

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

ÜBER DEN ART- UND INDIVIDUALGERUCH BEI FISCHEN¹.

Von
HANS GÖZ.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 28. März 1941.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	2
Beschreibung der Methode	3
1. Die Versuchsanordnung	3
a) Unzulängliche Versuchsanordnungen	3
b) Die endgültige Versuchsanordnung	4
2. Herkunft der Ellritzen und Vorbereitung für die Differenzdressur	5
3. Fütterung und Strafe	6
4. Haltung der Duftfische und Kontrollversuche	6
5. Protokollführung und Wertung des Verhaltens	7
A. Der Artgeruch bei Fischen	9
1. Dressurgang bei <i>Phox.</i> 18	9
2. Kontrollversuche zur Bestätigung der mit <i>Phox.</i> 18 gewonnenen Ergebnisse	12
3. Versuche vor und nach Exstirpation der <i>Bulbi olfactorii</i>	13
4. Versuche zum Nachweis, daß ein bestimmter Artgeruch in seiner Spezifität auch aus einem Gemisch verschiedener Artgerüche wahrgenommen werden kann.	15
B. Der Individualgeruch bei Fischen	17
1. Einleitung	17
2. Dressurgang bei <i>Phox.</i> 34	17
C. Zu den Ergebnissen	22
I. Zusammenfassung sämtlicher Versuche über den Art- und Individualgeruch	22
II. Allgemeines zu den Versuchen	24
1. Einfluß von Temperatur, Witterung und Sexualperiode	24
2. Zeit und Zahl für die zu den Versuchen benötigten Dressuren; Tagesdressurzahl	24
3. Psychologische Faktoren bei der Dressur und Umdressur	25
a) Die Dressur	25
b) Die Umdressur	26
4. Das Erinnerungsvermögen	27
5. Das Verhalten außerhalb der Dressur und die individuelle Reaktionsweise	27
D. Versuche zum Nachweis eines Artgeruches bei Amphibien	28
E. Zur biologischen Bedeutung des Artgeruches bei Fischen	29
I. Versuche an geblendeten Ellritzen	30
1. Versuch mit Hechtgeruch nach Geruch von <i>Gobio fluv.</i>	30
2. Versuche mit Artgeruchsreihe von verschiedenen Familienvertretern	31
a) <i>Esox</i> am Anfang der Reihe	31
b) <i>Esox</i> am Ende der Reihe	32

¹ D 19.

	Seite
3. Versuche mit Artgeruchsreihen, nachdem die vorher nicht reagierenden Ellritzen zu einem Hecht gesetzt waren	32
a) Hecht raubt	32
b) Kontrollversuch	33
4. Besprechung der Versuche	33
II. Versuche an sehenden Ellritzen	34
III. Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Artgerüchen	36
1. Ergebnisse der Dressurversuche	36
2. Ergebnisse der Spontanversuche	37
IV. Die auf Hechtgeruch erfolgenden Schreckreaktionen unter dem Begriff „tierische Hypnose“	37
V. Die biologische Bedeutung des „Sich-Drückens“	40
F. Das Verhalten des Ellritzenschwarms auf Hechtgeruch	41
G. Ergebnisse	42
Literaturverzeichnis	44

Einleitung.

Die Annahme, daß man beim chemischen Sinn der Wassertiere aus theoretischen Erwägungen nur von einem Geschmacksinn reden könne (NAGEL 1894), hielt den sinnesphysiologischen Prüfungen nicht stand. Die Ergebnisse der Versuche v. UEXKÜLLS (1895) und STRIECKS (1924) ließen keinen Zweifel mehr offen, daß den Fischen, ebenso wie den landlebenden Tieren, ein auf Geruch- und Geschmacksinn verteiltes, chemisches Wahrnehmungsvermögen zukommt.

Für die Geschmacksempfindlichkeit der Ellritze suchte KRINNER die absolute Empfindungsschwelle und prüfte die Erkennungsschwelle. Die gefundenen Werte beweisen eine erstaunlich hohe Leistungsfähigkeit des Geschmacksinnesorgans. Nach diesen sinnesphysiologischen Untersuchungen war zu erwarten, daß die Organe des chemischen Sinnes den Fischen zur Bewältigung der verschiedensten Aufgaben von Nutzen sind. Jedoch liegen in dieser Richtung nur wenige Untersuchungen mit positivem Ergebnis vor.

Im Zusammenhang mit den Gebrauchsmöglichkeiten eines gut ausgebildeten Sinnesorgans finden wir meist innerhalb einer Art die Ausbildung von Merkmalen, welche als Reiz auf das betreffende Organ wirken und von biologischer Bedeutung für die Art sind. Mit vorliegender Arbeit wurde der Versuch unternommen, die Erscheinung des Art- und Individualgeruchs bei Fischen aufzuzeigen, nach deren biologischer Bedeutung zu forschen und in diesem Zusammenhang die Leistungsfähigkeit des Geruchsinnesorgans einer Prüfung zu unterziehen¹. Als Ansporn diente die Erfahrung, daß es jedem mit normalem Geruchsinn ausgestatteten Menschen möglich ist, sich durch eine Geruchsprüfung davon zu überzeugen, daß verschiedene Fischarten unzweifelhaft einen eigentümlichen Duft verbreiten. Bei genügender Konzentration wird dieser Duft

¹ Meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. v. FRISCH, danke ich für die Anregung und die stete Anteilnahme am Werden der Arbeit.

besonders deutlich z. B. beim Aitel und der Ellritze wahrgenommen. W. WREDE (1932) weist nach, daß der Schleim von Ellritzen einen Reiz auf die Chemorezeptoren der Artgenossen ausübt.

Beschreibung der Methode.

1. Die Versuchsanordnung.

Als Mittel zur Bearbeitung des Themas war das Experiment im Laboratorium unerlässlich; gewählt wurde der Weg der Differenzdressur (*Wahlversuch*). Die Ellritze (*Phoxinus laevis* AG.) hat sich in den verschiedenartigsten Dressurversuchen als außergewöhnlich geeignet erwiesen. Auch erschien es reizvoll, den Versuch zu unternehmen, unser Wissen von dieser, auf sinnesphysiologischem Gebiete in hervorragendem Maße bearbeiteten Art um ein Weiteres zu bereichern. So sind die folgenden Versuche alle an dressierten Ellritzen ausgeführt.

Für die Dressur galt es, den (zunächst noch hypothetischen) Riechstoffen eine scharf umrissene biologische Bedeutung zu geben, ohne Rücksicht auf die mutmaßliche Rolle, welche zu spielen sie in Wirklichkeit bestimmt sein mußten. Vorgesehen war die bei Wahlversuchen übliche Methode, in Verbindung mit den als Signalreizen dienenden Riechstoffen Futter- oder Strafreize zu geben. Im Falle des Gelingens der Differenzdressur hatten auf die Signalreize allein die für den Futterreiz typischen Such- und Schnappreaktionen oder die dem Strafreiz zugehörigen Fluchtreaktionen zu erfolgen. Diesen Bedingungen entsprechend richtige Reaktionen mußten den Beweis für das Bestehen der gesuchten Stoffe sowie für die Fähigkeit des Fisches zum Erkennen eines Unterschiedes zwischen den in Gegenüberstellung geprüften Stoffen erbringen.

Zur Vermeidung des unerwünschten Einflusses optischer Reize mußten sämtliche Dressurfische geblendet werden. Zunächst wurden alle Organe des chemischen Sinnes unversehrt belassen, da vorerst allein auf die Bestätigung der fraglichen Stoffe abgezielt war. Die Kontrolle und Entscheidung darüber, ob es sich tatsächlich um Riechstoffe handelte, blieb weiteren Untersuchungen (S. 13ff) vorbehalten.

a) Unzulängliche Versuchsanordnungen.

Eingangs seien zwei Versuchsanordnungen erwähnt, welche zwar den gewünschten Erfolg nicht zeitigten, aber die bisweilen geradezu verblüffende Reaktionsbereitschaft der Dressurfische offenbarten. Es stellte sich aus den verschiedensten — nicht zuletzt biologischen — Gründen die Notwendigkeit heraus, die Stoffe den Dressurfischen möglichst in der Form zugehen zu lassen, in welcher sie vom Fisch normalerweise angetroffen werden. Im Prinzip gab es zur Behebung dieser experimentellen Schwierigkeit nur *eine* Lösung, welche allerdings einen Ausbau der Versuchsanordnung nötig machte.

Versuchsanordnung A: Geblendete Ellritzen wurden einzeln in Aquarien gesetzt. Eine als Duftspender dienende Ellritze wurde außerhalb des Wassers mit einem Wattebausch abgetupft. Dieser nun mit Ausscheidungsprodukten getränkte

Bausch kam in das Versuchsbecken und nach 20 Sek. erhielt der Dressurfisch Futter gereicht. So sollte er veranlaßt werden, die Assoziation Duft=Futter zu bilden, um späterhin schon auf die Wahrnehmung des Duftes die in Erwartung von Futter üblichen Such- und Schnappbewegungen auszuführen. Ein reiner Wattebausch diente als Kontrolle. Diese — von WREDE stammende — Versuchsanordnung zeitigte keine brauchbaren Ergebnisse. Zwar wurde die Assoziation Bausch=Futter sehr rasch gebildet (nach 3—5 Dressuren), doch konnten die Tiere trotz Strafe nicht davon abgebracht werden, auch auf das Vorsetzen eines schleimfreien Wattebausches mit Futterreaktion zu antworten.

Versuchsanordnung A¹: Zur Vermeidung einer unerwünschten Orientierung durch den Strömungs- und Tastsinn wurde die Watte in der Folge durch kleine Stückchen (2 qem) möglichst reinen Filtrierpapiers ersetzt. Das Filtrierpapier wurde wie bei Methode A mit Ausscheidungsprodukten getränkt und dann im Versuchsbecken unter dem Wasserspiegel an die Wand geklebt. Die Futterreaktion blieb bestehen, doch wieder ohne Unterschied auf „reines“ oder mit Schleim getränktes Papier. Am besten ausgeprägt waren die Reaktionen bei vier Tieren, mit welchen vorher noch nicht gearbeitet worden war. Vom ersten Versuch an zeigten sie heftige Reaktionen, sobald sie beim Schwimmen längs den Wänden an dem Filtrierpapier vorbeikamen; sie konnten die Reizquelle jedoch schlecht lokalisieren. Es wurde auch folgende Beobachtung gemacht: Die Tiere, welche anfänglich besonders lebhaft auf den Bausch oder Papier gebotenen Schleim reagiert hatten, gerieten nach wenigen Dressuren bisweilen in einen Zustand dauernder Futterreaktion, d. h. sie schwammen häufig 5—10 Min. lang ununterbrochen heftig schnappend umher. Ob dieses Verhalten auf der Reizwirkung im Wasser enthaltener Stoffe — Rückstände der Dressurstoffe oder eigener Produkte — beruhte, oder als Leerlaufreaktion anzusprechen ist, sei dahingestellt.

Ich will nicht behaupten, daß diese Methoden bei weiterer Ausarbeitung nicht auch hätten zum Ziele führen können. Doch schien mir eine andere Anordnung besser geeignet, die nunmehr beschrieben sei.

b) Die endgültige Versuchsanordnung.

Versuchsanordnung B: Als Versuchsbecken dient ein Aquarium von den Maßen 18 × 24 cm mit einer Wasserhöhe von 8 cm. In einer der hinteren Ecken befindet sich der Heber zum Wasserablauf. In der Mitte der vorderen Schmalseite hängt ein Glasrichter mit 6 cm oberem Durchmesser. Die Trichterspitze liegt der Vorderwand in Höhe des Wasserspiegels an. Dem oberen Aquarienrand ist auf einer der langen Seiten ein gebogenes Glasrohr (Verbindungsrohr) angeklemt, welches — vom Aquarienrand gemessen — eine Höhe von 12,5 cm besitzt und dessen Mündung über dem Trichter liegt. Der hintere Teil des Aquariums ist bis zu der Klemme für das Verbindungsrohr mit Drahtgitter abgeleckt, so daß vor der Klemme ein 9 cm langer Streifen freibleibt, welcher durch eine Glasplatte verschlossen wird. Als Behälter für den Fisch, dessen im Wasser verteilter Duft beim Versuch Verwendung findet, dient ein Präparateglas mit den Maßen 12,5 × 5 × 10. An dessen langer Seite ist über dem Boden ein Loch gebohrt und darauf ein Glashahn gesetzt (Duftbehälter). Zum Zwecke der Wasserdurchspülung des Versuchsbeckens führt ein gebogenes Glasrohr (Zuleitungsrohr) das Brunnenwasser aus der Institutsleitung zu dem Verbindungsrohr. Beim Versuch

wird die Glasplatte abgenommen und hinter die Klemme auf das Drahtgitter gelegt; damit ist vorne ein offener Spalt freigegeben, durch welchen gefüttert und gestraft werden kann. Die Glasplatte dient nun als Unterlage für den Duftbehälter; dieser wird so aufgestellt, daß sein Glashahn über dem Trichter mündet. Zum Versuch wird dieser Hahn aufgedreht und das Duftwasser fällt in den Trichter. Der Haupthahn der Wasserleitung wird abgestellt. Das Zuleitungsrohr wird von dem Verbindungsrohr zum oberen Rand des Duftbeckens herübergelegt, darauf der Haupthahn wieder aufgedreht. Das Brunnenwasser fließt also jetzt nicht mehr durch das Verbindungsrohr, sondern durch das Duftbecken zum Trichter (Abb. 1).

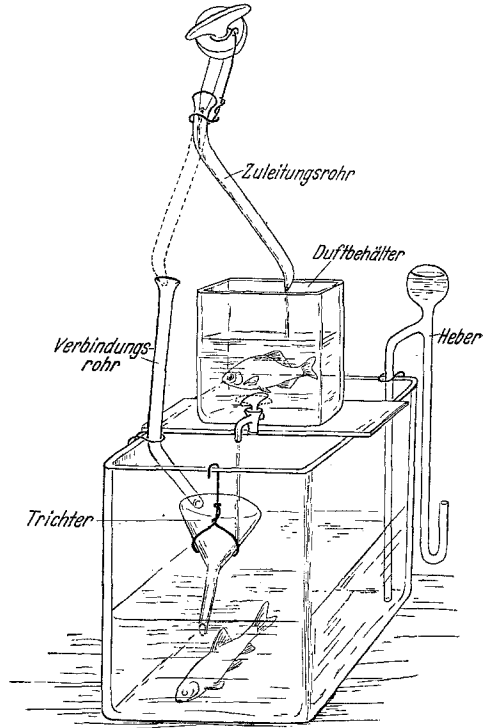


Abb. 1. Versuchsanordnung zur Dressur einer Ellritze auf den Duft eines anderen Fisches.

2. Herkunft der Ellritzen und Vorbereitung für die Differenzdressur.

Alle Ellritzen, sowohl Dressur- wie Duftfische, stammten aus eigenen Isarfängen. Als Dressurfische wurden gesunde Tiere mittlerer Größe (6–9 cm) ausgewählt und geblendet. Dieser Eingriff veränderte die Psyche mancher Tiere derart, daß sie mangels Reaktionslust als untauglich ausgeschaltet werden mußten.

Spätestens 6 Tage nach der Blendung wurde mit der einfachen Dressur zum Zwecke der Ausbildung einer positiven Schnappreaktion auf einen Duftstoff begonnen. Die Assoziation Duftstoff = Futter war nach höchstens fünf Dressuren gebildet. Es erwies sich zweckmäßig, schon nach 15–20 positiven Reaktionen mit der Differenzdressur anzufangen, d. h. eine negative Reaktion (Flucht oder wenigstens indifferentes Verhalten) auf einen andersgearteten Duftstoff auszubilden. Allen Anscheines nimmt bei zu langer, einseitiger Ausbildung der Futterreaktion diese allmählich einen so gewohnheitsmäßig, reflexartig raschen Ablauf, daß in der Folge bei Beginn einer Differenzdressur der Fisch viel schwerer zum Wählen zu bringen ist.

Bis zum Beginn der Differenzdressur gilt es, die Tiere von akustischen- und Strömungsreizen unbeeinflussbar zu machen. Aufenthalt im Versuchsraum, laute Unterhaltung, Erschütterung der Versuchsbecken und häufiger Wechsel der Stärke des fließenden Wassers sind geeignete Mittel, um unerwünschte Nebendressuren auf falsche Auslöser zu vermeiden.

3. Fütterung und Strafe.

Bei den Positivdressuren wurde am Futterstabe eine möglichst kleine Faser Pferdefleisch gereicht; das Fleisch war gewässert, um Reizstoffe zu entfernen. So blieben die Tiere im gewünschten Futterzustand, ohne daß der Dressurerfolg durch die von HAFEN erwähnte „Nervosität“ eine Beeinträchtigung erfahren hätte. Gerade die wirklich nervösen Tiere verweigerten oft trotz schlechten Ernährungszustandes längere Zeit hindurch jede Futteraufnahme, während reaktionslustige Tiere mitunter auch nach Sättigung richtige Wahlen zeigten.

Nach den positiven, also falschen Wahlen bei den Negativdressuren wurde mit einem Glasstab gestraft. Während der Andressuren half in den meisten Fällen erst eine ordentliche Tracht von Prügeln. Verschiedene Tiere mußten so heftig geschlagen werden, daß sie nachher völlig erschöpft, schief liegend an der Wasseroberfläche trieben. Trotzdem behielten sie ihre Reaktionslust und mußten noch mehrmals gestraft oder durch starkes Aufwühlen des Wassers in Schrecken versetzt werden. Die meisten der Tiere, welche später die besten Ergebnisse lieferten, wurden auf diese Weise „zugerichtet“.

4. Haltung der Duftfische und Kontrollversuche.

Jeder Duftspender wurde — solange er sich nicht zum Versuche im Duftbehälter befand — in einem besonderen Becken gehalten. Diese Becken waren ständig von Leitungswasser durchflossen, um eine Wassertemperatur zu halten, welche derjenigen im Duftbehälter annähernd entsprach. Dies war erforderlich, da die Fische zum Teil gegen Temperaturunterschiede des Wassers sehr empfindlich sind. Die Duftspender wurden ausschließlich abends nach der letzten Dressur gefüttert; dadurch war gewährleistet, daß ihnen weder Riech- noch Schmeckstoffe des Fleisches anhafteten, wenn sie zur Dressur Verwendung fanden.

Es sei auf eine unangenehme Eigenschaft der sonst sehr anspruchslosen Art *Amiurus nebulosus* hingewiesen. Wurden diese 15 cm langen Tiere umgesetzt, so daß ihnen nur noch 400 ccm Wasser zur Verfügung stand, begannen sie regelmäßig ihren Mageninhalt auszuwürgen. Sie mußten nachträglich in reinem Wasser abgespült und dann erst in den Duftbehälter gesetzt werden. Übrigens schienen derartige Verunreinigungen des Duftwassers so wenig wie Kotmassen die Wahl der Dressurfische zu beeinträchtigen.

Tiere der Gattung *Alburnus* wurden zum Teil durch den Gebrauch als Duftspender und das hiermit verbundene oftmalige Umsetzen recht anfällig gegen Verpilzung. Im allgemeinen bereitete das Arbeiten mit den verschiedensten Arten keine Schwierigkeit. Zu berücksichtigen war das große Sauerstoffbedürfnis der Salmoniden, dem durch die Zuführung von Preßluft abgeholfen werden konnte. Auch verdiente die starke Empfindlichkeit von *Cobitis fossilis* gegen raschen Temperaturwechsel des Wassers beim Umsetzen besondere Beachtung. In jeder Beziehung als außerordentlich anspruchslos erwies sich der Cyprinide *Gobio fluviatilis*.

Die Konzentration des Duftwassers hatte keinen entscheidenden Einfluß auf das Dressurergebnis. Dazu folgende Kontrollversuche:

Wurde reines Brunnenwasser durch den Duftbehälter in das Versuchsbecken geleitet, so trat keine Änderung im Verhalten des Dressurfisches ein. Wurde nun der Duftfisch eingesetzt, so begannen die Dressurfische — oft schon nach 3 Sek. — zu reagieren, und zwar mit richtiger Wahl. Im allgemeinen blieben die Duftspender über mehrere Dressuren in den Duftbehältern. Damit war wohl ein Anstieg der Konzentration von Duftstoffen und sicher der Wassertemperatur verbunden. Die Richtigkeit der Wahlen blieb aber bestehen. Es wurde nun als Kontrollversuch z. B. die Positivdressur mit einem eben erst eingesetzten, die Negativdressur dagegen mit einem schon stundenlang im Behälter gehaltenen Duftspender durchgeführt. Dies hatte keine Fehler zur Folge.

Bei den Versuchskombinationen zum Artduft standen für die Dressuren immer mehrere Duftfische beider zu prüfenden Arten zur Verfügung. Sie ermöglichten einen Wechsel in der Besetzung der Duftbecken. Dadurch wurden irreführende Reaktionen auf individuelle Besonderheiten einzelner Duftfische vermieden.

Bei den Positiv- und Negativdressuren innerhalb einer Kombination fanden möglichst gleich große Individuen Verwendung. Im Kontrollversuch konnten zu den Positivdressuren große, zu den Negativdressuren kleine Individuen der entsprechenden Art herangezogen werden. Durch einen Wechsel des Größenverhältnisses war kein Einfluß auf die Reaktionen der Dressurfische herbeizuführen.

Bei all diesen Kontrollversuchen stellte sich übereinstimmend heraus, daß die Dressurfische sich bei der Wahl allein nach der *Qualität* der Duftstoffe richteten.

Zur Kontrolle wurden die Duftbecken von Positiv und Negativ häufig vertauscht.

5. Protokollführung und Wertung des Verhaltens.

Ein kurzer Protokollauszug soll die Art der Protokollführung sowie das normale Verhalten eines Dressurfisches bei richtigen Wahlen aufzeigen. Tabelle 1 gibt einen Ausschnitt vom ersten Versuch mit *Phox.* 34, in welchem an zwei Ellritzen männlichen Geschlechtes die Frage nach dem Individualgeruch geprüft wurde. Gewählt wurde ein Ausschnitt von später zu besprechenden Versuchen, da an diesem Beispiel die verschiedenen Möglichkeiten im Verhalten der Tiere, soweit sie für die Wertung des Dressurerfolges eine Rolle spielen, umfassend zu erläutern sind. Das Verhalten *vor* jeder Dressur war zu berücksichtigen; es kam vor, daß der Dressurfisch suchend oder sogar schwach schnappend umherschwamm. In solchen Fällen durfte eine Positivdressur natürlich nicht angesetzt werden. Dagegen konnte bei einer Negativdressur durch das Einstellen der Such- und Schnappbewegungen, durch das Zögern und Ansetzen zur Flucht die Beherrschung der Dressur besonders sinnfällig unter Beweis gestellt werden. Der Individualgeruch des positiven

Individuums wurde von *Phox.* 34 im allgemeinen mit heftigem Schnappen an der Trichterspitze, des negativen mit wilder Flucht beantwortet. Fast immer stieg der halbhoch schwimmende Fisch schon beim ersten Vorbeikommen zur Trichterspitze auf und zögerte nur den Bruchteil einer Sekunde, um sich dann zu entscheiden.

Die Wahl erfolgte, auch wenn zwischen zwei Dressuren nur wenige Sekunden lagen, meist in der geschilderten Weise nach kurzem Stutzen. Mitunter war eine von diesem Normalfall abweichende Verhaltensweise zu beobachten. Dabei beantwortete *Phox.* 34 den gebotenen Dressurreiz zunächst ohne das geringste vorausgehende Zögern unverzüglich mit der falschen Reaktion. Spätestens nach 5 Sek. setzte jedoch ein längeres

Tabelle 1. Protokollauszug.

1. Versuch mit *Phox.* 34. Kombination: *Phox.* ♂ 1 gegen *Phox.* ♂ I.

Tag	Stunden	Tagesdressurzahl	F.	Verhalten vor der Dressur	Verhalten während Dressur (jeweils 40 Sek. Beobachtung)	P.	N.
7. 6.	8 ⁴⁰	4 +	+	gleichmäßig rasche Runden	1. Runde unter Trichter stopp; Aufsteigen zu Trichterspitze; sogleich ausdauernd heftig schnappen	+	—
	8 ⁴⁷	5 —		gleichmäßig rasche Runden	1. Runde, Aufstieg zu Trichterspitze; sogleich pfeilschnelle Flucht nach hinten; weiter Runden		—
	9 ²²	6 •			Weiter Runden ohne Reaktion		—
	9 ⁵⁸	7 —		Auf Grund suchen und schwach schnappen	Nach 8 Sek. aufhören mit Schnappen; kommt zögernd unter Trichter; 3 Sek. zögern; mit flüchtiger Wendung ab nach hinten; weiter Runden mit jeweiliger Beschleunigung unter Trichter		—
	9 ⁵⁷	8 +	+	rasche Runden	1. Runde an Trichterspitze, 1 Sek. zögern; heftig schnappen; auf Grund suchen und schnappen	+	—
	10 ¹⁸	9 —		rasche Runden	1. Runde unter Trichter stopp; Aufsteigen zur Trichterspitze sogleich heftig schnappen. Nach 3 Sek. Aufhören mit Schnappen; 2 Sek. zögern; sehr heftige Flucht; klemmt sich hinter Abflußrohr		—

Zeichen und Abkürzungen: Zeichen hinter der Tagesdressurzahl: + Positivdressur. — Negativdressur. • Kontrollversuch mit reinem Wasser. F. Spalte für Buchung der Nahrungsaufnahme bei Positivdressuren. P. und N. Spalten für Wertung des Verhaltens bei den Positiv- bzw. Negativdressuren. + und — in diesen Spalten positive und negative Wahl.

Zögern ein, welches seinen Abschluß in der für den jeweiligen Dressurreiz richtigen Reaktion fand. Diese endgültige Reaktion war — besonders als Schreckreaktion — meist bedeutend heftiger als im Normalfall. Solche *falsche Spontanreaktionen mit anschließender Berichtigung* zeigten sich in annähernd gleicher Häufigkeit bei Positiv- wie Negativdressuren. Da mit ihrem Auftreten ständig gerechnet werden mußte, wurde für die Wertung des Verhaltens eine *Beobachtungszeit von 40 Sek.* ab Beginn der Reizeinwirkung gesetzt. Es ist nicht anzunehmen, daß die falsche Spontanreaktion auf einer groben Sinnestäuschung beruht. Für die Erklärung erscheint von Bedeutung, daß derartige Spontanreaktionen hauptsächlich nach längeren Dressur-Futterpausen oder bei besonders rascher Aufeinanderfolge der Positiv- und Negativdressuren auftraten, wodurch der Erregungszustand des Tieres, seine Futtergier oder Schreckhaftigkeit eine Steigerung erfuhren.

Das in diesen Fällen von der Norm abweichende Verhalten gewährt uns einen reizvollen Einblick in das Wesen und Wirken der Affekte. Ferner zeigen solche Beobachtungen, daß für das Wesen der Reaktionen, welche bei Wahlversuchen gefordert werden, nicht der reflexmäßig automatische Ablauf von Bewegungskoordinationen, sondern die Aktivität übergeordneter Zentren von entscheidender Bedeutung sind. Ohne diese Erkenntnis birgt der Gebrauch des Begriffes „bedingter Reflex“ die Gefahr von Mißverständnissen.

A. Der Artgeruch bei Fischen.

1. Dressurgang bei *Phox. 18*.

Um Einblick in den Dressurgang zu gewähren, kommen wir zur Beschreibung sämtlicher Versuche, in welchen *Phox. 18* — ein sehr fähiges Individuum — geprüft wurde.

Zu folgendem seien einige Ausdrücke begrifflich festgelegt: Jedes Darbieten eines Reizes, auf welchen eine Reaktion gefordert wird, ist als eine *Dressur* bezeichnet; wenn sie mit Fütterung endet, eine *Positivdressur*, bei Strafe dagegen eine *Negativdressur*. Die gesamte Reihe von Dressuren, in welchen eine bestimmte Kombination eines positiven und eines negativen Reizes wechselweise zur Wahl gegeben wird, bildet den *Versuch*. Dieser wird mitunter eingeleitet von dem *Vorversuch*. Die (in der Tabelle mit a bezeichneten) Vorversuche umfassen jeweils die Andressuren von neuen Kombinationen, während welcher das Unterscheiden und damit richtiges Wählen gelehrt und gelernt wird. Sie gehen in den für die Wertung gültigen Versuch über, wenn die Zahl der richtigen Wahlen überwiegt und damit der Lernvorgang eine Stufe erreicht hat, auf welcher die Reaktionen des Dressurfisches als sicherer Maßstab für seine Leistungsfähigkeit zu gebrauchen sind.

Nach der Blendung wurde mit *Phox. 18* bei unzulänglicher Versuchsanordnung zunächst ergebnislos gearbeitet, wobei *Amiurus nebulosus*

von *Phoxinus laevis* unterschieden werden sollte. Nach Beginn mit der besprochenen Versuchsanordnung B änderte sich jedoch das Bild.

Tabelle 2 vermittelt die Übersicht der gesamten Versuchsreihe. Die dort angegebene Summe der Dressuren innerhalb eines Versuches ergibt sich aus der Anzahl der Positiv- und Negativedressuren, bei welchen jeweils die Anzahl der Futterreaktionen (FR.) verzeichnet ist. In der Wertung bedeutet + = gelungen, — = mißlungen.

Tabelle 2. Gesamte Versuchsreihe von *Phox.* 18.

Isarfang vom 16. 3. 38. Im Schwarmbecken gehalten bis 31. 3. 38. Geblendet am 1. 4. 38.

Ver- such	Als + geprüfte Art	Als — geprüfte Art	Summa der Dressuren	Zahl der		Zahl der		Wer- tung	Zeit
				+ Dr.	FR.	- Dr.	FR.		
1a	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Phoxinus laevis</i>	39	16	14	23	13		9.—16. 6.
1	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Phoxinus laevis</i>	48	25	25	23	2	+	16.—24. 6.
	<i>Amiurus nebulosus</i>			9	9				
2	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Phoxinus laevis</i>	34	13	13	12	0	+	25.—27. 6.
3	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Alburnus lucidus</i>	48	24	21	24	19	—	28. 6.—2. 7.
4a	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Perca fluviatilis</i>	16	9	9	7	6		4.—6. 7.
4	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Perca fluviatilis</i>	51	33	32	18	2	+	7.—10. 7.
5	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Perca fluviatilis</i>	11	7	7	4	0	+	10. 7.
6a	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Thymallus vulgaris</i>	31	18	10	13	8		11.—12. 7.
7a	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Thymallus vulgaris</i>	17	13	8	4	3		13.—15. 7.
7	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Thymallus vulgaris</i>	24	15	14	9	2	+	15.—16. 7.
8	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Cottus gobio</i>	19	11	11	8	0	+	16.—17. 7.
9	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Cobitis barbatula</i>	10	6	6	4	0	+	17.—18. 7.
10a	<i>Gobio fluviatilis</i>	<i>Salmo shasta</i>	12	9	9	3	3		12.—13. 11.
10	<i>Gobio fluviatilis</i>	<i>Salmo shasta</i>	28	19	19	9	0	+	13.—14. 11.
11	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Salmo shasta</i>	18	11	11	7	0	+	15. 11.
12	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Salmo shasta</i>	14	11	11	3	0	+	15.—16. 11.
13	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Alburnus lucidus</i>	48	33	32	15	5	+	16.—18. 11.
14	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	29	23	22	6	1	+	18.—20. 11.
15	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	17	13	12	4	0	+	20.—21. 11.
16a	<i>Gobio fluviatilis</i>	<i>Cobitis barbatula</i>	20	16	15	4	2		21.—22. 11.
16	<i>Gobio fluviatilis</i>	<i>Cobitis barbatula</i>	48	33	31	15	3	+	22.—25. 11.

Besprechung der Versuche: Nach 39 Differenzdressuren hatte *Phox.* 18 *Amiurus neb.* von *Phoxinus laev.* unterscheiden gelernt und wählte fernerhin nahezu fehlerfrei. Es wurde nun der Versuch einer Umdressur unternommen und zu diesem Zwecke *Alburnus bipunctatus* als 2. Positiv in Abwechslung mit dem alten Positiv (*Amiurus neb.*) zur Wahl geboten. Durch andere Dressurfische hatte sich schon ergeben, daß zwischen *Amiurus neb.* und *Alburnus bipunct.* ein durch die Dressur nachweisbarer Unterschied bestand.

Alburnus bipunct. wurde — zum erstenmal gereicht — von *Phox.* 18 nach einigem Zögern mit schwachem Schnappen angenommen und in der Folge ebensogut wie *Amiurus neb.* positiv beantwortet, *Phox. laev.*

dabei weiterhin mit zögerndem Schwimmen und flüchtigen Wendungen als Negativ erkannt.

Im dritten Versuch wurde *Alburnus bipunct.* als Positiv belassen, *Phoxinus laevis* dagegen durch *Alburnus lucidus* ersetzt. Abgesehen davon, daß damit zu rechnen war, daß diese Unterscheidung von Vertretern derselben Gattung schon aus physiologischen Gründen eine Erschwerung bedeuten mochte, traten hierzu Schwierigkeiten psychologischer Art; denn *Phox.* 18 war bisher zwar abgerichtet, auf *Phoxinus laevis* fliehen zu müssen, aber gewöhnt, auf alles andere Futter zu bekommen.

So mußte dieser Versuch — als die *Alburni lucidi* durch Verpilzung ausschieden — nach 48 Differenzdressuren ohne jedes Anzeichen für die Möglichkeit eines positiven Ergebnisses vorzeitig abgebrochen werden (Summa der Dressuren: 48, dabei 40 Futterreaktionen). Auch sollte *Phox.* 18 nicht durch ständigen Mißerfolg völlig verschüchtert und damit für weitere Untersuchungen untauglich gemacht werden. Der Versuch ist aber später gelungen.

Anschließend wurde *Alburnus bipunct.* gegen *Perca fluviatilis* gesetzt. Nach einem Vorversuch mit 6 falschen Wahlen konnte diese Prüfung im 4. Versuch erfolgreich abgeschlossen werden.

Der 5. Versuch brachte einen Wechsel auf der positiven Seite durch Austausch von *Alburnus bip.* mit dem alten Positiv *Amiurus neb.*, welches sofort wieder angenommen und fehlerfrei gegen *Perca fluv.* gehalten wurde.

Thymallus vulgaris als neues Negativ erforderte einen Vorversuch; *Phox.* 18 wählte dabei auf der negativen Seite 7mal falsch, doch ließen die folgenden 6 Differenzdressuren auf einen Lernbeginn schließen. Dann aber wurde *Phox.* 18 sehr nervös, benahm sich auf Erschütterungsreize schreckhaft und zeigte bei Positiv- wie Negativdressuren dasselbe indifferente Gebahren.

Als sich die Reaktionslust wieder einzustellen begann, gelangte *Alburnus bipunct.* — *Amiurus neb.* ablösend — in einem neuen Vorversuch zur Prüfung. Als 7. Versuch konnte diese Kombination mit positivem Ergebnis geprüft werden.

Der 8. Versuch mit *Cottus gobio* an Stelle von *Thymallus vulg.* ergab eine fehlerfreie Wahlserie, die im 9. Versuch mit *Cobitis barbatula* als neuem Negativ fortgesetzt wurde. Nach einer Pause von 15 Wochen standen im 10. Versuch *Gobio fluv.* gegen *Salmo shasta*¹; *Phox.* 18 reagierte auf *Gobio fluv.* von der ersten Dressur an gut positiv, auf *Salmo shasta* 3mal positiv. Dann fand der Versuch ohne weiteren Fehler seine Beendigung. Der 11. Versuch mit *Amiurus neb.* gegen *Salmo shasta* konnte rasch abgeschlossen werden, da keine Fehler unterliefen, woran sich im

¹ In Deutschland sind die zwei Formen, *Salmo irideus* und *Salmo shasta* eingebürgert. *S. shasta* ist im Gebirgswasser ihrer Heimat stationär (NITSCHÉ). Meine Tiere stammten aus einem kalten, rasch fließenden Wasser (Blau, 500 m unterhalb des Quelltopfes).

12. Versuch durch den Tausch von *Amiurus neb.* mit *Alburnus bipunct.* nichts änderte.

Der 13. Versuch brachte eine Wiederholung des 3. Versuchs, welcher mit *Alburnus bipunct.* gegen *Alburnus luc.* mißlungen war. Diesmal erfolgte eine Unterscheidung schon bei der 2. Negativdressur. Das Versuchsergebnis mit seiner verhältnismäßig hohen Fehlerzahl mag aber darauf hinweisen, daß *Phox.* 18 die richtige Wahl im Gegensatz zu anderen Gegenüberstellungen schwerfiel. Auch vor dem richtigen Wählen bei den Positivdressuren verhielt sich der Dressurfisch des öfteren 40—60 Sek. lang unschlüssig zögernd, während die Wahlen in anderen Versuchen meist schon nach 30—20 Sek. erfolgt waren. Im 14. Versuch wurde *Gasterosteus aculeatus* als neues Negativ zur Prüfung vorgesetzt und nach dem 1. Fehler durchgehend mit richtiger Wahl beantwortet.

Im 16. Versuch schien *Phox.* 18 Mühe zu haben, *Gobio fluviatilis* gegen *Cobitis barbatula* zu unterscheiden. Nach richtigen Wahlen unterließ immer wieder ein Fehler. Dabei verschlechterte sich die Reaktionslust zusehends, so daß an eine Leistungssteigerung beim Fortsetzen des Versuches nicht zu denken war.

Die Verhaltensweise bei positiver Wahl bestand in den von STETTER unter dem Begriff der Bodenreaktion geschilderten Bewegungskoordinationen; während bei negativer Wahl auch mit starker Strafe niemals eine Fluchtreaktion erzielt werden konnte, sondern immer nur langsames Schwimmen erfolgte.

2. Kontrollversuche zur Bestätigung der mit *Phox.* 18 gewonnenen Ergebnisse.

Auf der Suche nach artspezifischen Riech- oder Schmeckstoffen bei den Fischen wurde *Phox.* 18 mit 16 verschiedenen Kombinationen geprüft. Das Unterscheidungsvermögen konnte in 14 Differenzdressuren nachgewiesen werden. Um sicherzustellen, daß die von *Phox.* 18 erwiesene Leistungsfähigkeit keine zufällige Ausnahmeerscheinung darstellt, wurde eine Reihe von weiteren Ellritzen zu Kontrollversuchen herangezogen. Unter den Kombinationen, welche bei *Phox.* 18 Verwendung gefunden hatten, wurde folgende Auswahl getroffen:

1. Artgenossen des Dressurfisches: *Phoxinus laevis*.
2. Als Vertreter einer anderen Familie: Der Siluride *Amiurus nebulosus*.
3. Aus der Familie des Dressurfisches: Der Cyprinide *Alburnus bipunctatus*.

Eine Reihe von Dressurfischen bekam diese drei Arten in den drei möglichen Kombinationen vorgesetzt.

Eine Anzahl der Dressurfische mußte früher oder später wegen anhaltender Störung in der Reaktionslust aufgegeben werden. Diese Störungen konnten auf Krankheit durch Parasiten, Verpilzung oder

anderen unsichtbaren Defekten beruhen. In anderen Fällen lag die Untauglichkeit zur Differenzdressur auf psychischem Gebiet begründet.

Trotz des nicht unbeträchtlichen Ausfalls gelang es, für jede der drei in den Versuchen angesetzten Gegenüberstellungen wenigstens einige Dressurfische zu erhalten, welche den Aufwand an Mühe nicht enttäuschten. So konnten die Versuche mit *Phoxinus laevis* gegen *Amiurus* mit drei Dressurfischen zu positivem Abschluß geführt werden. Die Reihe *Phoxinus laevis* gegen *Alburnus bipunctatus* brachte fünf Belege zur Bestätigung des Unterschiedes — dazu kam später noch ein sechster. Auch *Alburnus bipunctatus* gegen *Alburnus lucidus* sowie *Gobio fluviatilis* gegen *Cobitis barbatula* konnten je zweimal erfolgreich geprüft werden.

In der Tabelle 3 ist eine Zusammenstellung dieser Versuche gegeben. Die Kontrollversuche erbrachten den Beweis für die allgemeinere Gültigkeit der aus den Versuchen mit *Phox.* 18 gewonnenen Ergebnisse.

Tabelle 3. Kontrollversuche zur Bestätigung der mit *Phox.* 18 gewonnenen Ergebnisse.

Nr.	Kombination	Dressur <i>Phox.</i> Nr.	Dressur- surzahl	Zahl der		Zahl der		Wer- tung
				+ Dr.	FR.	— Dr.	FR.	
I	<i>Phoxinus laevis</i> — <i>Amiurus nebulosus</i>	18	48	33	32	15	5	+
		29	73	35	35	38	1	+
		25	36	27	27	9	0	+
II	<i>Phoxinus laevis</i> — <i>Alburnus bipunctatus</i>	18	25	11	11	14	0	+
		20	94	48	47	46	1	+
		2	163	78	68	85	5	+
		9	42	22	21	20	2	+
		14	67	30	30	37	7	+
		34	24	12	12	12	0	+
III	<i>Amiurus nebulosus</i> — <i>Alburnus bipunctatus</i>	27	65	31	29	34	0	+
		25	19	10	10	9	0	+
IV	<i>Alburnus lucidus</i> - <i>Alburnus bipunctatus</i>	18	48	33	32	15	5	+
		34	34	21	21	13	1	+
V	<i>Gobio fluviatilis</i> — <i>Cobitis barbatula</i>	18	20	16	15	4	2	+
		34	39	21	21	18	1	+

3. Versuche vor und nach Extirpation der Bulbi olfactorii.

Das Verbreiten artspezifischer Stoffe durch die Fische war erkannt und es war erwiesen, daß diese Stoffe von Fischen mit Hilfe ihrer Chemorezeptoren wahrgenommen und unterschieden werden können. Doch welcher Anteil den beiden Organen des chemischen Sinnes bei dieser Leistung zufällt, darüber vermochten diese Versuche keinen Aufschluß zu geben.

Es wurde nun von der Möglichkeit Gebrauch gemacht, durch Ausschaltung des einen Organs die Leistungsfähigkeit des anderen in ihrer

Begrenzung zu untersuchen. In der Entfernung der Bulbi olfactorii durch operativen Eingriff besitzen wir ein Mittel zur getrennten Beobachtung der Leistungen des Geschmacksinnes.

Aus der Reihe der in den einzelnen Kombinationsgruppen mit gutem Erfolg geprüften Dressurfische wurden die Fähigsten ausgesucht und operiert. Der Eingriff ist unschwer auszuführen und die operierten Tiere zeigen keinerlei Änderung des Gebahrens. Meist fressen sie schon nach wenigen Stunden wieder und schwimmen in ihrer alten Eigenart.

So konnte schon in den nächsten Tagen mit der Prüfung derselben Kombination nach Ausschaltung des Geruchsinnensorgans begonnen werden. Dabei zeigten die Tiere von der ersten Dressur ab ein unvermindertes Wahrnehmungsvermögen. Wie zuvor stoppten sie unter der Trichterspitze, begannen eifrig zu schnappen und zu suchen; doch das Unterscheidungsvermögen war vollkommen ausgelöscht und konnte durch kein Mittel der Dressur wieder geweckt werden. Um zu prüfen, ob diese Unfähigkeit tatsächlich allein auf der Ausschaltung des Geruchsinnens beruhte, wurde ein Dressurfisch (*Phox.* 20), welcher wie alle anderen nach der Operation nicht mehr zu wählen vermocht hatte, anschließend auf Fischduft (von *Alburnus bipunct.*) gegen eine Lösung von Rohrzucker (10%) dressiert. Es bestand die Voraussetzung, daß die geschmackliche Komponente des Fischduftes jedenfalls nicht in einem Süßstoff bestand und daß daher für die Fische eine Unterscheidungsmöglichkeit gegen Rohrzucker gegeben sein müsse. Dies bewahrheitete sich nach einem kurzen Vorversuch mit 15 Differenzdressuren. Der gelungene Versuch bestätigte die Tatsache, daß bei den operierten Tieren zwar der Geruchsin in seiner Funktion zerstört, aber dabei kein Assoziationszentrum in Mitleidenschaft gezogen worden war (vgl. Tabelle 4).

Tabelle 4. Versuche vor und nach Exstirpation der Bulbi olfactorii bei drei Dressurfischen.

(Die durch Kursivdruck hervorgehobenen Versuche fanden nach der Operation statt.)

Dressur <i>Phox.</i>	Nr. des Versuches	Als + geprüfte Art	Als — geprüfte Art	Summa der Dressuren	Zahl der		Zahl der		Wertung	Zeit
					+ Dr.	FR.	- Dr.	FR.		
24	1	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Amiurus nebulosus</i>	39	23	23	16	2	+	18.—24. 6.
	2	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Amiurus nebulosus</i>	91	54	50	37	34	—	27. 6.—12. 7.
29	1	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Phoxinus laevis</i>	73	42	41	31	0	+	12.—24. 6.
	2	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Phoxinus laevis</i>	129	67	59	62	40	—	26. 6.—11. 7.
	3	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Perca fluviatilis</i>	15	8	8	7	7	—	11.—12. 7.
20	1	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Phoxinus laevis</i>	94	50	46	54	9	+	9.—26. 6.
	2	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Phoxinus laevis</i>	97	51	50	46	41	—	27. 6.—12. 7.
	3a	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Saccharose puriss. 10%</i>	15	8	6	7	5	—	13.—14. 7.
	3	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Saccharose puriss. 10%</i>	31	18	16	13	3	+	14.—18. 7.

Diese Ergebnisse berechtigen zu folgendem Schluß:

Die Fische scheiden Schmeck- und Riechstoffe aus. Der Schmeckstoff ist bei allen geprüften Arten von so ähnlicher Beschaffenheit, daß er nicht unterschieden werden kann. Dagegen sind die Riechstoffe der einzelnen Arten von spezifischem Gepräge. Wir sind daher befugt, von einem Artgeruch der Fische zu sprechen.

4. Versuche zum Nachweis, daß ein bestimmter Artgeruch in seiner Spezifität auch aus einem Gemisch verschiedener Artgerüche wahrgenommen werden kann.

Soll diesen im Laboratoriumsversuch nachgewiesenen, artspezifischen Duftstoffen eine biologische Bedeutung zukommen, so müssen sie auch

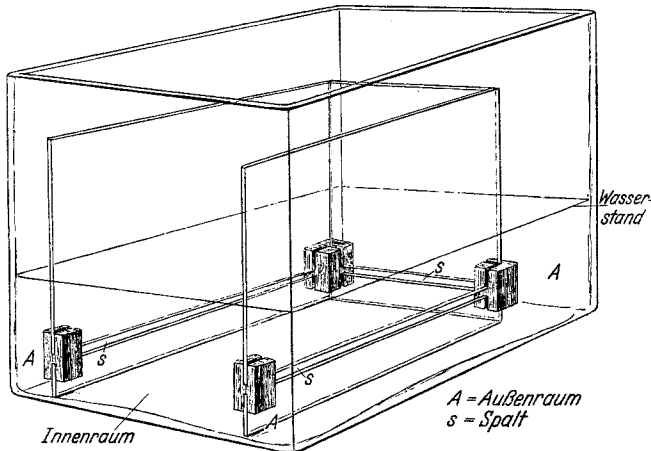


Abb. 2. Doppelbecken (Erklärung im Text).

unter natürlichen Umständen wahrgenommen werden können. In dem normalen Lebensraum der Ellritzen, z. B. einem Bach oder See, wimmelt es mitunter von Vertretern aller möglichen Fischarten. Jedes dieser Individuen strömt seinen eigenen Duft aus und so ist das Wasser beladen mit den verschiedensten Düften. Kann nun eine Ellritze aus solch einem Gemisch einen bestimmten Duft herausfinden?

Dieser Frage wurde nachgegangen und dazu eine besondere Versuchsanordnung geschaffen: Das Wasser, in welchem ein Dressurfisch lebte, sollte ständig auch von Fischen anderer Art- und Familienzugehörigkeit bevölkert sein.

Den Versuchsraum bildete ein Aquarium mit den Grundflächen 22×30 cm. Hierin waren der Dressurfisch und die Vertreter anderer Arten räumlich getrennt unterzubringen, um dem Dressurfisch grobe Störungen fernzuhalten; dabei mußte aber die Möglichkeit eines ständigen Austausches der im Wasser verteilten Stoffe gewährleistet sein.

Um diese Forderungen zu erfüllen, wurde in ein großes Aquarium der Aufenthaltsraum für den Dressurfisch mit Glasplatten — in den Maßen der gewöhnlichen Versuchsbecken: 18 × 24 cm — eingebaut (Abb. 2). Die schmale Vorderseite dieses inneren Raumes wurde von einer Schmalseite des großen Beckens gebildet. So entstand ein hufeisenförmiger Außenraum, welcher als Aufenthaltsraum für die Vertreter anderer Arten diente. Der Wasseraustausch zwischen dem äußeren und inneren Raum wurde ermöglicht durch einen schmalen Spalt (5 mm), welcher rings um die drei durch Glasplatten gebildeten Wände des inneren Raumes herumführte, und zwar in einer Höhe von 3 cm über dem Boden. Der Wasserstand von 9 cm, Anordnung der Wasserleitung, des Hebers und Trichters blieben dieselben wie bei Methode B (vgl. S. 4).

Phox. 25 hatte im normalen Versuchsbecken *Amiurus nebulosus* von *Alburnus bipunctatus* gut unterscheiden gelernt und anschließend eine Umdressur (mit *Amiurus nebulosus* gegen *Phoxinus laevis*) bei großer Reaktionslust und gleichbleibender Stimmung fehlerfrei bewältigt (1. und 2. Versuch, Tabelle 5).

Tabelle 5. Versuchsreihe von *Phox.* 25.

3.—5. Versuch im Doppelbecken.

Ver-such	Als + geprüfte Individuen	Als — geprüfte Individuen	Summa der Dressuren	Zahl der		Zahl der		Wertung	Zeit
				+ Dr.	FR.	- Dr.	FR.		
1a	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Alburnus bipunctatus</i>	36	15	11	21	6		9.—17. 6.
1	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Alburnus bipunctatus</i>	45	26	24	19	4	+	18.—26. 6.
2	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Alburnus bipunctatus</i>	55	37	37	9	0	+	26. 6.—5. 7.
		<i>Phoxinus laevis</i>				9	0		
3	<i>Amiurus nebulosus</i>	<i>Phoxinus laevis</i>	31	25	23	6	0	+	11.—12. 7.
4a	<i>Esox lucius</i>		17	17	17				12.—13. 12.
4	<i>Esox lucius</i>	<i>Anguilla vulgaris</i>	16	10	10	6	0	+	13.—14. 12.
5	<i>Esox lucius</i>	<i>Perca fluviatilis</i>	27	15	15	12	4	+	14.—16. 12.

Am 4. 7. wurde dieser Dressurfisch in den Innenraum des neuen Doppelbeckens versetzt. Nach 20 Min. hatte sich *Phox.* 25 beruhigt; er kümmerte sich nicht um den Schlitz und einige vorstehende Ecken, welche Neuheiten in seiner Umwelt darstellten. Am Abend des 4. 7. und am nächsten Vormittage erfolgten 6 Differenzdressuren mit *Amiurus neb.* gegen *Phox. laevis*, welche alle mit richtiger Wahl beantwortet wurden. Nun kam ein junger *Squalius cephalus* in den Außenraum, wo er ständig verblieb. *Phox.* 25 spreizte die Flossen und schwamm zögernd in gespannter Haltung. Dann drängte er mit der Schnauze gegen die Wand an der Stelle, an welcher außen der Aitel ruhig stand. Nach 6 Sek. nahm der Dressurfisch das Schwimmen wieder auf, ohne zu schnappen oder zu suchen. Als der Aitel später mit wilden Sprüngen zu entkommen trachtete, wurde *Phox.* 25 sehr nervös. Bis 10. 7. erfolgte nur die Positiv-

dressur (30 Dressuren) mit *Amiurus neb.*, *Phox.* 25 verhielt sich dabei recht unschlüssig und war scheu bei der Fütterung, begann aber während der letzten Dressuren mit Schnappen zu reagieren. In diesen Tagen bekam der Aitel Gesellschaft durch einen Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) und einen Bitterling (*Rhodeus amarus*).

Am 11. 7. wurde die Differenzdressur wieder aufgenommen. Das alte Negativ (*Phoxinus laev.*) löste nie eine positive Reaktion aus, während das Positiv (*Amiurus neb.*) schöne Futterreaktionen hervorrief.

Das Ergebnis des 3. Versuches mit 2 Fehlern bei 31 Differenzdressuren zeigt, daß Wahrnehmungs- und Unterscheidungsvermögen auch dann erhalten bleibt, wenn Duftstoffe von Fischen derselben sowie anderer Familien ständig dem Wasser beigemischt sind.

B. Der Individualgeruch bei Fischen.

1. Einleitung.

Durch die mitgeteilten Untersuchungen hatte sich herausgestellt, daß jeder Vertreter der geprüften Arten einen arteigenen Duft ausströmte. Mit der Arteigentümlichkeit dieser Duftstoffe im Bereiche des tierischen Lebens ist aber die höchste Stufe ihrer Differenzierung noch nicht erreicht. Durch Besonderheiten, welche jenen Gerüchen bei jedem Individuum eine persönliche Prägung verleihen, unterscheiden sich auch die Artgenossen.

Diese Individualgerüche sind eine beim Menschen bekannte Erscheinung (LÖHNER), welche auch durch abgerichtete Hunde nachgewiesen werden konnte.

Zur Frage des Individualgeruchs bei Säugetieren liegt eine Untersuchung vor. B. SCHMID ließ Polizeihunde die Fährten erwachsener Artgenossen beiderlei Geschlechts ausarbeiten; die Dressurhunde hatten den Duftspuren zu folgen, welche ein fährtenlegender Artgenosse auf hartgefrorenem Boden hinterließ. Diese Fährte wurde gekreuzt von einer — durch einen anderen Artgenossen gelegten — sog. Verleitungsfährte.

Die Versuche lieferten den Beweis, daß den Hundefährten ein Individualgeruch anhaftet. Die Prüfung von Dressurhunden auf verschiedenen Pferdefährten war von demselben Erfolg begleitet.

Die folgenden Versuche dienten der Aufgabe, bei Fischen nach Eigengerüchen der einzelnen Individuen zu forschen.

2. Dressurgang bei *Phox.* 34.

Phox. 34 war von meinem Kollegen SCHREINER auf Formunterschiede zwischen Kreis und Ellipsen dressiert und wegen mangelhafter Leistung aufgegeben worden. Bei der Übernahme erwies sich der Fisch als äußerst zahm und munter. 2 Tage nach der Blendung stellte sich die Freßlust wieder ein. *Phox.* 34 blieb nun bei der Gewohnheit, mit mehr oder weniger Beschleunigung im Sinne des Uhrzeigers den Wänden des Versuchsbeckens entlang zu schwimmen. Die Futterreaktion wurde nach Methode B ausgebildet und von der 2. Dressur an sehr schön gezeigt. Dabei diente als Duftspender eine große Ellritze (Isarfang wie alle mit *Phox.* 34 geprüften

Individuen). Ihr Duftwasser wurde jeweils ins Versuchsbecken geleitet, nachdem *Phox. 34* die Vorderwand passiert hatte; wenn *Phox. 34* in der folgenden Runde unter dem Trichter vorbeikam, stoppte er und begann sofort heftig an der Trichterspitze zu schnappen; dann senkte er sich zum Grund, um dort unter Schnappen zu suchen. Auf 20 positive Dressuren mit gleichbleibend guten Reaktionen erfolgte der Übergang zur Differenzdressur. Als Negativ fand eine Ellritze (*Phox. ♂ I*) Verwendung, die sich in Größe und Körperform kaum von ihrem positiven Gegenstück unterscheiden ließ. Es sollte zunächst nach einem Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern geforscht werden:

Die ersten Differenzdressuren verliefen — unter Anwendung leichter Strafe — erfolglos. Bei der 13. und 14. Negativdressur zeigte *Phox. 34* ein fahriges Gebaren; sein Schwimmen bekam unsteten Charakter und das Schnappen blieb aus. Dagegen blieb die Intensität der Futterreaktionen während der folgenden Positivdressuren ungeschwächt erhalten. Doch ließ sich *Phox. 34* bei den nächsten Negativdressuren trotz starker Strafe kaum davon abhalten, zu suchen und zu schnappen, wobei er sogar mehrfach den Strafstab anbiß. Als in der 24. Negativdressur auf der ersten Runde wieder eine ausgezeichnete Futterreaktion erfolgte, wurde 30 Sek. lang schärfste Strafe verabfolgt, dazu noch das Wasser aufgewühlt. Endlich raste der Fisch kreuz und quer durchs Becken, setzte zu wilden Sprüngen an, wobei es ihm gelang, herauszuschnellen. Nach dem Zurücksetzen trat binnen weniger Minuten Beruhigung ein. 20 Min. nach diesem Vorfall wurde die nächste Negativdressur gereicht. *Phox. 34* hatte erstaunlicherweise seine Reaktionslust bewahrt, schnappte einmal an der Trichterspitze, drehte dann aber hastig ab und suchte Zuflucht hinter dem Wasserheber. Nach $4\frac{1}{2}$ stündiger Pause wurde eine Positivdressur zunächst mit verhalten zögerndem Schwimmen beantwortet; doch erfolgte nach 12 Sek. Aufstieg zur Trichterspitze und gute Futterreaktion. Im Verlaufe von weiteren 40 Min. kamen noch 4 Positiv- und 4 Negativdressuren, welche jeweils bei richtiger Wahl heftige Reaktionen auslösten.

Mit der 111. Differenzdressur wurde dieser Versuch abgeschlossen. Nach Serien von 15—20 richtigen Wahlen waren immer wieder einige Fehler unterlaufen, und zwar meistens des Morgens bei den ersten Dressuren. Ob der Sättigungszustand oder das Erinnerungsvermögen dafür verantwortlich zu machen sind, läßt sich schwer entscheiden. Bei der Sektion der Duftspender stellte sich heraus, daß beide männlichen Geschlechtes waren. Außerhalb der Laichzeit ist es nicht ganz leicht, die Geschlechter von *Phoxinus laevis* rein äußerlich zu unterscheiden. Weichere Umrisse des Schädels und blässere Normalfärbung der Weibchen sind die Anhaltspunkte.

Der positive Befund dieses ersten Ansatzes sollte in weiteren Versuchen eingehend geprüft werden (vgl. Tabelle 6):

Tabelle 6. Gesamte Versuchsreihe von *Phox.* 34.

Erhalten am 16. 5. 38. Im Schwarmbecken gehalten bis 8. 6. Geblendet am 9. 6. 38.

	Als + geprüfte Individuen		Als — geprüfte Individuen		Summa der Dressuren	Zahl der +		Zahl der —		Wertung	Zeit
						Dr.	FR.	Dr.	FR.		
1a	♂ 1.	11,5 cm	♂ I.	11,6 cm	51	25	25	26	24		25. 6.—3. 7.
1	♂ 1.	11,5 cm	♂ I.	11,6 cm	101	47	46	54	16	+	3.—9. 7.
2	♂ 1.	11,7 cm	♂ I.	11,6 cm	15	9	9	6	0	+	9.—10. 7.
3	♂ 2.	11,4 cm	♂ I.	11,6 cm	20	10	10	10	1	+	10.—11. 7.
4	♂ 2.	10,2 cm	♂ I.	11,6 cm	33	14	14	19	1	+	11.—12. 7.
5	♂ 3.	10,8 cm	♂ I.	11,6 cm	22	12	12	10	0	+	12. 7.
6	♂ 4.	10,5 cm	♂ I.	11,6 cm	7	4	4	3	0	+	13. 7.
7a	♂ 3.	7,1 cm	♂ II.	7,3 cm	4	2	2	2	2		14. 7.
7	♂ 3.	7,1 cm	♂ II.	7,3 cm	5	2	2	3	0	+	14. 7.
8a	♂ 5.	7,1 cm	♂ II.	7,3 cm	7	3	3	4	3		14. 7.
8	♂ 5.	7,1 cm	♂ II.	7,3 cm	40	25	23	15	0	+	14.—16. 7.
9	♂ 5.	7,1 cm	♂ III.	6,8 cm	19	10	10	9	0	+	17. 7.
10a	♂ 4.	7,3 cm	♂ I.	7,4 cm	39	28	23	11	4		12.—15. 11.
10	♂ 4.	7,3 cm	♂ I.	7,4 cm	85	49	47	36	1	+	15.—18. 11.
11	<i>Alburnus bipunct.</i> ♂		♀ I.	7,4 cm	24	15	14	9	1	+	18.—19. 11.
12a	<i>Alburnus bipunct.</i> ♂		<i>Alburnus luc.</i> ♂		38	23	23	15	8		19.—21. 11.
12	<i>Alburnus bipunct.</i> ♂		<i>Alburnus luc.</i> ♂		34	21	21	13	1	+	21.—22. 11.
13a	<i>Alburnus bipunct.</i> ♂		<i>Alburnus bipunct.</i> ♀		11	6	6	5	5		22.—23. 11.
13	<i>Alburnus bipunct.</i> ♂		<i>Alburnus bipunct.</i> ♀		50	25	25	25	7	+	23.—25. 11.
14a	<i>Gobio fluv.</i>		<i>Rhodeus amar.</i>		22	17	15	5	4		26.—28. 11.
14	<i>Gobio fluv.</i>		<i>Rhodeus amar.</i>		83	54	54	29	2	+	28. 11.—2. 12.
15	<i>Gobio fluv.</i>		<i>Cobitis barb.</i>		39	21	21	18	1	+	5.—7. 12.
16	<i>Gobio fluv.</i> 3,5 cm		<i>Cobitis barb.</i> 3,9 cm ♂ I		18	11	11	7	0	+	7.—8. 12.
17	<i>Cobitis barb.</i> 3,9 cm ♂ I		<i>Cobitis barb.</i> 3,9 cm ♂ I		12	7	7	5	0	+	8.—9. 12.
18a	<i>Anguilla vulg.</i>		<i>Cobitis fossilis</i>		9	6	4	3	3		9. 12.
18	<i>Anguilla vulg.</i>		<i>Cobitis fossilis</i>		37	23	23	14	1	+	9.—11. 12.

Die fünf folgenden Versuche brachten jeweils verschiedene Kombinationen von erwachsenen Männchen oder Weibchen. Ihr rascher, positiver Abschluß brachte übereinstimmend die Bestätigung des Vorhandenseins von Individualgerüchen, welche von dem Dressurfisch meist auf Anhieb unterschieden wurden.

Bei all diesen Versuchen wurde dasselbe Männchen (*Phox.* ♂ I) als Negativ benützt. Es mußte demnach mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß das ständig erneut unter Beweis gestellte Unterscheidungsvermögen des Dressurfisches auf einer zufälligen — vielleicht anormalen — Eigenart von *Phox.* ♂ I beruhte. An seine Stelle wurde ein 7,3 cm langes Männchen (*Phox.* ♂ II) gesetzt.

Dagegen stand ein neues Weibchen von nahezu derselben Größe.

Da diese neue Kombination zu gleicher Zeit einen Wechsel von Positiv und Negativ brachte, fehlte *Phox.* 34 anfänglich jeder Anhaltspunkt für die richtige Reaktionsweise; er mußte wieder angelernt werden. Doch schon von der 3. Negativdressur an erfolgten richtige Wahlen.

Dieser 7. Versuch mit *Phox.* ♀ 3 gegen *Phox.* ♂ II nahm mit positivem Ergebnis einen raschen Verlauf, da ein zufälliges Ereignis günstige Gelegenheit für einen anderen Versuch bot.

In diesen Tagen wurde beobachtet, wie ein Ellritzenmännchen, welches mit einem laichreifen Weibchen zusammengehalten wurde, sein Hochzeitskleid anlegte und zu treiben begann. Das als Duftspender im Versuch stehende Ellritzenmännchen *Phox.* ♂ II wurde zu dem Paare gesetzt. Bald prangte auch dieses Männchen in den schönsten Farben und beteiligte sich eifrig am Treiben. Dabei zeigten beide Männchen mitunter dasselbe eigenartige Verhalten: Wenn sie das Weibchen eine Weile getrieben hatten, stoppten sie plötzlich die Vorwärtsbewegung ab und schwebten mit gespreizten Flossen; dann sperrten sie das rotgeränderte Maul weit auf und verfielen in eine Art von Krampfzustand, wobei der Kopf sehr rasch nach beiden Seiten hin- und herbewegt wurde.

Wenige Sekunden darauf nahmen sie die Verfolgung erneut auf.

Ein Männchen schien sich dem andern gegenüber durchzusetzen, blieb immer nahe der Seite des Weibchens und versuchte es in eine Ecke zu drängen. Dort verhielt das Weibchen für kurze Zeit, schoß dann mit jäher Wendung nach oben, wobei jedesmal etliche Eier (5—12) ausgestoßen wurden, welcher sich das abgeschlagene Männchen sogleich mit großem Appetit annahm.

Im 8. Versuch wurden diese beiden Hochzeiter (*Phox.* ♂ 5 gegen *Phox.* ♂ II) gegeneinander zur Wahl gestellt. Bei den negativen Dressuren erfolgten im Vorversuch 3 Fehler, dann setzten richtige Wahlen ein. Im weiteren Verlaufe des Versuches war *Phox.* 34 eines Tages gänzlich mißgestimmt; nachdem er bei zwei Positivdressuren teilnahmslos weiterschwamm, wurde die nächste Dressur auf den folgenden Tag verlegt. Reaktionslust — verbunden mit richtigem Wählen — hatte sich wieder eingestellt und hielt an bis zur Beendigung des Versuches.

Noch ein Männchen als neues Negativ (*Phox.* ♂ III) sollte das Tatsachenmaterial vergrößern, was auch durch eine fehlerfreie Wahlserie im 9. Versuch gelang.

Dann mußte aus dienstlichen Gründen eine Pause von 15 Wochen eingeschaltet werden.

Bei Beginn neuer Versuche bewies *Phox.* 34 die alte Reaktionslust und Leistungsfähigkeit. Jetzt sollten zwei Weibchen voneinander unterschieden werden. Nach 39 vorbereitenden Differenzdressuren mit *Phox.* ♀ 4 gegen *Phox.* ♀ I konnte dieser 10. Versuch mit einer Reihe von richtigen Wahlen — unterbrochen durch wenige Fehler — erfolgreich durchgeführt werden.

Nachdem *Phox.* 34 bei 10 Versuchen die Unterscheidung von insgesamt 13 Individuen beiderlei Geschlechts in den verschiedensten Gegenüberstellungen gemeistert hatte, ohne daß auch nur ein einziger Versuch mißglückt wäre, rückte eine neue Fragestellung in den Vordergrund.

Wenn jede beliebige Ellritze von jeder anderen unterschieden werden kann, sollten dann nicht auch *bei anderen Fischarten* solche individuellen Unterschiede bestehen und vielleicht durch *Phox. 34* offenbar gemacht werden können?

Zur Prüfung gelangten zwei gleich große, erwachsene Lauben der Art *bipunctatus*. Die Sektion ergab später, daß sie verschiedenen Geschlechtes waren.

Phox. 34 bewältigte diese Aufgabe, wobei die Fehlerzahl diejenige früherer Versuche nur um Weniges überschritt. Vermutlich waren aber die Anforderungen an die Leistungsfähigkeit ziemlich hohe; denn nach 45 Differenzdressuren machten sich alle Anzeichen dafür bemerkbar, daß *Phox. 34* einer ungünstigen Stimmung zu unterliegen begann. Da indessen das positive Ergebnis — wenn auch nicht ganz fehlerfrei — sichergestellt war, wurde der Versuch mit der 50. Dressur beendet.

In der Versuchsreihe 1—13 waren nur geschlechtsreife Tiere als Duftspender Gegenstand der Prüfung gewesen. Somit galt es endlich noch festzustellen, ob auch *jugendlichen Individuen* jenen, allen erwachsenen Tieren anhaftenden arteigenen Duft schon in einer für den Dressurfisch wahrnehmbaren Stärke verbreiten.

Hier mußte *Phox. 34* einspringen. Nach überleitenden, gelungenen Versuchen erfolgte der entscheidende 16. mit jungen *Gobio fluv.* von 3,9 cm Länge gegen kleine *Cobitis barb.* von derselben Länge. Ohne jedes Zögern wurde weiterhin in richtigen Wahlen ein klarer Unterschied aufgezeigt.

In dem den Individualgeruch betreffenden Fragenkreis galt es noch eine Lücke auszufüllen: Können auch Jungtiere *einer* Art unterschieden werden?

Zum Versuch wurden zwei 3,9 cm lange Jungfische der Art *Cobitis barbatula* gewählt. Der spätere Sektionsbefund ergab für beide das männliche Geschlecht. Mit dieser Kombination konnte im 17. Versuch durch fehlerlose Wahlen das Unterscheidungsvermögen auch für Jungfische derselben Art und gleichen Geschlechts nachgewiesen werden.

Anschließend gelangte mit *Anguilla vulgaris* der Vertreter einer neuen Familie zur Prüfung. *Anguilla* wurde nach zweimaligem Zögern als Positiv angenommen, die als Negativ eingesetzte Art *Cobitis fossilis* löste heftige Schnappreaktionen aus, und es erforderte heftige Strafe, die Fluchtreaktion auszubilden.

Doch konnte der 18. Versuch mit dieser Gegenüberstellung als gelungen beendet werden. *Phox. 34* behielt aber eine gewisse Abneigung gegen das Positiv (*Anguilla*) bei, während *Cobitis fossilis*, wie der Vorversuch bewies, eine große Anziehungskraft auszuüben schien.

Dieser Tatbestand war in der Art der Reaktion recht auffällig, ohne sich jedoch in der Fehlerzahl widerzuspiegeln (vgl. S. 36 [Verwandtschaftsbeziehungen]).

Eine Überraschung brachte der Austausch des Positiv durch *Esox lucius*. Nachdem am 11. 12. der 18. Versuch bei guter Stimmung des Dressurfisches seinen Abschluß gefunden hatte, schwamm er am Vormittage des 12. normal und ohne jedes Anzeichen von Nervosität. Auf das Hechtwasser reagierte *Phox.* 34 zunächst mit Zögern, schnappte darauf einmal schwach auf dem Grund, um sogleich mit flüchtiger Wendung weiterzuschwimmen. Das gereichte Futter wurde zwar sofort gefressen; jetzt erfolgten aber so wilde Fluchten, wie ich sie auch während der härtesten Bestrafung kaum jemals beobachtet hatte. 3 Min. später stand *Phox.* 34 bewegungslos in einer Ecke. Den ganzen Tag über änderte sich nichts an diesem völlig verstörten Wesen. Am 13. 12. vormittags schien sich *Phox.* 34 wieder einigermaßen gefaßt zu haben; die erste Dressur, nochmals mit dem alten Positiv (*Cobitis fossilis*) wurde 9⁰⁰ mit zögerndem Suchen und schwachem Schnappen beantwortet. 10¹² fand eine weitere Probe auf *Esox lucius* statt. Diesmal ergriff *Phox.* 34 sogleich die Flucht, wiederum äußerst heftig und anhaltend. Er blieb dann auf Erschütterungsreize sehr schreckhaft und zur Dressur gänzlich untauglich. Dieser Zustand hielt 2 Tage an, wobei ohne Dressur gefüttert wurde. Die Versuche zum Art- und Individualgeruch bei Fischen hatten ihren Abschluß gefunden. Bis zum 10. 1. 39 ruhte jede Dressurarbeit mit *Phox.* 34. Der 19. Versuch (s. Tabelle 10) wird später besprochen.

C. Zu den Ergebnissen.

I. Zusammenfassung sämtlicher Versuche über den Art- und Individualgeruch.

Tabelle 7 gibt einen Überblick über sämtliche Kombinationen, in welchen Vertreter aus 8 Familien einheimischer Süßwasserfische für die Untersuchungen über den Artduft herangezogen wurden. Bei den 15 verschiedenen Kombinationen erfolgten in 14 Fällen fehlerfreie Wahlserien, welche als Beweis für das Bestehen eines Unterschiedes und damit des Artgeruches zu werten waren; allein die Kombination *Thymallus vulgaris* gegen *Amiurus nebulosus* konnte nicht zu einem Abschluß mit positivem Ergebnis geführt werden. Im Gegensatz zu allen anderen Kombinationen stand nur ein Individuum der Art *Thymallus vulg.* zur Verfügung. Da die recht anfällige Aesche vorzeitig einging und kein Ersatz zu beschaffen war, unterblieb die Nachprüfung des Versuches. Aus der Familie der Cypriniden wurden fünf Arten herangezogen. In Tabelle 8 sind die vier mit diesen Arten zusammengestellten Kombinationen aufgeführt.

Tabelle 9 enthält das Verzeichnis der 15 auf Artgeruch geprüften Arten. Alle wurden gegen *Phoxinus laevis* und darüber hinaus — in den 14 Kombinationen umfassenden Stichproben — beliebig gegeneinander unterschieden.

Tabelle 7. Sämtliche, in Gegenüberstellung geprüfte Familienvertreter.

Nr.	<i>Percidae</i>	<i>Cottidae</i>	<i>Gasterosteidae</i>	<i>Anguillidae</i>	<i>Salmonidae</i>	<i>Siluridae</i>	<i>Esocidae</i>	<i>Cyprinidae</i>
1						<i>Amiurus neb.</i>		<i>Alburnus bipunct.</i>
2					<i>Salmo shasta</i>			<i>Alburnus bipunct.</i>
3			<i>Gasterosteus acul.</i>					<i>Alburnus bipunct.</i>
4		<i>Cottus gobio</i>						<i>Alburnus bipunct.</i>
5	<i>Perca fluv.</i>							<i>Alburnus bipunct.</i>
6					<i>Thymallus vulg.</i>			<i>Alburnus bipunct.</i>
7					<i>Salmo shasta</i>			<i>Gobio fluv.</i>
8	<i>Perca fluv.</i>					<i>Amiurus neb.</i>		
9					<i>Salmo shasta</i>	<i>Amiurus neb.</i>		
10			<i>Gasterosteus acul.</i>			<i>Amiurus neb.</i>		
11	<i>Perca fluv.</i>	<i>Cottus gobio</i>						
12				<i>Anguilla vulg.</i>				<i>Cobitis fossilis</i>
13				<i>Anguilla vulg.</i>			<i>Esox luc.</i>	
14	<i>Perca fluv.</i>						<i>Esox luc.</i>	
15					<i>Thymallus vulg.</i>	<i>Amiurus neb.</i>		

Tabelle 8. Sämtliche, aus der Familie der Cypriniden geprüfte Arten.

Nr.	<i>Alburnus bipunctatus</i>	<i>Alburnus lucidus</i>	<i>Gobio fluviatilis</i>	<i>Cobitis barbatula</i>	<i>Rhodeus amarus</i>
1	+	+			
2	+			+	
3			+	+	
4			+		+

Die +-Zeichen in der Waagrechten zeigen die mit Erfolg geprüften Kombinationen.

Tabelle 9. Verzeichnis der sämtlichen, auf Artgeruch geprüften Fischarten.

Familien	Arten	Familien	Arten
<i>Percidae</i>	<i>Perca fluviatilis</i>	<i>Esocidae</i>	<i>Esox lucius</i>
<i>Cottidae</i>	<i>Cottus gobio</i>	<i>Cyprinidae</i>	<i>Cobitis fossilis</i>
<i>Anguillidae</i>	<i>Anguilla vulgaris</i>		<i>Cobitis barbatula</i>
<i>Gasterosteidae</i>	<i>Gasterosteus aculeatus</i>		<i>Gobio fluviatilis</i>
<i>Salmonidae</i>	<i>Salmo shasta</i>		<i>Rhodeus amarus</i>
	<i>Thymallus vulgaris</i>		<i>Alburnus bipunctatus</i>
<i>Siluridae</i>	<i>Amiurus nebulosus</i>		<i>Alburnus lucidus</i>

Die Frage nach dem Individualgeruch wurde durch zehn Kombinationen — wobei 5 ♀♀ und 8 ♂♂ der Art *Phoxinus laevis* Verwendung fanden — übereinstimmend positiv geklärt. Für das Wahlvermögen blieb es ohne Bedeutung, ob in den Kombinationen Individuen desselben oder verschiedenen Geschlechts gegenübergestellt waren. Auch zwei männliche Individuen, welche zusammen mit einem ablaichenden Weibchen gehalten wurden, konnten ohne bemerkenswerte Schwierigkeit unterschieden werden. Es gibt demnach bei geschlechtsreifen ♂♂ der Art *Phoxinus laevis* keine Brunstgerüche, welche den Individualgeruch überdecken könnten.

Daß der Artgeruch auch bei den Vertretern anderer Arten mit einer von Individuum zu Individuum wechselnden Note behaftet ist, wurde in zwei Kombinationen unter Beweis gestellt. Da als Anzeiger für diese Unterschiede eine Ellritze benützt wurde, steht gleichzeitig fest, daß von Fischen auch artfremde Individualgerüche in ihrer Spezifität wohl erkannt werden können.

II. Allgemeines zu den Versuchen.

1. Einfluß von Temperatur, Witterung und Sexualperiode.

Die unvermeidbaren Schwankungen der Temperatur des Wohnwassers vermochten keine ernsthafte Störung des Dressurgangs zu bewirken. Als wesentlich darf angesehen werden, daß der Temperaturwechsel sich jeweils langsam vollzog. Auch in den strengsten Winterwochen zeigten die Dressurfische bei einer Wassertemperatur von 6° C wider Erwarten keinen merklichen Unterschied in der Lebhaftigkeit, verglichen mit den wärmsten Sommertagen.

Auch konnte bei einer Gruppe von sechs mit Erfolg in Dressur stehenden Tieren nicht mit Sicherheit auf eine Beeinflussung der Dressurleistung durch das Wettergeschehen geschlossen werden. Wohl litt bisweilen Stimmung und damit Leistung eines der Tiere unter teilweise unkontrollierbaren Einflüssen, doch konnte niemals ein gemeinsames Versagen in besonders auffallendem Maße festgestellt werden. Allerdings entstammten diese Tiere einer Auswahl von vielen, deren Reaktionslust größeren Schwankungen unterworfen war.

Die Sexualperiode dagegen vereitelte bei den meisten ♀♀ jeden weiteren Versuch. Doch legte sich bei einem ♀, welches vor dieser Zeit zur Hoffnung auf gute Ergebnisse Veranlassung gegeben hatte und daher beibehalten worden war, mit fortschreitender Resorption der Eier die Unruhe, so daß hernach der Erfolg in verschiedenen Versuchen nicht ausblieb.

2. Zeit und Zahl der zu den Versuchen benötigten Dressuren; Tagesdressurzahl.

Die Anzahl der Dressuren, welche bis zum erfolgreichen Abschluß derselben Versuchskombination erforderlich war, ist für die verschiedenen Dressurfische

nicht als einheitlicher Wert faßbar; auch war sie innerhalb mehrerer, mit einem Dressurfisch geprüften Kombinationen Schwankungen unterworfen, welchen mannigfache Ursachen zugrundeliegen.

Am Beispiel des meistgeprüften *Phox.* 34 seien einige Angaben zu den in Tabelle 6 aufgeführten Versuchen gemacht. Diese Versuchsreihe gibt einen Anhaltspunkt für die Erfolgsmöglichkeiten bei Ellritzen, welche bezüglich der physischen und psychischen Voraussetzungen eine gleichermaßen günstige Veranlagung für derartige Untersuchungen chemischer Natur besitzen.

Phox. 34 konnte in 18 Versuchskombinationen, von welchen 12 dem Individualgeruch und 6 dem Artgeruch dienten, mit jeweils positivem Ergebnis geprüft werden. Diese Versuche beanspruchten insgesamt eine Zeit von 68 Tagen, wobei nach dem 9. Versuch eine Pause von knapp 4 Monaten lag; die Unterbrechung ist indes nicht einem Versagen des Tieres zuzuschreiben.

Mit *Phox.* 34 wurde 3 Tage nach der Blendung die einfache Dressur begonnen und in 12 Tagen 30mal dressiert. Der Vorversuch zur 1. Differenzdressur erforderte während 9 Tagen 51 Dressuren; der 1. Versuch 111 Dressuren in einem Zeitraum von 7 Tagen. Nun war der Fisch auf die Höhe seiner Leistungsfähigkeit gebracht.

Es bleibt zu berücksichtigen, daß die absolute — also nicht etwa die tägliche — Dressurzahl für den Lernvorgang entscheidend ist (HAFEN). Zur Frage nach der täglichen Dressurzahl sei darauf hingewiesen, daß vor den einzelnen Dressuren weder ein plötzlicher Wasserwechsel, noch ein Umsetzen der Tiere stattfand. So konnte diese Zahl — im Vergleich zu den Angaben anderer Autoren, welche ihre Ellritzen bei Geruch- und Geschmackversuchen 1—3mal, höchstensfalls aber 8mal (KRINNER) vor die Wahl stellten — wesentlich erhöht werden. Die Dressurfische zeigten normalerweise bei 15—20 Tagesdressuren gleichbleibende Reaktionsbereitschaft, ohne daß sich Ermüdungserscheinungen bemerkbar machten. Selbst nach einem Maximum von 36 Tagesdressuren schien die Fähigkeit zu richtigen Wahlen bei *Phox.* 34 keineswegs erschöpft. Die Dressuren lagen in dem Zeitraum von 7 Uhr bis 22 Uhr verteilt, fanden aber ihre Erledigung größtenteils zu Anfang und gegen Ende des Tageslaufes. Um das Auftreten eines den Dressurerfolg beeinträchtigenden Sättigungsgrades zu vermeiden, wurden sehr kleine Futterbrocken verabfolgt.

3. Psychologische Faktoren bei der Dressur und Umdressur.

a) *Die Dressur.* Ausgeschaltet wurden alle Tiere, welche nicht spätestens bei der achten Dressurfütterung lebhaftere Schnappreaktionen zeigten und weiterhin beibehielten.

Auch dann ist der Erfolg der Differenzdressur noch keineswegs sichergestellt, da die hohen Anforderungen an die Psyche nur von der Elite gemeistert werden. Die Lernfähigkeit ist bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen. Es wurden Tiere geprüft, welche an Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane nicht zu übertreffen waren; die schon auf geringste Spuren eines Duftstoffes ohne Zögern ansprachen, aber trotzdem bei den verlangten Wahlen nahezu oder völlig versagten. Ferner zeigte sich, daß die Tiere in ganz verschiedenem Maße Stimmungswechseln unterworfen sind. Da diese größtenteils von unbeeinflussbaren Faktoren abhängig sind, mußten für die Dressur Tiere gefunden werden, deren Psyche gegen häufigen und starken Stimmungsumschlag weitgehend gefestigt war; nur so bestand Gewähr für eine möglichst gleichmäßige Reaktionsbereitschaft.

Es ist erforderlich, der Psyche des Dressurfisches ständig besondere Beachtung zu schenken; mancher Fehler oder gar vollkommenes Versagen eines Tieres fällt einzig dem mangelnden Einfühlungsvermögen des Experimentators zur Last.

b) *Die Umdressur.* Es war eine rein praktische Fragestellung, ob bei gleichem Zeitverbrauch durch Anlernen jeweils neuer Versuchstiere, oder durch Umdressieren altbewährter Kräfte eine größere Anzahl verschiedener Kombinationen zum Abschluß gebracht werden konnte. Die Möglichkeit der Umdressur verhiess nur dann lohnenden Gebrauch, wenn die Dressurfische genügend psychische Beweglichkeit für eine rasche Umstellung besaßen.

Mit fünf Fischen, welche während einer ersten Differenzdressur sehr zuverlässig reagiert hatten, wurde der Versuch einer Umdressur vorgenommen:

Probeweise wurde ein neuer Riechstoff vorgelegt. Das Verhalten der Dressurfische wurde — zunächst ohne Beeinflussung der Reaktionsweise durch Fütterung oder Strafe — beobachtet. Übereinstimmend reagierten alle Tiere auf jeden beliebigen Riechstoff nach anfänglichem Zögern mit schwachem Schnappen, das bald wieder von zögerndem Schwimmen abgelöst wurde. Gute Reaktionslust in Verbindung mit ständigem Hunger hatten zur Folge, daß die Tiere geneigt waren, jeden Reiz als Signal für die Fütterung zu betrachten; andererseits zeigte ihr zögerndes Verhalten eine Hemmung, welche wohl auf der Erinnerung an schlechte Erfahrungen mit dem negativen Signal beruhte.

Eine Ausnahme bildete *Phox. 34.* Er neigte seinem Temperament entsprechend dazu, jeden neuen Reiz unverzüglich mit heftigen Futterreaktionen zu beantworten.

Bei Gegenproben mit dem (schon bekannten) negativen Signalreiz versäumte es jedoch keines der Tiere, diesen weiterhin richtig zu beachten.

In der Anlage der vorausgehenden Differenzdressur waren die zwei als positiver und negativer Signalreiz eingesetzten Riechstoffe stets konstante Größen. Auf Grund der angeführten Erfahrungen wurde bei der Umdressur folgende Änderung getroffen: Beibehalten des als negativer Signalreiz bekannten Riechstoffes, dagegen Verwendung beliebig neuer Reize für das positive Signal. Es bestand auch die Möglichkeit, das positive Signal der ersten Dressur als Konstante zu belassen und bei weiteren Versuchen jeweils das negative Signal zu wechseln. Im Prinzip kam es darauf hinaus, daß der Fisch im ersten Falle lernte, daß allen Riechreizen, mit Ausnahme des *einen* bekannten Negativsignals, die Bedeutung von Futtersignalen zukam, während dagegen im zweiten Falle ausschließlich das bekannte Signal die Fütterung anzeigte. Bei temperamentvollen Tieren war die erste, bei ruhigen die zweite Lösung vorzuziehen.

Es ließ sich aber nicht umgehen, im Laufe der Versuche Gegenüberstellungen zu bringen, bei welchen beide Komponenten Reize unbekannter Art darstellten. In diesen Fällen mußten die Signalwerte neu adressiert werden. Es war jedoch gelungen, Individuen ausfindig zu machen, welche sich so gut in das Schema der Dressuralternative Futtersignal-Strafsignal einzuleben vermochten, daß in neuen Situationen *eine* Fütterung oder Strafe genügte, um richtige Wahlen zu veranlassen.

So konnte ich z. B. mit *Phox. 34* in 9 Tagen 8 Versuche (377 Dressuren) zu erfolgreichem Abschluß bringen.

Die unermüdliche Reaktionsbereitschaft sowie die rasche Anpassungsfähigkeit gegenüber neuen Anforderungen, welche in schönster Ausbildung *Phox. 18* und *34* immer wieder aufs neue bewiesen, steigerte meine Bewunderung für die Leistungsfähigkeit dieser Geschöpfe von Versuch zu Versuch.

4. Das Erinnerungsvermögen.

Nach der 15wöchentlichen Pause wurden *Phox. 34* sowie *Phox. 18* probeweise noch einmal mit den letzten der vorhergegangenen (9.) Kombinationen untersucht, um das Erinnerungsvermögen zu prüfen: *Phox. 34* (sehr temperamentvoll) versagte, *Phox. 18* (ziemlich bedächtigt) dagegen hatte die Kombination im Gedächtnis behalten.

Bei zwei Dressurfischen wurde in der ersten Umdressur dem alten Positiv ein zweites zugesellt und nun diese beiden Positive gegen den alten Negativgeruch wechselweise geboten.

Phox. 18: *Amiurus nebulosus* und *Alburnus bipunctatus* + gegen *Phoxinus laevis* —.

Phox. 25: *Amiurus nebulosus* und *Phoxinus laevis* + gegen *Alburnus bipunctatus* —.

Beide Tiere vermochten auch diese einseitige Doppelkombination ohne Vorversuche fehlerlos zu bewältigen.

Die bei *Phox. 18* in den ersten beiden Kombinationen als Positiv eingeführten Artgerüche fanden mit Unterbrechung noch zu den verschiedensten Kombinationen Verwendung (s. Tabelle 1). Sie wurden — mit einer Ausnahme — jeweils sofort wieder als Positiv angenommen; im Gegensatz zu erstmals gebotenen, neuen Artgerüchen, welche immer mit Zögern beantwortet wurden. Dieser Unterschied in der Reaktionsweise läßt den Schluß zu, daß jene Gerüche sich der Erinnerung fest eingeprägt hatten.

5. Das Verhalten außerhalb der Dressur und die individuelle Reaktionsweise.

Nach kurzer Eingewöhnungszeit im Versuchsbecken pflegten die geblendeten Ellritzen ziemlich ununterbrochen der Beckenwand entlang zu schwimmen, wobei das mäßige Tempo keinen großen Schwankungen unterworfen war.

Bei 20 in einer Reihe aufgestellten Versuchsbecken bot sich der auffallende Anblick, daß 15 Tiere mit großer Beständigkeit ihren Weg im Sinne des Uhrzeigers wählten. Nur 2 schwammen häufiger links herum, während die restlichen 3 — recht nervöse Individuen — keine Richtung bevorzugten, sondern sich kreuz und quer durch den zur Verfügung stehenden Raum bewegten. Das *konstante Einhalten einer bestimmten Richtung* beim Schwimmen scheint nicht zufallbedingt zu sein. Die Erscheinung ausgeprägter Rechtsläufigkeit wurde bei annähernd 150 Ellritzen beobachtet und entspricht einem Wert von 70%.

Die Tiere standen täglich von 7—22 Uhr unter Kontrolle, ohne daß normalerweise eine Unterbrechung des Schwimmens beobachtet werden konnte. Da sich die Versuche zum Teil ohne Unterbrechung über Wochen erstreckten, die Tiere

aber während dieser Zeit kein Nachlassen der physischen oder psychischen Kräfte erkennen ließen, scheinen sie mit relativ wenig Ruhe auszukommen. Beobachtungen über das Verhalten bei völliger Ungestörtheit in den Nachtstunden liegen nicht vor.

In der Reaktionsweise unterscheiden sich die Fische ganz beträchtlich. Im Verlaufe der Dressurarbeit bekommen die *individuellen Eigenheiten* eine starke Prägung, die auch über längere dressurfreie Zeiträume erhalten bleibt.

D. Versuche zum Nachweis eines Artgeruches bei Amphibien.

Nach dem positiven Befund eines Art- und Individualgeruches bei Fischen erschien es wünschenswert, die Forschung auf andere Klassen auszuweiten.

Unter Beibehaltung der alten Methode und *Phoxinus laevis* als Dressurtier wurden — leider nur wenige — Untersuchungen an Amphibien durchgeführt.

Als Ermutigung zu diesem Unterfangen diente die Mitteilung eines alten Aquarianers über ein besonderes Verhalten von Schlangen gegenüber Fröschen: Individuen der Art *Tropidonotus natrix* wurden mit Teichfröschen (*Rana esculenta*) sowie Grasfröschen (*Rana temporaria*) gefüttert. Beim Herannahen der Schlangen verharteten die Vertreter der beiden Amphibienarten bisweilen in vollkommener Bewegungsllosigkeit.

In solchen Fällen konnte häufig beobachtet werden, wie die Schlangen Individuen der Art *Rana esculenta* züngelnd berührten, um sich sodann ohne Angriff abzuwenden. *Rana temporaria* wurde in derselben Weise bezüngelt und alsbald verschlungen. Die Durchführung dieser Auswahl muß auf Grund von Sinnesindrücken erfolgen, welche der chemische Sinn vermittelt. Die Funktion der Schlangenzunge in Verbindung mit dem JAKOBSONSchen Organ legen die Deutung einer geruchlich bedingten Wahrnehmung nahe.

Für die Frage nach dem Artgeruch bei Anuren gelangten ♂♂ der Arten *Rana temporaria* und *Rana esculenta* zur Prüfung. Als Dressurtier diente *Phox.* 34. *Rana temporaria* wurde bei den beiden ersten Positivdressuren mit Zögern, fernerhin mit guter Futterreaktion beantwortet. Nach Beginn der Differenzdressur mit *Rana esculenta* als Negativ schien nach zwei Fehlern das Unterscheiden einzusetzen.

Probeweise wurde nun noch einmal Hechtwasser verabreicht; wieder blieb eine außergewöhnlich starke Schreckreaktion der Erfolg. Die Verstörung war derart, daß der Amphibienversuch vorläufig abgebrochen werden mußte. Nach 3 Wochen Ruhepause wieder aufgenommen, konnte er jedoch rasch in den 19. Versuch übergeleitet werden, der ein fehlerfreies Ergebnis zeitigte.

Eine Prüfung bei Urodelen erfolgte mit der Gegenüberstellung: *Triton alpestris* ♀♀ — *Salamandra maculosa* ♀♀ (Tabelle 10).

Die Molche waren außerhalb des Versuches in Aquarien mit Pflanzenwuchs und Sandgrund, die Salamander in solchen mit angefeuchtetem Filtrierpapier untergebracht. Aus einer Anzahl von Ellritzen, welche sich bei optischen Versuchen schlecht bewährt hatten, zeichnete sich ein Individuum nach der Blendung durch große Reaktionslust aus.

Tabelle 10. Versuche zum Artgeruch bei Amphibien.

A. Anuren; 19. Versuch mit *Phox.* 34. B. Urodelen; 1. Versuch mit *Phox.* 54.

Dressur <i>Phox.</i>	Ver- such	Als + gedrüfte Art	Als — geprüfte Art	Summa der Dressuren	Zahl der		Zahl der		Wer- tung	Zeit
					+ Dr.	FR.	- Dr.	FR.		
34	19a	<i>Rana esculenta</i> ♂	<i>Rana temporaria</i> ♂	11	8	4	3	1		10.—13. 1.
	19	<i>Rana esculenta</i> ♂	<i>Rana temporaria</i> ♂	20	13	12	7	0	+	13.—14. 1.
54	1a	<i>Triton alpestris</i> ♀	<i>Salamandra maculosa</i> ♀	19	9	9	10	8		17.—18. 1.
	1	<i>Triton alpestris</i> ♀	<i>Salamandra maculosa</i> ♀	20	11	11	9	0	+	18.—19. 1.

Von der 3. Positivdressur (mit *Triton alpestris*) sprang *Phox.* 54 am Trichter hoch. Nach einem Vorversuch mit 19 Differenzdressuren wurde *Triton alpestris* fehlerfrei von *Salamandra maculosa* unterschieden.

Versuche zur Feststellung der Fähigkeit von Ellritzen, auch *individuelle Unterschiede* wahrzunehmen, scheiterten bei Anuren, wobei 2 ♂♂ der Art *Rana temporaria* zur Prüfung gelangten. Dasselbe negative Ergebnis war einem Versuch mit Urodelen beschieden, in welchem 2 ♀♀ der Art *Triton alpestris* Verwendung fanden.

Sämtliche Versuche mit Amphibien liefen im Monat Januar. Ferner wurden bei den Anuren nur ♂♂, bei den Urodelen dagegen nur ♀♀ geprüft. Ausgeschaltet war somit die Wirkung von Duftstoffen, welche während der Sexualperiode eine Komplikation der Verhältnisse herbeiführen könnten (Daumenschwielen, Kloakendrüsen).

Ein schädigender Einfluß der Amphibiensekrete auf die Dressurfische konnte so wenig wie spontane Äußerungen des Widerwillens beobachtet werden.

E. Zur biologischen Bedeutung des Artgeruches bei Fischen.

Nachdem für die 15 zu den Versuchen herangezogenen Fischarten das Vorhandensein eines arteigenen Geruches hatte festgestellt werden können, stand zu erwarten, daß dieser Erscheinung auch eine praktische Bedeutung in dem einen oder anderen Funktionskreis der Fische zukommt.

Jene bei *Phox.* 34 auf Wahrnehmung des Hechtgeruches erfolgende Reaktion (vgl. S. 22) stach durch ihre Intensität und die langanhaltende Vergrämung des Fisches von allen sonst gezeigten Verhaltensweisen dergestalt ab, daß hier der Zusammenhang mit einer biologischen Bedeutung des Artgeruches im Funktionskreis des Feindes gegeben zu sein schien. Die Frage war: Vermag Hechtgeruch tatsächlich eine Schreckwirkung auf Ellritzen auszuüben und ihr Verhalten zu beeinflussen, ähnlich, wie die Witterung der großen Raubsäuger schwächere Arten vielfach in Schrecken versetzt und zu Reaktionen zum Zwecke des Schutzes veranlaßt?

I. Versuche an geblendeten Ellritzen.

Zur Verfügung standen Tiere aus der Isar, welche schon mindestens 3 Monate lang in einem großen Freilandbecken in Gefangenschaft waren. Nach der Blendung wurden die Tiere einzeln in Versuchsbecken untergebracht und mit dem Versuche begonnen, sobald sie wieder ohne Hemmung schwammen.

1. Versuch mit Hechtgeruch nach Geruch von *Gobio fluviatilis*.

Unter Anwendung der alten Methode wurde zunächst das Duftwasser von *Gobio fluw.* gereicht. Keiner der 52 Fische dieser 1. Versuchsgruppe zeigte hierauf eine bemerkenswerte Verhaltensänderung. 1 Stunde darnach erfolgte der entscheidende Versuch mit Hechtwasser. Der Hecht war wochenlang nicht gefüttert worden, die unbeabsichtigte Wirkung von Fischschreckstoffen aus verletzter Haut somit sicher ausgeschaltet.

46 Tiere zeigten 5 bis spätestens 20 Sek. nach Beginn des Einströmens von Hechtwasser Veränderungen in ihren bis zu diesem Zeitpunkt ausgeglichenen Bewegungskoordinationen (vgl. Tabelle 11, A).

Tabelle 11. Übersicht zu den Versuchen über Schreckwirkung verschiedener Artgerüche auf geblendete Ellritzen aus der Isar (I).

Nr.	Art der Versuche	Versuchsgruppe	Gesamtzahl der Tiere	Zahl der Tiere	Ergebnisse	
					Reaktion	auf Artgeruch von
A	<i>Esox lucius</i> -Geruch nach <i>Gobio fluw.</i>	Gruppe 1	52	46 6	+	Hecht Hecht
B	Artgeruchsreihe mit verschiedenen Familienvertretern	1. <i>Esox</i> am Anfang der Reihe	8	3 5	ausgeschaltet siehe Tabelle 12	
		2. <i>Esox</i> am Ende der Reihe	Gruppe 2	25	18 7	+
C	Zu Hecht gesetzt	Alle Tiere aus Gruppe 1 und 2, welche nicht reagiert hatten	11	4	—	alle Arten
				1	+	Hecht
				5	+	entsprechend Tabelle 12
			2	2	—	alle Arten
			2	2	+	Hecht

+ Schreckreaktion, — keine Reaktion.

Auf die Wahrnehmung von Hechtgeruch erfolgte in wenigen Fällen aus ruhigem Schwimmen eine starke Beschleunigung des Tempos, deren fluchtartiger Charakter mitunter in Sprüngen über die Wasseroberfläche seinen Höhepunkt erreicht. Meistens dagegen kam es zu einem außer-

gewöhnlichen Verhalten, das in seinem typischen Bewegungsablauf geschildert sei:

Die in gleichmäßigem Tempo normal schwimmende Ellritze spreizt plötzlich ihre Rücken- und Afterflosse sowie die Bauchflossen maximal. Die Brustflossen dagegen arbeiten stoßweise, der die Schwimmbewegung hauptsächlich fördernde Schwanzschlag wird eingestellt, so daß es zu einer Verlangsamung des Vorwärtsgleitens kommt. Die Flossen stehen voll entfaltet vom Körper ab; der Fisch schwebt mit starr gehaltenem Rumpfe und nur durch schwaches Zucken der Brustflossen erfolgt eine geringe Bewegung des Tieres nach vor- oder rückwärts. Endlich hört auch das Spiel der Brustflossen auf. Nun sinkt das Tier auf den Grund und „steht“ auf den Kanten der Afterflosse sowie der Bauchflossen. Wird die Reaktion auf Hechtgeruch mit Fluchten eingeleitet, so enden diese meist ebenfalls im „Stehen“.

Diese Angaben zu der Reaktionsweise mögen vorerst genügen. Durch das Ergebnis dieses Versuches stand fest, daß das Verhalten der Ellritzen durch Hechtgeruch stark einflußbar ist. Nun sollte geprüft werden, ob sich nicht auch der Artgeruch anderer Vertreter aus verschiedenen Fischfamilien in ähnlicher Weise als wirksam zeigt.

2. Versuche mit Artgeruchsreihe von verschiedenen Familienvertretern.

a) *Esox* am Anfang der Reihe (Tabelle 12, vgl. Tabelle 11 B 1). Mit 8 Ellritzen aus der 1. Versuchsgruppe, welche bei Hechtgeruch starke Reaktionen gezeigt hatten, wurde nun eine Reihe — der in den Versuchen zum Artgeruch geprüften — Familienvertreter durchgenommen und dabei folgende Anordnung gewählt:

Es hatte sich herausgestellt, daß der Artgeruch des Cypriniden *Gobio fluviatilis* normalerweise keine Schreckreaktion auslöste. Daher konnte mit *Gobio*-Geruch jederzeit festgestellt werden, ob die im Versuche stehenden Ellritzen unter Umständen durch vorhergehende Schreckwirkung eines Artduftes noch so stark beeinflußt waren, daß sie in der Folge wahllos auf jeden Geruchsreiz mit Schreckreaktion antworteten. Andererseits mußte auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß allmählich eine Abstumpfung gegen die Schreckwirkung einzelner Artgerüche eintrat. Um dies zu kontrollieren, wurde am Schluß der Reihe noch einmal mit Hechtgeruch nachgeprüft. Tatsächlich konnten durch diese Kontrollen mit *Gobio* zwei Ellritzen ermittelt werden, welche im Verlaufe der Versuchsreihe auch bei den *Gobio*-Kontrollen zu reagieren anfangen; ferner blieb ein Tier auf die *Esox*-Kontrolle am Schluß der Reihe ohne Reaktion.

Die restlichen 5 Tiere durften zu der in Tabelle 12 aufgestellten Wertung herangezogen werden. Die Reihenfolge, in welcher die Familienvertreter zur Prüfung gelangten, blieb mit 1 = *Gobio fluv.* und 2 = *Esox*

lucius konstant. Im übrigen wurde sie bei den einzelnen Versuchsfischen gewechselt. Die Kontrollversuche, die übereinstimmend normale Ergebnisse zeigten, sind in Tabelle 12 nicht verzeichnet.

Tabelle 12. Reihenversuch mit Gruppe 2 (Tabelle 11, B 1).

1 schwache, 2 starke, 3 sehr starke Reaktion.

Geprüfte Arten (Artgeruchsreihe)	Versuchsfische <i>Phox.</i>					Summe der Schreck- intensität
	A	B	C	D	E	
1. <i>Gobio fluviatilis</i>						0
2. <i>Esox lucius</i>	3	3	3	3	3	15
<i>Rhodeus amarus</i>						0
<i>Perca fluviatilis</i>	3	3	3	2	3	14
<i>Cobitis fossilis</i>						0
<i>Salmo fario</i>	2	2	2	2	2	10
<i>Anguilla vulgaris</i>						0
<i>Amiurus nebulosus</i>	1	2	1	1	2	7
<i>Salmo shasta</i>		2	2	2		6
<i>Gasterosteus aculeatus</i>		1		2		3
<i>Cottus gobio</i>		1				1

Tabelle 12 vermittelt die Ergebnisse der Untersuchungsreihe mit dem spezifischen Duft von 11 Arten an 5 geblendeten Ellritzen. Unter der Buchstabenbezeichnung der einzelnen Versuchsfische sind deren Schreckreaktionen auf die einzelnen Arten eingetragen; ausgedrückt in Zahlenwerten, wobei 1 = schwache, 2 = starke, 3 = sehr starke Reaktion bedeutet. Die zwischen jeder neuen Artgeruchsprüfung durchgeführte Kontrolle mit *Gobio*-Geruch ist in der Tabelle nicht aufgezeichnet.

b) *Esox am Ende der Reihe.* Eine weitere Gruppe von 25 geblendeten Ellritzen wurde für dieselbe Art Geruchsreihe angesetzt, aber *Esox lucius* diesmal als letzter Vertreter geprüft: Nun reagierten 15 der Versuchstiere ausschließlich auf *Esox*, 3 dazu auf *Perca fluv.* und *Salmo fario*; der Rest blieb ohne Reaktion (vgl. Tabelle 11, B 2).

3. *Versuche mit Artgeruchsreihen, nachdem die vorher nicht reagierenden Ellritzen zu einem Hecht gesetzt waren.*

a) *Hecht raubt.* Aus den beiden Versuchsgruppen standen 13 Tiere zur Verfügung, welche in keinem Falle auf einen der geprüften Artgerüche reagiert hatten. Von diesen setzte ich 11 gemeinsam zu einem hungrigen Hecht. Der Hecht stieß sogleich zu und erbeutete 2 Ellritzen. Eine wurde gefressen, die andere entkam mit Verletzungen. Die Überlebenden wurden 2 Minuten lang beim Hecht belassen und sodann in ihre Versuchsbecken zurückgebracht. Nach ihrer Beruhigung erneut mit der in Tabelle 12 aufgezeichneten Artgeruchsreihe geprüft (*Esox lucius* am Ende der Reihe), ergab sich folgendes: 4 Tiere blieben nach wie vor ohne jede Reaktion, eines reagierte jetzt nur auf *Esox*, 5 (darunter das Ver-

letzte) dagegen verhielten sich in ungefährer Übereinstimmung mit dem in Tabelle 12 zusammengestellten Ergebnis (vgl. Tabelle 11, C 1).

b) *Kontrollversuch.* Zugleich waren die 2 übrigen Tiere zu einem gesättigten Hecht gesetzt und von diesem nicht angegriffen worden. In der Prüfungsreihe zeigten sie weiterhin keine Reaktionen. Anschließend kamen sie zum hungrigen Hecht, der eine weitere Ellritze vorgesetzt bekam und verschlang. Mit *Gobio fluv.* und *Esox lucius* geprüft, zeigten nunmehr auch diese beiden Tiere starke Schreckreaktionen auf Hechtgeruch (vgl. Tabelle 11, C 2).

Durch den Kontrollversuch war bewiesen, daß die Änderung des Verhaltens tatsächlich mit dem Schreckstoff in Zusammenhang stand.

Diese Ergebnisse scheinen mir einen Hinweis auf die biologische Bedeutung des von v. FRISCH gefundenen Ellritzenschreckstoffes zu bergen: Wird der Hechtgeruch gleichzeitig mit dem als Primärreiz für die Schreckreaktion wirkenden Ellritzenschreckstoff wahrgenommen, so kann durch Assoziation der Reiz des Hechtgeruches Signalwert bekommen. Durch diese Selbstdressur ist die Voraussetzung dafür geschaffen, in der Folge auch auf Hechtgeruch allein mit demselben Verhalten wie auf Schreckstoff zu reagieren.

4. Besprechung der Versuche.

Die Ergebnisse vorliegender Versuche seien zusammenfassend besprochen. Nach der Gelegenheitsbeobachtung an *Phox.* 34 wurde zunächst an 52 geblendeten Ellritzen geprüft, ob *Hechtgeruch* tatsächlich *schreckenauslösend* auf Ellritzen wirkt. Ergebnis: von 52 Versuchstieren zeigten 46 ausgeprägte Schreckreaktionen. Sodann wurde die Frage gestellt: Wie wirken die Gerüche einer Reihe von anderen Arten? Mit 8 Ellritzen wurden Familienreihenversuche durchgeführt. Nachdem es sich erwiesen hatte, daß *Gobio*-Geruch normalerweise nicht mit Schreckreaktion beantwortet wird, konnte dieser neutrale Artgeruch zu Kontrollversuchen benützt und auf diese Weise die Versuchstiere herausgefunden und ausgeschieden werden, welche im Verlaufe der Versuchsreihe unnormal zu reagieren begannen. Der Familienreihenversuch wurde in zwei grundsätzlich verschiedenen Anordnungen durchgeführt. In einer Versuchsreihe wurde mit Hechtgeruch am Anfang, in einer anderen am Schlusse der Reihe geprüft. Ergebnis: Erfolgte die *Esox-Prüfung am Schluß*, so gab es überwiegend nur Schreckreaktionen auf *Esox*-Geruch (bei 25 Versuchstieren 15 Reaktionen nur auf *Esox*, dazu 3 außerdem auf *Perca fluv.* und *Salmo fario*). Erfolgte die *Esox-Prüfung dagegen am Anfang*, so änderte sich das Bild. Neben den Schreckreaktionen auf *Esox* gibt es nachfolgende Reaktionen von gleicher Häufigkeit und ähnlicher Stärke auf *Perca fluv.*, *Salmo far.* und *Amiurus neb.*, dazu solche in geringerer Anzahl und Stärke auf *Salmo shasta*, endlich sogar schwächere Reaktionen auf *Gasterosteus aculeatus*. Für diese unterschiedliche

Verhaltensweise je nach der Art der Versuchsanordnung bleibt die Erklärung, daß die Ellritzen — durch den schreckenerregenden Eindruck des Hechtgeruches sensibilisiert — in der Folge auch durch den Geruch einer Anzahl bestimmter anderer Arten in mehr oder minder großen Schrecken versetzt werden. Ob es sich in diesen Fällen um eine reine Verwechslung mit dem primär gefürchteten Hechtgeruch handelt oder ob auch die anderen, nunmehr Schreckreaktion auslösenden Artgerüche näher spezifiziert werden, sei dahingestellt. Der 5. Dressurversuch mit *Phox.* 25 (s. Tabelle 5) zeigt jedoch, daß auch *Esox* und *Perca* gut unterschieden werden können. Wobei zu beachten ist, daß die Wahl in dem erwähnten Versuch unter erschwerten Bedingungen stattfand, da das Dressurbecken ständig je ein Individuum der Art *Squalius cephalus* und *Gasterosteus aculeatus* beherbergte.

Die Tatsache, daß spontane Schreckreaktionen nahezu ausschließlich auf Hechtgeruch erfolgen, ist unter folgendem Gesichtspunkt einer Erklärung zugänglich: Betrachtet man die Leistungsfähigkeit des Hechtes als Jäger, so muß ihm im Vergleich zu den anderen geprüften einheimischen Raubfischen — bezüglich der Erfolgsmöglichkeit bei der Jagd auf Ellritzen — ein Vorteil zuerkannt werden. Da der Hecht ein besonders gefährlicher Feind der Ellritzen ist, erscheint es von vordringlicher Notwendigkeit, daß schon die Wahrnehmung seiner Witterung genügt, zweckmäßige Schutzreaktionen auszulösen.

II. Versuche an sehenden Ellritzen.

Es galt in Erfahrung zu bringen, ob auch ungeblendete Ellritzen auf die spezifischen Gerüche verschiedener Arten mit Schreckreaktionen antworten. Für diese Untersuchungen wurden aus der Isar stammende Ellritzen einzeln in Versuchsbecken der normalen Größe gesetzt; die Becken erhielten eine Verkleidung, durch welche zwei (je 1 qcm große), in 10 cm Entfernung von der Beckenwand eingeschnittene Sehschlitze Einblick gewährten. So war eine optische Beeinflussung der Tiere unterbunden.

Vorversuche ergaben, daß auch diese sehenden Ellritzen auf *Gobio fluv.* keine, auf *Esox lucius* dagegen mehr oder weniger ausgeprägte Schreckreaktionen zeigten.

Ferner schien es wissenswert, zu erfahren, wie sie sich verhalten würden bei der Wahrnehmung des Geruches von Arten, mit welcher Bekanntschaft zu machen sie sicher noch keine Gelegenheit gehabt hatten. Aus der Zahl der im Handel unschwer zu beschaffenden Aquarienfische wurde der Cyprinodontide *Xiphophorus helleri sanguinea* und der Percide *Eupomotis aureus* gewählt; letzterer ein unserem *Perca fluv.* verwandter Raubfisch, ersterer ein für Ellritzen harmloser Vertreter.

Zur Prüfung gelangten in einem Geruchsreihenversuch folgende Arten in der Reihenfolge: 1. *Gobio fluv. (G.)*, 2. *Xiphophorus helleri*

sanguinea (X.), 3. *Eupomotis aureus* (E.), 4. *Perca fluviatilis* (P.), 5. *Esox lucius* (H.).

In Tabelle 13 sind die Ergebnisse dieser Prüfungsfolge an 7 sehenden Ellritzen dargestellt.

Tabelle 13. Reihenversuch mit Sehtieren (II).

Phox. Nr.	1. Hälfte					2. Hälfte				
	G.	X.	E.	P.	H.	G.	X.	E.	P.	H.
1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
2	θ	0	0	0	1	θ	0	0	1	1
3	θ	0	0	0	2	θ	0	0	1	2
4	θ	0	0	0	3	θ	0	1	2	2
5	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
6	0	0	0	0	0	Summe der reagierenden Tiere:				
7	2	0	2	2	2	0	0	2	4	5

Die Buchstaben bezeichnen die geprüften Arten, waagrecht darunter stehen die bei den einzelnen Versuchsfischen erfolgten Reaktionen, ausgedrückt in Zahlenwerten. Dabei bedeutet: 0 = keine Veränderung des Verhaltens, θ = Steigerung der Lebhaftigkeit im Schwimmen, 1 = schwache Reaktion ohne längeres „Stehen“, 2 = das als „Stehen“ oben beschriebene Verhalten, 3 = „Stehen“, eingeleitet durch Fluchtsprung.

Die Versuchsreihe besteht aus zwei Hälften. Die zweite Hälfte ist eine Wiederholung der ersten — nach der Prüfung mit Hechtgeruch — und dient der Frage, ob nun auch bei Sehtieren eine Änderung der Reaktionsweise eintritt.

Ergebnis: In der 1. Hälfte zeigten 5 Tiere Schreckreaktionen auf Hechtgeruch. 3 davon zeigten außerdem bei *Gobio fluv.* als besonderes Verhalten rasches Hin- und Herschwimmen unter dem Trichter ohne gespannte Haltung. Diese Verhaltensweise darf wohl gedeutet werden als der Ausdruck dafür, daß die isoliert gehaltenen, sonst gesellig lebenden Schwarmfische ein Zusammenkommen mit Familienverwandten erstrebten.

Ein Tier blieb ohne jede Reaktion; ein anderes „stand“ — mit Ausnahme von *Xiphophorus* — auf jeden der gebotenen Geruchsreize.

Mit den 5 Tieren, welche *nur* auf Hecht schreckhaft reagiert hatten, wurde dieselbe Reihe nochmals durchgeprüft. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen an geblendeten Ellritzen (s. Tabelle 12) reagierten nun 4 Tiere auch auf *Percx fluv.*, 2 davon außerdem auf *Eupomotis aureatus*, während *Gobio* und *Xiphophorus* nach wie vor in keinem Falle eine Schreckreaktion auslöste.

Die auf Hechtgeruch ausgeführten Bewegungskoordinationen vollzogen sich bei den Sehtieren in voller Übereinstimmung mit den einzelnen Phasen, wie sie an geblendeten Tieren beobachtet und eingehend geschildert wurden. Bei geblendeten Tieren kommt es — sind sie erst

einmal in Erregung versetzt — beinahe ausnahmslos zu einer Schreckreaktion. *Die Sehtiere sind weniger schreckhaft* gegenüber Hechtgeruch; bisweilen geraten sie in offensichtliche Erregung, ohne daß es zu einer typischen Schreckreaktion kommt. Sie erwecken dann den Anschein, als wollten sie sich nach der Alarmierung durch den Geruchssinn nun erst optisch von der Gefahr überzeugen. Im allgemeinen sind die Schreckreaktionen auch nicht so lange anhaltend wie bei den geblendeten.

Das Ergebnis der Versuchsreihe zeigt, daß die Reaktionen geblendeter und isoliert gehaltener Sehtiere auf Hechtgeruch nur geringe, graduelle Unterschiede aufweisen, so daß die an geblendeten Ellritzen gewonnenen Erfahrungen über die Leistungsfähigkeit des Geruchsinnesorgans und die Reaktionsweise gegenüber den geprüften Raub- und Friedfischen ohne Bedenken auf das Verhalten einzeln gehaltener Sehtiere übertragen werden kann (vgl. hierzu das Verhalten im Schwarm, S. 41).

III. Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Artgerüchen.

1. Ergebnisse der Dressurversuche.

Vom systematischen Standpunkt wäre es reizvoll, die den Artduft betreffenden Ergebnisse im Hinblick auf Verwandtschaftsbeziehungen zu betrachten. Leider läßt aber die angewandte Dressurmethode im allgemeinen keine sicheren Schlüsse in dieser Richtung zu. Bei der vergleichenden Betrachtung des Verlaufes der einzelnen Versuche bleibt die wechselnde Stimmung der Dressurfische zu berücksichtigen. Da diese von mancherlei unkontrollierbaren Faktoren *mitbestimmt* wird, kann bei den verschiedenen Versuchskombinationen auch bei ein und demselben Dressurfisch nicht unbedingt aus Lerdauer und Fehlerzahl auf die Schwierigkeit der Aufgabe geschlossen werden.

Bei Aufgaben, welche das Unterscheiden von verschiedenen Arten der eigenen Familie (z. B. *Cobitis barbatula* und *Gobio fluv.*) betrafen, trat nicht selten eine durch keinerlei Nebenumstände zu deutende Reaktionsunlust auf.

Umfaßt darüber hinaus eine Kombination zwei Vertreter derselben Gattung (*Alburnus lucidus* — *bipunctatus*), so kommt es bei den Dressurfischen übereinstimmend und regelmäßig zu außergewöhnlich starken Abweichungen von der normalen Reaktionsweise; sie sind als sicherer Beweis einer Erschwerung der Aufgabe anzusehen und lassen somit die nahe Verwandtschaft der betreffenden Arten auch aus ihren arteigenen Duftstoffen erkennen.

Am Ende einer langen Versuchsreihe (vgl. Tabelle 6) wurde *Anguilla vulgaris* als Positiv, *Cobitis fossilis* als Negativ eingesetzt. Beide Arten fanden zum 1. Mal Verwendung. Bei den vorangehenden Versuchen hatte sich herausgestellt, daß der Dressurfisch für gewöhnlich jeden neuen Duft mit heftiger Futterreaktion beantwortete, sich aber unschwer durch leichte Strafe warnen ließ. Entgegen dieser Gewohnheit verhielt

sich *Phox. 34* gegenüber *Anguilla vulgaris* spontan zögernd, während er nur durch mehrfache, heftige Strafe davon abgehalten werden konnte, die Minusbedeutung von *Cobitis fossilis* zu respektieren. Auch diese Beobachtung kann als Beispiel dafür dienen, daß Unterschiede im Grade der Verwandtschaft wahrgenommen werden und die Ellritzen den Duft ihrer Familienvertreter bevorzugen.

2. Ergebnisse der Spontanversuche.

Geblendete, wie sehende, einzeln gehaltene Ellritzen zeigen Spontanreaktionen auf eine Reihe von Artgerüchen. Die Schreckreaktionen erfolgen nicht wahllos, sondern werden nur durch den Geruch bestimmter Arten ausgelöst. Dabei spielt es keine Rolle, ob die Ellritzen mit der Art schon Bekanntschaft zu machen Gelegenheit hatten. Die Fähigkeit der Ellritzen, sowohl bekannte, wie unbekannte Artgerüche auch ohne Dressur auseinanderzuhalten und zu werten, ist als ein weiteres Anzeichen dafür anzusehen, daß unter den Artgerüchen gewisse Verwandtschaftsbeziehungen bestehen.

IV. Die auf Hechtgeruch erfolgenden Schreckreaktionen unter dem Begriff „tierische Hypnose“.

Das an 77 geblendeten und 5 sehenden Ellritzen gewonnene Beobachtungsmaterial über die auf Wahrnehmung von Hechtgeruch gezeigten Verhaltensweisen verdient Beachtung im Hinblick auf den Fragenkreis, welcher sich um den Begriff „tierische Hypnose“ schließt.

Ein bestimmter chemischer Reiz, der vom Feinde ausgeht (Hechtgeruch), vermag bei Ellritzen Reaktionshemmungserscheinungen auszulösen. Die Intensität der auftretenden Hemmung ist von Individuum



Abb. 3. Extreme Reaktionshemmung an einer geblendeten Ellritze nach Einwirkung von Hechtgeruch. (An der Haut des Fisches haben sich einige Luftbläschen angesetzt. Das Bild erscheint außerdem etwas verzerrt durch die nicht schlierenfreie Wand des Aquariums.)

zu Individuum verschieden; jedoch läßt sich die Vielzahl der Verhaltensweisen in 3 Stufen gliedern:

1. Stufe: Verlangsamung des Schwimmens; auf Grund absinken; sekundenlanges „Stehen“ wechselt mit ruckweiser Vorwärtsbewegung über kurze Strecken; nach wenigen Minuten Abklingen der Hemmung.

2. Stufe: Einleitung der Reaktionsweise wie bei 1., sodann ausgeprägtes „Stehen“, das ohne Unterbrechung länger als 12 Stunden beibehalten werden kann (eingehende Schilderung s. oben).

3. Stufe: Es gelangten Fälle zur Beobachtung, in welchen Versuchsfische aus dem typischen „Stehen“ seitlich umkippten (Abb. 3) oder

hochgetrieben wurden, wobei sie zeitweise senkrecht im Wasser hingen, so daß ihr Maul oder die Spitze der Schwanzflosse den Grund berührten. Wurden die Tiere während eines derartigen Zustandes versuchsweise mit einem Glasstab angestoßen, so erfolgte zum Teil hastige Flucht, häufig jedoch verharrten sie hierbei in vollkommener Erstarrung und konnten so durch das ganze Becken geschoben werden. Dazu sei ein Fall im Protokollauszug angeführt.

Phox. 13, Isarfang. Blendung gut überstanden. Normales Schwimmen in mäßigem Tempo.

a) Vorprüfung mit *Gobio*-Geruch; bildet hierbei unbeabsichtigt Futterassoziation. 10⁴⁰ Uhr Vorprüfung mit *Gobio*-Geruch: Nach 3 Sek. heftiges Schnappen unter Trichter. 10⁴¹ Uhr: schwimmt wieder normal.

b) 1. Prüfung mit Hechtgeruch 10⁴² Uhr: 1. Runde unter Trichter einmal Schnappen; den Bruchteil einer Sekunde später „Stehen“ mit maximal gespreizten Flossen. Kippt wenige Sekunden später seitlich um; wird in dieser Seitenlage mit dem Wasserstrom langsam unter Heber getrieben. Liegt dort bis 15²⁰ Uhr bewegungslos mit starr abgespreizten Flossen und schwacher Atmung. Versuch: Berührung mit Glasstab. Verharrt ohne jede Bewegung und läßt sich 15 cm weit über den Grund schieben. Dann heftige Fluchten; nach 6 Sek. langsam über Grund schleifen in gespannter Haltung; erneutes „Stehen“. Kippt wieder um, richtet sich jedoch nach 3 Sek. auf und bleibt 34 Min. stehen. Dann langsames Wiederaufnehmen der Schwimmbewegungen. Frißt nicht. Schwimmt am folgenden Tage normal und frißt gierig. Auf Erschütterungsreiz noch etwas scheu. Zufälliger Zeuge: Herr Dr. LORENZ (Altenburg).

Die Verhaltensweisen sehender Tiere bewegen sich bei derselben Reaktionsbreite in Grenzen, welche mit den bei blinden gefundenen übereinstimmen; auch die vertikalen sowie horizontalen Lageveränderungen kommen vor, werden jedoch meist schon nach wenigen Sekunden wieder ausgeglichen. Die Augen bleiben in ständiger Bewegung. Eintauchen des Glasstabes während eines mit Bewegungslosigkeit verbundenen Hemmungszustandes wurde meist, Berührung des Körpers immer mit Flucht beantwortet. 20% der geprüften (sehenden und blinden) Tiere reagierten mit Flucht. Bei mehrfacher Prüfung eines Individuums stellte sich heraus, daß die Tendenz zur Fluchtreaktion oder Reaktionshemmung unverändert beibehalten wurde. Meist blieben die jeweiligen Reaktionen des Tieres auch übereinstimmend innerhalb der Grenzen einer der drei geschilderten Hemmungsstufen.

Jedoch wurde bei einigen Tieren von Prüfung zu Prüfung ein Zu- oder Abnehmen der Hemmungserscheinungen beobachtet, so daß an *einem* Individuum im Verlaufe weniger Prüfungen alle drei Hemmungsstufen auftraten.

Über die gesamte Zeitdauer einer mehr oder minder starken Reaktionsstimmung bieten die Tiere eine sinnfällige Verkörperung der Redewendungen: „der Schrecken ist ihm in die Glieder gefahren“ und „vor Schrecken gelähmt“.

Sehende wie geblendete Tiere lassen in der ruckweisen Art der Bewegungen sowie der gesamten Körperhaltung einen außergewöhnlichen Spannungszustand erkennen. So ist z. B. das auf einem hypertonischen Muskelzustand beruhende „Stehen“ grundverschieden von dem „Liegen“. Auch beim „Liegen“ befinden sich die Tiere in einem Zustand der Bewegungslosigkeit; jedoch liegen sie im Gegensatz zum „Stehen“ mit der Bauchseite dem Untergrund auf, halten die Afterflosse sowie die Bauchflossen dem Rumpfe anliegend und die Rückenflosse nur teilweise entfaltet. Zu beobachten ist das „Liegen“ bei Tieren, welche nicht unter der Einwirkung eines besonderen, äußeren Reizes stehen; woraus geschlossen werden darf, daß sie sich in keinem besonderen Erregungszustand befinden. Dieses Liegen scheint auch die gewöhnliche Schlafstellung darzustellen.

Die Erscheinung dieser Hemmungszustände ist zu 75% aller Fälle identisch mit der Verhaltensweise, welche unter den Begriff des „Sich-Drückens“ fällt. Auch die Fluchtreaktionen enden im „Sich-Drücken“.

Nach zunehmender Steigerung der auftretenden Bewegungshemmung geordnet, ergeben die Reaktionen der 82 geprüften Tiere eine Stufenleiter, in welcher alle Hemmungsstufen durch Übergangserscheinungen gleichmäßig eng verbunden sind (Abb. 4). In der ersten Stufe sind mit 11% Häufigkeit die Fälle zusammengefaßt, bei welchen die Hemmungsintensität nicht ausreichte, um ein längeres „Sich-Drücken“ hervorzurufen. Das Charakteristische für die 2. Stufe besteht in dem „Sich-Drücken“, welches in der Beschreibung der Bewegungskoordinationen „Stehen“ genannt wurde. Die 3. Stufe enthält bei einer Beteiligung von 14% alle Fälle, in welchen das „Sich-Drücken“ in Verbindung mit ungewöhnlichen Lageveränderungen auftrat, welche bei geblendeten Tieren meist erst nach geraumer Zeit wieder ausgeglichen wurden. Auch die Fälle extrem starrer Bewegungslosigkeit unter Verlust der Gleichgewichtslage sind als Zustände zu werten, welche sich nur durch die Intensität der Reaktionshemmung graduell von schwächeren Erscheinungen derselben Art unterscheiden. Es liegt kein Grund vor, diese Fälle unter dem Begriff des Schocks für etwas von dem hypnoiden Zustände spezifisch Verschiedenes zu halten (vgl. BABAK).

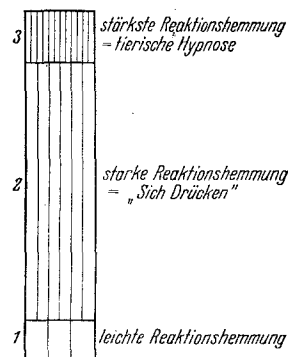


Abb. 4. Schema: Die Reaktionshemmungserscheinung.

Auch die Tatsache, daß ein Individuum in verschiedenen Prüfungen alle Stufen des gehemmten Verhaltens zeigen kann, weist darauf hin, daß es sich von der schwächsten bis zur stärksten Hemmungserscheinung übereinstimmend um Verhaltensweisen handelt, deren Zustandekommen

von dem Wirken qualitativ gleichwertiger Faktoren abhängig ist. Dem für Stufe 3 typischen Verhalten können die synonymen Begriffe: „tierische Hypnose“ und „Reaktionshemmung“ zugeordnet werden. — Es ist anzunehmen, daß dem Auftreten dieser Reaktionshemmungserscheinungen eine mit gesteigerter Erregung verknüpfte Angststimmung zugrunde liegt.

V. Die biologische Bedeutung des „Sich-Drückens“.

In der Tierwelt gibt es für den Bedrohten vornehmlich 3 Möglichkeiten des Schutzes: 1. Flucht, 2. Verteidigung, 3. sich Drücken. Die Schutzreaktion kann in Anwendung *einer* oder auch in Kombination der verschiedenen Möglichkeiten bestehen. Sie wird um so erfolgreicher sein, je besser es gelingt, mit den zur Verfügung stehenden Mitteln dem Feinde die schwachen Seiten abzugewinnen. Die auf der Schärfe seiner Sinne beruhende Leistungsfähigkeit des Raubtieres und die Eigenart seiner Jagdmethode verdienen Beachtung im Hinblick auf den Zweckmäßighkeitsgrad der Schutzreaktion des Beutetieres.

Für den Beuteerwerb dienen dem Hechte 2 Sinnesorgane: Die durch Auge und Seitenlinie aufgenommenen Reize bewirken seine Alarmierung, für die eine gleichzeitige Funktion beider Organe nicht erforderlich ist. Der Hecht kann z. B. allein durch die Funktion der Seitenlinie Kenntnis von dem Vorhandensein eines Beutetieres erhalten, d. h. alarmiert werden. Es gelang sogar der Nachweis (WUNDER), daß der Hecht zu den Arten gehört, bei welchen die Seitenlinie — über ihre Eigenschaft als Alarmierungsorgan hinaus — für die Lokalisation der Beute funktionstüchtig ist. So besitzt der Hecht eine von Gesichtsseizen unabhängige Fähigkeit, die Beute sowie deren Standort wahrzunehmen.

Seine Jagdmethode besteht vorzugsweise darin, in guter Deckung auf Beute zu lauern, um sich dann mit überraschender Schnelligkeit auf das Opfer zu stürzen. Wie findet sich nun die Ellritze mit der Gefahr ab, welche ihr von diesem mit überlegener Kraft und Geschwindigkeit ausgerüsteten Feind droht? Die wesentliche Voraussetzung für das Meiden der Gefahr besteht darin, sie rechtzeitig zu erkennen. Die Untersuchungen haben ergeben, daß Ellritzen mit Hilfe des Geruchsinnnes — ihres auch für Reize aus entfernterer Quelle empfangsbereiten Chemorezeptors — die von allen Fischen ausgehenden Gerüche wahrzunehmen und in ihrer Artspezifität zu unterscheiden vermögen. Somit besteht die Möglichkeit, von dem Vorhandensein des Feindes Kenntnis zu erhalten, auch wenn dieser durch Tarnung unsichtbar und zudem durch nahezu vollkommen bewegungsloses Verharren mit dem Strömungssinn nicht wahrzunehmen ist.

Die Ellritze besitzt durch die Fähigkeit zum Farbwechsel das wirksamste Mittel zur Erzeugung einer dem jeweiligen Aufenthaltsort angepaßten Schutzfärbung. Aber auch die vollendetste Schutzfärbung ver-

liert stark an Wert, wenn dem Feind außer den Augen noch ein weiteres Sinnesorgan zur Alarmierung und Leitung gegeben ist. Und gerade die Bewegung, welche ja auch dem Gesehenwerden den größten Vorschub leistet, wird gegenüber dem mit feinem Strömungssinn ausgestatteten Hecht zum Verräter. Wir haben gefunden, daß der überwiegende Teil der Ellritzen beim Wittern des Hechtgeruches unverzüglich die Schwimmbewegungen einstellen, dadurch langsam absinken und auf dem Grund bewegungslos verharren. Dabei besteht keine Gefahr, daß der Ellritzengeruch zum Verräter wird, denn für den Hecht bleibt das verhältnismäßig geringe Geruchsvermögen zum Auffinden der Nahrung ohne Bedeutung.

Die Verhaltensweise des „Sich-Drückens“ ist als hervorragend zweckmäßige Schutzreaktion anzusprechen. Im Zusammenspiel mit der Schutzfärbung, die veränderlich und besonders auf den Untergrund abgestimmt ist, wird die Ellritze nicht nur unsichtbar, sondern entzieht sich weitgehend jeder gefahrbringenden Möglichkeit, vom Hecht entdeckt zu werden.

20% der geprüften Tiere zeigten das sofortige Absinken nicht, sondern begannen die Reaktion mit Flucht, die aber jeweils mit dem Drücken endete. Eine vergleichende Betrachtung der allgemeinen Lebensäußerungen der „Flüchter“ mit den „Drückern“ wies auf die Deutung, daß die unterschiedliche Reaktionsweise vermutlich temperamentsbedingt ist. Über Einzelheiten des natürlichen Verhaltens können nur Freilandbeobachtungen Aufschluß geben.

F. Das Verhalten des Ellritzenschwarms auf Hechtgeruch.

Bei den Ellritzen lebt das Individuum gewöhnlich nicht allein. Eine Anzahl von Individuen schließen sich zum Verbands zusammen. Der Frage nach dem Verhalten des Ellritzenschwarms auf Hechtgeruch wurde in einer Reihe von Versuchen nachgegangen.

Diese Untersuchungen konnten nicht zum Abschluß gebracht werden; jedoch gewähren sie in verschiedener Richtung einen Ausblick und seien daher als vorläufige Mitteilung erwähnt.

Für alle Schwarmversuche diente ein Aquarium (Schwarmbecken) mit der Grundfläche 30×24 cm, das mit Sandgrund, Wasserpflanzen und einem Versteck aus Drahtgitter versehen war. Für Zu- und Abfluß fand dieselbe Leitungskonstruktion wie bei den Dressurbecken Verwendung. Einblick gewährten 2 Sehschlitze.

1. Versuch. 10 geblendete Ellritzen, die — einzeln gehalten — auf Hechtgeruch starke Schreckreaktionen gezeigt hatten, wurden zusammen in das Schwarmbecken gesetzt. Geblendete Ellritzen bilden keinen Schwarm; die Tiere hielten sich aber alle unter dem Trichter auf. Nach dem Einströmen von Hechtwasser drückten sich die Tiere ausnahmslos an Ort und Stelle. Befand sich ein Tier darunter, das mit Flucht reagierte,

so wurde die Ansammlung zersprengt, indem ein Teil der Tiere dem endgültigen Stehen eine Fluchtbewegung vorausgehen ließ. Das Ergebnis zeigt, daß eine höhere Konzentration von Ellritzenduft den Hechtgeruch als wirksamen Reiz nicht auszuschalten vermag (vgl. auch Versuch A 4).

2. Versuch. 10 sehende Ellritzen, die im Einzelversuch auf Hechtgeruch reagiert hatten, wurden in das Schwarmbecken gesetzt. Nachdem sie sich zum Schwarm zusammengeschlossen hatten, erfolgte die Prüfung mit Hechtgeruch. Keines der Tiere zeigte irgendwelche Schreckreaktion.

3. Versuch. 10 sehende Ellritzen, welche noch keiner Prüfung unterzogen waren, kamen in das Schwarmbecken und bildeten einen Schwarm. Die Prüfung auf Hechtgeruch verlief vollkommen negativ. Anschließend wurde eine Reihe von Schwärmen geprüft und dabei solche gefunden, welche auf Hechtgeruch reagierten.

4. Versuch. Zu einem nicht reagierenden Schwarm wurde eine sehende Ellritze gesetzt, die im Einzelversuch reagiert hatte. Nach ihrer Aufnahme in den Verband erfolgte erneute Prüfung. Sie verlief völlig negativ. Auch das aufgenommene Individuum reagierte nicht mehr.

5. Versuch. Von 10 Individuen im Schwarmbecken schlossen sich 9 zusammen, ein Tier dagegen hielt sich stets vom Schwarm abgesondert. Auf die Prüfung mit Hechtgeruch reagierte der Einzelgänger sofort mit Drücken, der Schwarm blieb ohne Reaktion und ließ sich durch das Verhalten des sich drückenden Tieres nicht beeinflussen.

Die Schwarmversuche zeigen: die psychische Grundlage für die Lebensäußerungen von Schwarmangehörigen ist auf den Verband abgestimmt; im Vergleich mit anderen Schwärmen stellt jeder Schwarm eine abgerundete Persönlichkeit dar.

G. Ergebnisse.

Die Untersuchungen über den Art- und Individualgeruch bei Fischen wurden an geblendeten Ellritzen mit Hilfe der Differenzdressur ausgeführt.

1. Ellritzen sondern einen Stoff ab, welcher von den Artgenossen mit den Organen des chemischen Sinnes wahrgenommen wird.

2. Auch den Arten *Amiurus nebulosus* und *Alburnus bipunctatus* kommen solche Stoffe zu.

Ellritzen vermögen sowohl die von Artgenossen stammenden Stoffe gegen diejenigen der Arten *Amiurus nebulosus* und *Alburnus lucidus*, als auch die beiden letzteren voneinander zu unterscheiden.

3. Ellritzen, deren Geruchsorgan durch Entfernung der Bulbi olfactorii zerstört ist, zeigen wohl noch ein Wahrnehmungsvermögen für die chemischen Absonderungen der verschiedenen Arten; sie haben aber die Fähigkeit eingebüßt, im Dressurversuch auf eine Gegenüberstellung der Stoffe zweier beliebiger Arten richtige Wahlen zu treffen.

Das Unterscheidungsvermögen für diese Stoffe beruht demnach auf der Leistung des Geruchsorganes und die Spezifität der Stoffe auf Duftkomponenten.

4. Mit Ellritzen wurden in 15 verschiedenen Kombinationen 14 Vertreter aus 8 Familien erfolgreich auf einen der Wahrnehmung zugängigen Unterschied ihrer Duftstoffe geprüft: *Percidae*, *Cottidae*, *Gasterosteidae*, *Anguillidae*, *Salmonidae*, *Siluridae*, *Esocidae*, *Cyprinidae*.

5. Ellritzen vermögen auch Vertreter aus der eigenen Familie an ihren Duftstoffen voneinander zu unterscheiden.

Geprüft wurden aus der Familie der Cypriniden in 4 Kombinationen die Arten: *Gobio fluviatilis*, *Cobitis barbatula*, *Rhodeus amarus*; ferner als Vertreter derselben Gattung: *Alburnus bipunctatus* und *Alburnus lucidus*.

Auch innerhalb der Gattung bestehen spezifische Eigenheiten der Riechstoffe, welche den Ellritzen ein Unterscheiden ermöglichen.

Jene Gerüche sind demnach eine bei den Süßwasserfischen allgemein verbreitete Erscheinung mit artspezifischem Charakter, für welche der Begriff des Artgeruches zu Recht besteht.

6. Ellritzen sind befähigt, aus einem Gemisch verschiedener Artgerüche einzelne derselben in ihrer Spezifität zu erkennen, was im Hinblick auf die biologische Bedeutung des Artgeruches wesentlich erscheint.

7. Jedes Individuum der Art *Phoxinus laevis* verbreitet einen Eigengeruch. Stichproben mit 2 geschlechtsreifen Individuen der Art *Alburnus bipunctatus* und 2 Jungfischen der Art *Cobitis barbatula* bestätigen auch für andere Arten die Tatsache des Individualgeruches.

In 10 Kombinationen wurden 5 ♀♀ und 8 ♂♂ der Art *Phoxinus laevis* geprüft. In allen Kombinationen erfolgte die Unterscheidung ohne Rücksicht auf Alter, Geschlecht oder ein Stadium in der Brunstperiode bei den zur Wahl gestellten Ellritzen.

8. Versuche zum Nachweis eines Artgeruches bei Amphibien: Die Kombination der Anuren mit *Rana temporaria* gegen *Rana esculenta* ♂♂ wurde von geblendeten Ellritzen unterschieden, ebenso die Kombination der Urodelen mit *Triton alpestris* gegen *Salamandra maculosa* ♀♀. Versuche zur Wahrnehmung individueller Unterschiede brachten sowohl bei ♂♂ Anuren als auch bei ♀♀ Urodelen negative Ergebnisse. Alle Versuche wurden im Monat Januar durchgeführt.

9. Das Verhalten von geblendeten, undressierten Ellritzen auf die Wahrnehmung von Hechtgeruch wurde beobachtet: Die geprüften Tiere antworteten größtenteils mit ausgeprägten Schreckreaktionen. Die Reaktionen bestanden bei 80% der Tiere in Reaktionshemmungserscheinungen, bei dem Rest in Flucht.

10. Ellritzen, die sich durch Hechtgeruch hatten schrecken lassen, zeigten bei einer anschließenden Prüfung mit den Gerüchen einer Reihe von Arten nun auch ausnahmslos starke Schreckreaktionen auf *Perca fluviatilis*, *Salmo fario* und *Amiurus nebulosus*, dazu zum Teil schwache

Reaktionen auf *Salmo shasta* und vereinzelt auf *Gasterosteus aculeatus*. Dagegen vermochte der Geruch anderer Arten, insbesondere von näheren Verwandten und ausgesprochenen Friedfischen nach wie vor keinerlei Schreckreaktion auszulösen.

11. Geblendete Ellritzen, welche auf Hechtgeruch nicht reagiert hatten, wurden zu einem Hecht gesetzt, der ein Tier raubte. Die übrigen wurden anschließend noch einmal mit Hechtgeruch geprüft, wobei nunmehr ein Teil starke Schreckreaktion zeigte.

Es wird gefolgert, daß die Ellritzen aus einem Erlebnis mit Hechtgeruch und Ellritzenschreckstoff zu lernen vermögen, die Hechtwitterung als gefährlich zu erkennen, und sie daher in der Folge mit Schreckreaktionen beantworten.

12. Bei dem Verhalten von sehenden, einzeln gehaltenen Ellritzen gegenüber Hechtgeruch wurden — im Vergleich mit den geblendeten Tieren — nur graduelle Unterschiede festgestellt. Bei derselben Reaktionsbereitschaft funktioniert das Auge als Kontrollorgan, so daß das Einsetzen der Reaktion eine Verzögerung erleiden kann und die Reaktionen selbst nach Dauer und Stärke im Durchschnitt schwächer ausfallen.

13. Das Bestehen von Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Artgerüchen gab sich in dem Verhalten der Ellritzen (im Rahmen der Dressurversuche und in Versuchen mit undressierten Ellritzen) zu erkennen: Es fällt den Dressurfischen verhältnismäßig schwer, die Artgerüche von Vertretern derselben Gattung zu unterscheiden. Die Schreckreaktionen undressierter Ellritzen erfolgen nur auf eine Auswahl von bestimmten Artgerüchen.

14. Die Reaktionshemmungserscheinungen auf Hechtgeruch treten in einer Stufenleiter von Intensitätsgraden auf. Die mit 75% Häufigkeit gezeigten Reaktionshemmungen mittleren Grades entsprechen der Erscheinung des normalen „Sich-Drückens“. Die mit 14% Häufigkeit gezeigten Fälle stärkster Reaktionshemmung sind den unter dem Begriff „tierische Hypnose“ bekannten Erscheinungen gleichzustellen.

15. Die Schreckreaktion des „Sich-Drückens“ ist in Verbindung mit dem Farbwechsel und im Hinblick auf die Organisation des Hechtes als besonders zweckmäßige Schutzreaktion anzusprechen.

Literaturverzeichnis.

Babak, E.: Bemerkungen über die Hypnose, den Immobilisations- oder Sichts-totstell-Reflex, den Shock und den Schlaf der Fische. Pflügers Arch. **166** (1917). — **Dykgraaf, Sven:** Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Z. vergl. Physiol. **20** (1933). — **Fischel, W.:** Affekt, Gedächtnis und Leistung bei Wirbeltieren. Z. f. Tierpsychologie **2** (1938). — **Frisch, K. v.:** Zur Psychologie des Fisch-Schwarmes. Naturwiss. **26**, H. 37. — Riechen und Schmecken beim Menschen und bei den Tieren. Natur u. Volk, Frankf. **1935**. — **Hafen, G.:** Zur Psychologie der Dressurversuche. Z. vergl. Physiol. **22** (1935). — **Hanström, B.:** Einige Experimente und Reflexionen über Geruch, Geschmack und den allgemeinen chemischen

Sinn. Z. vergl. Physiol. 4 (1926). — **Kreidl, A.:** Über Hypnose bei Fischen. Pflügers Arch. 164 (1916). — **Krinner, M.:** Über die Geschmacksempfindung der Ellritze. Z. vergl. Physiol. 21 (1935). — **Nagel, W.:** Vergleichend physiologische und vergleichend anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Biol. Zool. 1894. — **Piping, M.:** Der Geruchsinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für Aufsuchen des Futters. Soc. Sci. Faunica Helsinki 1927. — **Schaller, A.:** Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchung an Wasserkäfern und Fischen. Z. vergl. Physiol. 4 (1926). — **Schmid, Bastian:** Über die Ermittlung des menschlichen und tierischen Individualgeruchs durch den Hund. Z. vergl. Physiol. 22 (1935). — **Steiniger, F.:** Die Biologie der sogenannten „tierischen Hypnose“. Erg. Biol. 13 (1936). — Die biologische Bedeutung der „tierischen Hypnose“ bei Vögeln. J. f. Ornithol. 85 (1937). — **Stetter, H.:** Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische, besonders von *Phoxinus laevis* und *Amiurus neb.* Z. vergl. Physiol. 9 (1929). — **Strieck, Fr.:** Untersuchungen über den Geruch- und Geschmackssinn der Ellritze. Z. vergl. Physiol. 2 (1924). — **Uexküll, J. v.:** Vergleichend sinnesphysiologische Untersuchungen. I. Über die Nahrungsaufnahme des Katzenhaies. Z. Biol. 32 (1895). — **Wohlfahrt, Th. A.:** Untersuchungen über das Tonunterscheidungsvermögen der Ellritze. Z. vergl. Physiol. 26 (1939). — **Wrede, W.:** Versuche über den Artduft der Ellritze. Z. vergl. Physiol. 17 (1932). — **Wunder, W.:** Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischen. Z. vergl. Physiol. 6 (1927). — Experimentelle Untersuchungen am dreistacheligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) während der Laichzeit. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 16 (1930). — Gattenwahlversuche bei Stichling und Bitterling. Verh. dtsh. zool. Ges. 36 (1934). — Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. Stuttgart 1936.
