere Zentrum zunächst noch nach peripher hin blockiert ist, aktivieren sie ein erstes und allgemeinstes Appetenzverhalten, das in der Frühjahrswanderung der Fische besteht. Sie führt aus der See oder tiefem Süßwasser in seichtes Süßwasser und wird solange fortgesetzt, bis jene Reizsituation erreicht ist, auf die der erste AAM anspricht und den Block

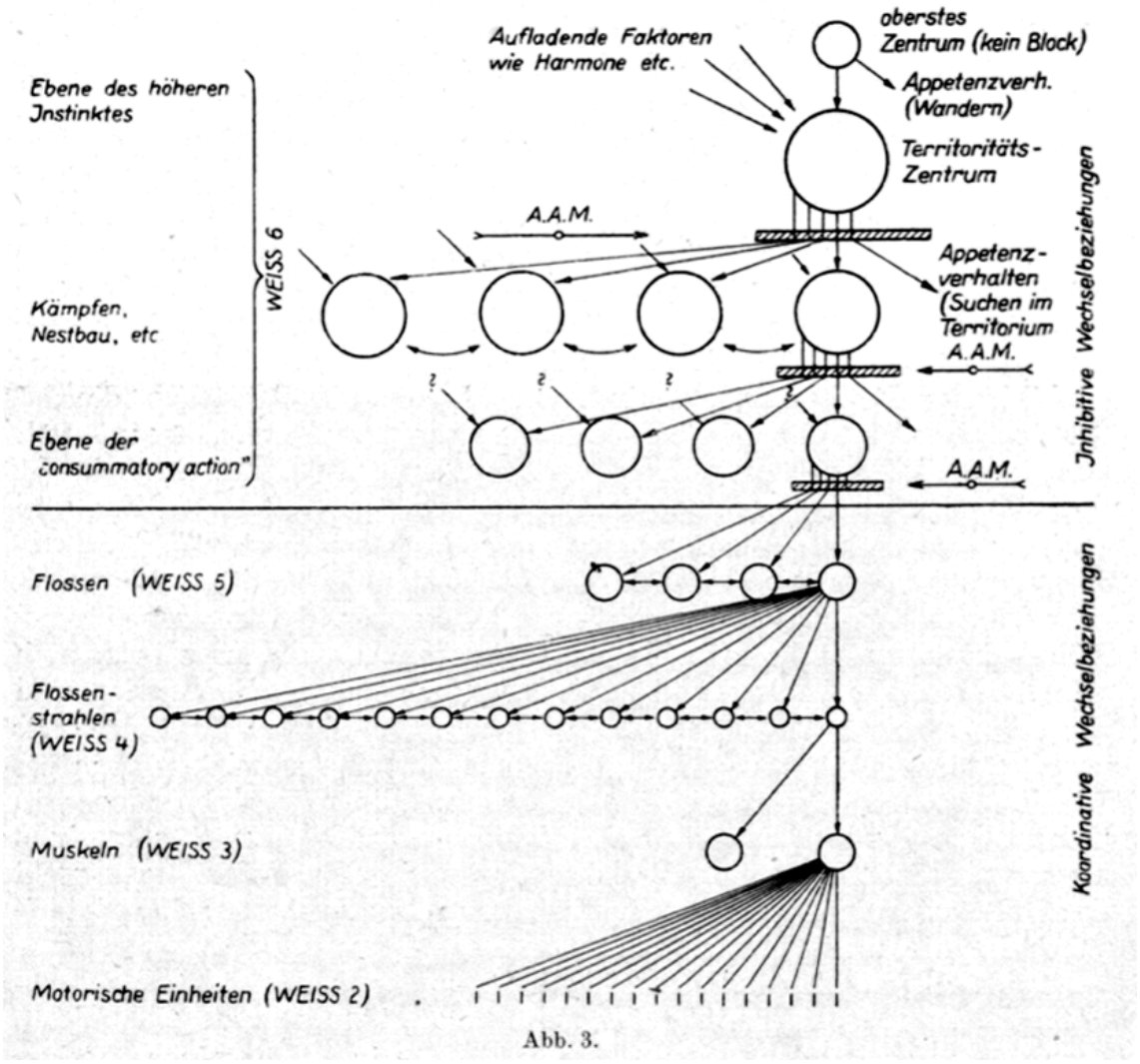

Abb. 3.

unterhalb des zweiten Zentrums aufhebt. Die hierfür wesentlichen Schlüsselreize sind Temperaturanstieg und optische Reize, die von Wasserpflanzen ausgehen. Mit der Aufhebung des Blocks wird der Weg zu einem nächst spezielleren Appetenzverhalten frei, dasjenige erster Ordnung jedoch hört auf, was die Hypothese nahelegt, daß die Appetenz der niedrigeren Integrationsstufe stets einen niedrigeren Schwellenwert ihres Ansprechens habe, als diejenige von höherem Integrationsniveau. Der Stichling wandert also nicht mehr weiter, er „wird territorial". Was sich nun weiter abspielt, ist prinzipiell gleicher Art wie dasjenige, was wir eben vom höchsten Integrationsniveau gehört haben. Die Impulse aus dem „Territorialzentrum" können sich entweder in die Bahn des Appetenzverhaltens ergießen oder in die nächst untergeordneten Zentren

und sie tun das erstere, da diese Zentren blockiert sind. Das Appetenzverhalten dieser Stufe besteht nun darin, daß der Fisch innerhalb des Territoriums nach jenen spezielleren Reizsituationen sucht, die auf dem Wege zugeordneter AAM die Zentren des Kämpfens, Nestbauens, Balzens usw. deblockieren. Diese Suche besteht in einem aufgeregten, ruckweisen Umherschwimmen des Stichlings innerhalb seines Revieres, das fortgesetzt wird, bis er z. B. auf einen eingedrungenen Rivalen stößt. Dies hebt nun den Block des Kampfzentrums auf, alle Impulse fließen diesem zu, der Fisch hört sofort mit seinem ziellosen Umherschwimmen auf und greift an. Welche Art von Kampfbewegungen nun zum Durchbruch kommt, m. a. W., welches der fünf nächst niedrigeren Zentren aktiviert wird, hängt nun vom Verhalten des Gegners ab. Die fünf Arten von Ib., die durch ihn ausgelöst werden können, stellen dann je einen „consummatory act", eine zielbildende Endhandlung dar.

Das Wichtigste an diesen Ergebnissen und Hypothesen TINBERGENS ist zweifellos die Brücke, die sie zur P h y s i o l o g i e des ZNS schlagen. Wenn auch der Begriff des „Zentrums" bei TINBERGEN rein funktionell bestimmt ist und keinerlei Aussagen über Lokalisation und Lokalisierbarkeit in sich schließt, ist doch ihre Z a h l klar bestimmbar, da diejenige der Blocks und der sie aufhebenden AAM experimentell sicher ermittelt ist. Die Vorstellung einer endogenen Reizerzeugung, wie TINBERGEN sie seinen „Zentren" zuschreibt, entspricht völlig denjenigen, die VON HOLST, WEISS und andere in ihren Arbeiten entwickelt haben. WEISS (1910) hat in seiner Arbeit „Self-Differentiation of the Basic Patterns of Coordination" eine ganz analoge hierarchische Organisation zentralnervöser Mechanismen nachgewiesen, die sämtlich unter dem Integrationsniveau der zielbildenden Ib. liegen. Sein „level of behaviour" (Ebene des Verhaltens) umfaßt alles, was darüber liegt. TINBERGEN (1950) hat in seinem Diagramm demgemäß auch das von WEISS (1940) Entworfene einbauen können. Auch zu den Ergebnissen von HESS (1948) bestehen nahe Beziehungen. Die spezifischen Instinkterregungen, die HESS durch elektrische Reizung im Hypothalamus bekam, entsprechen in den meisten Fällen sicherlich der Aktivierung von Zentren, die zum höchsten Integrationsniveau gehören. Manchmal aber erhielt HESS bei einer kleinen Verschiebung der Reizstelle nach kaudalwärts nicht mehr das ganze, integrierte Instinktverhalten, sondern dissoziierte, einzelne Ib. desselben Systems. Da man die höheren Zentren rostralwärts von den untergeordneten erwarten möchte, scheint dieses Teilergebnis in Hinblick auf TINBERGENS Anschauungen besonders bedeutungsvoll.

Wie man sieht, haben sich unsere Vorstellungen von den zentralnervösen Mechanismen, die instinktmäßigem Verhalten zugrunde liegen, in den Jahren seit meinem Referat in Rostock ganz gewaltig kompliziert. Wer da glaubt, daß Einfachheit immer ein Zeichen der Wahrheit sei, mag über diese Ausgestaltung unserer Hypothesen trauern. Wir glauben aber, den wirklich bestehenden Zusammenhängen ein ganzes Stück näher gekommen zu sein, nicht zuletzt dadurch, daß wir einzusehen gelernt haben, wie groß ihre tatsächliche Komplikation ist, und welche Fehlerquellen allenthalben bestehen. Eine gewisse Trauer

beschleicht den im Anschaulichen verhafteten Zoologen höchstens bei der Erkenntnis, daß die zunehmende Komplikation unserer Vorstellungen bald zu gänzlich unanschaulichen statistischen, ja vielleicht zu kybernetischen Methoden führen wird. MAX HARTMANN hat einmal gesagt, daß kein Biologe je ein Problem in Angriff genommen hätte, wenn er sich die Lösung von Anfang an so schwer und kompliziert vorgestellt hätte, wie sie sich nachträglich erwies. Ich bekenne, daß dieser Satz für mich selbst voll zutrifft. Aber ich tröste mich mit dem Gedanken, daß noch genug deskriptiv-vergleichende Arbeit getan werden muß, nicht nur, weil sicherlich viele leicht analysierbare „einfachste Fälle" noch unerkannt und ununtersucht im nächsten Graben schwimmen, sondern auch, weil unzählige analytische Probleme nur von der vergleichend-stammesgeschichtlichen Seite her in Angriff genommen werden können, ich erinnere an das S. 53 über die Untersuchung der Ritualisierung Gesagte.

Schrifttum

BAERENDS. G. P.: Symposia of the Soc. exper. Biol. IV. 1950, Cambridge. — BAERENDS, G. P.: Tijdschr. Entomol. 84. 68 (1941). — BALLY, G.; Vom Ursprung und den Grenzen der Freiheit. Basel 1945. — CRAIG. W.: Biol. Bull. 34, 91 (1918). — DREES, O.: Verh. Dtsch. Zool. Marburg 1950. — HEINROTH, O.: Verh. 5. Intern. Ornithol. Kongr. Berlin 1910. — HEINROTH, O. u. M.: Die Vögel Mitteleuropas. Berlin 1924-33. — HESS, W. R.: Das Zwischenhirn. Basel 1948. — HOLST, E. v.: Naturwiss. 25, 625, 641 (1937). — HOLST, E. v.: Experientia 4, 374 (1948). — HOWARD, E. H.: An Introduction to the Study of Bird Behavior. Cambridge 1929. — HUXLEY, J. S.: Proc. zool. Soc. London 1914. — KORTLANDT, A.: Arch. néerl. Zoöl, 4, 442 (1940). — LORENZ, K. Z.: J. Ornithol. 83, 137, 298 (1935). — LORENZ. K. Z.: Verh. Dtsch. Zool. Rostock 1939. — MCDOUGALL, W.: An Outline of Psychology. London 1933. — PRECHTL. H. F. R.: Ztschr. Tierpsychol. 8, 337 (1951). — PRECHTL, H. F. R.: Naturwiss. 39, 140 (1952). — PRECHTL, H. F. R.: Experientia 8 (1952). — PRECHTL, H. F. R. Behaviour (im Druck). — PRECHTL, H. F. R. u. SCHLEIDT, W. M.: Ztschr. vergl. Physiol. 32, 257 (1950). — PRECHTL, H. F. R. u. SCHLEIDT, W. M.: ibid. 33, 53 (1951). — SCHENKEL, R.: Behaviour 1, 81 (1947). — SEITZ, A.: Ztschr. Tierpsychol. 4, 40 (1940). — SEITZ, A.: ibid. 5, 47 (1941). — TINBERGEN, N.: Ztschr. Tierpsychol. 4, 1 (1940). — TINBERGEN, N.: Wilson Bull. 60, 1 (1948), — TINBERGEN, N.: Wilson Bull. 60, 6 (1948). — TINBERGEN, N. u. J. v. IERSEL: Behaviour 1, 56 (1947). — TINBERGEN, N. u. D. J. KUENEN: Ztschr. Tierpsychol. 3, 37 (1939). — TINBERGEN, N. u. a.: ibid. 5, 182 (1942). — TINBERGEN, N. u. A. C. PERDECK: Behaviour 3, 1 (1950). — TINBERGEN, N.: Symposia, Soc. exper. Biol. IV (1950). — WHITMAN, C. O.: Animal Behaviour. Woods Hole 1898.

Konrad Lorenz, Forschungsstelle für Verhaltens-Physiologie des Max-Planck-Institutes für Meeresbiologie, Schloß Buldern über Dülmen in Westfalen.