

## KÖNNEN FISCHE DIE SCHALLRICHTUNG WAHRNEHMEN ?

Von

K. v. FRISCH und S. DIJKGRAAF.

Mit 13 Textabbildungen (34 Einzelbildern).

(Eingegangen am 23. Oktober 1935.)

Die im Titel gestellte Frage ist aus zwei Gründen von besonderem Interesse:

Nach der „Zeittheorie“, die am meisten Anhänger gefunden hat, beruht beim Menschen das Erkennen der Schallrichtung vorwiegend auf der kleinen Zeitdifferenz, mit welcher der Schall an beiden Ohren eintrifft<sup>1</sup>. Bei den Fischen fehlt das äußere Ohr und die inneren Gehörgänge liegen sehr nahe nebeneinander. Überdies pflanzt sich der Schall im Wasser etwa 4mal so schnell fort wie in der Luft. Unter diesen Umständen ist eine Wahrnehmung der Schallrichtung auf der gleichen Grundlage wie beim Menschen kaum vorstellbar. Es kommt noch hinzu, daß die besondere Hörschärfe der meisten Süßwasserfische (der Ostariophysen) auf der Beteiligung der Schwimmblase beruht, welche die Schallwellen aufnimmt und durch die WEBERSchen Knöchelchen den Labyrinthen zuleitet<sup>2</sup>. Die Schwimmblase ist aber ein unpaares Organ, so daß ein Schallreiz auf diesem Wege die beiden Labyrinthe stets gleichzeitig erreichen wird. Vom Standpunkt des Physiologen und Anhängers der Zeittheorie wäre also zu erwarten, daß die Fische die Schallrichtung nicht erkennen können.

Wenn in diesem Sinne ein negatives Ergebnis den Physiologen befriedigen kann, so wäre es dem Biologen weniger erwünscht — und hiermit kommen wir auf den zweiten Grund für unser lebhaftes Interesse: Was nützt den Fischen ihre große Hörschärfe, wenn sie nicht erkennen, von wo der Schall kommt? Der Biologe erwartet eine positive Antwort.

F. REINHARDT ist in seiner Arbeit (S. 570 dieses Bandes) zu dem Schluß gekommen, daß Elritzen (*Phoxinus laevis*) und Zwergwelse (*Amiurus nebulosus*) nicht imstande sind, die Schallrichtung wahrzunehmen. Er hat seine Experimente in möglichst großen Becken ausgeführt — manche hatten eine Länge und Breite von mehreren Metern — und er hat ein

<sup>1</sup> Vgl. v. HORNBOSEL: Das räumliche Hören. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 11, S. 602—618. 1926.

<sup>2</sup> v. FRISCH u. STETTER: Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. Z. vergl. Physiol. 17, 687—801 (1932). — BOUTTEVILLE, v.: Untersuchungen über den Gehörsinn bei Characiniden und Gymnotiden und den Bau ihres Labyrinthes. Z. vergl. Physiol. 22, 162—191 (1935).

störendes Echo von den Beckenwänden teilweise durch besondere Vorrichtungen zur Absorption der Schallwellen auszuschalten versucht. Aber da bekannt ist, wie sehr beim Menschen das Richtungshören in geschlossenen Räumen beeinträchtigt ist, und bei dem allgemeinen

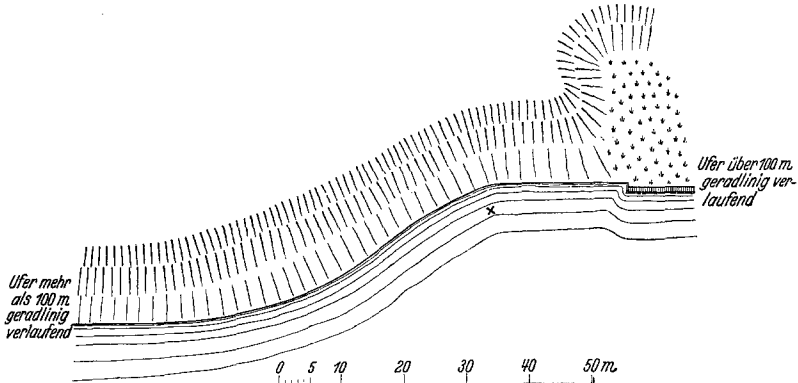


Abb. 1. Der Versuchplatz (x) und seine nähere Umgebung.

Mißtrauen gegenüber negativen Ergebnissen schien uns eine Überprüfung unter günstigsten Bedingungen erwünscht: Im freien Gewässer und am natürlichen Standort der Fische. Willkommene Gelegenheit dazu bot sich in diesem Sommer auf unserem Landsitz Brunnwinkl.

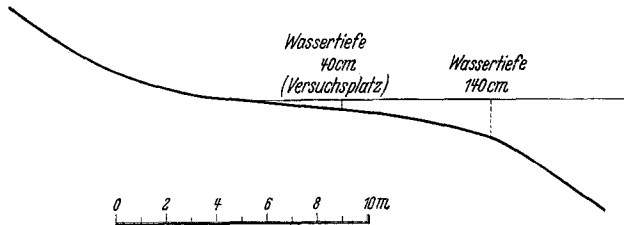


Abb. 2. Schnitt durch die Uferstelle am Versuchplatz.

Als Versuchplatz wählten wir eine unberührte Uferstelle am nördlichen Ende des Wolfgangsees, die in Abb. 1 und 2 skizziert ist. Der kiesige Grund fällt erst langsam, dann steiler ab und ist frei von Wasserpflanzen. In der seichten Uferzone trifft man regelmäßig Schwärme von Elritzen. Eine Voraussetzung für die geplanten Dressurversuche war, daß ein solcher Schwarm durch längere Zeit in derselben Ufergegend bleibt. Diese Erwartung hat sich erfüllt. Eine durch besondere Dickleibigkeit auffallende Elritze hat durch mindestens zwei Wochen an keinem Tag gefehlt. Eine andere, durch eine Färbungsanomalie kenntlich, sahen wir 11 Tage lang regelmäßig in der Schar, bis ein Wetterumschlag eine Störung brachte. Überdies ging schon nach den ersten

Dressurversuchen aus dem Verhalten der Fische eindeutig hervor, daß die Gäste am Futterplatz zur Hauptsache dieselben Individuen blieben <sup>1</sup>.

## I.

Als Schallquelle verwendeten wir in den ersten Versuchsreihen ein *Boschhorn*, wie es als Autohupe üblich ist, ohne Schalltrichter. Es war für den Gebrauch unter Wasser abgedichtet. Der Ton (etwa  $c^1$ ) war auch außerhalb des Wassers laut zu hören. Die Schwingungen der Membran waren so kräftig, daß kleine Gegenstände unmittelbar über ihr in heftig zitternde Bewegung gerieten und die Vibrationen für die ins Wasser getauchte Hand bis zu einer Entfernung von angenähert 30 cm deutlich fühlbar waren.

Eine Blendung der Fische kam im Freien nicht in Betracht. Wir mußten daher optische Fehlerquellen auf andere Weise ausschalten. Nach einigen Vorversuchen trafen wir folgende Anordnung:

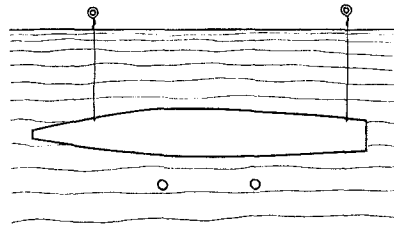


Abb. 3. Versuchsanordnung I: Boot längs der Uferlinie, außerhalb zwei Futtertische.

Eines der landesüblichen, etwa 9 m langen Flachboote (sog. Traundl) wird längs dem Ufer festgelegt. Vor seiner dem See zugewandten Längsseite setzen wir, in einer Wassertiefe von ungefähr 40 cm und etwa  $2\frac{1}{2}$  m voneinander entfernt, zwei Futtertische auf den Seegrund (Abb. 3). Ein „Futtertisch“ ist ein aus Messingdraht zurechtgebogenes und mit grünem Stoff überzogenes Gestell von 14 cm Durchmesser. Darunter bringen wir das Boschhorn, welches also wie durch eine Haube der Sicht völlig entzogen ist (Abb. 4). Es ist durch ein Gummikabel an einen 6 Volt Akkumulator im Boot angeschlossen und kann durch einen Taster von da aus in Betrieb gesetzt werden. Ein gleiches Gummikabel läuft vom Boot zum zweiten Futtertisch, der dadurch äußerlich denselben Anblick bietet. Über jeden Futterplatz setzen wir einen Dreifuß mit einer Röhre aus verzinktem Blech, die in ihrer Führung so eingestellt wird, daß sie knapp über der Tischfläche endet.

Nun lassen wir das Boschhorn intermittierend tönen und bringen vom Boot aus mit einem Futterdraht, dessen Ende zu einem kleinen Schüsselnchen aufgedreht ist, fein gehackte Regenwürmer in das darüberstehende Rohr; sie sinken langsam ab und breiten sich auf dem Futtertisch aus,

<sup>1</sup> Auch manche andere Fische sind wohl sehr bodenständig. Am ersten Versuchstag machten sich einige Flußbarsche (*Perca fluviatilis*) störend bemerkbar, die die Elritzen vom Futterplatz verjagten. Wir fingen in der ersten Stunde 6 Barsche mit der Angel weg. Obwohl sie im See an den benachbarten Uferstellen allenthalben überaus häufig sind, war daraufhin durch Wochen hindurch an diesem Platze keiner mehr zu sehen. Wir hatten offenbar alle ortszuständigen Tiere entfernt und eine Zuwanderung erfolgte erst sehr viel später und in ganz geringer Zahl.

wenn sie nicht schon am Rohrausgang von Elritzen weggeschnappt werden. Diese Fütterung unter Tonbegleitung wird angenähert 2 Min. lang fortgesetzt und dann nach einer Pause von etwa 10 Min. am selben Ort oder, nach Auswechseln des Boschhorns, beim andern Futtertisch wiederholt. So sollten die Fische lernen, daß es immer nur bei der Tonquelle Futter gibt<sup>1</sup>.

Beim ersten Ertönen des Boschhornes stoben die Elritzen, die sich neugierig in der Nähe angesammelt hatten, erschreckt auseinander.

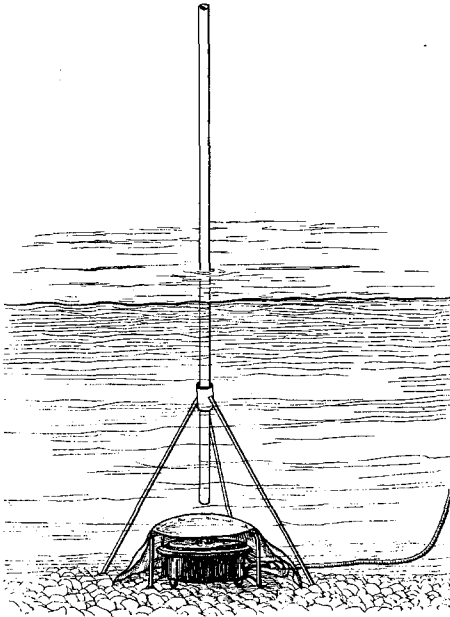


Abb. 4. Ein mit Stoff überspanntes Drahtgestell dient als „Futtertisch“, darunter das Boschhorn, darüber das Futterrohr, aus welchem bei der Dressur gehackte Regenwürmer auf den Tisch fallen.

Aber die lockende Speise machte sie rasch zutraulich. Nach wenigen Tagen war das Bild so, daß täglich, sobald wir mit dem Boot anfuhrten und unsere Vorbereitungen trafen, der Schwarm von etwa 30 Elritzen (die Zahl blieb ziemlich konstant) herbeikam und sich bei den grünen Tischen sammelte. Bald standen sie beim einen, bald beim andern Futterplatz, bald zogen sie zwischen beiden hin und her, oft bildeten sich Teilschwärme an beiden Stellen oder die Tiere standen zerstreut wartend in der Umgebung.

Wenn nun das Boschhorn ertönte, so war es, als wenn zum Sammeln geblasen würde. Die Elritzen konzentrierten sich sofort lebhaft erregt an

den Futtertischen (Abb. 5). Die Tondressur an sich war also gelungen. Aber ein entschiedenes Einschlagen der Richtung zur Schallquelle war nicht zu erreichen, auch nicht nach 55 Dressurfütterungen<sup>2</sup>. Waren die Fische gleichmäßig verteilt, so sammelten sie sich beim Einsetzen der

<sup>1</sup> Anfangs führten wir beim andern Futtertisch gleichzeitig eine Scheinfütterung mit einem leeren Draht aus, um den Fischen auch in dieser Hinsicht keinen optischen Anhaltspunkt zu geben. Dies hat sich aber als unnötig erwiesen.

<sup>2</sup> Bei den ersten Tönen wurde das Verhalten der Elritzen beobachtet und solange natürlich jede Bewegung unsererseits, die auf die Fütterung hätte hindeuten können, vermieden. Dann wurden sie am Ton-Ort gefüttert. So bedeutete jeder Versuch zugleich eine Fortsetzung der Dressur. Wir konnten durchschnittlich täglich etwa 5 Dressurfütterungen machen, dann pflegte der Appetit und hiermit auch das Interesse der Tiere nachzulassen.

Töne oft an *beiden* Futtertischen aus deren Umgebung; standen sie gerade um den Ton-Ort, dann sammelten sie sich meist richtig, war aber gerade die Mehrzahl beim tonlosen Futtertisch, dann strebten sie sehr häufig zu diesem — um dann oft unentschieden hin- und herzupendeln. Ihr ausgesprochener Herdentrieb ließ diese Massenreaktionen noch auffallender, zugleich aber ihre Unbestimmtheit noch deutlicher erscheinen. Wohl hatten wir in manchen Fällen den Eindruck, daß sie sich nach der Richtung des Schalles orientierten, und eine Übersicht über alle Versuche dieser Reihe zeigt auch ein gewisses Überwiegen der richtigen Wahlen:

In 50 Versuchen mit dem Boschhorn (27. 7. bis 6. 8. 35) war die Wahl zwischen Tonquelle und tonlosem Futtertisch:

12mal richtig, 12mal vorwiegend richtig, 14mal unentschieden, 8mal vorwiegend falsch, 4mal falsch.

Aber es konnte dies vielleicht dadurch bedingt sein, daß die Elritzen, die sich zufällig in nächster Nähe des Boschhorns befanden, durch dessen heftige Töne sichtlich sehr erregt wurden und durch ihr Verhalten die andern optisch anlockten.



Abb. 5. Die Elritzen sammeln sich beim Futtertisch.

Um diesem Einwand zu begegnen, haben wir einige Drahtgestelle, genau wie diejenigen der grünen Futtertische, mit *weißem* Stoff überzogen und rechts und links von den Futterplätzen, zum Teil auch außerhalb von ihnen in 2 m Abstand auf den Seegrund gesetzt. An diesen Stellen wurden die Elritzen nie gefüttert. Die weißen Hauben wurden daher auch nicht beachtet. Nun schalteten wir zwischen die oben beschriebenen Versuche, bei welchen auf einem grünen Tisch gefüttert wurde, einzelne Kontrollversuche ein, wo das Boschhorn abseits von den gewohnten Plätzen unter einer weißen Haube lag. Gefüttert wurde daselbst nicht, um auch für die Zukunft spontane Ansammlungen an den weißen Hauben zu vermeiden. Die ersten zwei Versuche dieser Art fielen sehr überzeugend aus: Obwohl sich in der Umgebung der weißen Haube, unter der das Boschhorn war, keine Elritzen aufhielten, schwammen nach den ersten Hupentönen prompt eine Anzahl Fische gut gerichtet von dem etwa 2 m entfernten grünen Futtertisch gegen die Schallquelle, ohne sich allerdings dort zu versammeln oder aufzuhalten; sie kehrten wieder um. Mehrfache Wiederholungen des Versuches an den folgenden Tagen fielen nie mehr eindeutig aus. Wir konnten uns nicht darüber klar werden, ob die ersten Ergebnisse ein Zufallsresultat waren oder ob die Fische allmählich so gut auf die grünen Hauben und die gewohnten Plätze

dressiert waren, daß sie sich auch durch den Schall nicht mehr abseits zu den weißen Hauben locken ließen, bei denen nie etwas zu holen war.

Wir änderten daher unsere Anordnung in anderer Weise und erhöhten die Zahl der grünen Futtertische auf vier. Über jedem Tisch stand ein Dreifuß mit Fütterungsrohr. Unter einem lag das Boschhorn, unter die drei anderen führten blind endigende Kabel. Ein Erkennen der Schallrichtung mußte bei der Wahl des *einen* richtigen unter *vier* gleichwertigen Orten überzeugender in Erscheinung treten. Auch war zu erwarten, daß die Elritzen, die sich ja gern im Schwarm hielten, nicht immer bei allen vier Plätzen gleichzeitig stehen würden; wenn wir das Tonsignal im richtigen Augenblick gaben, war eine optische Anlockung durch das erregte Benehmen der nächststehenden Fische auszuschließen.

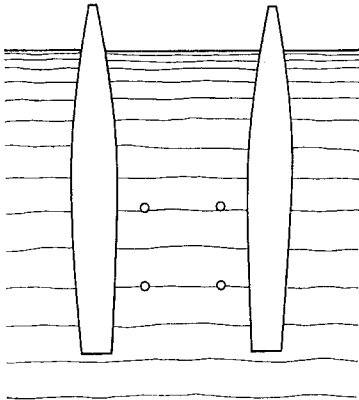


Abb. 6. Versuchsanordnung II: Vier Futterplätze zwischen zwei senkrecht zur Uferlinie stehenden Booten.



Abb. 7. Blick von der Seeseite auf die Versuchsanordnung. Die Futtertische sind als dunkle Flecken zu erkennen, darüber die Futterrohre.

Die vier grünen Futtertische setzten wir an den Eckpunkten eines Quadrates von angenähert 2 m Seitenlänge aus. Um sie für uns gut zugänglich zu machen, bedienten wir sie von zwei Booten aus (Abb. 6 u. 7).

Da sich diese Versuchsreihe an die vorhergegangene unmittelbar anschloß, war eine Neudressur nicht nötig. Die Elritzen fanden sich sehr schnell in die neue Anordnung. Die Erhöhung der Tischzahl hatte zur Folge, daß sich der Schwarm mehr auflockerte, oft in Teilschwärmen die Plätze abstreifte oder zerstreut herumstand, um gelegentlich wieder in geschlossenem Zuge von einem Futterplatz zum andern zu schwimmen. Der Ort des Boschhorns wurde nach jedem Versuch gewechselt. Den Platz, wo zuletzt gefüttert worden war, pflegten die Fische in den ersten darauffolgenden Minuten stärker zu besuchen als die andern Plätze, von einem nachhaltigen, die Versuche störenden Einfluß konnte aber keine Rede sein.

Bei den 27 Versuchen dieser Art war die Wahl des Versammlungsortes 4mal richtig, 18mal vorwiegend richtig, 2mal unentschieden, 1mal vorwiegend falsch, 2mal falsch.

Unter diesen 27 Versuchen sind 12, bei welchen sich zu Beginn des Hupens kein Fisch in der näheren Umgebung des Ton-Orts befand. Auch hier war das Ergebnis positiv (3 richtige, 5 vorwiegend richtige, 1 unentschiedene, 1 vorwiegend falsche, 2 falsche Wahlen).

Trotz dieser günstigen Statistik sprach der Augenschein nur in wenigen Fällen (nach unseren Protokollen in 6 von den 27 Versuchen) für ein *gerichtetes* Aufsuchen der Schallquelle. Sehr oft hatte man vielmehr den Eindruck, daß die Elritzen auf das Tonsignal die Futtertische wahllos absuchten, es aber bemerkten, wenn sie in unmittelbarer Nähe des tönenden Boshornes, also am richtigen Ort waren; dort verweilten und suchten sie mit größerer Ausdauer und lockten dadurch bald auch die übrigen an.

Um ihr Verhalten möglichst objektiv festzulegen, führten wir 12 von den 27 Versuchen als „Zählversuche“ durch. An Hand einer Stoppuhr schätzten wir alle 10 Sek. die Zahl der Elritzen, die sich gerade in der unmittelbaren Umgebung eines jeden Futtertisches aufhielten. Die ausgerufenen Zahlen wurden von einer Helferin notiert. Die Schätzungen konnten nicht ganz genau sein, aber da dieselben Plätze stets von denselben geübten Personen gezählt wurden, während der Ton-Ort wechselte, mußten sich die persönlichen Fehler ausgleichen.

Das Ergebnis dieser Zählversuche ist in Abb. 8 kurvenmäßig dargestellt. Auf der Abszisse ist die Zeit von 10 zu 10 Sek., auf der Ordinate die Zahl der Fische an den 4 Futtertischen aufgetragen. Die Kurve für den Ton-Ort ist dick ausgezogen, die Kurve für den Platz, an welchem im vorhergegangenen Versuch gefüttert worden war, punktiert.

Stets haben wir vor Beginn des Tonsignales einige Minuten vorausgezählt. Dieser Teil der Kurven zeigt ein regelloses Auf und Ab, entsprechend dem ziellosen Herumsuchen der Fische, oft mit bedeutenden Ansammlungen da oder dort, wie es ihrem Herdentrieb entspricht, aber ohne bleibende Bevorzugung bestimmter Plätze. Nach dem Einsetzen der Hupzeichen (senkrechter dicker Strich) kommt es stets binnen weniger Sekunden zu einer Konzentration an einem oder mehreren Plätzen und, mit zwei Ausnahmen, binnen 30 Sek. zu bevorzugter Ansammlung am Ton-Ort. Aber man sieht auch, daß nur in 2 von diesen 12 Fällen sofort und eindeutig die Tonquelle aufgesucht wurde (Versuch 101 und 110), 7mal versammelten sich die Fische zunächst auch an einem oder mehreren anderen Plätzen und fanden durch „Versuch und Irrtum“ an den richtigen Ort („vorwiegend richtige Wahl“, Versuch 97, 98, 99, 102, 103, 111, 113), 1mal wählten sie vorwiegend (Versuch 104) und 2mal ganz falsch (Versuch 100 und 112). Sobald eine eindeutige Ansammlung bei der Schallquelle erfolgt war, haben wir die Zählung abgebrochen und mit der Fütterung begonnen, um so die Dressur fortzusetzen.

*Es ist also eine Dressur auf die Schallquelle zweifellos gelungen.* Dies ist uns für das Weitere ein wertvoller Beweis, daß eine Aufgabe dieser Art

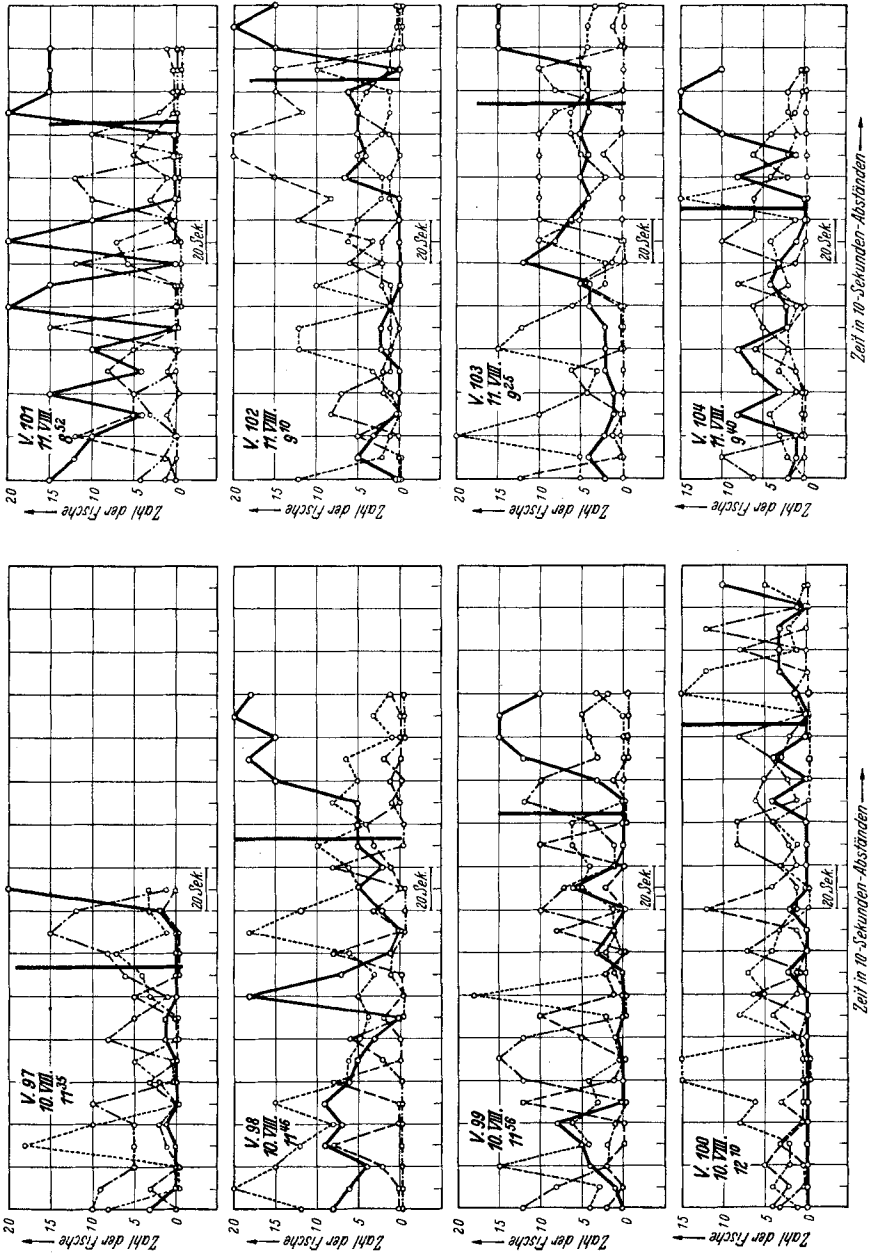


Abb. 8.

psychologisch an die Fische keine zu großen Anforderungen stellt und daß die allgemeinen Voraussetzungen für einen Dressurerfolg bei unseren Versuchen im freien Wasser gegeben waren. Für ein unmittelbares



*Erkennen der Schallrichtung sprachen aber nur wenige Beobachtungen.* Und da die Schallquelle außerordentlich intensiv war, lag bei ihrer geringen Entfernung der Verdacht nahe, daß die Elritzen in diesen Fällen nicht mit dem Gehör, sondern durch den Hautsinn die Richtung erkannten, aus der die Erschütterungen kamen. Um diese Vermutung zu prüfen, schienen uns zwei Wege gangbar.

Erstens konnte man die Schallquelle aus größerer Entfernung einwirken lassen. Sieben Versuche, bei welchen das Boschhorn in Entfernungen von 5—20 m vom Standort der Elritzen tönte, verliefen negativ. Sie schlugen nicht die Richtung nach der Schallquelle ein. Dies

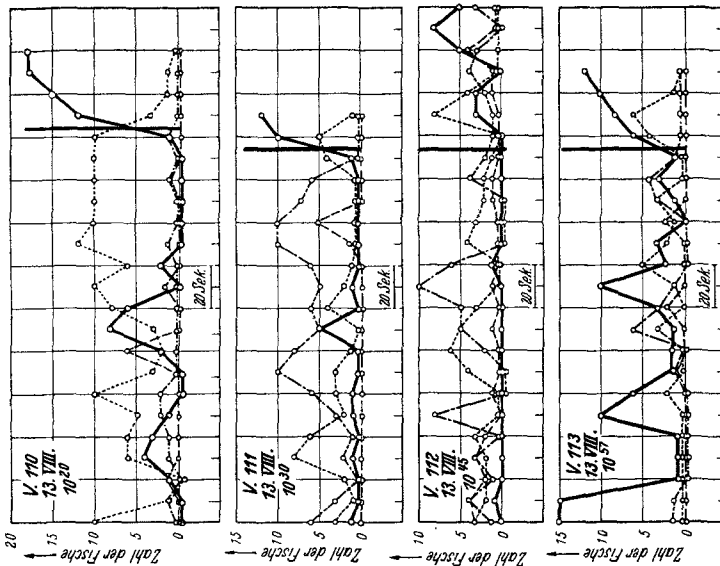


Abb. 8 (Fortsetzung). Ergebnisse von 12 Zählversuchen mit dem Boschhorn. Zahl der Fische an den 4 Futtertischen von 10 zu 10 Sek. und zwar: — am Tisch mit der Schallquelle. - - - - - am tonlosen Tisch, an welchem beim vorangegangenen Versuch gefüttert worden war. — — — — — und — — — — — an den beiden anderen tonlosen Tischen. ■ Beginn der Tonsignale. Bei Versuch 101 war die Schallquelle an dem Ort, wo (am Vortage) zuletzt gefüttert worden war.

bestätigt also unseren Verdacht. Da hierbei aber die starke Bindung der Fische an den gewohnten Futterplatz mitspielen konnte, andererseits die Einrichtung bleibender, weit voneinander entfernter Futterplätze technische Schwierigkeiten bereitete, wählten wir für weitere Versuche den anderen Weg: Wir gebrauchten eine leisere Schallquelle.

## II.

Die Anordnung der Futtertische blieb zunächst dieselbe wie bisher (Abb. 6 und 7). Aber statt des Boschhorns verwendeten wir Lautsprecher, die zum Gebrauch unter Wasser abgedichtet waren und durch ein Röhrensummergerät mit Verstärker<sup>1</sup> betrieben wurden (vgl. das

<sup>1</sup> Hergestellt in der Werkstätte des Zoologischen Institutes von Herrn Oberwerkführer J. Bräu.

Schaltungsschema Abb. 9). Tonhöhe und Lautstärke waren in gewissem Umfang regulierbar.

Drei Lautsprecher waren von der Firma E. Th. Edelmann (München) hergestellt (Abb. 10a); als vierte Schallquelle diente ein Rundfunkhörer (Abb. 10b), der denselben, auch in der Klangfarbe nur wenig abweichenden Ton gab.

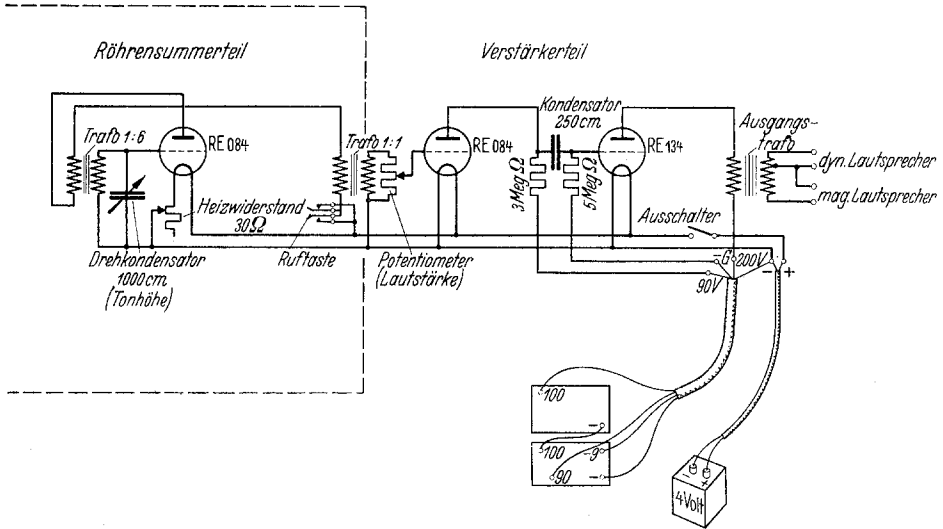


Abb. 9. Schaltungsschema des Röhrensummergerätes mit Verstärker zum Betrieb der Lautsprecher.

Während wir den Platz des Boshorns nach jedem Versuch hatten wechseln müssen, lagen nun unter den 4 Futtertischen 4 Lautsprecher, die

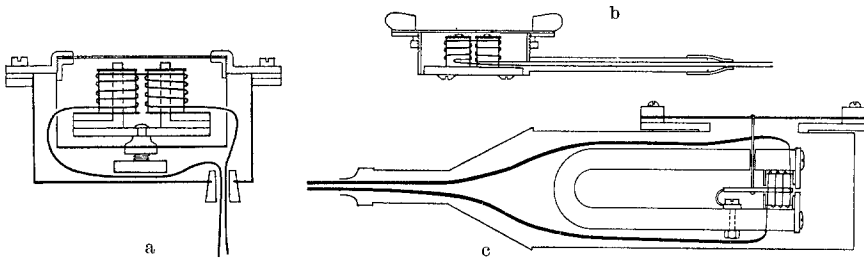


Abb. 10a-c. Die verwendeten magnetischen Lautsprecher: a Trichterlautsprecher (Edelmann), b Siemensrundfunkhörer, c Freischwingersystem (für den Gebrauch im Wasser abgeändert).

durch Kabel mit einem Schaltkästchen im Boot verbunden waren und von hier aus nach Belieben in Tätigkeit gesetzt werden konnten. Die Tonhöhe war etwa  $e^2$ , die Lautstärke der Töne so gering, daß sie außerhalb des Wassers nur sehr leise zu hören waren. Mit der Hand waren die Vibrationen auch aus nächster Nähe nicht zu fühlen.

Da zwischen dieser und der vorigen Versuchsreihe nur eine Pause von 2 Tagen lag, war eine Neudressur kaum nötig. Nach den ersten 6 Dressurfütterungen reagierten die Elritzen auch auf diese leisen Töne ausgezeichnet durch Konzentration an einem oder mehreren Futtertischen. Aber nicht das geringste Anzeichen deutete nun auf ein Erkennen der Schallrichtung. Vom 18.—28. August schwammen sie in 40 Versuchen<sup>1</sup>, wenn wir von 4 unbestimmten Ergebnissen absehen, 6mal entschieden zur Schallquelle und 30mal ebenso entschieden zu einem falschen Tisch (diese Angaben beziehen sich auf das erste Verhalten der Fische beim Einsetzen der Töne). Bei zufälliger Entscheidung wären richtige und falsche Wahlen im Verhältnis 6 : 18 zu erwarten gewesen. Das Überwiegen der Fehlwahlen erklärt sich dadurch, daß wir in der Mehrzahl der Fälle bei einem Futtertisch Ton gaben, wo gerade keine oder sehr wenige Elritzen waren, und diese sich auf die Töne hin beim *nächstgelegenen* Tisch zu sammeln pflögten — um dann planlos von einem zum andern zu eilen, bis sie befriedigt wurden. Standen sie beim Einsetzen der Töne gerade in der Umgebung der Schallquelle, so sammelten sie sich fast stets bei dieser.

Vom 28. Aug. bis 9. Sept. mußten wir wegen ungünstiger Witterung pausieren. Besonders störend waren die anhaltenden Südwinde, die an unserem Ufer hohen Wellengang bewirkten. Als wir die Versuche wieder aufnahmen, wollten die 3 Edelman-Lautsprecher nicht richtig funktionieren, so daß nur der Rundfunkhörer (Abb. 10 b) verwendbar blieb. Wir mußten daher wieder zu unserer anfänglichen, etwas umständlichen Methode zurückkehren und den Schallspender nach jedem Versuch unter einen anderen Futtertisch legen.

### III.

Die Versuchsreihe mit den leisen Tönen schien die Vermutung zu bestätigen, daß die früher erzielten positiven Reaktionen auf das Boschhorn nicht dem Gehör, sondern dem Hautsinn zuzuschreiben waren. Aber mit dem negativen Ergebnis erwachte erneut der Argwohn auf einen störenden Faktor. Als solcher konnte das Echo von den Bootswänden beiderseits vom Versuchsplatz in Betracht kommen (vgl. Abb. 7). Wir änderten darum nochmals unsere Anordnung ab, und zwar so, daß wir einen Holzstuhl mit dünnen Beinen und ohne Lehne ins seichte Wasser stellten und mit dem Ufer durch einen 4 m langen Laufsteg verbanden. Vor ihm wurden 3 Futtertische in Abständen von 1½ m auf den Seegrund gesetzt (Abb. 11). Auf diese Weise waren Schall reflektierende Flächen so weit wie möglich ausgeschaltet. Um auch am äußeren Platz füttern zu können, wurde der Futterdraht an einem Stab befestigt (vgl. Abb. 12). Solange wir nur *einen* Lautsprecher hatten, mußte man nach jedem Versuch ins Wasser steigen, um ihn auszuwechseln, was aber die Elritzen nicht störte. Das Röhrensummergerät stand am Ufer, zu den zwei

<sup>1</sup> Davon waren 16 Zählversuche.

Futtertischen ohne Schallquelle führten blind endigende Kabel. Der Ton der Schallquelle war auf  $a^1$  eingestellt.

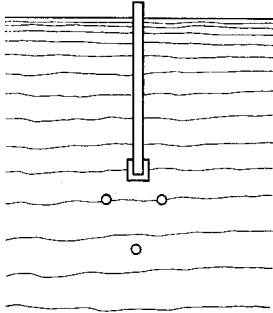


Abb. 11.  
Versuchsanordnung III: Drei  
Futterplätze vor dem Laufsteg.

Nach der längeren Pause waren 12 Dressurfütterungen nötig, bis die Elritzen wieder einwandfrei durch Aufregung und Sammeln auf den Ton reagierten. In den folgenden 28 Versuchen (darunter 16 Zählversuche) wählten sie 4mal primär richtig, 14mal primär falsch und 9mal unbestimmt. Trotz der verbesserten Anordnung ergab sich keine Andeutung für ein Erkennen der Schallrichtung. Wohl schien es manchmal — besonders am vierten Versuchstag — als würden die Fische, an der Schallquelle angelangt, dort mit größerer Ausdauer verweilen als an den tonlosen Plätzen. Aber schon am folgenden Tage war

ihr Verhalten auch in dieser Hinsicht wieder ganz unbestimmt. Wir haben uns durch Tauchversuche davon überzeugt, daß die Lautstärke bei Annäherung an die Schallquelle um Beträge, wie sie hier in Frage

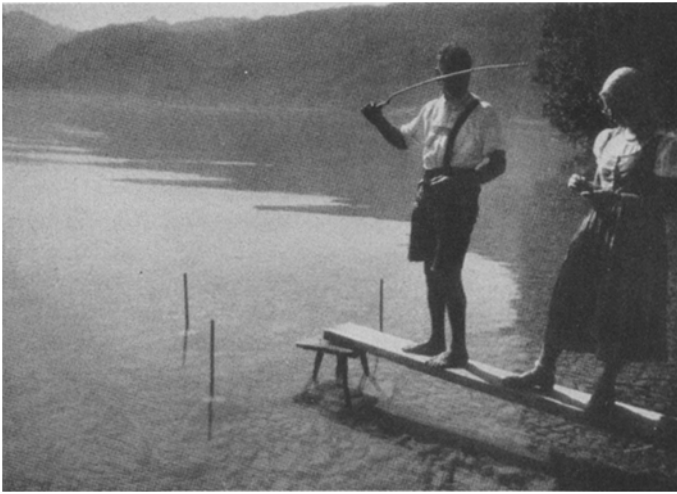


Abb. 12. Blick von der Landseite auf Versuchsanordnung III. Unter den Röhren erkennt man die Futtertische als helle Flecken. Der Futterdraht ist an einem Stab befestigt, das Schüsselchen an seinem Ende wird eben mit gehackten Regenwürmern gefüllt.

kamen, sehr erheblich zunahm. Wenn also die positiven Ansammlungen überhaupt als Dressurerfolg und nicht als zufällig zu betrachten waren, so mochten die Fische an der Intensität der Töne den Futterplatz erkannt haben. Keinesfalls haben sie gelernt, ihn gerichtet aufzusuchen.

Inzwischen hatten wir 3 neue Lautsprecher erhalten, so daß von nun ab wieder unter jedem Futtertisch eine Schallquelle lag und vom Ufer aus nach Bedarf in Betrieb gesetzt werden konnte. Die Töne (a<sup>1</sup>) waren etwas lauter als bei den vorher verwendeten Schallspendern, aber bei weitem nicht so dröhnend wie das Boschhorn. Sie waren auch außerhalb des Wassers deutlich zu hören, aber die Vibrationen waren im Wasser für unsere Hand auch aus unmittelbarer Nähe nicht fühlbar.

Die neuen Tonquellen waren magnetische Lautsprecher nach dem Freischwingersystem, bei welchen für den Gebrauch im Wasser der sonst übliche Papierkonus durch eine Blechmembran ersetzt und alles wasserdicht abgeschlossen war (Abb. 10c). Sie sind in unserer Werkstatt von Herrn J. Bräu hergestellt.

Eine Neudressur war nicht nötig, die weiteren Versuche schlossen sich an die vorhergegangenen unmittelbar an, die Anordnung der Futtertische blieb dieselbe wie zuletzt, und die Fische reagierten auf die Töne an sich ausgezeichnet. Sie schwammen in den folgenden 33 Versuchen (davon 20 Zählversuche) primär 11mal zum richtigen, 21mal zu einem falschen Futtertisch, 1mal war die Wahl unbestimmt. Da sie zwischen einem richtigen und zwei falschen Plätzen zu wählen hatten, blieb also offenbar ihre Entscheidung zufällig. Um dies objektiv zu erfassen und jede Willkür unsererseits auszuschließen, haben wir in den 20 Zählversuchen der letzten 3 Tage den Platz, an welchem getönt werden sollte, stets vorher bestimmt und dann genau 2 Min. vor dem Beginn der Tonsignale mit dem Zählen angefangen. Es war also nicht mehr von uns abhängig, sondern dem Zufall anheimgegeben, wie die Fische beim Einsetzen der Töne verteilt waren. Sie wählten 6mal richtig und 14mal falsch. Dieses zahlenmäßige Ergebnis entspricht vollkommen dem unmittelbaren Eindruck der Beobachtung: Daß sich der Schwarm auf die ersten Töne hin bei dem Futtertisch versammelt, in dessen Nähe er gerade steht oder zu dem er eben schwimmt. In Abb. 13 haben wir als Beispiel das Ergebnis der 9 Versuche des letzten Versuchstages kurvenmäßig dargestellt. Drei richtigen Wahlen (Vers. 252, 254, 257) stehen sechs falsche gegenüber. Nachdem wir an diesem Tage seit dem 10. Sept. die 74. Dressurfütterung erreicht hatten, war auch von einer Fortsetzung der Dressur kein Erfolg mehr zu erwarten.

Wir sehen also auch aus dieser Versuchsreihe, daß die Elritzen die Richtung, aus welcher der Schall kommt, nicht erkennen. Sie schwimmen beim Einsetzen der Töne nach einem beliebigen, und meist nach dem nächst gelegenen Tisch. Aber auch ein Verweilen am Ort der Schallquelle, wenn sie ihn zufällig erreicht hatten, war — im Gegensatz zu den Versuchen mit dem Boschhorn — nicht mit Sicherheit festzustellen. Man vergleiche die Kurven der Abb. 8, S. 648, 649 mit Abb. 13, S. 654. Während dort der Aufenthalt bei der Schallquelle deutlich bevorzugt wurde, sehen wir hier den Schwarm, wenn er zum tönenden Platz herangeschwommen ist, oft wieder zu einem tonlosen davonziehen (vgl. Abb. 13, Vers. 253, 256, 257, 260). Andeutungen eines Bestrebens, am richtigen Ort zu bleiben,

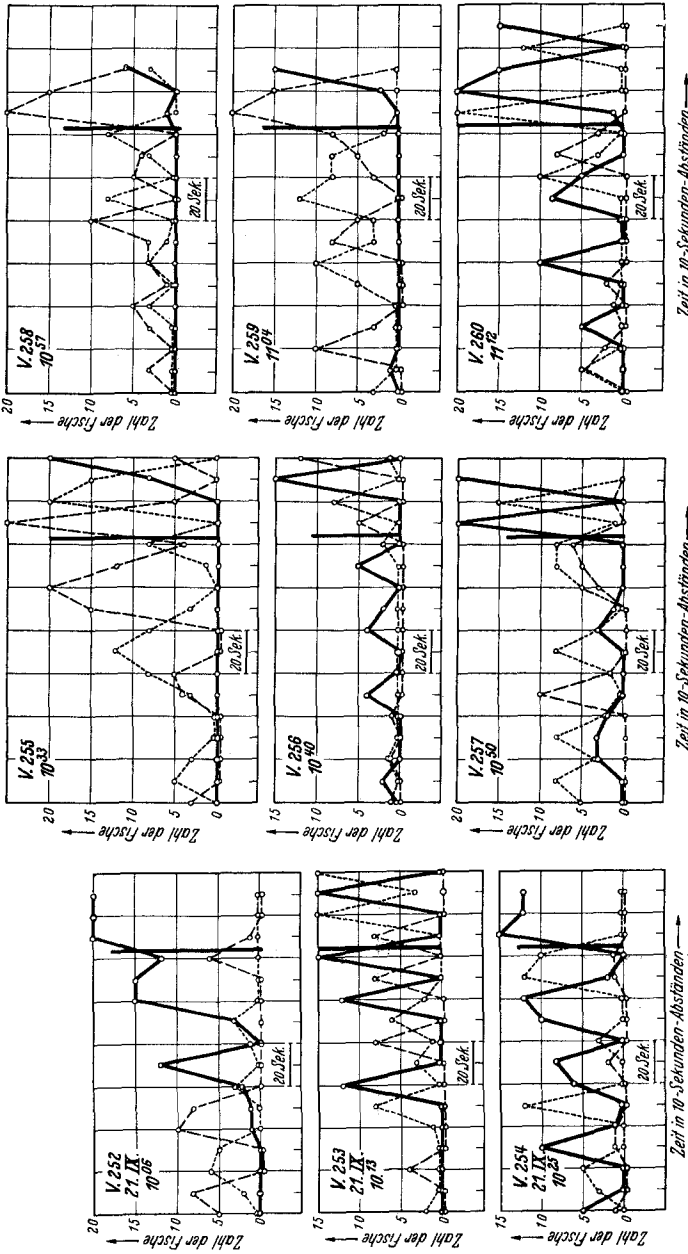


Abb. 13. Ergebnisse der 9 Zählversuche des letzten Versuchstages. Zahl der Fische an den 3 Futtertischen von 10 zu 10 Sek., und zwar: — am Tisch mit der Schallquelle, - - - - - am tonlosen Tisch, ····· am anderen tonlosen Tisch, | Beginn der Tonsignale.

kann man allerdings aus Vers. 252 und 254 und einigen anderen, hier nicht wiedergegebenen Kurven herauslesen. Aber auch in dieser Hinsicht blieb das Verhalten der Fische in höchstem Grade unbestimmt.

Wir haben also bei unseren Versuchen im freien Wasser, am natürlichen Standort der Fische, die Ergebnisse REINHARDTS bestätigen können. Die Elritzen sind offenbar nicht imstande, mit ihrem Gehörorgan die Schallrichtung zu erkennen. Wenn diese Feststellung einen theoretischen Physiologen befriedigen mag, so wird sie dem Biologen um so weniger gefallen. Aber er muß sich damit abfinden. Das bei den Ostariophysen so hoch entwickelte Hörvermögen kann alarmierende Bedeutung haben, kann die Fische auf eine Schallquelle aufmerksam machen, aber sie gerichtet zu ihr hin oder von ihr weg zu führen, bleibt der Leitung anderer Sinnesorgane überlassen.

### Zusammenfassung.

Elritzen sind auch unter günstigen Bedingungen, an ihrem natürlichen Standort im freien Gewässer, nicht fähig, die Schallrichtung wahrzunehmen (Dressurversuche).

Bei Verwendung sehr lauter Schallquellen, die im Wasser fühlbare Erschütterungen erzeugen, ist aus geringer Entfernung eine Orientierung nach der Reizquelle andeutungsweise zu beobachten. Da sie bei größerer Entfernung oder leiseren Tönen ausbleibt, ist sie nicht dem Gehör, sondern dem Hautsinn zuzuschreiben.

Sehr laute Schallquellen lernen die Elritzen ungerichtet, durch „Versuch und Irrtum“ einigermaßen aufzufinden. Bei leiseren Schallquellen gelingt ihnen auch dieses nicht oder nur sehr unsicher. Wir nehmen an, daß sie sich in den positiv verlaufenen Versuchen von der zunehmenden Intensität beim Herankommen an die Schallquelle leiten ließen — ob durch Gehör oder Hautsinn, bleibt unentschieden.