

Konrad Lorenz 1939

Vergleichende Verhaltensforschung

Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 12: 69-102.

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

Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

Vergleichende Verhaltensforschung

(Referat auf der Rostoecker Zoologentagung 1939)

Inhaltsübersicht.

I. Das Verhalten der Instinkthandlung in der Stammesgeschichte ... 69

II. Die Physiologie der Instinkthandlung ... 77

III. Automatismus und Reflex ... 83

A. Taxis und Instinkthandlung ... 84

B. Das angeborene Schema ... 90

I. Das Verhalten der Instinkthandlung in der Stammesgeschichte.

Die zoologische Systematik wird heute mancherorts als etwas statisch Gewordenes, Überlebtes ziemlich gering geachtet. Dabei wird oft vergessen, daß sich auf ihrem Boden jener Gedanke entwickelt hat, der wie kein anderer zur Dynamisierung unseres Weltbildes geführt hat: Der die lebende Welt nach steigenden und fallenden Ähnlichkeiten ordnenden vergleichenden Morphologie verdanken wir die Erkenntnis des evolutiven Artenwandels, die heute unser persönliches und politisches Tun und Lassen mehr beherrscht, als jede andere wissenschaftliche Erkenntnis. Selbst wenn uns hierin die vergleichende Morphologie ihre größte und schönste Gabe schon gegeben haben sollte, dürfen wir von ihr bei einer etwas geänderten Fragestellung und in Synthese mit der Genetik noch wichtigste Aufschlüsse über das ursächliche Zustandekommen des Artenwandels erwarten. Darüber hinaus aber gibt es ein großes Teilgebiet biologischer Forschung, dem die stammesgeschichtliche vergleichende Fragestellung jenen hohen erklärenden Wert, den sie für die Morphologie gehabt hat, noch völlig schuldet. Ich meine damit die Erforschung des tierischen und menschlichen **V e r h a l t e n s**. Die **N o t w e n d i g k e i t** vergleichend phylogenetischer Forschung auch in der menschlichen Psychologie ist seit langem, schon seit WUNDT klar erkannt. Auch in ihrer psychischen Struktur sind alle Lebewesen historische Wesen und das Verständnis aller ihrer Gegebenheiten ist ohne Einsicht in deren historisches Gewordensein grundsätzlich unmöglich. Auch eine noch so vollkommene Typologie des Gegenwärtigen kann, solange sie das historische Werden vernachlässigt, unser Kausalitätsbedürfnis nie befriedigen. Vor allem aber vermißt gerade der Erforscher tierischen und menschlichen Verhaltens in einem rein

typologischen Ordnungsschema einen Platz für die nicht mehr final, sondern nur mehr historisch verständliche Gegebenheit, für die Anpassung von gestern, das Rudiment, dessen völliges Übersehen eine der bösesten Folgen der heute so weit verbreiteten Übertreibung einseitig finaler Betrachtungsweisen ist. Dabei ist die »dysteleologische« Auswirkung alter seelischer Strukturen nicht nur theoretisch wichtig, sondern sie ist gerade beim Menschen, der wie kein anderes Lebewesen vor ihm in kürzester Zeit seine gesamte Ökologie und Soziologie geändert hat, eines der drängendsten praktischen Gegenwartsprobleme überhaupt. Die Tatsache, daß manche altererbten Taxien und Instinkte heute nicht mehr »passen«, vor allem mit den stetig steigenden Anforderungen der Gesellschaft ans Individuum in Konflikt geraten, wirkt so aufdringlich störend, daß der Unwissende die Einflüsterungen eines »bösen Feindes«, eines Teufels annimmt, während die Psychoanalyse in nicht weniger naiver aber weniger entschuldbarer Weise einen besonderen »Todestrieb« postuliert. Dabei sind gerade diese Erscheinungen bei bescheidenstem Wissen über das konservative stammesgeschichtliche Verhalten der Instinkthandlungen und über die Physiologie ihrer endogenen Reizerzeugung nicht nur verständlich, sondern selbstverständlich und theoretisch zu fordern.

Daß eine vergleichende Fragestellung trotz alledem bis in die jüngste Zeit so ungemein wenig angewendet wurde, hat mehrere Gründe. Zum Teil war die Schulmeinung von der allgemeinen proteushaften Veränderlichkeit tierischen Verhaltens daran schuld, daß es den meisten hoffnungslos erschien, nach erblichen, individuell invarianten und damit stammesgeschichtlicher Betrachtung zugänglichen Merkmalen zu fahnden. Hierin stimmten die mechanistischen Behaviouristen in ihrem auf dem bedingten Reflex aufbauenden Erklärungsmonismus völlig mit finalistischen Vitalisten überein, denen ihrerseits der dogmatische Glaube an die Zielgerichtetheit jeglicher tierischen Handlung die Annahme konstanter Elemente verbot. Daneben aber hat das Fehlen einer echt vergleichenden Forschungsweise in der Psychologie einen viel einfacheren Grund: Sie läßt sich weder aus dem Buche lernen, noch theoretisch betreiben, sondern erfordert praktische Schulung am Objekt. Das Beurteilen stammesgeschichtlicher Zusammenhänge schließt so viele hochkomplexe Leistungen des »systematischen Taktgefühles« in sich, daß die eigentliche wissenschaftliche Arbeit in sehr vielen Fällen die Selbstanalyse ist, die uns erst sagen muß, auf welche Einzelmerkmale unanalysierter Komplexqualitäten

sich unser Urteil gründete. So wenig die Urteilsbildung auf Grund unanalysierter Komplexqualitäten wissenschaftlich verwertbar ist, so unentbehrlich ist deren intuitives Erfassen für die Auswahl des exakt analytisch zu beschreitenden Weges. Nur der mit dem Objekte in engster Berührung stehende Praktiker kann sich von diesen Leistungen und damit vom Wert und der Wahrscheinlichkeit der Abstammungslehre ein wirkliches Bild machen, nie der Theoretiker und noch weniger der Geisteswissenschaftler.

So war es denn auch ein Zoologe und nicht ein Psychologe, der als erster wirklich mit vergleichend stammesgeschichtlicher Forschungsweise an die Erscheinungen des tierischen Verhaltens herantrat und sofort das fand, dessen Existenz von manchen Psychologen auch heute noch geleugnet wird, nämlich die erbliche Invariante im tierischen Verhalten, die ein stammesgeschichtliches Vergleichen von Art zu Art, von Gattung zu Gattung einerseits möglich macht, andererseits zur Erklärung ihrer besonderen Form bedarf. Es war dies Charles Otis Whitman, der schon 1898 den Satz aussprach: »Instinkte und Organe müssen vom gemeinsamen Gesichtspunkt phyletischer Abstammung erforscht werden.« Wh. hat es nicht bei dieser theoretischen Forderung bewenden lassen, sondern eine genaueste vergleichende Bearbeitung einer gut geschlossenen Tiergruppe geliefert, nämlich der Tauben. In dieser Arbeit wird die erbliche Verhaltensweise als ein taxonomisches Merkmal neben allen nur erreichbaren morphologischen in Betracht gezogen, wobei sich sehr eindeutig ergibt, daß die Instinkthandlung ein Merkmal von besonderer phylogenetischer Konstanz und damit taxonomischer Dignität ist. Man kann z. B. die Ordnung der Tauben unter alleiniger Verwendung morphologischer Merkmale nur durch eine verwickelte Kombination dieser Charaktere kennzeichnen: Carinate Nesthocker, mit schwachem weichhäutigen, blasig aufgetriebenem Schnabel, mittellangen zugespitzten Flügeln, niedrigen Sitz- oder Spaltfüßen usw. Von jedem einzelnen der genannten Charaktere gibt es Ausnahmen. *Goura* ist kein Nesthocker und hat außerdem runde, durchaus hühnerähnliche Flügel, *Didunculus* einen durchaus anderen Schnabel usw. Kennzeichnet man dagegen die Ordnung durch das einzige Verhaltensmerkmal, daß beim Trinken das Wasser durch Peristaltik des Ösophagus aufgepumpt wird, so findet sich keine Ausnahme innerhalb der Ordnung; die einzige weitere Gruppe aber, die dasselbe Verhalten zeigt, die der Pteroclididae, rückt gerade durch dieses zweifellos sehr alte Merkmal

noch mehr in die Nähe der Tauben als durch viele in gleiche Richtung deutende morphologische Merkmale.

Neben und unabhängig von WHITMAN war es HEINROTH, der als erster bewußt vergleichend zoologische Fragestellungen in die Verhaltensforschung getragen hat. In seiner Arbeit »Über bestimmte Bewegungsweisen von Wirbeltieren« hat er diesen Gesichtspunkt auf weit größere Gruppenkategorien ausgedehnt und gezeigt, daß der taxonomische Wert einer Bewegungsweise, wie z. B. des Kratzens des Kopfes mit dem Hinterfuß, wie wir es alle vom Hund kennen, der gleiche ist, wie der der allerältesten morphologischen Merkmale des Kladus, etwa des Aufbaues der Hinterextremität aus Femur, Tibia und Fibula. Das besondere Verhalten dieses Bewegungsmerkmals innerhalb der Klasse der Vögel zeigt, daß die Einzelheiten der Bewegung ausschließlich von historischen und überhaupt nicht von funktionellen Momenten bestimmt werden. Ein Großteil der Vögel führt die Kratzbewegung in der Amphibien, Reptilien und Säugern eigenen Weise so aus, daß der kratzende Hinterfuß lateral an der Vorderextremität vorbei kopfwärts wandert, der Flügel also in die den Vierfüßlern eigene Lage zurückgebracht werden muß, ehe die Bewegung ablaufen kann. Dieses historisch aus dem — sit venia verbo — Klassenwandel des Reptilienarmes verständliche Vorgehen wurde nun im Laufe der Phylogenese von einzelnen Gruppen verlassen, zugunsten der funktionell selbstverständlichen Methode, den ohnehin dem kratzenden Fuß nicht im Wege stehenden Flügel ruhig auf dem Rücken zu belassen und sich »vorneherum« zu kratzen. Die Verteilung des Vorne- und Hintenherum-Kratzens im System zeigt überhaupt keine Beziehungen zu funktionellen Momenten, Lang- oder Kurzbeinigkeit, Fußform u. dgl., sondern richtet sich ausschließlich nach der Gruppenzugehörigkeit. *Chionis* dokumentiert seine rätselvolle und isolierte systematische Stellung dadurch, daß er ein Intermedium zwischen vorn- und hintenherum Kratzen ausführt, indem er den Flügel abspreizt, als würde er sich hintenherum kratzen, dann aber den Fuß medial am Flügel vorbei zum Kopfe führt, ein an sich nur historisch verständliches Verhalten. Andere Bewegungsweisen, wie das Gähnen, das Sich-Strecken, Sich-Schütteln u. a. zeigen eine ähnlich weite Verbreitung im System.

Neben dieser, einzelne Merkmale sozusagen durch ihre ganze stammesgeschichtliche Entwicklung verfolgenden Arbeit hat HEINROTH auch den zweiten Weg vergleichender Forschung in die Verhaltenslehre getragen und, wie WHITMAN, aber in noch

tiefgreifenderer Weise, eine beschränkte Tiergruppe auf Grund breitesten Beobachtungsmateriales in allen ihren systematisch verwertbaren Verhaltensmerkmalen bearbeitet, und zwar die Anatiden. Die taxonomischen Schlüsse HEINROTHS haben eine eindrucksvolle Bestätigung durch die Untersuchungen von POLL erfahren, der den Grad der Unfruchtbarkeit von Mischlingen zum Maß stammesgeschichtlicher Verwandtschaft machte: In allen Fällen, in denen beide Forscher von der herkömmlichen Einteilung der Gruppe abwichen, stimmten sie untereinander überein.

Weder WHITMAN noch HEINROTH gebrauchen je den Ausdruck »Homologie«, dennoch fußen ihre Arbeiten auf der Annahme, daß der in der Morphologie übliche *H o m o l o g i e b e g r i f f* auf ererbte Bewegungsweisen ebensogut anwendbar sei, wie auf körperliche Merkmale. Die Überzeugungskraft ihrer Ergebnisse erweist die Richtigkeit dieser Arbeitshypothese. Nun fragen wir, *w a s* da eigentlich verglichen und homolog gesetzt wird. Keiner der beiden Forscher *d e f i n i e r t* den Instinktbegriff genauer, beide fassen jede ererbte angeborene Verhaltensweise als seine Auswirkung auf. Nun unterscheiden wir heute unter den angeborenen arterhaltenden Bewegungsvorgängen zwei grundsätzlich, d. h. physiologisch voneinander schärfst getrennte Arten: Die auf endogenen Reizerzeugungsvorgängen beruhenden Automatismen, für die allein ich den Ausdruck Instinkthandlungen anwende, und jene von steuernden Außenreizen abhängigen Orientierungsreaktionen, die wir mit KÜHN als *T a x i e n* bezeichnen. Diese auf physiologischen Tatsachen aufgebaute Begriffstrennung, die uns hier noch genauer beschäftigen wird, findet sich bei den beiden Pionieren der vergleichenden Verhaltensforschung nicht *expressis verbis*. Mit der feinen Intuition des systematischen Taktgefühles aber haben beide eine wesentliche Auswirkung der physiologischen Verschiedenheit beider Vorgänge erfaßt: Die von Außenreizen in ihrer Form unabhängige, schon im Zentrum selbst koordinierte Bewegungsweise der Instinkthandlung besitzt begreiflicherweise eine größere taxonomische Verwendbarkeit als die vom Vorhandensein bestimmter steuernder Außenreize abhängige angeborene Orientierungsreaktion. HEINROTH sowohl wie WHITMAN verwenden, sowie es sich um taxonomische Fragen handelt, fast ausschließlich zentral koordinierte Bewegungen als Merkmale, in erster Linie die besonders taxien-freien Instinkthandlungen der Balz. Dies ist deshalb wichtig zu betonen, *w e i l g e r a d e d i e v e r g l e i c h e n d*
s t a m m e s g e s c h i c h t l i c h e n B e t r a c h t u n g e n v o n
W H I T M A N

und HEINROTH auf die Unveränderlichkeit der Instinkthandlung aufmerksam gemacht haben. Ohne die vergleichend deskriptive Feststellung dieser merkwürdigen Tatsache, die ja von so vielen Psychologen geleugnet wurde, wären wir nie dahinter gekommen, daß die Instinkthandlung als endogener Automatismus etwas physiologisch und ursächlich Anderes ist, als alle individuell variablen Verhaltensweisen.

Zu den zitierten Arbeiten kamen zunächst nur wenige hinzu, die größtenteils Vögel behandeln. Ich nenne nur die Namen VERWEY, TINBERGEN, GOETHE, MAKKINK. Die Säugetiere blieben bisher fast unbearbeitet, denn die Arbeiten von CARPENTER über platyrhine Affen enthalten nur wenig vergleichende Gesichtspunkte und die Musteliden-Untersuchungen GOETHES sind nicht abgeschlossen.

Angesichts dieser Sachlage plante ich eine vergleichende Untersuchung, die eine geschlossene Tiergruppe in besonders gründlicher Weise behandeln sollte. Es sollte das Aktionssystem jeder einzelnen der zugehörigen Formen möglichst vollständig aufgenommen werden und gleichzeitig ein möglichst vollkommenes Vertretensein aller taxonomisch wichtigen Formen angestrebt werden, so daß die einzelnen Verhaltensmerkmale und die einzelnen Arten einer tabellarischen Einordnung zugänglich würden, die gestattet, sowohl ein Merkmal in seinem Vorhandensein oder Fehlen durch die ganze Gruppe zu verfolgen, als auch die artbezeichnenden Merkmalkomplexe unter statistischer Aufnahme der Merkmale miteinander zu vergleichen. Dabei wollte ich mich natürlich keineswegs auf Verhaltensmerkmale beschränken, sondern gleichzeitig alle nur irgend zugänglichen morphologischen Charaktere mit in Betracht ziehen. Nur eine sehr kleine systematische Einheit konnte für eine so minutiöse Untersuchung in Frage kommen. Die z. T. rein technischen Anforderungen an das Objekt waren für seine Wahl bestimmend. Die Gruppe mußte systematisch und morphologisch gründlichst voruntersucht sein, mußte reich an Formen möglichst vieler und abgestufter Verwandtschaftsgrade sein, d. h. möglichst viele fließende Übergänge zwischen Art und Rasse, Gattung und Art in sich schließen, mußte reich an taxienfreien Instinkthandlungen sein und diese mußten sich schließlich gut im Film, der einzigen objektiven Registriermethode komplexer Bewegungen, festhalten lassen. Allen diesen Anforderungen entsprach die Gruppe der *Anatinae* wie keine andere. Dazu kam, daß eine ganze Anzahl »guter Arten« dieser Gruppe

fruchtbare Bastarde miteinander bildet, so daß der Versuch nahelag, die geplante, auf möglichst vielen Merkmalen breit aufbauende vergleichende Untersuchung mit der genetischen Untersuchung dieser Merkmale zu verbinden. Vor allem lag mir an der Frage, ob offensichtlich homologe Verhaltensmerkmale zweier Arten sich im Kreuzungsversuch stets als homogenetisch erwiesen. Sollten sie sich hierin mit körperlichen Merkmalen gleich verhalten, so war dies eine starke Stütze für die Berechtigung der Anwendung des Homologiebegriffes auf angeborene Bewegungsweisen. Wir haben 16 klar erkennbare und benennbare Instinkthandlungen der Balz herausgegriffen, die als sichere Homologa bei den meisten Arten vorhanden sind, und zwar in so verschiedenen Ausbildungs- und Differenzierungs-Stufen, daß Aussagen über die *R i c h t u n g*, die die Entwicklung gegangen ist, einen hohen Grad der Wahrscheinlichkeit erreichen. Die Verteilung dieser Merkmale und der Grad ihrer Differenzierung stimmen, von wenigen, an sich vielsagenden und neue Perspektiven eröffnenden Ausnahmen abgesehen, geradezu erstaunlich widerspruchslos miteinander und mit allen in Erfahrung zu bringenden körperlichen Charakteren überein, so vor allem mit der Ausbildung der Knochentrommel der Erpel. Die sich aus der Gesamtsumme dieser Merkmale ergebende Systematik weicht allerdings beträchtlich von der allgemein angenommenen HARTERTSchen ab und macht vor allem die HARTERTSche Gattung *Anas* hinfällig. Ich kann hier natürlich nicht einmal einen Abriss dieser Verhältnisse wiedergeben und beschränke mich deshalb auf zwei Beispiele. Die Stockentengruppe, *Anas platyrhynchos*, *poecilorhyncha*, *melleri*, *obscura*, *superciliosa*, *undulata* usw. haben, wie viele andere Anatinen, im männlichen Geschlecht das »Kinnheben«, eine Handlung, die, wie vergleichende Forschung lehrt, ein phylogenetischer Abkömmling einer symbolischen Trinkbewegung ist. Im weiblichen Geschlecht haben sie das in der Gruppe noch weiter verbreitete »Hetzen«, ein symbolisches Drohen nach hinten über die Schulter weg. Beide Handlungen gehören insofern zu einer »Zeremonie« funktionell zusammen, als sie sich gegenseitig auslösen und vom festgepaarten Ehepaar daher meist gleichzeitig gebraucht werden. Pfeifentenpaare, sowohl *Mareca penelope* als *sibilatrix* unterscheiden sich insofern von der Stockentengruppe, als beide Gatten eine Bewegung haben, die der des Stock-Erpels entspricht: das weibliche Hetzen über die Schulter weg fehlt, die Reizsituation, in der das gemeinsame Kinnheben gebracht wird, nämlich immer

nach einer kämpferischen Auseinandersetzung mit anderen Teichbewohnern, insbesondere mit anderen Pfeifentenpaaren, erinnert mehr an die analoge (nicht homologe) Zeremonie der Anserinen, nämlich an das sog. »Triumphgeschrei«. Das Kinnheben ist, im Vergleich mit dem der Stockentengruppe, höher differenziert und sein Zusammenhang mit dem Antrinken nicht mehr ohne weiteres ersichtlich, während beim Stockerpel durch ein kurzes Betippen der Wasseroberfläche das Trinken »noch« markiert wird. Die Homologie des Kinnhebens beider Formen würde ich nicht zu behaupten wagen, wenn nicht die Schnatterente, *Chaulelasmus streperus*, ein eindeutiges Zwischenglied bilden würde. Bei dieser Art haben zwar wie bei den Pfeifentenarten beide Geschlechter das Kinnheben, das Weibchen aber hat überdies noch das Hetzen über die Schulter weg, wie die Stockente. Das Schnabelheben beider Gatten erfolgt wie bei Pfeifenten gleichzeitig, nur fällt es beim Weibchen annähernd genau jedes zweite Mal aus und wird durch die Hetzbewegung vertreten, wodurch ein eigentümlicher Bewegungsrhythmus entsteht, dem auch derjenige der die Zeremonie begleitenden Lautäußerung entspricht. Die Triumphgeschrei-Bedeutung ist im Gegensatz zu den Stockentenarten deutlich, wenn auch nicht so ausgesprochen wie bei Pfeifenten. Auch haben schon die kleinen Dunenjungen die entsprechende Bewegungsweise, was mich eine Brutpflege seitens des Erpels und engeren Familienzusammenhalt vermuten läßt, wie er sich bei Gänsen und Casarcinen findet. Der erwachsene Schnattererpel betippt bei hoher Reaktionsintensität ganz wie der Stockerpel vor dem Kinnheben die Wasserfläche, so daß bei Kenntnis der Schnatterente die Homologie des Kinnhebens des Stockerpels mit demjenigen beider Pfeifentengeschlechter durchaus gesichert scheint. In dieser Annahme werden wir dadurch bestärkt, daß die Schnatterente nicht nur morphologisch eindeutig eine Mittelstellung zwischen *Anas* und *Mareca* einnimmt, sondern auch in der Fruchtbarkeit ihrer Mischlinge mit beiden anderen Gattungen. *Anas-Mareca*-Mischlinge zeigen »tritophyle Steironotie« (POLL), d. h. ihre Spermatogenese stockt vor der ersten Reifungsteilung. Dagegen liefert die Schnatterente mit beiden anderen Gattungen physiologisch fruchtbare Mischlinge! Geradezu erstaunlich aber ist die Bestätigung der aus den bisher erwähnten Tatsachen zu ziehenden Schlüsse durch die Bastardforschung: Ein mir vom Berliner Zoologischen Garten in dankenswertester Weise zur Verfügung gestelltes Mischlingspaar von Stockente und *Mareca sibilatrix*

zeigte verblüffend g e n a u d i e s e l b e S y n t h e s e zwischen den beschriebenen Verhaltensmerkmalen der Elternarten, wie wir sie bei der Schnatterente als phylogenetisch gewordene Differenzierung vorfinden! Ein zweites Beispiel: Die Schnatterente zeigt eine obligate Koppelung zweier Balzhandlungen, die bei der Stockente getrennt und unabhängig voneinander gebracht werden. Verschiedene Umstände lassen vermuten, daß das Verhalten der Stockente das stammesgeschichtlich ursprünglichere sei. Nun besitze ich einen Stamm Hausenten, sog. Kaki-Campbells, bei denen sich als domestikationsbedingte Mutante dieselbe obligate Verbindung beider Automatismen wie bei der Schnatterente findet. Kreuzungsversuche sollen folgen.

Ich möchte das Kapitel über das stammesgeschichtliche Verhalten der Instinkthandlung nicht verlassen, ohne kurz zu erwähnen, daß auch eine zweite Wissensquelle der morphologischen Phylogenetik auf sie anwendbar ist, nämlich das vorübergehende Auftreten stammesgeschichtlich alter Merkmale in der Ontogenese. Wir kennen viele Fälle, in denen ein Verhalten, das in der betreffenden Tiergruppe allgemein verbreitet und sicher ursprünglich ist, auch bei solchen Formen in der Entwicklung des Jungtieres auftritt, bei denen wir es beim erwachsenen Tier nicht vorfinden. So haben manche Sperlingsvögel, die nicht wie die meisten Familienmitglieder beidbeinig hüpfen, sondern schrittweise gehen, als Jungvögel die familienbezeichnende Koordination des Hüpfens, besonders deutlich dann, wenn man noch nicht flügge Nestvögel zur Fortbewegung zu Fuße veranlaßt. In neuerer Zeit hat AHLQUIST eine sehr wichtige Beobachtung an jungen Lariden veröffentlicht. Die Gattung *Larus*, die als typischer Vertreter der Gruppe gelten darf, hat eine bestimmte Bewegungsweise des Fischens von der Wasseroberfläche aus. Bei den vom allgemeinen und sicher älteren Möwentypus nach verschiedener Richtung hin differenzierten Gattungen *Hydrocoloeus* und *Stercorarius*, also Lach- und Raubmöwe, fehlt diese Instinkthandlung dem erwachsenen Vogel, tritt aber in der typischen der Gruppe sonst eigenen Form im »Spiel« des Jungvogels auf.

II. Die Physiologie der Instinkthandlung.

Aus den Ergebnissen vergleichender Forschung geht die F o r m k o n s t a n z der Instinkthandlung eindeutig hervor. Nicht der Erfolg der Bewegungsweise bleibt gleich, wie oft in falscher Generalisierung der für Orientierungsreaktion und zweckgerichtetes

Verhalten geltenden Gesetzmäßigkeiten behauptet wird, sondern die Form der Bewegungskoordination. Diese in Anbetracht der Verschiedenheit der Außenreize merkwürdige Formkonstanz wirft die Frage nach ihren physiologischen Gründen auf und legt den Gedanken einer Bindung der Bewegung an innere strukturelle Systeme des ZNS nahe. Da dachte man zunächst begrifflicher Weise an Reflexketten, eine Theorie, die ZIEGLER in klarer Form vertreten hat.

Gegen die Kettenreflextheorie wurden verschiedene Einwände erhoben, wie z. B. die von BETHE untersuchte Regulationsfähigkeit angeborener Bewegungskoordinationen. Eine Schwierigkeit für die Annahme einfacher Reflexketten, mit der wir uns hier auseinandersetzen müssen, besteht in den Intensitätsverschiedenheiten der Instinkthandlung. Für diese besteht nämlich das Gegenteil eines »Alles-oder-Nichts-Gesetzes«. Erreicht die einer Instinkthandlung zugeordnete Erregung nur so geringe Grade, daß der volle und allein arterhaltend sinnvolle Ablauf noch nicht zustande kommen kann, so unterbleibt nicht etwa die Bewegung, sondern kommt in sinnloser, unvollständiger Form heraus. Von kaum angedeuteten Handlungsinitien, die man als »Intentionsbewegungen« bezeichnet, weil sie uns die Richtung der zu erwartenden Handlungen verraten, gibt es alle nur denkbaren Übergänge bis zum vollen, wirksam werdenden Ablauf. Statistisch sind die sinnlosen Abläufe häufiger als die wirkenden. Eine Graugans, eine Silbermöwe »hat« z. B. das ganze Jahr hindurch unvollständige Abläufe bestimmter Nestbauhandlungen, aber nur bei einem hormonal und jahreszeitlich bedingten Intensitätsmaximum klingen sie zu jener planvollen Leistung zusammen, zu deren Erfüllung sie in der Stammesgeschichte herausdifferenziert wurden. Die zu einer Stufenfolge steigender Intensitäten zusammengehörigen Handlungen können u. U. sehr verschieden aussehen. Bei steigender Flugintention macht eine Wildgans zuerst einen langen Hals, dann sagt sie einen bestimmten Ton, dann vollführt sie mit dem Schnabel kreisförmig schüttelnde Bewegungen und dann erst sieht man das Beginnen der eigentlichen Flugbewegungen in Gestalt des Herausnehmens der Flügel und Ansetzens zum Sprung in die Luft, dann erst erfolgt dieser und das Flügelschlagen des Abfluges. Alle diese Verschiedenheiten der Handlungsform sprechen aber im Grunde doch nicht gegen ihre Reflexnatur. Ihre tatsächliche Erklärung wäre nämlich auch auf dieser Basis denkbar. Wir wissen durch die Untersuchungen HOLSTS, daß das

Alles-oder-Nichts-Gesetz für das motorische Element zentral koordinierter Bewegungen volle Gültigkeit hat, die Intensitätsunterschiede auf der Zahl der ansprechenden Elemente beruhen, welche mit der Erregungsintensität auf und ab schwankt. Die Formverschiedenheiten verschiedener Intensitätsstufen erklären sich daraus, dass verschiedene Bewegungsweisen verschieden hohe Schwellen für dieselbe Form der Erregung haben. Das Schnabelschütteln der Gans geht eben schon bei niedrigeren Werten los, als das Ansetzen zum Sprung. Alle diese Dinge könnten genau so sein, wenn der Reflex die Basis der Instinkthandlungen wäre.

Was sich dagegen aus der Kettenreflextheorie heraus nicht verstehen läßt, sind gewisse Schwankungen in der Intensität der Instinkthandlungen, die einer ganz bestimmten Regel gehorchen. Diese Regel kann man grob folgendermaßen fassen: Je länger eine Instinkthandlung nicht ausgelöst wurde, mit desto größerer Intensität spricht sie auf eine gegebene Reizsituation an. Von der Seite des Reizes her betrachtet, drückt sich dieselbe Gesetzmäßigkeit darin aus, daß ein um so geringerer Reiz die Instinkthandlung auszulösen vermag, je längere Zeit seit ihrer letzten Auslösung verstrichen ist. Ein analoges Verhalten findet sich zwar bei Reflexen dort, wo Füllungs Zustände von Hohlorganen (Harnblase, Samenblase) auf dem Wege propriozeptorischer Vorgänge den Außenreizen einen Teil der Auslösungsarbeit abnehmen und auf diese Weise deren Schwelle erniedrigen. Auch bei Mangelizuständen gibt es Entsprechendes, die oft über dem Umweg recht komplizierter Indikatoren, wie z. B. Durst über die Rezeption trockener Rachenschleimhaut, propriozeptorische Reize setzen und so in der angedeuteten Weise wirken. Aber ohne solche zusätzliche Mechanismen, die eine Anhäufung innerer Reize besorgen, fehlt dem Reflex diese beschriebene gesetzmäßige Schwankung von Intensität und Auslösbarkeit ebenso wie der aus Reflexen aufgebauten Orientierungsreaktion. Wenn man einen Käfer auf den Rücken dreht und so seine tropotaktische Wendereaktion auslöst, kann man diesen Versuch solange wiederholen, bis der Organismus als Ganzes, oder zumindest seine Effektoren erschöpft sind, dasselbe kann man mit der menotaktischen Licht-Kompaßreaktion einer wandernden Ameise tun; in allen diesen Fällen wird sich die Ermüdbarkeit des Experimentators früher bemerkbar machen, als die des Objektes. Umgekehrt aber kann der Reflex, wie eine ungebrauchte Maschine, unbegrenzt lange Zeiten untätig bereitliegen, ohne sich in Intensität und Auslösbarkeit irgendwie

zu ändern. Unser Patellarsehnenreflex spricht nicht leichter an, wenn er lange nicht ausgelöst wurde. All dies ist bei der Instinkthandlung völlig anders. Löst man z. B. bei einer Grasmücke die Bewegungsweise des »Sich-Lahmstellens« aus, indem man sich in bedrohliche Nähe ihres Nestes begibt, so gelingt dies einmal, zweimal, ein drittes Mal schon merklich schwächer, ein viertes Mal vielleicht erst nach einer kleinen Pause oder gar nicht. Diese grundsätzlich allen Instinkthandlungen eigene s p e z i f i s c h e E r m ü d b a r k e i t legt an sich schon den Gedanken an ein R e s e r v o i r reaktionsspezifischer Energie nahe, nach dessen Entleerung der Organismus über die betreffende Bewegungsweise »nicht mehr verfügt«, lange bevor er selbst als Ganzes oder in seinen Effektoren erschöpft ist. Dieselbe Vorstellung einer K u m u l i e r u n g reaktionsspezifischer Energie wird weit aufdringlicher, wenn wir den u m g e k e h r t e n Versuch vornehmen und die Instinkthandlung, anstatt sie »auszupumpen«, nunmehr »stauen«, d. h. durch Entzug aller auslösenden Reize in einen Zustand der Dauerruhe versetzen. Da tut sie nun etwas, was der Reflex seinem eigentlichsten und seinen Namen bestimmenden Wesen entsprechend nicht tun kann: Sie »drängt zum Hervorbrechen«. Dies drückt sie darin aus, daß in der schon beschriebenen Weise die Schwelle der auslösenden Reize sinkt, weiter darin, daß sie bei stärkerer Stauung den Gesamtorganismus in motorische Unruhe versetzt, die objektiv die Wahrscheinlichkeit des Eintretens auslösender Reizsituationen erhöht, im Erleben des Subjektes aber als »Suchen« nach diesen Reizsituationen aufscheint. Schließlich aber erreicht der »innere Druck« der sich häufenden spezifischen Reaktionsenergie solche Werte, daß er alle ihn überlagernden Hemmungen durchbricht, die Erniedrigung des Schwellwerts auslösender Reize den Grenzwert Null erreicht und die Bewegungsweise ohne nachweisbaren äußeren Reiz »von selbst losgeht«. Solche völlig im Leeren verpuffenden Abläufe von oft sehr hoch differenzierten Bewegungsfolgen gestatten in vielen Fällen eine sehr genaue Heraushebung der in komplexe und z. T. taxiengesteuerte Bewegungsvorgänge eingebauten instinktmäßigen Automatismen. Darüber hinaus aber ist es von höchstem theoretischen Interesse, daß hochdifferenzierte, arterhaltend sinnvolle Bewegungsabläufe sich in dieser Weise v o n d e n R e z e p t o r e n d e s T i e r e s v ö l l i g u n a b h ä n g i g e r w e i s e n . Final eingestellte Tierpsychologen, die in schlechterdings jeder tierischen Bewegung die Verfolgung eines vom Subjekte angestrebten Zieles sehen, machen das Abhängigsein der Handlungskette

von steuernden Zusatzreizen geradezu zu dem kritischen Beweis ihrer Anschauung. Es wirkt ganz eigentümlich, wenn z. B. TOLMAN bei einer solchen Argumentation für das Zweckgerichtetsein alles tierischen Verhaltens den Satz ausspricht »Animal behavior cannot go off in vacuo«, d. i. »Tierisches Verhalten kann nicht im Leeren losgehen«. Indem er damit die Annahme n i c h t zweckgerichteter Verhaltensweisen ad absurdum zu führen trachtet, fordert er jenen Beweis für ihr Vorhandensein, den wir in Gestalt der Leerlaufreaktionen in bündigster Weise zu erbringen vermögen. Es wirkt auch auf den Kenner dieser Dinge immer wieder eindrucksvoll und überraschend, wenn etwa ein jungaufgezogener Star, der nie in seinem Leben ein fliegendes Insekt gefangen hat, plötzlich bis ins kleinste die dazu gehörigen Bewegungsweisen, einschließlich Totschlagens und Schluckens der gar nicht vorhandenen Beute ausführt, oder ein Kolibri im Käfig nicht vorhandene Niststoffasern in hochdifferenzierten Bewegungen um einen Zweig zu wickeln beginnt, u. dgl. LASHLEY, der im Rezeptorischen die wesentlichsten Erklärungen für alle angeborenermaßen zweckmäßigen Bewegungsweisen sucht, wundert sich über die Tatsache, daß Ratten komplexe Instinkthandlungen noch ausführen können, nachdem sie aller wesentlichsten Sinnesorgane beraubt wurden. Wir werden noch sehen, daß nicht nur eine solche periphere »Desafferentierung«, sondern selbst eine zentrale die Koordination instinktmäßiger Automatismen nicht stört.

Die Erscheinung der Kumulation reaktions-spezifischer Energie und die ihres Verbrauches durch Abläufen der Bewegungsweise sind der Physiologie seit langem bekannt, allerdings unter einem anderen Namen: dem des s p i n a l e n K o n t r a s t e s nach SHERRINGTON. Ein Beispiel für dieses Phänomen: Man dekapitiert ein Seepferdchen, *Hippocampus*, und beatmet das Rückenmarkspräparat künstlich. Nach einiger Zeit hat die Rückenflosse eine bestimmte, halbaufgerichtete Gleichgewichtsstellung eingenommen. Übt man nun taktile Reize durch Druck auf die Halsregion des Fisches aus, so legt sich die Flosse ganz nieder, um beim Nachlassen des ihre Aufrichtung hemmenden Reizes h ö h e r aufzusteigen, als der vorherigen Lage entsprach, daher der Name »Kontrast«. Nach einer längeren Einwirkung der hemmenden Reize wird bei ihrer Ausschaltung die Flosse nicht nur bis zum Maximum gespreizt, sondern beginnt auch für kurze Zeit seitlich zu schlagen. Bald hält sie darin wieder inne und allmählich sinkt sie wieder auf die Gleichgewichtslage zurück. Die seitliche Schlagbewegung spricht

erst bei einem höheren Spiegel d e r s e l b e n Erregungsqualität an, als das Aufrichten der Flosse. Beide Bewegungen v e r b r a u c h e n die gleiche reaktionsspezifische Energie. Deren fortlaufender Produktion hält der Verbrauch beim »Auf-Halbmast-Stehen« der Flosse eben die Waage, jede Behinderung dieses Verbrauches hat eine Stauung und damit eine Intensivierung der Aufrichtung bei Beseitigung des Hindernisses zur Folge. Eine längere Hemmung aber bringt den Erregungsspiegel auf die Höhe des zur Schlagbewegung nötigen Schwellwertes. Wahrscheinlich sind auch komplexere Vorgänge, nach Art der S. 78 von der Graugans geschilderten, einer analogen Erklärung zugänglich.

Dem ursächlichen Verständnis dieser eindeutig gegen die Reflexnatur der Instinkthandlungen sprechenden Tatsachen sind wir durch die Arbeiten VON HOLSTS, die ich bei der erstmaligen Beschreibung dieser Erscheinungen noch nicht kannte, um einen großen Schritt näher gekommen. HOLST zeigte, daß viele hochdifferenzierte und arterhaltende sinnvolle Bewegungsvorgänge, die man bis dahin allgemein als Kettenreflexe aufgefaßt hatte, auch dann in Form und Koordination ungestört ablaufen, wenn man das ZNS des betreffenden Tieres aller afferenten Nerven und damit der Möglichkeit, reflexauslösende und steuernde Reize aufzunehmen, beraubt hat. Am Bauchmark von Regenwürmern wie am Rückenmark der verschiedensten Knochenfische entstehen die Bewegungsimpulse automatisch und durchaus wie die endogene Reizerzeugung des Herzens rhythmisch kontinuierlich. Auch ihre Koordination zur arterhaltend sinnvoll geordneten Bewegung findet u n a b h ä n g i g v o n R e z e p t o r e n , auch von Propriozeptoren, schon im Zentrum selbst statt. Die durch HOLST sehr genau analysierten Vorgänge, die diese zentrale Koordination bewirken, können wir hier beiseite lassen und brauchen nur Eines festzuhalten: Es bestehen so viele Parallelen zwischen der Instinkthandlung und den durch HOLST analysierten rhythmischen Reizerzeugungsvorgängen mit zentraler Koordination ihrer Impulse, daß es eine reichlich begründete und somit berechtigte Arbeitshypothese bedeutet, wenn wir folgendes annehmen: Überall, wo eine arteigene Bewegungsfolge Schwellerniedrigung, Leerlaufreaktion und auf der anderen Seite reaktionsspezifische Ermüdbarkeit zeigt, spielen endogene Reizerzeugungsvorgänge eine Rolle.

Der Kreis von Phänomenen, die durch die obige Annahme einer ursächlichen Erklärung zugeführt werden können, ist sehr groß. Man halte sich vor Augen, daß gerade jene für alle anderen

Erklärungsversuche rätselvollsten und daher immer wieder zu unrecht angezweifelte Erscheinungen durch sie nicht nur verständlich werden, sondern theoretisch zu fordern sind. Noch größer ist der Kreis der Erscheinungen, bei deren Studium die gesetzmäßigen Schwankungen des »Aktualspiegels« reaktionsspezifischer Energie b e r ü c k s i c h t i g t werden müssen, um eine Fehlerquelle auszuschalten. So ist die Wirkung j e d e n Reizes quantitativ und qualitativ von dem Aktualspiegel einer oder mehrerer durch ihn auslösbarer Reaktionen abhängig. Eine Stockente kann eine an sich indifferente Attrappe eines fliegenden Vogels je nachdem, ob bestimmte Balzhandlungen oder bestimmte Fluchthandlungen im Augenblick besonders schwelerniedrig sind, das eine Mal »als Raubvogel« und das andere Mal »als artgleiches Männchen« behandeln, was bei Unkenntnis der zugrundeliegenden Gesetzmäßigkeiten den Eindruck völlig willkürlicher »intrazentraler« Umstellungen machen kann. Die ungeheuer große subjektive Inkonsistenz tierischer Umweltdinge sowie verschiedener »Tönungen« (UEXKÜLL) des Objektes haben in den beschriebenen Vorgängen ihr objektiv physiologisches Korrelat.

III. Automatismus und Reflex.

Die Annahme, daß der zentral koordinierte Automatismus der Instinkthandlung ein scharf umrissener und vor allem vom Reflex grundsätzlich verschiedener Vorgang sei, zwingt uns zu einer Klarlegung seiner Beziehungen zu diesem, sowie zu anderen, noch unanalysierten Leistungen des ZNS. Zunächst müssen wir uns darüber klar werden, welche Vorgänge wir nach wie vor aus dem Element des Reflexes zu erklären haben. Rein funktionell betrachtet, ist jeder Vorgang »Reflex«, durch den sich der Organismus mit einer Gegebenheit der Außenwelt auseinandersetzt, in jenem weiten Sinne, daß ein von außen kommender Reiz gesetzmäßig beantwortet wird. Reflexe in diesem Sinne sind alle O r i e n t i e r u n g s r e a k t i o n e n , die den Organismus zu den räumlichen Bedingungen seiner Umwelt in Beziehung bringen, mögen sie nun einfache und analytisch als solche erkennbare Reflexe oder höchste, unanalysierte Leistungen des ZNS sein. In gleicher Weise sind alle jene A u s l ö s u n g s v o r g ä n g e Reflexe, durch welche die sonst von den höheren Zentren her dauernd unter Hemmung gehaltenen automatischen Reizerzeugungsprozesse im biologisch richtigen Augenblick freien Lauf bekommen. Ein solcher »Mantel der Reflexe«, wie VON HOLST sich ausdrückt, schiebt sich vermittelnd

zwischen die starren Automatismen und die ebenso harten Bedingungen der Außenwelt. Stellenweise superponiert sich der Reflex über die vom zentral koordinierten Automatismus diktierte Bewegung im Sinne einer wenn auch nur sehr begrenzten Anpassung und rundet die Konturen der Bewegung ab, wie eine Schneedecke die des Hausdaches. So wenig man deshalb von einer »Plastizität« der Form des Daches spricht, so wenig wird man angesichts der Analysierbarkeit der superponierten Komponenten von einer Plastizität der Instinkthandlung reden.

A. Taxis und Instinkthandlung.

Viel unfruchtbarer Streit ist in der tierpsychologischen Literatur dadurch entstanden, daß der Begriff des »Instinktes« wechselweise auf Taxis und zentralen Automatismus angewandt wurde. So sagt RUSSEL vom angeborenen Verhalten schlechtweg, es werde »fortgesetzt, bis das Ziel erreicht oder das Tier erschöpft« sei, was eben nur für Taxis zutrifft. MCDUGALL sagt beim Argumentieren gegen den falschen Satz »Animal non agit, agitur«, daß das gesunde Tier aus innerem Antrieb in dauernder Tätigkeit sei (»The healthy animal is up and doing«), was für einen Hund, einen Kolkraben oder sonst einen an Instinkthandlungen reichen Organismus durchaus stimmt, dagegen gar nicht für ein automatismen-armes Reflextier, etwa einen Ameisenlöwen, eine Kröte oder sonst ein auf Lauern eingestelltes Tier.

Das Wesentliche, was bei der Taxis angeboren ist, ist nicht wie bei der Instinkthandlung eine Bewegungs-Norm, sondern eine Norm des Reagierens auf Außenreize, die in allen bisher exakt analysierten Fällen aus einem System bereitliegender Reflexe besteht. Ein folgerichtiges Auflösen aller angeborenen Verhaltensweisen in die sie zusammensetzenden Reflexe und Automatismen nötigt uns, nicht nur den Begriff der Instinkthandlung, sondern auch den der Taxis etwas enger zu fassen als es bisher allgemein üblich war. Wenn wir sagen, ein Organismus sei »positiv phototaktisch«, wie etwa eine in Atemnot befindliche Kaulquappe, so ist das, was wir mit diesem Terminus bezeichnen, im Grunde schon ein aus richtunggebendem Reflex und Automatismus aufgebautes System von Bewegungen, eine »Verschränkung« von Reflex und Instinkthandlung. Die schlängelnde Lokotionsbewegung des Schwanzes ist (obwohl bisher nur an Fischen und m. W. noch nie an Lurchen untersucht) ganz sicher durch einen endogenen Automatismus verursacht, die steuernde Wendung zum

Licht hin sowie ihre regelmäßige Wiederholung in kleinerem Ausmaß, so oft das Tier aus der Richtung weicht, ist ihrem Wesen nach reflektorisch, auch in solchen Fällen, wo sie auf weit komplexeren »höheren« Leistungen des ZNS beruht. Diese in ihrer Ausmaß gesteuerte Wendung betrachte ich so sehr als das für die Taxis, genauer für die Topotaxis Wesentliche, daß ich gerade diesen Vorgang meine, wenn ich im folgenden der Kürze halber von Taxis schlechtweg spreche.

Schon die »reine«, d. h. nach einem Optimum strebende Orientierungsbewegung ist also, genau betrachtet, eine Verschränkung von Taxis und Automatismus, ein einheitlich wirkendes aber aus zwei ursächlich verschiedenen Komponenten zusammengeschweißtes System. Gleiches gilt selbstverständlich auch für viele wenn nicht alle komplizierteren und höher differenzierten angeborenen Verhaltensweisen, deren Zusammensetzung aus Reflex und Automatismus vorläufig nur in den allereinfachsten Fällen unserer Analyse zugänglich ist. Einen solchen haben TINBERGEN und ich in der Eirölbewegung der Graugans untersucht. Bei dieser angeborenen Bewegungsweise, durch welche aus der Nestmulde geratene Eier in diese zurückbefördert werden, arbeiten eine Instinkthandlung und eine Orientierungsreaktion in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen. Die in der Sagittalebene erfolgende Einkrümmung des Halses, durch welche das Ei herangeholt wird, ist, wie aus der Unveränderlichkeit von Kraft und Form der Bewegung sowie aus ihrem leicht experimentell erzeugbaren Leer-Ablauf eindeutig hervorgeht, zentral koordiniert. Dagegen sind kleine seitliche Bewegungen des Gleichgewichthaltens, die das Ei auf seinem ganzen Wege vor dem Abweichen aus der Richtung aufs Nest zu bewahren, thigmotaktisch gesteuert, was sich durch sehr einfache Versuche beweisen ließ.

Verwickelter sind die Beziehungen zwischen Taxis und Instinkthandlung in einem anderen, ebenso typischen und sogar häufigeren Falle der Verschränkung. Das Vorhandensein eines hohen Spiegels der einer bestimmten Instinkthandlung zugeordneten spezifischen Energie äußert sich nicht nur passiv durch Schwellerniedrigung und leichteres Ansprechen der Handlung, sondern er macht sich aktiv den höheren Instanzen des ZNS bemerkbar, vielleicht, indem der Automatismus eine immer größer werdende Energie zur Aufrechterhaltung der ihn überlagernden Hemmung beansprucht. Im einfachsten Fall drückt sich eine solche innere Spannung in motorischer Unruhe und, wie schon angedeutet,

in einem an sich ungerichteten »Suchen« nach der auslösenden Reizsituation aus. Meist aber sind in das System angeborener Verhaltensweisen an dieser Stelle sehr spezifische Taxien eingebaut, die durch das Vorhandensein des hohen Aktualspiegels der Reaktion erst aktiviert werden. In analoger Weise, wie etwa der sonst unbeachtete Lichtreiz im Fall des O₂-Mangels eine spezifische Wirkung auf eine Kaulquappe ausübt, so werden bestimmte, oft sehr verwickelt aufgebaute Reizsituationen, nur im Falle einer höheren Stauung reaktionsspezifischer Energie mit starken positiven Taxien beantwortet. Oft, aber durchaus nicht immer, sind diese eine spezifische Taxien auslösenden Reizkombinationen nach Erreichung einer bestimmten räumlichen Lagebeziehung zugleich die Auslöser der Instinkthandlung. Derartige, vom Aktualspiegelwert einer bestimmten Instinkthandlung abhängige Taxien pflegt man als »Trieb« zu bezeichnen.

Subjektivierend dürfen wir sagen, daß in solchen Fällen eine Orientierungsreaktion als Ziel eine Reizsituation anstrebt, durch die eine bestimmte Instinkthandlung spezifisch ausgelöst wird. Dieser Typus der Verschränkung ist ungemein häufig und uns allen vertraut. Vulgär gesprochen: Das Tier hat »Appetit« nach einer bestimmten Instinkthandlung, wie etwa Fressen, Begattung usw. Diese Ziel-Funktion der Instinkthandlung, die zum Verständnis der Motivation tierischen und menschlichen Handelns von ungeheurer Bedeutung ist, wurde erstmalig von WALLACE CRAIG in klarer Weise erkannt, der in seiner Schrift »Appetites and Aversions as Constituents of Instincts« die beiden grundsätzlich verschiedenen Teile solcher Handlungsketten, nämlich die unter dem Einfluß des Triebes vor sich gehende mehr oder weniger zweckgerichtete Handlung und die rein instinktmäßige, befriedigende Endhandlung (consummatory action) begrifflich scharf trennte. Mit CRAIG bezeichnen wir ein zweckgerichtetes Verhalten, dessen Ziel in einer eine Instinkthandlung auslösenden Reizsituation liegt, als Appetenzverhalten. Bei den analog wirkenden, aus Appetenz- und nachfolgender Instinkthandlung zusammengesetzten Systemen verschiedener Tiere besteht je nach deren Fähigkeit zu höheren psychischen Leistungen ein gesetzmäßiger quantitativer Unterschied in der jeder einzelnen der beiden Funktionen zugeteilten Rolle: Je höher der Organismus geistig steht, desto weiter kann dem variablen, zweckgerichteten Handlungsanteil das Ziel gesteckt werden. Betrachten wir als Extremfälle den Nahrungserwerb eines Raubvogels und eines

Menschen. Bei ersterem beschränkt sich das Appetenzverhalten auf ein primitivstes, bestenfalls einige Eigendressur enthaltendes Suchen, bis zum Erblicken der Beute, dann folgen, von einfachsten steuernden Taxien abgesehen, nur noch Instinkthandlungen, die an sich schon das affektgeladene, vom Tiere als Subjekt angestrebte Ziel des Appetenzverhaltens darstellen. Bei einem nur mit der Motivation des Broterwerbes arbeitenden Menschen dagegen schließt das nach diesem Zweck gerichtete Verhalten so ziemlich alle höheren psychischen Leistungen ein, deren er fähig ist; das Motiv, die als Ziel angestrebte Instinkthandlung des »Brockens und Beißens« hat sich sehr weit an das Ende der Handlungsreihe zurückgezogen, ohne dabei aber ihre grundsätzliche Instinktnatur irgendwie zu verleugnen. Man kann sogar aus den Charakteren, durch die Speisen »appetitanregender« werden, die optimalen unbedingtermaßen auslösenden Reize für die Instinkthandlungen des Kauens, Schluckens usw. sehr gut analysieren. Auch beim Menschen ist also der von der Appetenz angestrebte subjektive Zweck keineswegs identisch mit dem objektiven biologischen Erfolg der Handlungskette. Angesichts dieser Tatsache ist es geradezu erstaunlich, mit welcher Hartnäckigkeit seitens mancher final eingestellter Tierpsychologen diese durch CRAIG schon 1918 klar herausgearbeiteten Begriffe durcheinandergeworfen werden.

Das oben geschilderte »Nach-Hinten-Rücken« der Instinkthandlung entspricht wahrscheinlich dem phylogenetischen Vorgang bei »geistiger Höherentwicklung« einer Tierform. Im Gegensatz zu der lange Zeit herrschenden, von SPENCER, LLOYD MORGAN und anderen vertretenen Meinung, der „Instinkt“ sei die ontogenetische und phylogenetische »Vorstufe« der höheren geistigen Leistung, müssen wir uns darüber klar sein, daß Appetenzverhalten als alleinige Wurzel alles »variablen« Verhaltens nicht nur physiologisch etwas grundsätzlich Anderes ist, als der Automatismus der Instinkthandlung, sondern daß die beiden verschiedenen Vorgänge auch vikariierend auftreten, indem die höhere Entwicklung des einen die des anderen unnötig macht und ausschließt. Das Erreichen einer höheren geistigen Leistung geht in einer Handlungsfolge gleicher Funktion stets mit einer Reduktion der beteiligten Automatismen einher, wie ich in meiner Arbeit »Über die Bildung des Instinktbegriffes«¹ auseinandergesetzt habe.

Subjektivierend betrachtet, tritt der Automatismus der Instinkthandlung in komplex aufgebauten Verschränkungen das eine

¹ Naturwiss. 1937.

Mal, wie z. B. in der Optimum-Taxis (S. 84-85) und dem Appetenzverhalten (S. 86) als *Mittel*, das andere Mal (S. 87) als *Zweck* auf. Dies hat manche Autoren verleitet, zwei verschiedene Arten der Instinkthandlung anzunehmen. (First order drives, second order drives usw.) Der objektive Unterschied der als Zweck und der als Mittel fungierenden Instinkthandlung liegt jedoch nur in den quantitativen Beziehungen zwischen Reizerzeugungstempo und Wahrscheinlichkeit bzw. Häufigkeit der Auslösung. Es gibt einerseits Automatismen, die im Leben des Organismus selten ausgelöst werden, wie Begattung, Nestbau usw., andererseits solche, die sich fast ununterbrochen in Bewegungen umsetzen, wie etwa der Brustflossenschlag eines Lippfisches, das Hüpfen eines Kleinvogels usw. Die Produktion reaktionsspezifischer Energie ist auch bei homologen Handlungen von Art zu Art verschieden und dem täglichen Verbrauch angepaßt: Der Flossenschlag des freischwebenden Lippfisches läuft auch am desafferentierten Rückenmarkspräparat so gut wie ununterbrochen, der des meist festsitzenden Seepferdchens muß durch Hemmung »zusammengespart« werden, um durch spinalen Kontrast (S. 81) überhaupt in Erscheinung zu treten. Noch größer sind begrifflicherweise die quantitativen Unterschiede zwischen funktionell stark verschiedenen Instinkthandlungen, wie etwa einer Lokomotionsbewegung, dem Extremtypus der alltäglichen »Werkzeughandlung« und der Begattung, dem Extremtypus der »zweckbildenden« Instinkthandlung. In engster Korrelation zu dieser Verschiedenheit des Reizerzeugungstempos dieser beiden Instinkthandlungs-»Typen« steht die *Selektivität* der sie aktivierenden Auslösungsmechanismen. Die alltäglichen Werkzeugautomatismen werden nicht nur durch wenig spezifische und häufig vorkommende Reizsituationen in Gang gebracht, sondern jede einzelne dieser Handlungen hat als vorgesetzte Instanzen des ZNS *sehr viele* und sehr verschiedene Mechanismen, vom einfachsten unbedingten Reflex bis zur völlig unanalysierten »willkürlichen« Enthemmung. Dem entspricht auch die sehr vielfältige *Anwendungsmöglichkeit* dieser einfachen Bewegungselemente. Die selten »gebrauchte«, »zweckbildende« Instinkthandlung dagegen hat so gut wie immer nur *eine einzige* hochspezifische Funktion und dementsprechend nur einen, die einzige biologisch richtige Situation scharf selektierenden Auslösungsmechanismus, meist ein System unbedingter Reflexe, ein sog. »angeborenes Schema«. Niemals sind solche Instinkthandlungen »willkürlich« enthemmbar. Aus diesen in jeder Hinsicht nur graduellen

Unterschieden lassen sich auch die extremsten Gegensätze zwischen Werkzeughandlung und zweckbildender Instinkthandlung zwanglos erklären: Trotz ihrer rapiden endogenen Reizerzeugung erfahren die Werkzeugreaktionen eben wegen ihrer leichten Auslösbarkeit normalerweise nie eine so starke Stauung, daß sie zu reaktionsspezifischem Trieb und Appetenzverhalten Anlaß geben. Ein Hund findet leicht Gelegenheit zu rennen, eine Maus etwas zu benagen usw. Die selten gebrauchte, zu einer speziellen Leistung differenzierte Instinkthandlung dagegen wird wegen der hohen Selektivität ihres Ansprechens immer nur nach einer mehr oder weniger deutlich feststellbaren Appetenzhandlung, zumindest einer positiven Taxis nach der auslösenden Reizsituation hin in Erscheinung treten können. Ihr zufälliges Ausgelöst werden, ehe eine Stauung reaktionsspezifischer Energie den Trieb nach ihr aktiviert hat, ist generell unwahrscheinlich, aber grundsätzlich möglich. Umgekehrt kann man jede Werkzeughandlung durch höchst einfache Versuche jederzeit zum Triebziel machen, indem man dem Tier jede Möglichkeit benimmt, die endogene Reizproduktion des betreffenden Automatismus in Bewegungen umzusetzen und so loszuwerden. Dann zeigt die alltägliche Bewegungsweise nicht nur fast sofort Schwellenerniedrigung und Leerlauf, sondern sie wird auch ganz genau so zum Ziele eines wahrhaft elementaren subjektiven Strebens, wie nur irgendeine im Freileben zielbildende Instinkthandlung. SCHAFF hat in schönen Versuchen nachgewiesen, daß Mäuse, denen die Möglichkeit gegeben war, ihre Lokomotionsautomatismen auf einem Laufrad loszuwerden, keinerlei Versuche machten, ihr enges Behältnis durch Durchnagen eines Hindernisses zu verlassen, dies aber sofort taten, als er das Laufrad stillstellte. Entsprechendes gilt für das Laufen des Hundes, das Fliegen des Raben usw. usw.

Man pflegt die Werkzeugautomatismen, insbesondere die aller Lokomotionsbewegungen, die jeder beliebigen Orientierungsreaktion und jeder andersartigen Appetenz in fast beliebiger, kaum erschöpfbarer Produktion »zur Verfügung stehen«, als *W i l l k ü r h a n d l u n g e n* zu betrachten. Darin liegt selbst in jenen Fällen eine Fehlerquelle, in denen tatsächlich die höchsten Instanzen des ZNS unmittelbar über die Auslösung der Automatismen verfügen. Nach dem oben Gesagten besteht durchaus keine scharfe Grenze einerseits zwischen frequenteren und unspezifisch auslösbaren, und andererseits den selteneren, spezifischer auslösbaren Instinkthandlungen. Ebenso kann »dieselbe«, homologe

Bewegungsweise zweier Tierformen bei der einen mehr dem ersten, bei der zweiten mehr dem zweiten Typus nahestehen, etwa das Fliegen bei einem kleinen Sperlingsvogel auf der einen und einer Graugans auf der anderen Seite. Stellt man nun den ersteren einem Umwegproblem gegenüber, dessen Lösung ein Fliegen verlangt, so kann man wegen der extrem hohen endogenen Reizproduktion des Automatismus den augenblicklichen Stand seiner reaktionsspezifischen Energie ruhig vernachlässigen und annehmen, daß die höheren Instanzen des ZNS die Bewegungsweise in annähernd konstanter Weise zur Verfügung haben. Stellt man aber eine entsprechende Aufgabe der Graugans, bei der das Fliegen zu den selteneren Bewegungsweisen gehört, so muß man den Aktualspiegel des Automatismus sehr wohl in Betracht ziehen, um nicht zu völlig irreleitenden Ergebnissen betreffs der höheren psychischen Leistungen des Vogels zu kommen. In einem den Gebrauch der Flügel verlangenden Umwegversuch wird die Gans zwar nach einer für die Versuchsbedingungen annähernd konstanten Zeit ihre »Einsicht« in die Situation dadurch bekunden, daß sie nach einer zum Abflug bestgeeigneten Stelle geht und dort Intentionsbewegungen des Abfliegens macht. Aber wenn sie losfliegt, das liegt nicht mehr bei den höchsten Instanzen ihres ZNS. Die Gans will fliegen, sie »versucht, sich in Abflugstimmung zu versetzen«, der Zeitpunkt, an dem sie fliegen wird, ist dem Kenner nach der Intensität der Intentionsbewegungen gut voraussagbar, aber nicht von der Willkür, sondern von dem Aktualspiegel reaktionsspezifischer Erregung abhängig. Gänse, die unmittelbar nach einem langen, diesen Spiegel stark senkenden Dauerflug in die Lage geraten, einen Zaun überfliegen zu müssen, zeigen oft schon nach Sekunden »Einsicht« und Flugintention, bringen es aber dennoch erst nach vielen Stunden oder am nächsten Tage zum wirklichen Abflug. Erfahrung und Kenntnis des Hindernisses ändern hieran nichts; derselbe Vogel, der die Aufgabe eben bewältigte, versagt nach Ermüdung des Flug-Automatismus. Da analoge Vorgänge im Tierreich weit verbreitet sind, muß man bei Lern- und Intelligenzuntersuchungen stets den »Grad der Willkürlichkeit«, bzw. den Aktualspiegel der geforderten Instinkthandlungen berücksichtigen.

B. Das auslösende Schema.

Eine von der räumlichen Orientierung klar trennbare Funktion des »Mantels der Reflexe« ist die **A u s l ö s u n g** angeborener Verhaltensweisen in bestimmten Situationen, in denen sie ihren

biologischen Sinn erfüllen. Die Stechreaktion der gemeinen Zecke spricht auf die einfache Zusammenwirkung eines Wärmereizes von 37° C und eines chemischen Reizes, der Buttersäure an. So einfach diese Reizkombination ist, genügt das selektive Ansprechen der Handlung auf sie allein, um die scharfe Auswahl jener biologischen Situation zu besorgen, in der die Bewegungsweise »paßt«. Unter natürlichen Umständen ist es nahezu unendlich unwahrscheinlich, daß ein Objekt, welches nicht der passende Wirt, nämlich ein Säuger ist, diese Schlüsselreize beide aussendet und die Zecke »irrtümlich« zum Stechen bringt. Ein solches rezeptorisches Korrelat zu einer Kombination unbedingt reflexauslösender Reize kennzeichnet eine bestimmte biologische Situation durch *vereinfaachte* Wiedergabe ihrer prägnantesten Merkmale, weshalb wir sie als angeborenes *Schema* bezeichnen. Nicht nur Instinkthandlungen, sondern auch Taxien, sowie Verhaltens-Systeme, die in verwickelter Weise aus *beiden* aufgebaut sind, können an angeborene Schemata als Gelegenheits-selektierende Auslösungsmechanismen gebunden sein. TINBERGEN hat in seiner Untersuchung des Sperrens nestjunger Amseln gezeigt, daß die an dieser Reaktion beteiligten Automatismen und Steuerungsmechanismen *unabhängig voneinander*, durch *völlig verschiedene* Reiz- Zusammenstellungen aktiviert werden. Die den Nestling zum Emporfahren und Schnabelaufreißen veranlassenden Reize lassen sich im Versuch durchaus von jenen trennen, welche die Sperreaktion nach dem Kopfe des Elterntieres hin steuern. Nach den Erkenntnissen TINBERGENS müssen bei allen derartigen Untersuchungen die instinkthandlungsauslösenden und die richtenden Reizsituationen grundsätzlich getrennt voneinander betrachtet werden, ihre Identität ist keineswegs selbstverständlich. Ein Schema gehört zu *einer* Reaktion und da die Behandlung eines objektiv einheitlichen Objektes meist aus einer ganzen Anzahl, einem *System* von Taxien und Automatismen besteht, ist es eigentlich ein Mißbrauch des Wortes, wenn man, wie sich dies, leider auch großenteils durch meine eigene Schuld, eingebürgert hat, vom »angeborenen Schema« des Artgenossen, Geschlechtspartners, Beutetieres usw. redet. Man kann nämlich nicht eigentlich sagen, daß die Summe der auf ein Objekt bezüglichen rezeptorischen Korrelate ein »Gesamtschema« dieses Objektes ergebe: Im Versuch ist jede von ihrem eigenen auslösenden Schema abhängige Reaktion völlig unabhängig von allen anderen und durch die ihr spezifischen

Reize unabhängig von allen anderen auf das gleiche Objekt gemünzten Reaktionen auslösbar.

Die *M e t h o d i k* der Erforschung angeborener Schemata ist der *A t t r a p p e n v e r s u c h*, für den, wie KOEHLER dargetan hat, zwei Wege offenstehen; der Abbau der Merkmale, am natürlichen, adäquaten Objekt beginnend, sowie umgekehrt der Aufbau, der bei einfachsten Attrappen beginnt und bis zur Wirkungsgleichheit der Attrappe mit dem natürlichen Objekt fortschreitet. Da der Mensch in einer Versuchsanordnung das Vorhandensein optischer Reize am besten kontrollieren kann, beziehen sich die meisten Untersuchungen höher differenzierter angeborener Schemata auf solche optischer Natur. So hat GOETHE an jungen Auerhühnern eine Reaktion auf eine an Draht bewegte Raubvogelattrappe gefunden, die sich quantitativ deutlich von der auf andere nur wenig einfachere Attrappen unterschied. Diese Reaktion war interessanterweise schon bei den 20 Tage alten Kücken nach Geschlechtern verschieden, indem die Hennen in Deckung gingen, der Hahn aber Verteidigungsstellung annahm. TINBERGEN und ich haben nun versucht, solche Versuche weiter auszubauen und haben so ziemlich alle im Frühling 1937 in Altenberg verfügbaren Jungvögel mit Raubvogelattrappen bearbeitet, die an einer zwischen zwei hohen Bäumen gespannten Seilbahn bewegt wurden. Graugänse reagieren erst ungefähr von der 8. Lebenswoche an selbst auf Raubvogelattrappen, bis dahin werden sie unter natürlichen Umständen durch den Warnton der Eltern zu gleichen Handlungen gebracht. Obwohl also hier Gelegenheit wäre, das Schema des Raubvogels durch persönliches Lernen zu erwerben, reift doch die Reaktion unabhängig von Erfahrung und Beispiel der Eltern zu einem gewissen Zeitpunkte von selbst. Die Merkmale, die eine Attrappe haben muß, um die voll intensive Reaktion des *D e c k u n g s n e h m e n s* auszulösen, deuten darauf hin, daß sie auf einen ganz bestimmten Raubvogel, den Seeadler, gemünzt sind. Allgemeine Vogel-Form der Attrappe ist von geringer Bedeutung, wesentlich dagegen, daß das sich gegen den Himmel abhebende Objekt sich im *V e r h ä l t n i s z u s e i n e r G r ö ß e*, also in *E i g e n l ä n g e n g e m e s s e n*, nur langsam vorwärtsbewegt. Dies ist deshalb interessant, weil auch wir Menschen die *G r ö ß e* eines hoch am Himmel fliegenden Vogels nach demselben Kriterium beurteilen. Langsam dahintreibende *F e d e r n* werden von Graugänsen immer wieder fixiert, trotz ihrer Kleinheit, rasch vorübereilende Kleinvögel dagegen nie. Eine vorne-hinten symmetrische Attrappe von etwa

Starengroße, die man unbegrenzt oft hin- und herwandern lassen konnte, brachte bei langsamem Vorüberziehen intensivstes Sichern, Warnen und Abmarsch in der Richtung auf Deckung hervor, als sie im nächsten Augenblick rasch zurückgeführt wurde, blieb kein Auge an ihr haften, obwohl die Blicke der Gänse noch sämtlich am Himmel hingen. Es war dabei besonders deutlich, wie die langsame Attrappe sozusagen hoch in die Luft projiziert wahrgenommen wurde, die rasch bewegte aber nur als niedrig fliegender Kleinvogel. T a u b e n , die bei scharfem Gegenwind sehr langsam segelnd am Himmel erschienen, konnten Seeadlerreaktion auslösen, aber nur, solange sie nicht mit den Flügeln schlugen. Taten sie das, so trat sofort Beruhigung ein. Das ruhige Segeln ist also unbedingt als Merkmal des angeborenen Schemas zu werten. Bei Enten ist dies anders; diese Vögel reagieren im Frühling immer wieder mit Sichern, ja sogar mit deckungsuchender negativer Phototaxis auf die neu angekommenen M a u e r s e g l e r , während die Gänse diese Vögel nie beachteten. Andererseits fürchten sich die Enten viel weniger vor Flugzeugen, als die Gänse. Die Annahme, daß das auslösende Schema der Fluchtreaktionen der Gänse in erster Linie auf den Seeadler, das der Enten aber auf Falken gemünzt sei, wird hierdurch noch wahrscheinlicher. Unsere Versuche mit den Gänsen fanden durch die unerwünschte Ausbildung bedingter Reflexe einen vorschnellen, aber erheiternden Abschluß: Nach längerem Experimentieren begannen sie die Seeadler-Reaktion schon dann zu bringen, wenn TINBERGEN oder ich mit Bauchaufschwung auf den untersten Ast des Seilbahn-Baumes kletterte, ja es genügte der Bauchaufschwung an sich, an irgendeinem Baum, um sie mißtrauisch gegen den Himmel sichern und der nächsten Deckung zustreben zu lassen. Zu Versuchen über das angeborene Schema müßte man eigentlich immer wieder neue junge Vögel haben, von denen man mit Sicherheit weiß, daß sie unbeschriebene Blätter sind.

Während die F o r m der Attrappe bei den Graugänsen und auch bei Entenküken (mit erwachsenen jung aufgezogenen Enten haben wir aus technischen Gründen nicht experimentieren können) unwesentlich, oder zumindest nicht in statistisch klarer Weise wirksam ist, konnten wir dies bei Truthühnern nachweisen. Bei diesen Versuchen fußten wir auf der HEINROTHSchen Beobachtung, daß kurzhalsige, langschwänzige Vögel von Haushühnern mehr gefürchtet werden, als langhalsige. Wir stellten eine Attrappe her, die ein vorne-hinten symmetrisches Flügelpaar und in der

Längsachse an einem Ende einen kurzen, am anderen einen längeren, je nach Bewegungsrichtung als Kopf oder Schwanz wirkenden Fortsatz hatte. Die Puten reagierten nun tatsächlich weit stärker, wenn die Attrappe mit dem kurzen Ende voran bewegt wurde, was sich in der Zahl der ausgestoßenen Warnrufe gut quantifizieren ließ.

Die höchste Differenzierung erreichen angeborene Schematen dort, wo ein Artgenosse das adäquate Objekt der Reaktion ist. In allen anderen Fällen ist der Differenzierung des Schemas jene Grenze gezogen, die sich aus der Zahl und Art wahrnehmbarer Eigenschaften des Objektes ergibt. Das Schloß kann nicht weiter entwickelt werden, als der Schlüssel und dieser untersteht ja im allgemeinen nicht den Entwicklungsvorgängen der betreffenden Art, sondern ist eine fixe Gegebenheit der Außenwelt. Anders, wenn das Objekt der Reaktion ein Artgenosse ist. Dann besteht die Möglichkeit, Reiz-Sendeapparate und angeborene Schemata gleichzeitig zu einer sinnvollen Wirkenseinheit miteinander verbunden herauszudifferenzieren. Der Hecht kann nicht — um es einmal ganz grob zu sagen — ein weiteres, ihn vor irrtümlichem Ansprechen seiner Fangreaktion bewahrendes Signal an seinem Beutetier »entstehen lassen«, wohl aber konnte, stammesgeschichtlich gesprochen, z. B. *Poephila Gouldiae* ein Signal-Laternchen am Schnabelwinkel des Jungvogels anbringen und gleichzeitig ein rezeptorisches Korrelat zu ihm im Elternvogel entwickeln. Solche Reiz-Sendeapparate bezeichnen wir als »Auslöser«. Sie können in morphologischen Differenzierungen und in auffallenden Bewegungsweisen bestehen, meist sind sie aus beidem aufgebaute Systeme. Sie können auf allen nur möglichen Sinnesgebieten wirken, auf taktilen, wie der Liebespfeil der Pulmonaten, auf olfaktorischem, wie so viele Duftorgane, auf akustischem, wie schlechterdings alle der Tonerzeugung dienenden Differenzierungen. Die besten Versuchsobjekte sind aus schon erwähnten Gründen die optischen Reizsender. Die gesamte Soziologie höherer Tiere baut sich auf Auslösern und angeborenen Schematen auf, der dünne Kitt erworbener Verhaltensweisen macht verhältnismäßig so wenig aus, daß jede soziologische Untersuchung grundsätzlich zunächst jene Bausteine zum Gegenstand wählen sollte. Die ersten guten Analysen auf diesem Gebiete stammen vom Ehepaar PECKHAM, die schon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts richtige Attrappenversuche an Spinnen anstellten, zwar unter Verwendung andersartiger Spinnen als Attrappen aber mit völlig einsichtiger und

mustergültiger Diskussion der Wirksamkeit der Einzelmerkmale. Heute liegen schon eine ganze Reihe von Untersuchungen vor, eine Unzahl wertvoller Beobachtungen von HEINROTH, die exakten Stichlingsuntersuchungen von PELKWIJK und TINBERGEN, Versuche an Silbermöwen von GOETHE, am Kampffisch von LISSMANN, die der Paarung von *Sepia* durch L. TINBERGEN u. a. m.

Unter den einer auslösenden Reizaussendung dienenden Differenzierungen beanspruchen die Instinkthandlungen ein besonderes Interesse, weil sie die einzigen Instinkthandlungen sind, über deren phylogenetische Entwicklung etwas bekannt ist. Fast alle diese Signale leiten sich, wie vergleichende Forschung zeigt, von ursprünglich mechanisch wirksamen Handlungen ab, und zwar auf zwei Wegen. Die einen stellen Intentionsbewegungen dar, die zu Auslösern wurden und dabei eine besondere, ihre reizaussendende Wirkung steigernde Formalisierung und »mimische Übertreibung« erfahren haben, die sie in einzelnen Fällen bis zur Unkenntlichkeit verändert hat. Diese Art Auslöser habe ich als Symbolhandlungen bezeichnet. Eine zweite phylogenetische Entstehungsweise auslösender Instinkthandlungen gründet sich auf der Erscheinung, daß bei allgemeiner hoher Erregung leicht bestimmte Automatismen enthemmt werden, wie etwa die des Schreitens, die sich beim erregt vortragenden Menschen in Auf- und Abgehen bemerkbar machen. Bei manchen spezifischen Erregungsarten kommt es nun zu einem völlig gesetzmäßigen und voraussagbaren Überspringen der Erregung auf die Enthemmungsmechanismen anderer Automatismen. Dieses von TINBERGEN und KORTLANDT unabhängig erkannte Phänomen hat ebenfalls zum Entstehen von Auslösern geführt, wobei die durch Erregungs-Übersprung aktivierten Handlungen eine ganz ähnliche formalisierend übertreibende Veränderung erfahren können, wie die Symbolhandlung. Die Entstehung aus Übersprunghandlungen erklärt den eigenartigen Bedeutungswechsel mancher Handlungen. So bedeutet ein formalisiertes Putzen hinter dem Flügel bei der Haustaube Paarungseinleitung, beim Kranich Drohung usw. Beim Säbelschnäbler wurde nach MAKKINK gar die Schlafstellung zur Drohgeste!

Die Systeme von angeborenen Schematen sind deshalb ein ganz wundervolles Feld für vergleichend-stammesgeschichtliche Forschung, weil wir bei ihrer Untersuchung die Konvergenzerscheinung nahezu ausschließen können. Da die besondere Form der zeremoniell übertriebenen und fixierten Bewegungen

nicht aus ihrer Funktion, sondern ausschließlich aus ihrer historischen Entstehung erklärbar ist, so bedeutet ganz so, wie etwa bei dem »Signalkodex« menschlicher Sprachsymbole, die Gleichheit zweier bei verschiedenen und getrennt lebenden Gruppen vorgefundener Systeme immer Homologie. Ohne diese wäre sie nur durch reinen Zufall zu erklären, was fast unendlich unwahrscheinlich ist. Diese Umstände erlauben uns oft stammesgeschichtliche Zusammenhänge mit einer Wahrscheinlichkeit klarzulegen, die der rein morphologischen Forschung kaum je vergönnt ist.

Die Existenz hochkomplizierter Systeme von Auslösern und angeborenen Schemata ist für die Diskussion der DARWINSchen Anschauungen über geschlechtliche Zuchtwahl von größtem Interesse. Bunte Farben und Formen, wie sie bei der Balz vieler Vögel, Reptilien und Knochenfische Verwendung finden, kommen **s e l b s t v e r s t ä n d l i c h a u c h b e i a n d e r e n** Auslösern vor, was sich aus ihrer Signalfunktion ganz leicht erklären läßt. Gänzlich falsch aber ist es, wenn man die Wirkungsweise dieser nichtsexuellen Auslöser als ein Argument für die Annahme anführt, daß solche auffallenden Differenzierungen überhaupt nicht durch geschlechtliche Zuchtwahl im engsten Sinne DARWINS herausgezüchtet werden. Wir wissen heute ganz im Gegenteil, daß gerade die extremsten männlichen Prachtkleider bei solchen Tieren vorkommen, deren Männchen nicht kämpfen, sondern eine soziale Balz haben und bei dieser durch aktive Gattenwahl des Weibchens auserkoren werden. So ist die im männlichen Prachtkleide bunteste unter allen Enten, die Mandarinente, gerade jene Art, bei der die soziale Balz am höchsten entwickelt und die Gattenwahl der Weibchen am aktivsten ist. Ähnliches gilt für Paradiesvögel, den Kampfläufer, den Pfau usw. Alle diese »übertriebenen« Prachtkleider verdanken sicher sexueller Zuchtwahl im engsten Sinne ihre Entstehung.

Eine psychologisch interessante Frage ist die, ob man angeborene Schemata als »Gestalten« bezeichnen darf. Die funktionell einheitliche und sinnvolle Behandlung eines durch angeborene Schemata gekennzeichneten Objektes, etwa eines Artgenossen, läßt den Beobachter allzu leicht die Tatsache übersehen, daß diese Einheitlichkeit nicht im handelnden Subjekt begründet liegt, sondern in einer Zusammenfassung auslösender Merkmale im O b j e k t . Das Subjekt bringt jede einzelne der beteiligten Reaktionen gerade so gern einer Attrappe gegenüber, die die zum auslösenden Schema nur dieser einen Reaktion gehörigen Reize isoliert aussendet. In

schärfstem Gegensatz zu jenen Reizsituationen, die auf Grund von Erworbenem, von bedingten Reflexen handlungsauslösend wirken, sind die unbedingte Reflexe auslösenden Reiz-Zusammenstellungen, deren rezeptorische Korrelate wir als angeborene Schemata bezeichnen, *n i e m a l s K o m p l e x q u a l i t ä t e n*. Selbst die primitivsten Eigendressuren geistig recht tiefstehender Tiere pflegen an eine schier unübersehbare Fülle von Einzelmerkmalen der auslösenden Situation gebunden zu sein. Man ist immer wieder überrascht, wenn bei einer ganz nebensächlichen kleinen Veränderung, von der man nicht erwarten möchte, daß das Tier sie überhaupt bemerkt, die Komplexqualität der Gesamtsituation für das Tier so weit verändert ist, daß seine Dressur nicht mehr anspricht. Die kleinste Veränderung der gewohnten Umgebung genügt z. B. bei Vögeln, um alle an Gewohnheiten gebundenen Verhaltensweisen völlig aus dem Gleichgewicht zu bringen; ein Weg braucht mit einem anderen Sand bestreut zu werden, um Kraniche oder Graugänse zu verhindern, wie gewohnt auf ihm einzufallen usw. Beim angeborenem Schema dagegen können die unglaublichsten, für unser Auge wesentlichsten Merkmale der Gesamtsituation ausfallen, solange nur die wenigen im Schema «vorgesehenen» Reize vorhanden sind, geht die Reaktion auf die vereinfachte Attrappe genau so intensiv los, wie auf die Normalsituation. Dies gilt auch für Organismen, deren Ansprechen auf bedingt auslösende Situationen die oben beschriebene Feinheit in der Wahrnehmung von Komplexqualitäten zeigt. Eine Dohle, die an minutiösen Verschiedenheiten physiognomischer Komplexqualitäten etwa 20 Artgenossen individuell voneinander zu unterscheiden vermag, spricht mit ihrer sozialen Verteidigungsreaktion gleich intensiv an, ob man nun vor ihren Augen einen dieser persönlich befreundeten Koloniegenossen oder eine schwarze Badehose er greift! Der von DEMOLL vor mehr als 20 Jahren ausgesprochene Satz: »Die Ererbtheit des Instinktes läßt von vornherein erwarten, daß er nur durch einfachste Reize ausgelöst werden kann«, hat auch heute noch volle Gültigkeit, wofern wir für »Instinkt« unseren Begriff des Schemas einführen dürfen.

Ein gutes Gleichnis für die Funktion eines angeborenen Schemas liefert die sprachliche *B e s c h r e i b u n g* irgendeines Objektes. Diese kann grundsätzlich nie die Komplexqualität des sinnlichen Eindruckes übermitteln, sondern stets nur eine Summe von Einzelmerkmalen. Nimmt man nun an, es sei die *Z a h l* der Einzelmerkmale des nach sprachlicher Beschreibung

wiederzuerkennenden Objektes begrenzt und es sei weiter der Empfänger der Beschreibung etwas beschränkt, und nur imstande, sehr eindeutige, absolute Merkmale in der Wirklichkeit wiederzuerkennen, nicht aber verhältnismäßige und quantitative Unterscheidungen zu treffen, so haben wir ein Modell der Funktion des angeborenen Schemas vor uns, dessen Anwendung auf die Wirklichkeit volle Übereinstimmung mit den Tatsachen ergibt. Nehmen wir an, wir hätten dem Kenntnislosen durch sprachliche Beschreibung z. B. eine weibliche Schnatterente so kenntlich zu machen, daß er sie von allen anderen weiblichen Schwimmenten zu unterscheiden vermag. Dies wird überhaupt nur unter Verwendung jener wenigen Merkmale möglich sein, die von der Art als Auslöser herausdifferenziert wurden und daher die typische Prägnanz und Einfachheit solcher Organe zeigen. Dies sind bei der Ente einzig die Farben des Flügelspiegels und ihre Verteilung. Schaltet man diesen einzigen Auslöser der Ente aus unserer Betrachtung aus und denkt etwa an die mit geschlossenen und unter den Tragfedern versteckten Flügeln schwimmende Ente, so ist eine Kennzeichnung durch bloße Beschreibung so gut wie unmöglich. So leicht es ist, auch einem geistig Minderbemittelten die Fähigkeit des Erkennens der *K o m p l e x q u a l i t ä t* der schwimmenden Schnatterente anzudressieren, so schwer, ja unmöglich ist es, ihm diese Fähigkeit durch summenhafte Beschreibung zu vermitteln. Es wird auch ein Naturmensch, der die Ente ohne weiteres richtig anspricht, kaum je die Merkmale angeben können, die ihn dabei leiten. Dagegen ist ein Tier, an dessen Äußerem Auslöser eine wesentliche Rolle spielen, stets auch durch summative Beschreibung leicht zu kennzeichnen. Dieser Umstand hat uns auch auf die verhältnismäßige *E i n f a c h h e i t* der Reiz-Kombinationen, die für alle echten Auslöser so ungemein bezeichnend ist, und auf die hier in Rede stehenden Beschränkungen der Leistung angeborener Schemata aufmerksam gemacht. *K ö n n t e d a s a n g e b o r e n e S c h e m a , s o w i e d e r b e d i n g t e R e f l e x e s t u t , s e l e k t i v a u f K o m p l e x q u a l i t ä t e n a n s p r e c h e n , s o b r ä u c h t e e s k e i n e A u s l ö s e r z u g e b e n !* Von diesen auf die Natur des Auslösers und auf einige Zufallsbeobachtungen gestützte Überlegungen ausgehend, haben wir zunächst an Stockenten Versuche darüber angestellt, wieweit das Vorhandensein von Auslösern für das angeborene Erkennen eines Artgenossen maßgebend sei. Dabei ergab sich folgendes: Ein Weibchen, das ich in Gesellschaft von Spießenten und isoliert von Artgenossen aus dem Ei großzog, zeigte niemals auch

nur die geringste geschlechtliche Reaktion einem Spießerpel gegenüber. Als sie aber, von mir unbeabsichtigt, durch eine Spalte zwischen zwei Brettern im Nachbargehege erstmalig einen Stockerpel erblickte, kam es zu einem höchst eindrucksvollen, explosiven Hervorbrechen weiblicher Balzhandlungen. Ein isoliert von seinesgleichen mit Spießenten aufgezogener Stockerpel dagegen war in seinen Begattungsreaktionen auf die andere Art umgestellt, trat aber interessanterweise Spießerpel und -enten wahllos. Zur sozialen Balz suchte er Stockerpel auf, auch ihm war also die Reaktion auf die Auslöser des Prachtkleides angeboren, nicht aber die Komplexqualität des Weibchenkleides. SEITZ hat dasselbe Phänomen weit klarer an dem Cichliden *Astatotilapia* analysiert. Versucht man an einem normal in Gesellschaft seiner Artgenossen herangezogenen Männchen Kampfreaktionen auszulösen, so gelingt dies unter Nachahmung der Auslöser eines Geschlechtsgenossen ohne weiteres. Die blaue Farbe des Prachtkleides, der Glanz der Schuppen und mehr noch die Bewegungsmerkmale des Drohverhaltens sind dabei wesentlich, analog wie es PELKWIJK und TINBERGEN beim Stichlingsmännchen fanden. Versucht man aber, den Fisch durch eine Attrappe zum Balzen zu veranlassen, so geht dies, im Gegensatz zum Stichling, nicht. Nur bei einer in alle Einzelheiten gehenden Weibchennachahmung und bei einiger Schwellerniedrigung der Reaktion gelingt es, ein paar schwache Ansätze zur Balz zu bekommen. Im Gegensatz zum Stichlingsweibchen hat das *Astatotilapia*weibchen keine spezifischen Auslöser. Diese überaus hohe Selektivität der Balzreaktion beruht darauf, daß sie auf eine erworbene Komplexqualität des Weibchens anspricht. Ein isoliert aufgezogenes Männchen balzte schlechterdings jede Attrappe an, unterschied sich aber in seinem Reagieren auf kampfauslösende Reizzusammenstellungen überhaupt nicht von normalen Kontrolltieren. Es ist also auch für *Astatotilapia* erwiesen, daß nur den prägnanten, einfachen Reizen der Auslöser angeborene rezeptorische Korrelate gegenüberstehen, das Reagieren auf Komplexqualitäten aber in Form bedingter Reaktionen erworben werden muß. Alle diese Ergebnisse stehen in scharfem Gegensatz zu der sog. Archetypenlehre JUNGS, die von ALVERDES zur Erklärung angeborener Verhaltensweisen in umfassendem Maße herangezogen wurde und die von der Annahme angeborener, gestalteter Vorstellungen, etwa nach Art von Wahrnehmungsbildern, ausgeht und sogar annimmt, daß eine »Projektion« solcher Bilder ins Motorische stattfinden könne!

Vielleicht kann man die einzelnen Merkmale eines angeborenen Schemas unter gewissen Vorbehalten als »Gestalten« auffassen: die »Kurz Halsigkeit« des Raubvogelschemas der Pute, die in verschiedene absolute Größen transponierbare relative Kopfgröße des Sperrschemas der jungen Amseln haben gewisse Merkmale der Gestalt. Ganz sicher aber ist das Zueinander und Nebeneinander der *v e r s c h i e d e n e n*, eine Reizsituation oder ein Objekt kennzeichnenden Merkmale weder ganzheitlich noch gestaltet. Vor allem ist ihre auslösende Wirkung ja tatsächlich *s u m m e n h a f t*, wie SEITZ in seiner noch nicht veröffentlichten Arbeit über Cichliden gezeigt hat. Er spricht dort geradezu von einer Reizsummenregel. Diese besagt ganz einfach, daß kein einziges Merkmal einer auslösenden Reizkombination qualitativ unentbehrlich für ihre Wirkung sei, sondern daß die starke Gesamtwirkung des adäquaten Objektes oder der alle wesentlichen Reize aussendenden Attrappe auf einer *S u m m e n w i r k u n g* beruht. In dieser Summe ist die Wirkung einzelner Merkmale, wenn auch nur grob und verhältnismäßig, *q u a n t i f i z i e r b a r*. Wenn man bei einer Kampfattrappe für *Astatotilapia* den blauen Glanz wegläßt, muß man bestimmte Bewegungsauslöser etwas besser nachahmen; beim Stichling ist für die Nachfolgereaktion des Weibchens die rote Farbe ungefähr ebenso wesentlich wie alle Formmerkmale, d. h. ohne Rot braucht man eine sehr genaue Attrappe, mit Rot genügt eine Plastilinkugel. Wenn man in dieser Weise die relative Wirkung einzelner auslösender Merkmale gegeneinander abwägt, so stellt sich regelmäßig heraus, daß *B e w e g u n g s m e r k m a l e*, also vor allem alle als Auslöser wirkenden Instinkthandlungen, quantitativ gewaltig über alle anderen überwiegen, so sehr, daß sie u. U. »unentbehrlich« werden. So kann beim Stichling eine bestimmte Instinkthandlung des Männchens, die LEINER als »Zickzackanz« bezeichnet hat, kaum entbehrt werden, ohne daß die Nachfolgereaktion des Weibchens auf minimale Intensitäten sinkt oder ausbleibt. Ganz Entsprechendes gilt für auslösende Bewegungen bei *Astatotilapia*.

Das Reizsummen-Phänomen der angeborenen Schemata macht es möglich, bei jedem Auslösungsvorgang einer Instinkthandlung in doppelter Weise zu quantifizieren. Man kann, wie LISSMAN es am Kampffisch getan hat, die Dauer des Reagierens zum Maß der Wirksamkeit der gebotenen Attrappe machen. Das Versuchstier reagiert so lange weiter, bis die Schwellhöhe der Auslösung über den zum Ansprechen auf die Attrappe nötigen Wert gestiegen ist. Nach Darbietung der Attrappe bietet man dann

immer die voll adäquate Reizsituation, um zu wissen, »wieviel noch drin war«, denn der Aktualspiegel reaktions-spezifischer Energie ist von vielen Faktoren abhängig und nicht aus der Stauungsdauer allein sicher voraussagbar. Schon bei kaum wahrnehmbaren körperlichen Schäden z. B. erfolgt die Stauung viel langsamer. Unter Berücksichtigung dieser Fehlerquellen kann man auch gut u m g e k e h r t quantifizieren, indem man nunmehr zum Maßstabe der Wirksamkeit einer Attrappe die Zeit verwendet, durch welche eine Reaktion gestaut werden muß, bis sie auf diese Attrappe anspricht. Beide Methoden können zur Untersuchung der verhältnismäßigen Schnelligkeit der Reizerzeugung, z. B. bei verschiedenen Individuen oder Rassen, oder bei einem Individuum und verschiedenen Temperaturen usw. verwendet werden. In dieser Weise miteinander in Beziehung gebracht, machen die Phänomene der verhältnismäßigen Merkmalwirkung und des kontinuierlichen Absinkens der reaktions-spezifischen Reizschwelle durchaus den Eindruck von etwas Gesetzmäßigem, während das Verhalten des Tieres, vor allem die Veränderlichkeit seines Reagierens auf konstante Reizsituationen ohne Kenntnis der z w e i zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten völlig chaotisch-»willkürlich« s c h e i n t ! Es wurden ja tatsächlich von verschiedensten Seiten gerade diese Erscheinungen als Beispiele des nicht Rationalisierbaren herangezogen. Trotz des Vorhandenseins technischer Fehlerquellen, das hier ausdrücklich eingestanden sei, sind die Auswirkungen der eben beschriebenen Phänomene so regelmäßig, daß es SEITZ gelang, aus gewissen Unstimmigkeiten der beiden sich überlagernden Gesetzmäßigkeiten eine dritte zu erschließen, die des sog. »Trägheitsphänomens« der Instinkthandlung. Nimmt man ein Tier, das im Augenblick entsprechend einem zu niedrigen Stand des Aktualspiegels irgendeiner reaktions-spezifischen Energie auf ein bestimmtes Objekt nicht anspricht, läßt dieses Tier mit dem Objekt beisammen und erwartet die zum schließlichen Ansprechen führende Schwellerniedrigung, so wäre theoretisch zu fordern, daß nach Erreichung des Schwellwertes für das gegebene Objekt die Instinkthandlung langsam in minimalster Intensität »auszurinnen« beginnt, wie dies z. B. am S. 81-82 besprochenen Rückenmarkspräparat von Seepferdchen tatsächlich der Fall ist. Am intakten Tier aber läuft die Instinkthandlung, nachdem sie einmal angesprochen hat, durch längere Zeit weiter, als nach den obigen Erwägungen zu erwarten wäre und verursacht dadurch eine Senkung der Schwelle des Aktualspiegels ihrer spezifischen Energie

unter die Höhe der Schwelle, bei der sie aus der Ruhe heraus ansprach. Diese Spanne ist um so größer, je intensiver die Reaktion »in Schwung« kam, wie SEITZ an den Verschiedenheiten der bis zum nächsten Ansprechen verlaufenden Zeiten zeigen konnte. Auch andere Einzelheiten dieser Phänomene legen das Denkmodell einer »Anfangsreibung« und einer »Reaktionsträgheit« nahe.

Es kann nicht Aufgabe des vorliegenden Referates sein, von der Richtigkeit der hier vertretenen Anschauungen zu überzeugen. Diese sind sämtlich als Arbeitshypothesen zu betrachten und wir wissen sehr gut, was für krasse Simplifikationen der Wirklichkeit sie bedeuten. Wir glauben auch keineswegs, mit den wenigen Erscheinungen, deren Analyse wir angebahnt haben, »ein System bereiten« zu können, das »alles« erklärt. Wir haben den gebührenden Respekt ebensowohl vor den gesicherten Forschungsergebnissen anderer, auch der Erforscher des bedingten Reflexes, als auch vor den unanalysierten Restbeständen. Ich habe ja selbst im Vorhergehenden wiederholt das Wort »Willkür« gebraucht, die ebenso bequeme wie gefährliche Sammelbezeichnung für das noch Unanalysierte und das Nicht-mehr-Rationalisierbare im tierischen und menschlichen Verhalten. Eine Tatsache aber hoffe ich einigermaßen gezeigt zu haben: Die vergleichende Verhaltensforschung bietet ein ungeheures Feld für eine echte und im wahren Sinne des Wortes ganzheitsbezogene Kausalanalyse, ein Feld, auf dem die deskriptiv-vergleichende und die kaum angebahnte experimentelle Forschung erst beginnen müssen, die heute noch allgemein üblichen Spekulationen in ihre Schranken zu weisen. Weder mit geisteswissenschaftlichen Spekulationen, noch mit vorwegnehmenden Lösungsprinzipien, wie der »vitalen Phantasie« BUYTENDIJKS oder den »Archetypen« JUNGS werden wir wesentliche Fortschritte der Erkenntnis erreichen, sondern ausschließlich mit der bescheidenen und leider in unserem Fall besonders langwierigen und kostspieligen Alltagsarbeit der induktiven Forschung. Der Gegenstand dieser Forschung aber sind tiefste und älteste Strukturen auch unserer eigenen Seele, die zu erkennen uns bitter not tut.