

Physiologische Instinktforschung¹

Von N. TINBERGEN², Leiden (Niederlande)

Die Instinktforschung hat mit den Arbeiten von LORENZ und seinen Mitarbeitern neue Wege eingeschlagen. Wesentlich in dieser neuen Entwicklung ist, daß das Objekt (das angeborene Verhalten) mit der allgemeinen «objektivistischen» Methode der Physiologie in Angriff genommen wird. Eben wegen dieser grundsätzlichen Ähnlichkeit der Methode bezeichnen wir diesen Typ der Verhaltensforschung gewöhnlich nicht mit dem Namen Psychologie, sondern nennen sie Ethologie. Was diese Ethologie zu einem mehr oder weniger selbständigen Zweig der Physiologie macht, ist die Tatsache, daß die Physiologie sich bis jetzt hauptsächlich mit den Funktionen einzelner Organe beschäftigt hat. Es besteht eine Nervenphysiologie, eine Sinnesphysiologie und eine Muskelphysiologie. Die Ethologie wertet die Ergebnisse dieser Wissenschaften, hat aber als Hauptobjekt die Erscheinungen der Koordination, der Integration dieser Organfunktionen. Dieses Studium der koordinierten Funktion der animalen Organsysteme verlangt spezielle Anwendungen und Techniken der allgemeinen objektivistischen Methode.

Es wird gegen eine objektivistische Untersuchung des Verhaltens oft eingewendet, daß sie unser Bild der Tiere und gar des Menschen vermaterialisiere und durch und durch mechanistisch sei, indem sie die wichtigen subjektiven Erscheinungen übersehe und das Tier nur als Maschine betrachte. Demgegenüber sei betont, daß die Beschränkung auf objektivistisches Studium eine bewußte ist, die methodisch notwendig erscheint. Die Ethologie behauptet nicht etwa, das Tier *sei* eine Maschine; sie behauptet nur, daß das Tier (physiologische) Mechanismen *hat*, daß es nur diese Mechanismen sind, die für die Verursachung des Verhaltens verantwortlich sind, und daß man diese Mechanismen nur mit Hilfe objektivistischer Methoden untersuchen kann. Die Ethologie bildet sich auch nicht ein, daß sie die einzig richtige Methode zum Verständnis der Tiere anwendet. Man kann ja auch andere Aspekte des tierischen Verhaltens studieren, sie zum Beispiel mit dem Auge des Künstlers oder mit dem des Subjektivisten, oder mit dem des Teleologen betrachten. Es wäre ärgerlich, nicht einzusehen, daß diese sämtlichen Betrachtungsweisen als Äußerungen des menschlichen Geistes ihre relativen Rechte haben. Und wie weit auch die mit unserer Zivilisation einhergehende Spezialisierung jeden von uns vereinseitigt hat, wir sind glücklicherweise noch nicht so weit, daß jeder von uns, ein wie verstockter Naturwissenschaftler er auch sein möge, nur an der Entdeckung kausaler Zusammenhänge Freude erlebt; wir können alle noch die Schönheit des Tieres oder das Sicheinfühlen in seine Erlebnisse oder die Betrachtung seines Angepaßtseins genießen. Der Ethologe behauptet nur, daß wenn einmal die objektivistische Frage gestellt worden ist, man nur mit Hilfe objektivistischer Methoden zu einer Antwort gelangen kann. Während also der Ethologe gerne den relativen Wert anderer Betrachtungsweisen anerkennt, wie er sich auch des relativen Wertes seiner eigenen Wissenschaft bewußt ist, kommt er mit Psychologen und Teleologen in Konflikt, sobald diese die objektivistischen Fragen mit ihren Antworten belegen, wie wenn sie etwa einen Affekt oder einen Zweck als *Ursache* einer Bewegung andeuten.

Bis jetzt hat unser Forschungszweig nur mehr oder weniger fragmentarisches Tatsachenmaterial geliefert. Gerade dadurch aber, daß hier im wesentlichen dieselbe Methode wie in den anderen Gebieten der Physiologie angewandt wird, ist das Schlagen von Brücken zu diesen anderen Gebieten im Prinzip möglich. Ich glaube, daß wir bei aller Lückenhaftigkeit unserer Ergebnisse doch jetzt so weit sind, daß es angebracht ist, einen ersten Versuch zu einer Synthese zu machen. In dieser Arbeit soll dieser Versuch unternommen werden, wobei mich Platzmangel zu skizzenhafter Schematisierung zwingt.

Äußere verursachende Faktoren

Der erste Schritt des Studiums der Verursachung ist die Erkenntnis, daß es verursachende Faktoren verschiedener Art gibt. Verhalten ist zugleich spontan und reaktiv, d.h. es wird von inneren und von äußeren Faktoren beeinflusst. Wir fangen mit der Betrachtung der äußeren Faktoren an. Diese wirken immer durch die Sinnesorgane.

Die Methode zur Untersuchung der potentiellen Leistungen der Rezeptoren ist von v. FRISCH meisterhaft ausgearbeitet und vielfach angewandt worden. Durch sie erfahren wir, was ein Tier wahrnehmen *kann* und was

¹ Zusammenfassung von vier an der Universität Zürich, Januar 1948, abgehaltenen Gastvorlesungen.

² Reichsuniversität; Zoologisches Laboratorium.

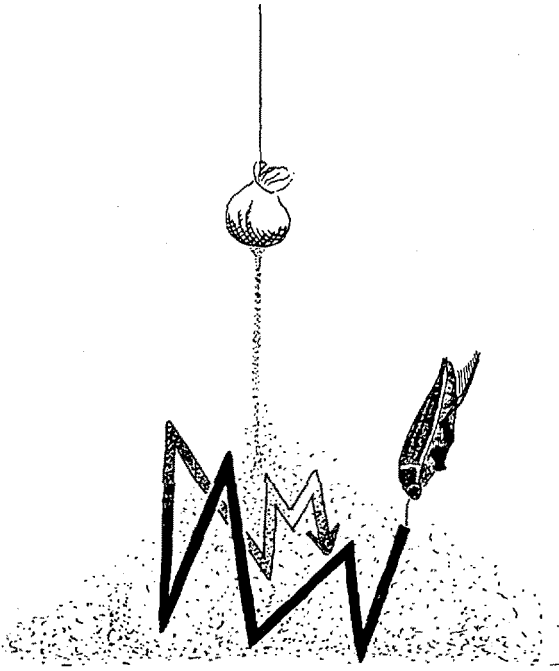


Abb. 1. Reaktion eines mit Fleischbrühe chemisch aktivierten Gelbrands (*Dytiscus marginalis* L.). Der Käfer ist in der Duftwolke (punktiert) gewissermaßen «gefangen» und sucht am Boden umher. Die Augen spielen dabei keine Rolle.

nicht. Das allgemeine Ergebnis zeigt, daß jede Tierart hinsichtlich ihrer potentiellen Merkwelt von jeder anderen verschieden ist, und daß eine beliebige Tierart dem Menschen einerseits unterlegen, andererseits überlegen sein kann. So wissen wir, daß die meisten Tiere taub sind, daß aber die Fledermäuse Ultraschall rezipieren können. Bienen und viele andere Insekten sind praktisch rotblind, sind aber für ein weites Gebiet des Ultraviolett empfindlich.

Wenn wir nach mühevoller Arbeit wissen, was ein Tier wahrnehmen kann, können wir aber noch nichts

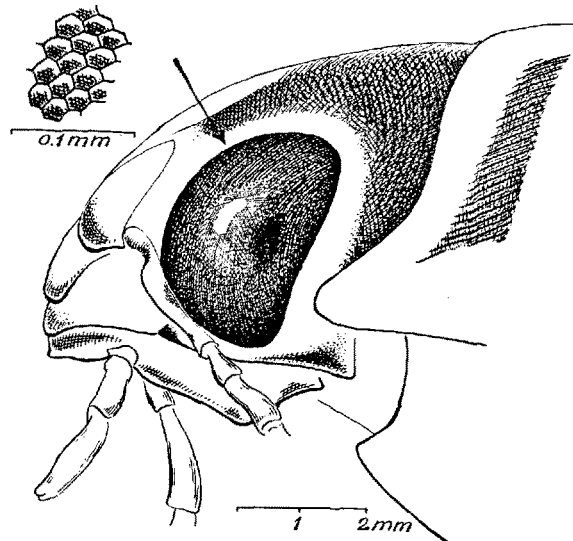


Abb. 2. Kopf des Gelbrands mit Facettenauge. Links oben: einige Ommatidien bei stärkerer Vergrößerung.

über die äußeren Faktoren einer bestimmten Reaktion dieses Tieres aussagen. Die aktuelle auslösende oder aufladende Reizsituation bleibt nämlich meistens sehr weit zurück hinter dem was wir auf Grund der Potenzen der Sinnesorgane erwarten würden.

Erstens kann es vorkommen, daß ganze Sinnesorgane an der Auslösung eines bestimmten Verhaltens gar nicht beteiligt sind. Ein nahrungsuchender Gelbrand zum Beispiel (Abb. 1) reagiert nur auf chemische und taktile Reize und gar nicht auf visuelle, obwohl er doch sehr schön entwickelte Augen hat, die er bei anderen Gelegenheiten auch gebraucht (Abb. 2).

Aber auch die mitwirkenden Sinnesorgane sind nicht voll an der Auslösung einer Reaktion beteiligt: das Tier reagiert nur auf wenige, mehr oder weniger scharf begrenzte «Schlüsselreize». Die Sperrbewegung junger Drosseln wird zum Beispiel nur von Gegenständen aus-

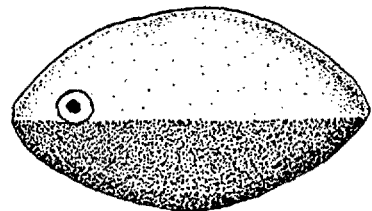
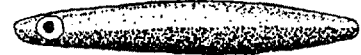
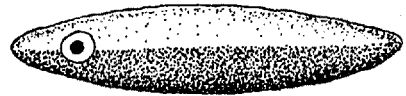
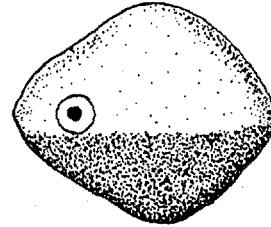
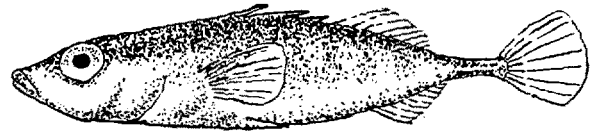


Abb. 3. Attrappen des männlichen Stichlings (*Gasterosteus aculeatus* L.). Die vier unteren sind kampfauslösend, die obere nicht. (Punktiert = rot).

gelöst, die größer als etwa 3 mm sind, sich bewegen und sich über der Horizontalebene des Auges befinden. Kleinere, bewegungslose oder sich unterhalb der Horizontalebene befindliche Objekte werden oft von den Tieren bemerkt, sie lösen aber nicht die Sperreaktion aus (TINBERGEN und KUENEN¹). — Die Kampfhand-

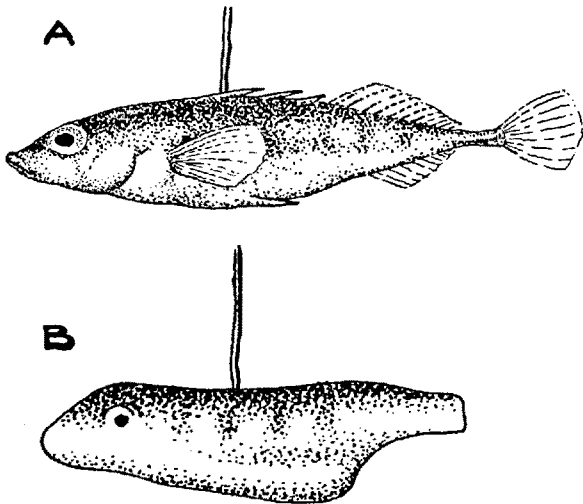


Abb. 4. Attrappen eines weiblichen Stichlings. Unteres Bild: grob dickbäuchig, oberes Bild: detailliert schlank.

lungen männlicher Stichlinge sind Reaktionen auf die visuelle Wahrnehmung eines in ihrem Territorium befindlichen Männchens. Attrappenversuche ergeben, daß sehr grobe Modelle mit roter Unterseite sehr viel stärker auslösend wirken als genaue Nachahmungen, die das Rot des männlichen Prachtkleides nicht tragen (Abb. 3) (TER PELKWIJK und TINBERGEN²). — Die Balzhandlungen männlicher Stichlinge sind eine Reaktion auf visuelle Reize, die vom trächtigen Weibchen ausgehen. Auch hier zeigen Attrappenversuche, daß sämtliche Formmerkmale wirkungslos sind, mit Ausnahme des geschwollenen Abdomens; wie in Abb. 4 ersichtlich, hat eine grobe, dickbäuchige Attrappe einen größeren auslösenden Wert als eine in Einzelheiten formgetreue, aber schlanke Attrappe. — Die Reaktionen junger Enten- und Hühnervögel auf vorüberfliegende Raubvögel sprechen selektiv auf ein ganz bestimmtes Formmerkmal an, nämlich das des kurzen Halses. Flügel- oder Schwanzform tun nichts zur Sache, aber sogar grobe

¹ N. TINBERGEN und D. J. KUENEN, Z. Tierpsychol. 3, 37 (1939).
² J. J. TER PELKWIJK und N. TINBERGEN, Z. Tierpsychol. 1, 193 (1937).

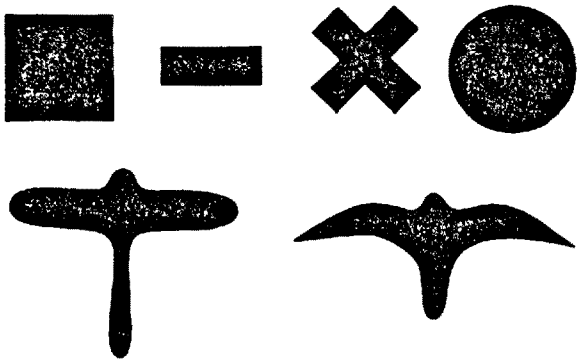


Abb. 5. Raubvogelattrappen. Die vier oberen sind nicht wirksam, die zwei unteren sind fluchtauslösend (nach KRÄTZIG, 1940).

Modelle mit einem raubvogelähnlichen kurzen Hals (Abb. 5) bewirken die typischen Reaktionen des Sichdrückens, Deckungsuchens, der Abwehr, des Warnens usw. (KRÄTZIG¹ und LORENZ²). — Junge Silbermöwenküken richten ihre Bettelreaktionen auf den roten Fleck am Unterschnabel des Altvogels (GOETHE³). Nähere Versuche ergaben, daß sie sich hierbei nicht nach der Farbe richteten, sondern auf

¹ H. KRÄTZIG, J. Ornithol. 88, 139 (1940).
² K. LORENZ, Verh. dtsh. zool. Ges. 69 (1939).
³ FR. GOETHE, J. Ornithol. 85, 1 (1937).

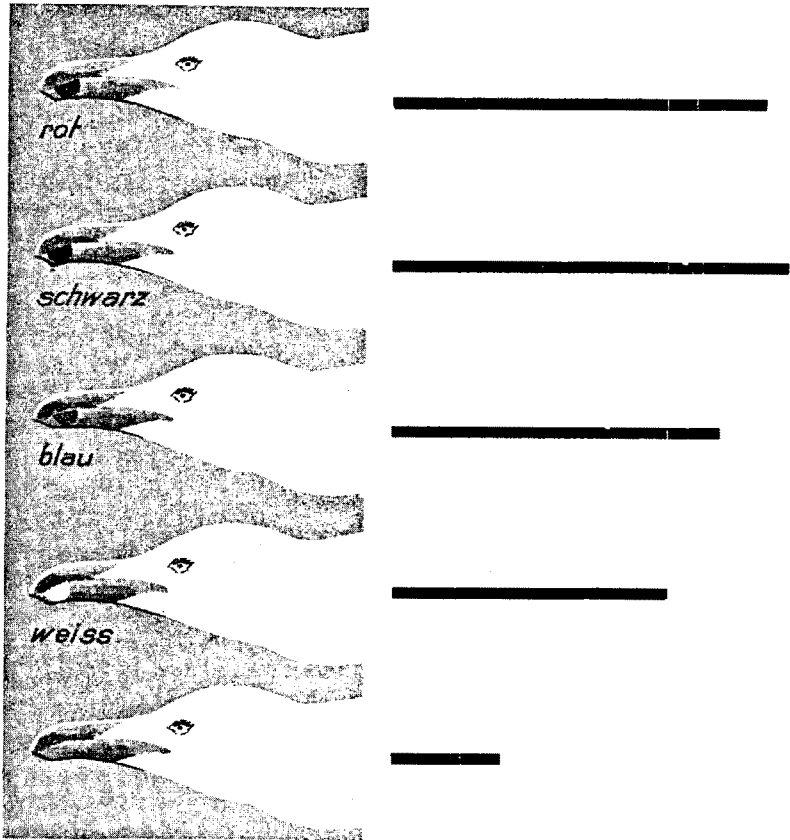


Abb. 6. Die Auslösung der Bettelreaktionen durch Kopfattrappen der Silbermöwe (*Larus s. argentatus* Pontoppl), Schnabelfleck fehlend oder verschiedenfarbig. Die Länge der Balken gibt die Stärke der Reaktionen an.

jeden mit dem Gelb des Schnabels kontrastierenden Fleck. Rote, schwarze, blaue, ja sogar weiße Flecken verliehen dem Schnabel einen stark erhöhten auslösenden Wert im Vergleich zu einem Schnabel ohne Fleck (Abb. 6). Der Schnabel mit schwarzem Fleck wirkt sogar stärker als einer mit einem roten Fleck. Obwohl die Silbermöwe zweifellos Farben sieht, beteiligt sich hier die Farbe aber nicht an der Auslösung des Bettelns (TINBERGEN¹). — Noch deutlicher sehen wir diese Erscheinung der «reaktionsspezifischen Farbblindheit»

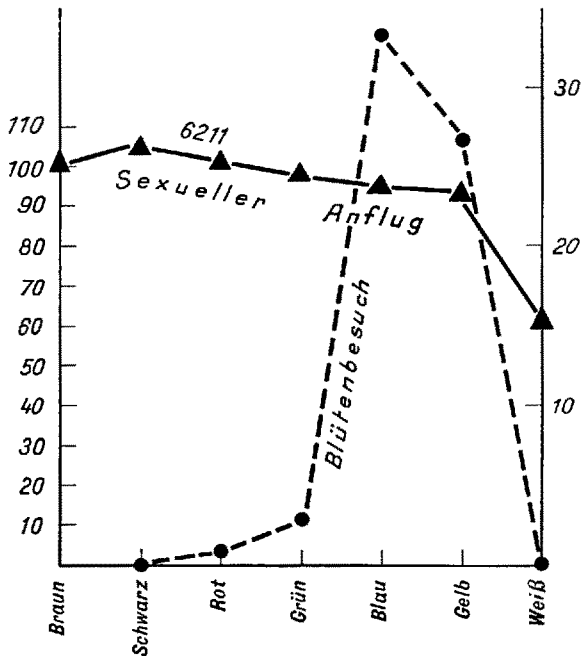


Abb. 7. Wirkung verschiedener Farben auf zwei Reaktionen des Samtfalters (*Eumenis semele* [L.]) (nach TINBERGEN, BOEREMA, MEEUSE und VAROSSIEAU, 1943).

beim Samtfalter. Der sexuelle Anflug des begattungslustigen Männchens wird von Modellen verschiedener Farben gleich stark ausgelöst. Die subjektive Dunkelheit hat einen gewissen Einfluß, und schwarze Modelle werden deshalb auch hier stärker befliegen als die natürlichen braunen, und diese wieder stärker als sehr helle Modelle. Der Blütenbesuch dieses selben Falters ist aber ganz von spezifischer Reizung durch Gelb und Blau abhängig (Abb. 7) (TINBERGEN, BOEREMA, MEEUSE und VAROSSIEAU²).

Diese und ähnliche Tatsachen führen uns zum Schluß, daß instinktive Reaktionen selektiv auf eine sehr merkmalarme Reizsituation ansprechen, und zwar «hat» jede Reaktion ihre eigene auslösende Reizsituation. Das sieht man besonders eindrucksvoll, wenn man verschiedene Reaktionen eines Tieres auf dasselbe Umgebungsobjekt miteinander vergleicht. So ist das Paarungsverhalten des männlichen Stichlings eine

Kette von wenigstens fünf Reaktionen, deren jede vom selben Weibchen ausgelöst wird, deren jede aber wieder andere Merkmale aus dieser Situation sozusagen heraushebt. Umgekehrt werden die Reaktionen des Weibchens auf das Männchen auch jede durch eine eigene Reizsituation ausgelöst. Während zum Beispiel die erste Balzhandlung des Weibchens von visuellen Reizen, besonders dem Rot des Männchens ausgelöst wird, ist die Eiablage von taktilen Reizen abhängig; beide Reizarten werden vom selben Männchen geliefert.

Diese strenge Abhängigkeit einer jeden angeborenen Reaktion von einer ganz kleinen Anzahl von Schlüsselreizen und die relative und manchmal absolute Unempfindlichkeit für andere Umgebungsänderungen, für die die Sinnesorgane nachweislich nicht unempfindlich sind, zwingt uns zur Annahme, daß im Zentralnervensystem ein ganz bestimmter Auslösemechanismus für jede Reaktion bereitliegen muß. LORENZ¹ hat diesen Mechanismus das «angeborene auslösende Schema» genannt; um Mißverständnisse zu vermeiden, die erfahrungsgemäß das Verständnis dieses Ausdrucks erschweren, schlage ich vor, von dem «angeborenen auslösenden Mechanismus» zu reden.

Diese Schlüsse bedeuten in zweierlei Hinsicht eine Konkretisierung des UEXKÜLLSchen Begriffes der Umwelt, insbesondere der Merkwelt. Der Satz, daß jede Tierart ihre eigene Merkwelt hat, beruht auf folgenden zwei Tatsachen: erstens sind die Potenzen der Sinnesorgane für die Art charakteristisch, zweitens bewirkt die Beschränkung auf bestimmte Schlüsselreize, daß die Merkwelt von Augenblick zu Augenblick, oder besser von Reaktion zu Reaktion wechseln kann, und in jedem Augenblick noch viel ärmer ist, als es die potentiellen Leistungen der Sinnesorgane vermuten ließen.

Das bis jetzt Gesagte gilt für einfache Fälle. Auf zwei Komplikationen will ich hier vor allem hinweisen. Erstens sind viele Verhaltensweisen, die wir oberflächlich gesehen als eine einzige Reaktion bezeichnen möchten, nachweislich eine Kette von mehreren Einzelreaktionen, deren jede ihren eigenen auslösenden Mechanismus hat. Das Paarungsverhalten des Stichlings ist ein Beispiel hiervon. — Aus den vielen Arbeiten über das Verhalten der Honigbiene kennen wir ein weiteres Beispiel. Eine Honigbiene wird von weitem durch das gesamte visuelle Übersichtsbild einer Pflanze gelockt. Nähergekommen, sucht sie an ganz bestimmten, für jede Pflanzenart charakteristische Stellen nach Blüten und reagiert dabei nur auf bestimmte Farben. In einer Entfernung von etwa 1–2 cm muß als weiterer auslösender Reiz der Duft dazukommen, der sie allein zum Sichniederlassen reizt. Für die dann folgenden Glieder der Reaktionskette sind dann wieder neue Reize nötig, wobei unter anderem taktile Reize und «Wassergeruch» eine Rolle spielen. Man erkennt diesen Kettencharakter leicht daran, daß das Verhalten bei Unvollständig-

¹ N. TINBERGEN, *De Levende Natuur* 51 (1948) (im Druck).

² N. TINBERGEN, L. K. BOEREMA, B. J. O. MEEUSE und W. W. VAROSSIEAU, *Z. Tierpsychol.* 5, 182 (1943).

¹ K. LORENZ, *Naturwiss.* 25, 289, 307, 324 (1937).

keit der Gesamtsituation an ganz bestimmten Stellen abbricht. Durch Darbieten der fehlenden Reize kann die Unterbrechung aufgehoben werden.

Eine zweite Komplikation beruht darauf, daß die ausgelösten Reaktionen gar nicht immer einfach und starr sind, sondern oft verwickelt und auch variabel. Hierauf komme ich weiter unten noch zu sprechen.

Die «Spontaneität» des Verhaltens

Zuerst wenden wir uns nun den inneren Faktoren zu. Daß auch die Handlungen, die wir gewöhnlich als Reaktionen bezeichnen, nicht ausschließlich von Außenreizen, sondern daneben auch von inneren Faktoren abhängig sind, beweist uns die Erscheinung des wechselnden Schwellenwertes für auslösende Reize. Wenn

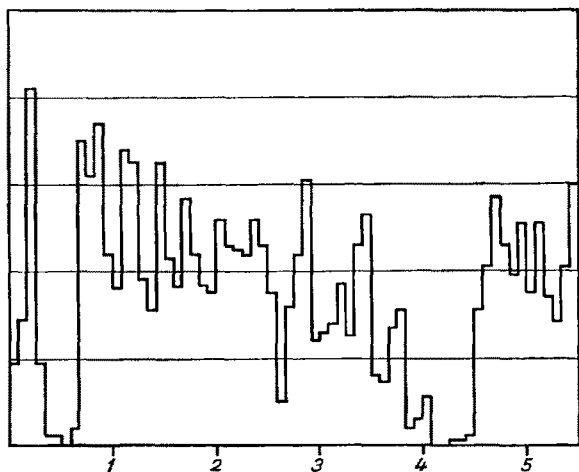


Abb. 8. Fluktuieren der Frequenz der Bauhandlungen eines unter konstanten Außenbedingungen gehaltenen Stichlingmännchens. Zeiteinheit 5 Minuten. Die Zahlen deuten Beobachtungsstunden an.

man ein Tier unter konstanten Bedingungen hält, fällt es auf, daß trotzdem die Ansprechbarkeit seiner Instinkthandlungen sich fortwährend ändert. ELLIOTT HOWARD¹ hat schon 1929 auf diese Erscheinung des «waxing and waning» der inneren Faktoren hingewiesen. Abb. 8 gibt ein Beispiel: sie zeigt die Frequenz der gesamten Nestbauhandlungen eines Stichlingmännchens während 5½ Stunden in einer konstanten Umgebung. Neben zwei größeren sind viele ziemlich regelmäßige kleinere Senkungen der Aktivität zu sehen.

Die Erhöhung des Schwellenwertes einer Reaktion kann so weit gehen, daß auch stärkste Reizung nicht imstande ist, die Reaktion hervorzurufen. Beispiele findet man unter anderem beim Fortpflanzungsverhalten, das außerhalb der Fortpflanzungsperiode oft gar nicht auslösbar ist. Andererseits kennt man Fälle von so extremer Erniedrigung des Schwellenwertes, daß die Reaktion schon bei geringster Reizung oder gar ohne jeglichen Reiz spontan hervorbricht. Diese «Leer-

laufreaktionen», wie LORENZ¹ sie benannt hat, oder Explosionen sind in verschiedenen Fällen, sogar im Falle der Fluchtreaktion (KRÄTZIG²), der man doch einen inneren Trieb zumuten würde, kaum beobachtet worden.

Die inneren Faktoren sind, soweit wir jetzt wissen, von dreierlei Art. Erstens haben Hormone einen Einfluß. Obwohl unsere Kenntnisse auf diesem Gebiet relativ fragmentarisch sind, wissen wir doch durch zahlreiche Versuche, daß zum Beispiel die Geschlechtshormone wenn nicht die einzigen, doch die weitaus wichtigsten inneren Faktoren des Fortpflanzungsverhaltens sind. Kastrierte Tiere können durch Darbietung von Geschlechtshormonen zu vollständiger Geschlechtsaktivität gebracht werden (Zusammenfassung in: BEACH³). Das Hypophysenhormon Prolaktin aktiviert das elterliche Verhaltenssystem; NALBANDOV und CARD⁴ haben sogar bei Hähnen das vollständige Verhalten der Glucke hervorgerufen.

Eine zweite Quelle innerer Faktoren sind die inneren Reize; als bestbekanntes Beispiel seien die Magenkontraktionen genannt, die durch mechanische Reizung innerer Sinnesorgane die sogenannten «hunger pangs» verursachen, die mit dem Bestreben zur Nahrungssuche einhergehen. Auch hier haben wir es aber nicht mit den einzigen inneren Faktoren zu tun; Ratten, denen der kontraktile Teil des Darmtrakts exstirpiert

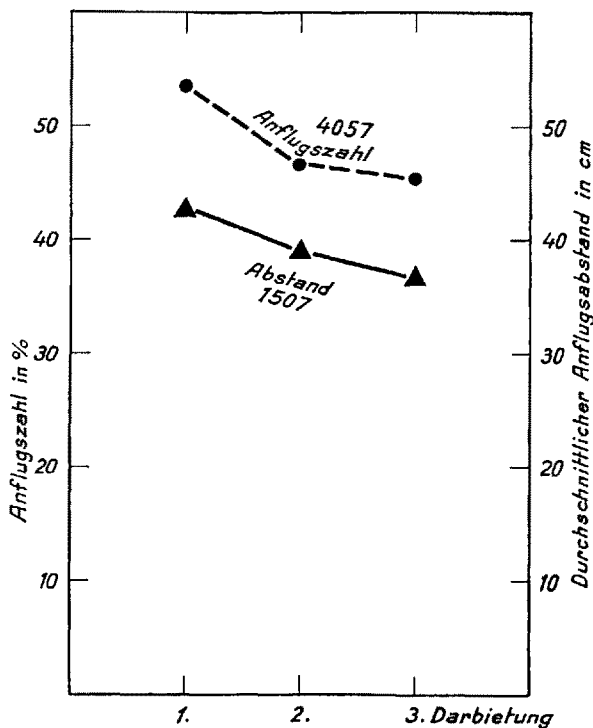


Abb. 9. Reaktionsspezifische Ermüdung beim sexuellen Anflug des männlichen Samtfalters (nach TINBERGEN, BOEREMA, MEEUSE und VAROSSIEAU, 1943).

¹ H. E. HOWARD, An Introduction to the Study of Bird Behaviour (CAMBRIDGE, 1929).

¹ K. LORENZ, Naturwiss. 25, 289, 307, 324 (1937).

² H. KRÄTZIG, J. Ornithol. 88, 139 (1940).

³ F. A. BEACH, Psychosom. Medic. 4, 173 (1942).

⁴ A. W. NALBANDOV und L. E. CARD, J. Hered. 36, 35 (1945).

worden war, gehen trotzdem noch auf Nahrungssuche (TSANG¹).

LORENZ hat darauf hingewiesen, daß es vermutlich noch eine dritte Kategorie von inneren Faktoren gibt. Unter Umständen, die das Mitwirken von Hormonen oder inneren Reizen unwahrscheinlich machen, treten manchmal doch spontane Aktivitätswellen auf. Auch hat er auf die Erscheinung der reaktionsspezifischen Ermüdung hingewiesen. Abb. 9 erläutert eines von vielen Beispielen: Bei dreimaliger Auslösung des sexuellen Anflugs des Samtfaltermännchens hat die zweite Darbietung der Reizsituation immer weniger Erfolg als die

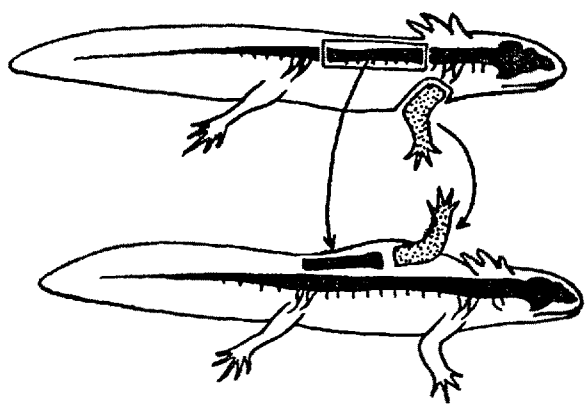


Abb. 10. Deplantationsversuch von Weiss beim Axolotl (nach Weiss, 1941).

erste, und die dritte wieder weniger als die zweite. Dabei kann von Muskelermüdung nicht die Rede sein; die geringere Auslösbarkeit muß auf Erschöpfung der inneren Impulse beruhen. Die Rolle des auslösenden Reizes wäre dann in vielen Fällen eine indirekte: die aus den verschiedenen inneren Quellen zu den motorischen Zentren fließende Impulszufuhr gäbe nicht zu fortwährender Entladung in Bewegung Anlaß, sondern würde durch irgendeinen Block daran verhindert. Dieser Block würde durch den «angeborenen auslösenden Mechanismus» aufgehoben. Die Rolle der auslösenden Reize wäre somit eine Enthemmung, und hieraus wäre die reaktionsspezifische Ermüdung hinreichend zu erklären.

Diese Vorstellung wird gestützt durch die ganz unabhängigen Untersuchungen, die in den letzten zehn Jahren über den zentralnervösen Mechanismus der Lokomotion durchgeführt worden sind. Hier, auf einer allerdings niedrigeren Integrationsstufe, sind wir durch die Untersuchungen von v. HOLST, WEISS², GRAY³, LISSMANN⁴ und anderen zu einer grundsätzlich ähnlichen Vorstellung gelangt.

WEISS² implantierte bei Axolotllarven eine Vorderbeinanlage und, nicht damit zusammenhängend, ein Stück Rückenmarksanlage (Abb. 10). Das Rücken-

marksimplantat entwickelte keine nervösen Verbindungen mit dem Rückenmark des Versuchstieres, sondern sandte seine Neuronen zum implantierten Glied. Dabei verbanden sich die motorischen Neuronen erheblich früher mit den Beinmuskeln als die sensiblen Neuronen sich mit den Beinrezeptoren verbanden. Während einer Periode von einigen Wochen war das implantierte Rückenmark also wohl mit den Muskeln, aber nicht mit den Rezeptoren in funktionellem Kontakt; Reflexe waren in dieser Periode nicht auslösbar. Mit dem Nervensystem des Versuchstieres trat das Bein nicht in Verbindung. Während dieser Periode führte nun das implantierte Bein in vielen Präparaten oft stundenlang rhythmische Lokomotionsbewegungen aus. Es sendet also das implantierte Rückenmark spontan Impulse aus (WEISS).

v. HOLST¹, GRAY² und besonders LISSMANN³ führten Desafferentierungsversuche mit verschiedenen Fischen aus. Das Hauptergebnis ist, daß vollständige Desafferentierung nach Durchtrennung der Medulla Ausfall der Lokomotionsbewegungen zur Folge hat, daß aber vollkommene Lokomotionsbewegungen auftreten, wenn *irgendwo* einige dorsale Wurzeln intakt gelassen werden. v. HOLST⁴ fand weiter, daß periphere Reizung bei einem Lokomotionsbewegungen ausführenden, unvollständig desafferentierten Goldfisch nach einer unmittelbaren Verstärkung der Bewegungen eine Senkung bis erheblich unterhalb der Anfangsintensität bewirkte, welche Senkung sich erst nach einiger Zeit wieder aufhob (Abb. 11). Auch hier sehen wir also wieder eine zentralnervöse Ermüdungserscheinung.

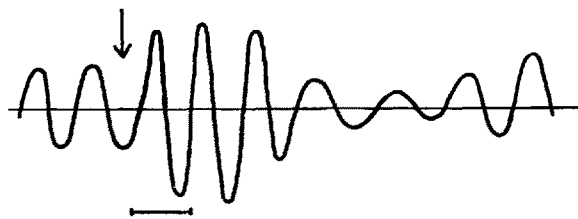


Abb. 11. Zentralnervöse Ermüdung bei den Lokomotionsbewegungen des Goldfisches. Der senkrechte Pfeil gibt den Anfang, der horizontale Strich die Dauer des peripheren Reizes (Wasserstrom) an (nach v. HOLST, 1934).

Der Schluß aus diesen Beobachtungen kann nur der sein, daß das Rückenmark selbst kontinuierlich Impulse generiert, die schon bei sehr unspezifischer Reizung zu Lokomotionsexplosionen führen; die von v. HOLST gebotenen Reize haben weiter nur eine enthemmende Wirkung ausgeübt, wodurch so viel von dem «Impulsreservoir» verbraucht wurde, daß bei Wiederherstellung des Ausgangszustandes einige Zeit zur Wiederaufladung benötigt worden war.

¹ YÜ-CHUANG TSANG, J. Comp. Psychol. 26, 1 (1938).

² P. WEISS, Proc. Am. Phil. Soc. 84, 53 (1941).

³ J. GRAY, Proc. Roy. Soc. London B 128, 28 (1939).

⁴ H. W. LISSMANN, J. Exp. Biol. 23, 143 (1946); 23, 162 (1946).

¹ E. v. HOLST, Naturwiss. 25, 625, 641 (1937).

² J. GRAY, Proc. Roy. Soc. London B 128, 28 (1939).

³ H. W. LISSMANN, J. Exp. Biol. 23, 143 (1946); 23, 162 (1946).

⁴ E. v. HOLST, Z. vergl. Physiol. 20, 582 (1934).

Auch die Beobachtungen von ADRIAN und BUYTENDIJK¹ über das Atemzentrum des Goldfisches und die Untersuchungen von BARCROFT² über die Bewegungen von Säugetierembryonen erwecken den Eindruck, daß es innere, «automatische» Reizerzeugung gibt.

Wir gelangen also zur Vorstellung, daß die den instinktiven Reaktionen zugrunde liegenden Zentren von einem kontinuierlichen Impulsstrom auf einem gewissen Niveau der Bereitschaft gehalten werden. Die Dosierung dieser Impulse scheint den Anforderungen des täglichen Verbrauches fein angepaßt zu sein, in dem Sinne, daß Handlungen, die *normaliter* oft ausgeführt werden, einen stärkeren Impulsstrom erhalten als solche, die nur selten «gebraucht» werden. Es ist höchst zweckmäßig, daß es Blockierungsmechanismen gibt, die eine fortwährende Entladung durch Muskelbewegung verhindern; wäre das nicht der Fall, so würde eine vollkommen chaotische «Bewegungskakophonie» resultieren. Spezielle Schlüsselreize aktivieren die auslösenden Mechanismen, die als innere Reflexe allein imstande sind, den Block einer bestimmten Reaktion zu beseitigen. Unter natürlichen Umständen erfolgt dies, bevor das Zentrum zu stark gestaut wird und zu Explosionen geneigt ist. Nach jeder Enthemmung fließen so viele Impulse aus dem Zentrum, daß eine gewisse Zeit zur Restauration benötigt wird. Während dieser Restauraionsperiode findet der Experimentator Schwellenerhöhung und reaktionsspezifische Ermüdung.

Außer dieser enthemmenden Wirkung von Außenreizen gibt es auch eine wirklich aufladende Wirkung. Es sind viele Fälle bekannt, in denen wiederholte Darbietung eines anfänglich unterschwelligen Reizes zu Summation führt. Diese Summation kann, wie es scheint, bloß peripher sein und nur den auslösenden Mechanismus betreffen; sie kann aber auch zu wirklicher Drangerhöhung führen. Dieser letzten Erscheinung ist es vielleicht zuzuschreiben, daß man die reaktionsspezifische Ermüdung so oft nicht oder nur getrübt beobachten kann; viele Reaktionen sind wie es scheint zu gleicher Zeit «self-exhausting» und «self-stimulating» (HUXLEY³).

Die auslösende Reizsituation

Gestalten. Wenden wir uns jetzt wieder den auslösenden Sinnesreizen zu. Der Term «Reiz» ist in gewisser Hinsicht trügerisch, weil er uns vorspiegelt, wir hätten es mit leicht meßbaren, quantitativen Einheiten zu tun. Nähere Betrachtung der Schlüsselreize zeigt uns

aber, daß sie «gestaltet» sind, d.h. daß man sie (vorläufig) besser durch Beziehungen als durch Quantitäten kennzeichnen kann. Mit anderen Worten, sie bewirken im Organismus sehr verwickelte Prozesse. Ein paar Beispiele sollen dies erläutern.

Die Bettelreaktion einer jungen Silbermöwe wird, wie gesagt, unter anderem von dem dunklen Fleck an der Unterschnabelspitze ausgelöst. Wenn man den aus-

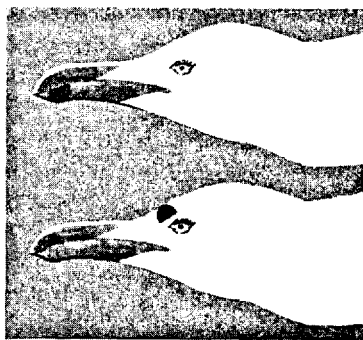


Abb. 12. Auslösender Wert zweier Kopfatrappen der Silbermöwe mit verschieden angeordneter Komponente. Oben: roter Fleck am Schnabel; unten: gleicher roter Fleck an der Stirn. Die Länge der Balken gibt die Stärke der Reaktionen an.

lösenden Wert der in Abb. 12 (unten) wiedergegebenen Attrappe mit dem der optimalen Attrappe (oben) vergleicht, so ergibt sich, daß jener viermal so gering ist als dieser. Dabei sind aber in beiden Attrappen dieselben Elemente anwesend; der einzige Unterschied ist, daß sie verschieden *geordnet* sind. Also nicht der dunkle Fleck an sich wirkt auslösend, sondern ein dunkler Fleck an ganz bestimmter Stelle *in Beziehung* zu anderen Teilen.

Das Sperren junger Drosseln wird von einem gewissen Alter an auf den Kopf des Altvogels gerichtet. Attrappenversuche ergaben, daß der Kopf eine bestimmte optimale Größe hat. Diese Größe ist aber nicht absolut, denn wenn man die Tiere mit der in Abb. 13 wiedergegebenen Attrappe konfrontiert, richten sie sich auf den kleinsten Kopf, wenn die Attrappe einen kleinen Rumpf hat, und auf den größten Kopf, wenn der Rumpf größer ist (TINBERGEN und KUENEN⁴).

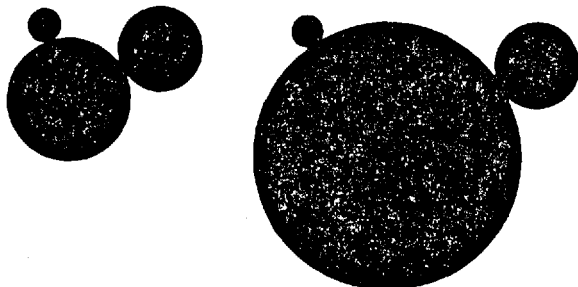


Abb. 13. Zwei die Sperreaktion auslösende Attrappen mit doppeltem Kopf. Es wird der größere der zwei Köpfe bevorzugt, wenn beide auf einem großen Rumpf montiert sind (Bild rechts); auf dem kleinen Rumpf (Bild links) ist der kleinere Kopf wirksamer (nach TINBERGEN und KUENEN, 1939).

¹ E. D. ADRIAN, *The Mechanism of Nervous Action* (Philadelphia, 1932).

² J. BARCROFT, *The Brain and its Environment* (New Haven, 1938).

³ J. S. HUXLEY, *J. Linn. Soc.* 35, 253 (1923).

⁴ N. TINBERGEN und D. J. KUENEN, *Z. Tierpsychol.* 3, 37 (1939).

Wie verwickelt solche gestalteten Reize sein können, beweisen die Versuche mit der in Abb. 14 wiedergegebenen Raubvogelattrappe. Diese Attrappe hat vorn und hinten symmetrische Flügel. Wenn man sie in der Richtung des gezogenen Pfeiles bewegt, löst sie bei jungen Enten, Gänsen und Hühnervögeln Fluchtreaktionen aus; wenn man dieselbe Attrappe aber in entgegengesetzter Richtung fliegen läßt, hat sie keinen Einfluß. Wenn man bedenkt, daß es schon nicht geringe Schwierigkeiten machen würde, das Merkmal «kurzer Hals» quantitativ zu beschreiben, so ist es klar, daß «Kurzhalssigkeit in Beziehung zur Richtung der Bewegung» erst recht Gestaltseigenschaften besitzt.

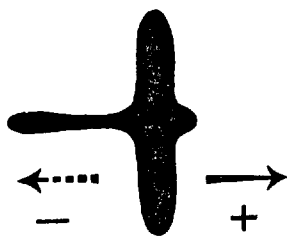


Abb. 14. Abhängigkeit des auslösenden Wertes einer Raubvogelattrappe von der Richtung der Bewegung (nach KRÄTZIG, 1940).

Dieser Schluß, daß die Schlüsselreize Gestaltcharakter haben, soll natürlich nicht so aufgefaßt werden — wie das ja leider oft geschieht —, daß sie nicht weiter analysiert werden könnten. Es bedeutet nur, daß hier die «lineare» kausale Analyse vorläufig einer «Koordinationsanalyse», einer Analyse der kausalen Interrelationen den Platz räumen muß. Bei der Betrachtung des Gestaltcharakters der Bewegungsform komme ich hierauf noch zu sprechen.

Die Reizsummenregel. Merkwürdigerweise stehen nun die Merkmale, die zusammen als optimale auslösende Reizsituation den auslösenden Mechanismus einer Reaktion zum Ansprechen bringen, zueinander in einer ganz anderen, und zwar rein quantitativen Beziehung. Wenn die Reizsituation nicht optimal ist, löst sie gewöhnlich, bei mittlerer Stärke der inneren Faktoren, eine Reaktion von nicht optimaler Intensität aus. Das Merkwürdige ist nun, daß die Intensitätsverminderung der Reaktion immer in derselben Weise verläuft, unabhängig davon, welcher der Schlüsselreize nicht vollwertig ist. Der Einfluß der Gesamtreizsituation ist also rein quantitativ; der Reizkomplex wirkt als Ganzes auf die Reaktion ein. SEITZ¹ hat diese Regel als «Reizsummenregel» bezeichnet; sie hat zweifelsohne allgemeine Gültigkeit. Dieses quantitative Zusammenwirken kann nichts anderes bedeuten, als daß der Einfluß der qualitativ so verschiedenen Schlüsselreize (d.h. die gesamten afferenten Impulse) irgendwo im Zentralnervensystem addiert wird, sozusagen in ein gemeinsames Faß geworfen wird, von dem aus dann die Impulse nach neuen Ordnungsregeln den motorischen In-

stanzen zugeführt werden. Der Mechanismus, der für dieses Sammeln und Wiederaussenden verantwortlich ist, sei ein sammelndes und wieder aussendendes Zentrum genannt. Hierbei muß betont werden, daß es sehr wohl möglich und sogar wahrscheinlich ist, daß das Sammeln an einer ganz anderen Stelle erfolgt als das Wiederaussenden. Inwieweit man sich diese Zentren streng anatomisch lokalisiert vorstellen muß, und wie scharf sie begrenzt sein dürften, ist eine Frage, die uns jetzt nicht beschäftigen wird.

Unsere Vorstellung erhält eine Stütze durch die überaus wichtigen Versuche von HESS. Es ist HESS gelungen, bei der Katze durch rein quantitative elektrische Reizung bestimmter, streng lokalisierter Stellen im Hypothalamus wohlkoordinierte Verhaltensweisen hervorzurufen, die zweifellos Instinkthandlungen in dem hier gebrauchten Sinne sind, wie Schlafen, Fressen und Kämpfen (HESS und BRÜGGER¹). Gerade die Tatsache, daß diese relativ verwickelten Aktionssysteme als Ganzes und in vollkommen normaler Koordination von einem einfachen quantifizierbaren Reiz hervorgerufen wurden, interessiert uns hier, denn sie bestätigt unsere Hypothese im Prinzip. Hess muß den Reiz irgendwo in dem sammelnden und wieder aussendenden Mechanismus gesetzt haben.

Taxis und Erbkoordination. Bevor wir nun mit Hilfe der bis jetzt gefundenen Prinzipien zu einer Synthese zu gelangen versuchen, müssen wir noch kurz auf die Erscheinung eingehen, daß die Sinnesreize das Verhalten auf zwei grundsätzlich verschiedene Arten beeinflussen können. Die Erfahrung lehrt, daß dieses Problem am besten mit Hilfe einer Analogie darzustellen ist. Die Bewegungen eines Dampfschiffes werden von zwei verschiedenen Mechanismen beherrscht. Der Propeller treibt das Schiff vor- oder rückwärts. Von ihm hängt die *Geschwindigkeit* der Bewegung ab. Ein einmaliger Reiz, ein Kommando von der Brücke, setzt ihn in Bewegung, und nur ein erneutes Kommando oder Erschöpfung des Brennstoffs ändert seine Geschwindigkeit. Die *Steuerung* des Schiffes erfolgt aber durch das Ruder. Dieses wird von einem ganz unabhängigen Mechanismus bewegt, und im Gegensatz zum Propeller wirken auf ihn fortwährend Reize ein, deren jeder eine kleine korrigierende Bewegung hervorruft. Diese steuernden Reize stammen in letzter Linie von der Außenwelt; daß sie von einem Menschen vermittelt werden, ist in diesem Zusammenhang nicht wesentlich; es gibt ja auch automatische Piloten.

Denselben Unterschied zwischen einem Fortbewegungs- und einem Steuermechanismus finden wir nun beim Tiere auch. LORENZ², der zuerst diese Unterscheidung durchgeführt hat, hat sie auch im Versuch demonstriert. Er hat gezeigt, daß die sogenannte Eirollbewegung einer Graugans, die darin besteht, daß die Gans

¹ W. R. HESS und M. BRÜGGER, *Helv. physiol. acta* 1, 33 (1943).

² K. LORENZ, *Verh. dtsch. zool. Ges.* 69 (1939).

¹ A. SEITZ, *Z. Tierpsychol.* 4, 40 (1911).

ein aus dem Nest gerolltes Ei mit dem Schnabel zurück ins Nest befördert (Abb. 15), von dem visuellen Reiz «Ei außerhalb des Nestes» ausgelöst wird. Die Eirollbewegung selbst wird von fein angepaßten Balancierbewegungen begleitet, die die seitlichen Ausweichbewegungen des Eies genau kompensieren. Wenn man nun statt eines Eies im Versuch einen Holzzylinder gibt und den Boden, über den das Ei eingerollt wird, sorgfältig flach macht, so macht das «Ei» keine seitlichen Bewegungen mehr und dann bleiben die Balancierbewegungen des Schnabels auch gänzlich aus. Die relative Unabhängigkeit der einmal ausgelösten Eirollbewegung geht aus der Tatsache hervor, daß die Bewegung oft nicht unterbrochen wird, wenn das Ei unversehens außer Kontrolle gerät und trotz der Balancierbewegungen doch seitlich entwischt (LORENZ und TINBERGEN¹).

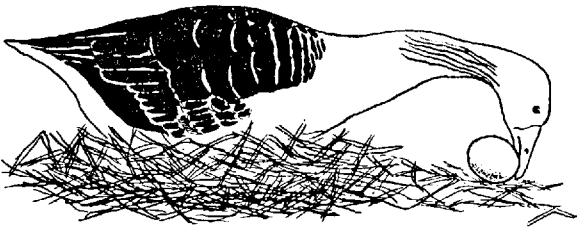


Abb. 15. Die Eirollreaktion einer Graugans (nach LORENZ und TINBERGEN, 1939).

In dieser Weise wurde gezeigt, daß die einheitlich anmutende Eirollbewegung aus zwei simultan verschränkten Komponenten besteht. Die eine ist in ihrer Form zentral festgelegt; wenn sie einmal ausgelöst wird, kann sie unabhängig von äußeren Reizen weiter ablaufen (obwohl vielleicht in vielen Fällen die auslösende Wirkung mehrmals erneuert werden muß); die zweite besteht aus einer langen Kette von kleinen, in bezug auf Außenreize gesteuerte Korrigierbewegungen, welche ausfallen, sobald die steuernden Reize ausbleiben. LORENZ nennt die erste Komponente die Erbkoordination, die andere die Taxiskomponente. Er weist darauf hin, daß die Taxien, wie sie in der klassischen Arbeit von KÜHN² behandelt werden, Simultanverschränkungen von Erbkoordinationen (meist Lokotionsbewegungen) und Taxiskomponenten sind.

Die besondere Stellung, welche solche gesteuerte Bewegungen einnehmen und die Schwierigkeiten, welche sie einer kausalen Erklärung bieten, wurde von LOEB klar erkannt, und es ist auch kein Zufall, daß LOEB seine Erklärung der Tropismen als Kombinationen von Reflexen als den Kernpunkt einer Verhaltenslehre aufbaute (LOEB³).

In anderer Weise wurde die experimentelle Unterscheidung von Erbkoordination und Taxiskomponente

bei der Sperrbewegung junger Dröseln durchgeführt. In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen wird diese Reaktion von mechanischen Reizen ausgelöst, wie zum Beispiel einem leichten Stoß gegen das Nest. Sie wird von Schwerkraftreizen gesteuert. Bald öffnen sich aber die Augen, und dann tritt ein schon oben erwähnter visueller Auslösemechanismus auf: jeder Gegenstand, der mehr als etwa 3 mm Durchmesser hat, sich bewegt, und sich über der durch das Auge der Jungen gehenden Horizontalebene befindet, löst Sperren aus. Bald wird die Reaktion nun auch anstatt von Schwerkraftreizen von visuellen Reizen gesteuert. Die Jungen richten sich nämlich jetzt auf den Kopf des Alten, und diese steuernde Wirkung kommt jeder nach außen gerichteten Unterbrechung der Umrißlinie zu, die sich an der Oberseite des Rumpfes befindet, und die sich außerdem näher bei dem Jungtier befindet als der Rumpf. Daß es auch eine optimale relative Größe des Kopfes gibt, haben wir oben gesehen.

Wir sehen also, daß die auslösenden Reize in beiden Phasen der Entwicklung gänzlich verschieden sind. Was die Sache hier noch überzeugender macht, ist ferner die Tatsache, daß die Umstellung auf die visuelle Reizsituation sich bei dem auslösenden Mechanismus erheblich früher vollzieht als bei dem steuernden Mechanismus, so daß es eine Periode von oft einigen Tagen gibt, in der das Sperren optisch ausgelöst, aber noch von der Schwerkraft gesteuert wird (TINBERGEN und KUENEN¹).

Dieser Simultanverschränkung der zwei Mechanismen ist wahrscheinlich der häufigst vorkommende Fall. Sukzessivverschränkung ist aber auch möglich. Die Fanghandlung eines Frosches ist ein klares Beispiel. Der Frosch kann mit seiner Zunge nur in einer Richtung schießen, nämlich gerade nach vorne. Nimmt er eine Fliege wahr, so dreht er sich zunächst so, daß die Fliege gerade vor ihm sitzt. Erst dann wird die Schleuderbewegung der Zunge ausgelöst. In dem einfachsten Fall, nämlich wenn die Fliege nahe genug ist, enthält die Einstellbewegung keine Erbkoordination (Lokotion), sondern sie ist reine Taxis. Die Schleuderbewegung dagegen ist reine Erbkoordination und nur was die Auslösung betrifft, von äußerer Reizung abhängig. — Auch hier gibt es eine Parallele mit der menschlichen Technik: eine Kanone wird zuerst gerichtet, und erst dann der Schuß abgefeuert.

Es braucht nicht näher betont zu werden, daß das Prinzip hier nur anhand der einfachst möglichen Fälle erläutert ist, und daß die meisten «Handlungen» zweifelsohne verwickelte Ketten und Verschränkungen enthalten.

Das Aktionssystem als Ganzes

Nachdem wir jetzt den Stand der Analyse in Hauptzügen wiedergegeben haben, sind wir daran, eine Rück-

¹ K. LORENZ und N. TINBERGEN, *Z. Tierpsychol.* 1, 2 (1939)

² A. KÜHN, *Über die Orientierung der Tiere im Raum* (Jena 1919).

³ J. LOEB, *Forced Movements, Tropisms and Animal Conduct* (Philadelphia-London, 1918).

¹ N. TINBERGEN und D. J. KUENEN, *Z. Tierpsychol.* 3, 37 (1939).

synthese zu versuchen. Bis jetzt haben wir nur Verschiedenes unterschieden und linear kausale Ketten untersucht. Zu einem Verständnis des Verhaltens als Ganzes werden wir aber nur gelangen, wenn wir die Beziehungen zwischen den einzelnen Kausalketten untersuchen. Wir wollen also jetzt die Interrelationen, die Koordinationen betrachten.

Es wird dem Leser aufgefallen sein, daß die Beispiele, die ich bis jetzt von «Reaktionen», «Handlungen», «Bewegungen» gegeben habe, unter sich sehr ungleichwertig waren. Das Gemeinsame fanden wir in ihrer Verursachung, aber wir haben die Verschiedenheiten in der *Bewegungsform* ungenügend berücksichtigt. Die Bewegung, mit der ein Stichlingsmännchen das Dach seines Nestes hinunterzwingt, oder die Fanghandlung eines Frosches, beide von relativ einfachen Reizsituationen ausgelöst (nämlich von den visuellen Reizen «hohes Dach» im ersten Fall, «Beute in Bewegung» im zweiten Fall), sind verhältnismäßig einfache Bewegungen. — Die Fanghandlung eines Wanderfalken ist komplizierter. Sie wird von einem visuellen Reiz ausgelöst (fliegender Vogel), der nicht komplizierter zu sein braucht als die genannten Reizsituationen; aber die Bewegungsfolge enthält: Verfolgen (wobei sehr geschickt Individuen aus dem Trupp isoliert werden), Zustoßen, Töten, Rufen usw. — Die Reaktion, die die Reizsituation einer «tanzenden» Biene in den wartenden Arbeiterinnen auslöst, ist ein noch verwickelteres System: sie fliegen aus, suchen in bestimmter Entfernung und in bestimmter Richtung einen ganz bestimmten Duft, lassen sich auf die gefundene Blüte nieder, saugen Honig, wobei sie vielleicht noch «sterzeln», fliegen wieder heim, und diese sämtlichen Teilreaktionen sind von verwickelten Orientierungshandlungen begleitet. Obwohl die Reizsituation auch hier relativ einfach ist, löst sie hier ein ganzes Aktionssystem aus (v. FRISCH¹).

Es ist kein Zufall, daß ich bis jetzt aber weit mehr von den einfachen als von den verwickelten Handlungen gesprochen habe: die einfachen Bewegungen sind ja der Analyse am leichtesten zugänglich. Wenn wir aber die verwickelten Handlungen näher betrachten, sehen wir, daß sie doch eine oder mehrere einfache Handlungen als Elemente enthalten. CRAIG² hat als erster darauf hingewiesen, daß instinktives Verhalten aus einer Verschränkung von zwei verschiedenen Elementen besteht. Er sah klar, daß das Endstück einer zu einem objektiven Zweck führenden Handlungskette immer aus einer stereotypen und einfachen Bewegung besteht. Diesem Endglied gehen aber Handlungen voraus, die durchaus den Charakter des Adaptiven und Zweckstrebenden haben, d.h. ihre Bewegungsform ist veränderlich, während der Zweck, nach dem sie streben, konstant bleibt. Er hat das starre Endglied «con-

summatory action» genannt. Es verbraucht die motorischen Impulse, was daraus ersichtlich ist, daß nach seiner Vollführung eine starke Schwellenerhöhung für die ädäquaten äußeren Reize auftritt. Die «consummatory action» ist das, was LORENZ die Instinkthandlung genannt hat.

Die zweckstrebende Einleitung, von CRAIG «appetitive behaviour» genannt, was von LORENZ mit Appetenzverhalten übersetzt worden ist, ist manchmal nur eine verhältnismäßig einfache Orientierungshandlung, wie im schon besprochenen Falle der Fanghandlung eines Frosches, oft aber ist es sehr verwickelt und noch deutlicher adaptiv. Es wird fortgesetzt, bis die Situation erreicht ist, welche die Reize liefert, die zur Auslösung des Endgliedes notwendig sind. LORENZ hat darauf hingewiesen, daß der Zweck des Appetenzverhaltens aber nicht eine solche Situation oder ein Objekt selber ist, sondern das Vollführen der Endhandlung.

Endglied und einleitendes Appetenzverhalten sind also sehr ungleichwertige Teile; während die Analyse der Endhandlung einige nicht unwichtige Fortschritte gemacht hat, muß die des Appetenzverhaltens eigentlich noch beginnen. In ihm können die verschiedensten Elemente enthalten sein, von den einfachsten Lokotionsbewegungen bis hinauf zu den höchsten «Verstandes»handlungen, wie LORENZ überzeugend dargelegt hat.

Die bis jetzt besprochenen «Reaktionen» verdanken nun, wie es scheint, die Verschiedenheiten ihrer Kompliziertheit hauptsächlich der Tatsache, daß das in ihnen enthaltene Appetenzverhalten in den verschiedenen Fällen so verschieden ist. Betrachten wir jetzt ein Beispiel etwas näher.

Wenn im Stichlingsmännchen der Fortpflanzungstrieb rege wird, äußert sich das im Bestreben, eine neue Umgebung aufzusuchen: es zieht vom Meere oder vom tiefen Wasser hinauf in das seichte Süßwasser, eine Form von Appetenzverhalten. Der Zug hält solange an, bis eine Temperatursteigung und der Anblick eines bestimmten Typus der Vegetation ihn zur Revierwahl bringt. Hier intensiviert sich die Färbung des Tieres, es erwacht sein Kampftrieb und sein Nestbautrieb. Ob er in einem willkürlichen Augenblick aber kämpfen oder bauen wird, kann man jetzt noch nicht voraussagen, denn das hängt von neuen, zusätzlichen Reizen ab. Der Anblick von geeignetem Nestmaterial reizt ihn zum Bauen, der Anblick eines Rivalen innerhalb des Reviers reizt ihn zum Kämpfen. Beide Bereitschaften zum Reagieren sind aber von der Aktivierung des Fortpflanzungstriebes als Ganzes abhängig.

Wenn nun ein Rival erscheint, so können wir zwar voraussagen, daß unser Männchen kämpfen wird; nicht voraussagen können wir aber, welche Bewegungen es ausführen wird, denn es verfügt über fünf verschiedene Kampfmethoden, deren jede wieder von noch spezielleren, additionellen Reizen abhängig ist. Wenn der Eindringling flieht, so verfolgt ihn unser Männchen; wenn

¹ K. v. FRISCH, Österr. zool. Z. 1, 1 (1946); Exper. 2, 397 (1946).

² W. CRAIG, Biol. Bull. 34, 91 (1918).

der Gegner ihn dagegen beißt, so reizt ihn das zum Zurückbeißen; droht der Fremde, so droht es zurück, usw. Mit anderen Worten, die Verhaltenselemente sind hierarchisch organisiert. Der Fortpflanzungstrieb als Ganzes muß erst (von inneren und äußeren Faktoren) aktiviert sein, dann bestimmen andere Faktoren, mit beschränkterer Wirkung, welche der diesem Trieb untergeordneten «Teiltriebe» aktiviert werden. Dann wieder hängt es von noch spezielleren Reizen ab, welche Endhandlung ausgeführt werden soll. Diese Hierarchie der Handlungen ist also eine Hierarchie von kommandierenden Instanzen, genau wie wir sie in vielen menschlichen Organisationen, wie etwa einer Armee, finden. Die «kommandierenden Instanzen» zeigen auf allen Niveaus die oben besprochenen Eigenschaften eines «sammelnden und wieder aussendenden Zentrums».

Die Organisation des instinktiven Verhaltens scheint nun so zu sein, daß bei Aktivierung eines übergeordneten Zentrums zuerst ein Appetenzverhalten ganz allgemeinen Art erscheint. Der Wanderfalke, in dem der Jagdtrieb rege wird, begibt sich auf die Suche nach Beute, wobei noch nicht vorauszusagen ist, ob er eine fliegende Ente, eine schwimmende Möwe oder eine Feldmaus verfolgen wird. Er wird vom einen Teil seines ausgedehnten Jagdreviers zum anderen Teil fliegen, vielleicht von ganz bestimmten Erfahrungen über frühere Erfolge geleitet. Dieses zweckstrebige Verhalten wird erst dann in anderes Verhalten übergehen, wenn sich eine neue Reizsituation dartut: er sieht eine Entenschar. Dieser Reiz löst nun eine neue Art von Appetenzverhalten aus: er fliegt auf die Enten zu und führt eine Reihe von Scheinangriffen aus, wovon der objektive Zweck ist, eine Ente aus dem Trupp loszulösen. Erst wenn dieses gelungen ist, tritt eine dritte, wieder speziellere Form von Appetenzverhalten auf: er stößt zu, und wenn es ihm gelingt, der Ente ganz nahe zu kommen, greift er sie, tötet, rupft und frißt sie. Letzteres ist eine Reihe von «consummatory actions». Also die Aktivierung der Zentren erfolgt von hoch bis niedrig, und jedes Zentrum ruft zuerst eine beschränktere Form von Appetenzverhalten hervor, bis schließlich das niedrigste Niveau, das der Endhandlung, aktiviert wird.

Diese ausschließlich auf Grund einer Betrachtung des Verhaltens intakter Tiere gewonnene Vorstellung einer hierarchischen Ordnung vieler Zentren (wobei der Begriff Zentrum zunächst rein funktionell gedacht war und über eine eventuelle Lokalisation nichts ausgesagt werden konnte) wird nun in äußerst interessanter Weise von gewissen nervenphysiologischen Befunden gestützt. Denn wie wir gesehen haben, ist eine gewisse Lokalisation von Zentren sowohl durch die Arbeiten von v. HOLST, als durch die von HESS aufgezeigt worden. Das Interessante ist nun, daß die von HESS gefundenen Zentren an «höheren» Stellen des Zentralnervensystems gefunden wurden, nämlich im Hypothalamus,

als die von v. HOLST aufgezeigten Zentren, die ja im Rückenmark liegen. Parallel damit sind nun aber die von dem Hypothalamus beherrschten Bewegungen von viel höherer Ordnung, als die von v. HOLST studierten Systeme. Erstere betreffen die übergeordneten Triebe; sie aktivieren den Freßtrieb und den Schlaftrieb als Ganzes, mit — wie aus HESS' Beschreibung hervorgeht — ihrem Appetenzverhalten, während letztere nur die Lokotionsbewegungen beherrschen. Angesichts der ethologischen Tatsachen müssen wir erwarten, daß zwischen diesen Niveaus noch mehrere intermediäre Niveaus vorhanden sein müssen. Und so kann die Instinktethologie hier der Nervenphysiologie ganz bestimmte Anweisungen geben. Wie diese Hierarchie methodisch in Angriff genommen werden soll, ist eine zweite Frage; außer mit den schon angewandten Methoden ist vielleicht mit stufenweiser Verstickung oder Narkotisierung manches zu erreichen (siehe BARCROFT¹ und auch v. HOLST²).

Das starre Endglied einer instinktiven Handlung ist selbst auch wieder hierarchisch organisiert. Die Interrelationen sind hier aber nicht inhibitiv, sondern koordinativ, indem zwischen den gleichzeitig ablaufenden Muskelkontraktionen durch besondere Einflüsse Zusammenwirkung in bestimmter Ordnung bewirkt wird. v. HOLST hat zwei solcher Einflüsse studiert und sie Superposition und Magnetwirkung genannt. Ein Teilrhythmus kann einen anderen sowohl in bezug auf Intensität (Superposition) wie auch Takt (Magnetwirkung), beeinflussen.

Bei Fischen, wo er diese Beziehungen besonders eingehend studiert hat, bestehen viele «consummatory actions» aus koordinierten Bewegungen von mehreren Flossen. Unter besonderen Umständen kann die Koordination ausfallen. Dieser Ausfall erfolgt aber stufenweise. Wenn die Magnetwirkung zwischen den Zentren der Einzelflossen unterbleibt, bewegen sich die Flossen unabhängig voneinander, jede gehorcht ihrem eigenen Rhythmus. Die Strahlen jeder Einzelflosse bewegen sich aber noch koordiniert. Wenn auch diese ordnende Macht ausfällt, bewegen sich die Strahlen einer Flosse unabhängig voneinander, die Flosse flattert. Jeder einzelne Flossenstrahl bewegt sich dann aber selbst noch regelmäßig im Pendeltakt hin und her.

Also auch hier sehen wir eine stufenweise organisierte Hierarchie, die wir hinunter bis auf die Stufe der Kontraktion eines Einzelmuskels verfolgen können.

Hier sind wir also skizzenhaft von der Instinkthandlung als Ganzes analysierend hinabgestiegen bis zur Einzelkontraktion, bis zur Stufe des einfachen Reflexes bzw. Automatismus. Bei dieser Analyse ist uns klar geworden, daß sie sich nicht mit der Feststellung linearer kausaler Beziehungen zufrieden geben darf, sondern auch Interrelationen zwischen den einzelnen

¹ J. BARCROFT, *The Brain and its Environment* (New Haven, 1938).

² E. v. HOLST, *Naturwiss.* 25, 625, 641 (1937).

Kausalketten in die Untersuchung einbeziehen muß. Es sind ja diese Interrelationen, die dem Geschehen als Ganzes seinen «Gestalt»charakter geben.

Wie schon bemerkt, bedeutet die Erkenntnis, es mit einer «Gestalt» zu tun zu haben — eine Erkenntnis zu der wir auf Schritt und Tritt gezwungen sind —, keineswegs, daß wir vor einer undurchdringlichen Mauer angelangt sind, die unserem analytischen Streben ein unerbittliches Halt zuruft. Sobald wir auf Gestalten stoßen, müssen wir bloß verstehen, daß unsere Analyse sich nicht mehr rein linear, sondern «interkausal» gestalten muß. Es ist von großer Bedeutung, daß v. HOLST hat zeigen können, daß eine «interkausale» Koordinationsanalyse tatsächlich dazu führen kann, eine Gestalt in quantitativen Beziehungen zu zerlegen. v. HOLST hat nämlich bei gewissen Lokomotionsbewegungen von Fischen bewiesen, daß durch quantitativ meßbare Einflüsse aus einfachen Muskelkontraktionen eine Bewegung entstehen kann, die durchaus Gestaltseigenschaften hat (v. HOLST¹). Bis jetzt ist, soweit mir bekannt, ein ähnlicher Versuch für die rezeptorischen Prozesse nicht angestellt worden; v. HOLSTS Vorbild wird aber hoffentlich befruchtend wirken.

Wir haben jetzt das in vager Form schon öfters in der Tierpsychologie entworfene Bild des instinktiven Verhaltens bis zu einem gewissen Grade konkretisiert. Nicht nur, daß wir jetzt zum Beispiel über Plastizität oder Starrheit, worüber in der Vergangenheit soviel diskutiert worden ist, besser urteilen, indem wir zeigen können, daß der Grad der Starrheit eine Frage des aktivierten Niveaus ist; wir können jetzt auch die Unterscheidung verschiedener Instinkte oder Funktionskreise besser begründen. Es bestehen nämlich zwischen den verschiedenen Zentren eines Niveaus gewisse inhibitorische Beziehungen. Wenn der Freßtrieb stark aktiviert ist, wird ein Tier temporär weniger empfindlich für sexuelle Reize und Reize anderer Triebe. Umgekehrt, wenn ein Tier stark sexuell aktiviert ist, reagiert es nicht bald auf Reize, die sonst Flucht oder Fressen auslösen. Es sind diese inhibitorischen Querverbindungen, welche bewirken, daß ein Tier im allgemeinen nicht zwei Dinge zu gleicher Zeit macht, und auch die Basis der Unterscheidung von verschiedenen «Instinkten» bilden.

Das bringt uns zu der Frage, was denn eigentlich «ein Instinkt» ist. Es wird aus dem Gesagten klar sein, daß ich glaube, daß wir in Zukunft einen Instinkt nicht definieren werden können, ohne seine neurophysiologische Basis zu erwähnen. Weil das von mir entworfene Bild noch so lückenhaft ist und der konkreten Bestätigung in vielen Einzelheiten noch bedarf, gebe ich hier eine vorläufige Definition nur zögernd. Als einen Instinkt möchte ich dann einen gewissen hierarchisch organisierten neurophysiologischen Mechanismus bezeichnen, der für gewisse aufladende und

auslösende innere und äußere Faktoren empfindlich ist und auf diese Faktoren mit koordinierten Bewegungen antwortet, die auf das Erreichen eines arterhaltenden Zweckes gerichtet sind. Eigentlich ist es dabei Geschmackssache, ob man die inneren hormonalen Faktoren wie die endogenen zentralnervösen Faktoren in den Instinkt aufnehmen will. Hauptsache ist vielleicht, daß wir sowohl das Reaktionsvermögen, wie auch den Trieb (das Ergebnis der aufladenden Faktoren) als abhängig von einem Mechanismus betrachten, wozu ja die Tatsachen uns einfach zwingen. Es geht hieraus zugleich klar hervor, daß unsere Tatsachen sehr wichtige theoretische Folgerungen notwendig machen, die sogar auf das Problem der psychophysischen Relation einen tiefgreifenden Einfluß haben werden. Weiter ist es auch von Interesse, daß wir in dem Instinkt sowohl die physiologischen Mechanismen wie die Zielgerichtetheit erkennen.

Die subjektiven Erscheinungen

Ich möchte jetzt noch kurz eine Frage der Psychologie streifen, nämlich die der Beziehungen zwischen den physiologischen Mechanismen des instinktiven Verhaltens und den subjektiven Erscheinungen.

Man sieht oft die Meinung vertreten, daß wir beim Verstehen des Verhaltens zwar über eine gewisse Strecke physiologische Methoden anwenden können, daß wir aber früher oder später auf das Psychische stoßen, und daß dann das objektivistische Denken inadäquat werde. Man nimmt sozusagen eine Querschranke an, die man übersteigen müsse und wobei man sich von der Ethologie in die Psychologie begeben müsse. Das Merkwürdige dabei ist aber, daß sich diese Versperrung mit dem Fortschreiten der Ethologie (Physiologie) immer mehr verschiebt, und zwar in der Richtung des Höheren, des mehr Integrierten.

Ich glaube, daß diese Betrachtungsweise nicht richtig ist und daß *jedes* Verhalten zugleich kausal erklärt *und* erlebnispsychologisch betrachtet werden kann. Die beiden Betrachtungsweisen gehen nebeneinander, und wo es ein gewisses Maß von Zurückdrängung gibt, so erfolgt diese sozusagen schneeflugartig, seitwärts, indem die Physiologie manchmal die Psychologie zwingen muß, ihr den Platz *neben* sich einzuräumen, auch dort wo die Erlebnispsychologie sich Alleinherrscherin wähnte. Dieser Schneeflug begibt sich langsam aber unaufhörlich und unbezwingbar bergaufwärts, von den niederen Koordinationsstufen über die der «consummatory act» nach immer höheren Integrationsniveaus. Solange die beiden Betrachtungsweisen ihre seitlichen Grenzen nicht überschreiten, werden sie immer nebeneinander mit Recht bestehen. Natürlich lehrt keine von beiden uns das «Wesentliche»; es bleibt Geschmackssache, ob man sich mehr für das objektivistische oder für das subjektivistische Studium interessiert. Beide sind, beim Menschen, möglich.

¹ E. v. HOLST, Z. vergl. Physiol. 26, 481 (1939).

Anders steht es in der Tierethologie. Jede Erlebnispsychologie der Tiere bleibt Spekulation, weil die einzige Tatsachenquelle der Erlebnispsychologie, die Introspektion, uns hier abgeht. Die Schlüsse, welche der Erlebnispsychologe über die subjektiven Erscheinungen bei Tieren zieht, sind deshalb, wie ja oft betont wurde, Analogieschlüsse. Eine solche Tierpsychologie ist also im Grunde Humanpsychologie, und das ist, neben den am Anfang dieses Aufsatzes genannten Gründen, der wichtigste Grund für die bewußte methodische Selbstbeschränkung des Tierethologen.

Summary

The present paper is an attempt at a synthesis of the main facts found by students of behaviour and neurophysiologists into a picture of the causal systems underlying innate behaviour.

Most innate behaviour elements are dependent on both internal and external causal factors. The external releasing situation, which can be analysed by means of experiments with dummies, is always characterized by relatively few "sign stimuli". Whereas these sign stimuli are "configurational", their functional combination is of a purely additive nature, in other words, somewhere in the central nervous system their influences are added to each other in a purely quantitative way.

The internal factors are of diverse types: internal sensorial stimuli, hormones, and intrinsic ("automatic") impulses generated by the central nervous system itself (WEISS, v. HOLST). These internal impulses, sometimes in co-operation with unspecific external stimuli (GRAY, LISSMANN) keep the centers at a high level of activation. The phenomenon of central nervous fatigue, observed not only in locomotor patterns (v. HOLST) but also in instinctive acts as a whole (LORENZ) points to the conclusion that the sign stimuli merely remove a block which normally prevents the charged centers from discharging into overt behaviour.

The centers of instinctive behaviour are organized in a hierarchical system. The results of HESS and of v. HOLST support this view of hierarchical organization.

Activation of the higher instinctive centers usually gives rise to directive or "appetitive" behaviour (CRAIG), which is continued until a situation is encountered that provides the sign stimuli releasing the end activity or consummatory act (CRAIG). While appetitive behaviour may be highly variable and adaptive, the consummatory act is relatively simple and stereotyped. The studies of LORENZ and TINBERGEN, and of TINBERGEN and KUENEN show that the consummate act may be a combination of an intrinsic pattern and an orientating movement; v. HOLST has begun the analysis of the intrinsic patterns.

Considérations cliniques sur le rôle des hémènes¹

Par A. VANNOTTI², Lausanne

Les hèmes, appelées couramment en biologie hémènes, sont des pigments composés d'un anneau porphyrique contenant un atome de fer. Associées à des supports protéiques différents, les hèmes sont les constituants d'une série de pigments d'une grande importance biologique ayant souvent le caractère de ferment. Ces pigments peuvent circuler dans le sang, étant portés par ses éléments figurés, comme aussi être fixés dans les tissus: nous parlons de hèmes ou hémènes sanguins ou circulantes, et de hèmes ou hémènes tissulaires ou cellulaires. Parmi les premières, nous connaissons l'hémoglobine et la catalase se trouvant dans les globules rouges, l'oxydase et les cytochromes des globules blancs; parmi les autres, la myoglobine, les cytochromes, l'oxydase, la catalase, la peroxydase.

La constitution chimique de tous ces pigments est très semblable, ce qui varie est surtout le support protéique.

Notons que l'hémoglobine et la myoglobine sont des pigments jouant, par la présence du fer dans l'hème, le rôle de fixateur d'oxygène, les cytochromes, l'oxydase, la catalase et la peroxydase sont de nouveau,

grâce à l'action du fer, des ferments particulièrement intéressés à la régulation de la respiration cellulaire et comme tels, liés fonctionnellement au système des catalyseurs cellulaires.

Il est donc compréhensible que, par un trouble de la synthèse ou de la destruction de ces pigments, puissent se déclencher du point de vue clinique, de multiples symptômes pathologiques intéressant soit la composition du sang, soit la fonction des tissus et des cellules. Nous aimerions analyser ici les problèmes intéressant en pathologie humaine la fonction des hèmes, et nous sommes porté à parler ainsi

- a) des troubles de la synthèse des hèmes sanguins,
- b) des troubles de la dégradation de hémoglobine,
- c) du métabolisme physiologique et pathologique des hèmes cellulaires.

Avant de parler des troubles de la synthèse de l'hémoglobine, nous aimerions soulever la question du siège de la formation de l'hémoglobine. Il n'y a pas de doute que c'est dans l'érythroblaste que cette synthèse se fait et se poursuit dans tous les stades de la maturation des globules rouges, le taux d'hémoglobine dans la cellule rouge étant ainsi un index de la maturation de la cellule. Selon MACCALLUM¹, le noyau de l'érythro-

¹ Conférence principale, présentée à la Société suisse de biologie médicale lors de la 127^e Assemblée générale de la Société helvétique des sciences naturelles à Genève, le 31 août 1947.

² Policlinique médicale universitaire, Lausanne.

¹ A. B. MACCALLUM, *Ergeb. Physiol.* 7, 552 (1908).