

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

SINNESPHYSIOLOGISCHE UND PSYCHOLOGISCHE  
UNTERSUCHUNGEN AN WASSERKÄFERN UND FISCHEN.

Von

A. SCHALLER.

Mit 11 Textabbildungen.

(Eingegangen am 11. Mai 1926.)

Inhaltsübersicht.		Seite
Einleitung und Problemstellung . . . . .		371
Material . . . . .		372
Untersuchungen.		
A. an Wasserkäfern.		
I. Vorversuche zur Feststellung des Dressurzieles:		
1. Die Dressurmöglichkeiten . . . . .		373
2. Vorversuche über die Bedeutung der einzelnen Sinne beim Beuteerwerb . . . . .		
a) Die Bedeutung des optischen Sinnes . . . . .		373
b) Die Bedeutung des chemischen Sinnes . . . . .		375
c) Erschütterungs- und Tastsinn . . . . .		377
d) Gesamtergebnis der Vorversuche . . . . .		378
II. Physiologische Untersuchungen:		
1. Geschmacksdressur . . . . .		378
2. Geruchsdressur . . . . .		384
3. Über die Lokalisation von Geschmacks- und Geruchssinn . 390		
a) An welchen Stellen des Kopfes stehen Chemorezeptoren? .		390
b) Die Geruchsorgane und ihre Anordnung . . . . .		398
III. Psychologische Untersuchungen:		
1. Positivdressur . . . . .		413
2. Negativdressur . . . . .		416
3. Vergleich der Positiv- und Negativdressur . . . . .		422
B. an Fischen:		
Spezielle Problemstellung und Material . . . . .		
1. Farbendressur . . . . .		433
2. Formdressur . . . . .		440
3. Versuche mit der Schablonenreihe . . . . .		448
Zusammenfassung:		
1. der physiologischen Ergebnisse an den Käfern . . . . .		459
2. der psychologischen Ergebnisse an den Käfern . . . . .		460
3. der Versuchsergebnisse an den Fischen . . . . .		461
Schlußbetrachtung . . . . .		463

### Einleitung und Problemstellung.

In den letzten Jahren mehren sich die Arbeiten, die das Dressurverfahren als Grundlage für physiologische Untersuchungen verwenden oder es wenigstens als ergänzende Arbeitsmethode heranziehen. Die Veröffentlichungen von KALISCHER, THORNDIKE, PAWLOV u. v. a. haben seine qualitative wie quantitative Eignung hierzu weitgehend bewiesen, haben aber zugleich dahin geführt, daß lediglich das angestrebte physiologische Ergebnis Interesse erfuhr; die Dressur wurde für den Physiologen Mittel zum Zweck.

Unter diesen Umständen schien es wertvoll, einmal dem Dressurverlauf selbst mehr Beachtung zu schenken und seine Abhängigkeit von äußeren und inneren Faktoren zu verfolgen. Die Aufgabe konnte dabei nicht mehr lauten: mit Hilfe der Dressur irgendeine scharf umrissene physiologische Frage zu beantworten, sondern es galt, zunächst den Punkt festzustellen, an dem bei einem gegebenen Objekt eine Dressur am besten anzusetzen vermöchte und dann ihre optimalen Bedingungen zu erforschen, bzw. bei einer erkennbaren Änderung im Dressurgang die Natur des neu einwirkenden Faktors zu ergründen. Besonders erfolgversprechend mußte eine solche Arbeit erscheinen, wenn durch Wahl eines günstigen Objektes der Dressurgang gleichzeitig physiologische Ergebnisse erwarten ließ. In dieser Hinsicht schienen einige neue Veröffentlichungen von STRIECK und MATTHES (10 u. u. 7) wegweisend. Beide Autoren wandten sich in ihren Arbeiten gegen die NAGELsche Definition des Geruchs- und Geschmackssinnes, nach der Geruchsorgane nur in gasförmigen Duftstoffen, Geschmacksorgane nur in flüssigen (wassergelösten) Reizstoffen adäquate Reize besitzen, woraus sich der bindende Schluß ergibt, daß Wassertiere nicht zu riechen vermögen. MATTHES hat durch einwandfreie Versuche bewiesen, daß die Nase der Tritonen sowohl im Wasser, wie auf dem Lande in gleicher Weise als Geruchsorgan funktioniert, und daß diese amphibischen Tiere daneben in den Geschmacksknospen der Mundhöhle gute Geschmacksorgane besitzen. STRIECK gelang der Nachweis, daß die Ellritzen riechen und schmecken. Auch bei ihnen erfüllen die gleich räumlich getrennten Organe jene verschiedenen Sinnesfunktionen, so daß nun für Wasser- wie Landwirbeltiere allgemein definiert werden kann: Nasen riechen, Geschmacksknospen schmecken. Bei den wirbellosen Wassertieren steht die Rezeptorenfrage offen, und es ist zu prüfen, ob wir hier den gleichen Unterschied zweier morphologisch und physiologisch verschiedenwertiger Rezeptorengruppen aufdecken und damit die Wirbeltierdefinition der zwei Qualitäten des chemischen Sinnes auch auf die Wirbellosen entsprechend erweitern können.

Diese beiden großen Gesichtspunkte ließen es als günstig erscheinen, zum Versuchsobjekt ein physiologisch noch wenig bearbeitetes, ana-

tomisch aber möglichst genau bekanntes, wirbelloses Wassertier zu wählen. Wenn dann die Art der Arbeit noch eine möglichst „hohe Organisation“ wünschen ließ, so engte sich der Wahlbereich für leicht zu beschaffende Tiere von selbst auf die Wasserinsekten ein, die außerdem den Vorteil boten, relativ gut zugängliche Sinnesorgane zu besitzen.

Im Laufe der Arbeit ergab sich dann das Bedürfnis, die an diesen Tieren gewonnenen Ergebnisse zu vertiefen und zu belegen durch parallele Beobachtungen an Wirbeltieren, und zwar wiederum an Wasserformen; am günstigsten erschienen hierzu Fische. In der Anlage der Arbeit ist der ergänzende Charakter dieser Versuche zum Ausdruck gebracht; sie schließen sich als eigener Abschnitt den Dressurergebnissen bei den Käfern an, die im Zusammenhang behandelt werden sollen.

Bevor ich in die Besprechung der Arbeit eingehe, sei es mir gestattet, Herrn Geheimen Rat Dr. R. v. HERTWIG und Herrn Prof. Dr. v. FRISCH, unter deren Leitung ich meine Arbeiten im Zoologischen Institut beginnen und durchführen durfte, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Gleichzeitig danke ich Herrn Prof. Dr. KOEHLER für seine reichen Ratschläge und seine Hilfeleistung bei Beschaffung der Literatur. Mein persönlichster Dank gebührt aber Herrn Prof. Dr. GOETSCH, der mir in einem Kolleg über Tierpsychologie die erste Anregung zu vorliegender Arbeit gab und mir die freie Durchführung meiner Pläne in weitgehendstem Maße ermöglichte und dabei stets das wärmste Interesse für die Fortschritte der Arbeit hegte.

### Material.

Die meisten Versuchstiere waren Wasserkäfer der sehr nahe verwandten Gattungen *Cybister* und *Dytiscus*, und zwar *Cybister laterimarginalis* (der RÖSELsche Schwimmkäfer) und *Dytiscus latissimus* (der breite Gelbrand). Die Tiere wurden sämtlich im Oktober beim Ablassen eines Teiches in der Umgebung von München gefangen, kamen also aus möglichst gleichen Standortbedingungen. Ich hielt sie zunächst zur einfachen Beobachtung zu mehreren beisammen in größeren Aquarien (30 × 22 × 20 cm), trennte sie aber dann einige Zeit nach Dressurbeginn und zog sie einzeln in hohen, engen Standgefäßen (12 × 12 × 22 cm), die mit je einer Wasserpflanze beschickt waren. Nur ganz wenige Käfer blieben in den Aquarien, in die zu besonderem Zweck große, verschieden geformte Ziegel oder Kalksteine eingelegt waren, die über den Wasserspiegel hervorragten.

Als Futter wurde den Käfern Kalbfleisch in Stückchen von halber Erbsengröße verabreicht, das zuweilen zur Kostunterbrechung durch Regenwurmfleisch ersetzt wurde. Der zuerst alle 2 Tage vorgenommene Wasserwechsel wurde später je nach den Versuchen täglich ausgeführt oder für längere Zeit eingestellt. Die Tiere schienen nicht wesentlich davon beeinflusst zu werden, wie sie auch längere Hungerpausen (bis zu 3 Wochen) sehr gut überstehen.

Bei den Fischen entschied ich mich nach einigen Vorversuchen schließlich für die Ellritze (*Phoxinus laevis*), vor allem, weil durch die obengenannte Arbeit von STRIECK und frühere Versuche von v. FRISCH schon viel physiologisches Tatsachenmaterial gegeben war. Die zwei zur Dressur verwendeten Tiere wurden ursprünglich im laufenden Wasser gehalten; später wurde aus technischen Gründen der periodische Wasserwechsel eingeführt. Die Fische waren in größeren,

nebeneinander stehenden Einzelbecken untergebracht (30 × 22 × 22 cm), die als Ausstattung einen umgelegten kleinen Blumentopf der gewöhnlichen Farbe und einige schwimmende Wasserpflanzen enthielten. Gefüttert wurden sie mit geschabtem Kalbfleisch, später nur mehr mit Regenwurmfleisch.

### A. Versuche mit Wasserkäfern.

#### I. Vorversuche zur Feststellung des Dressurzieles.

##### 1. Die Dressurmöglichkeiten.

Sollte eine Dressur unternommen, also ein bestimmter Sinnesreiz an eine bestimmte Handlungsweise des normalen Lebens des Tieres gebunden werden, so hat sich als Handlungsfolge am häufigsten der Nahrungserwerb bewährt, insonderheit bei Formen, die aktiv unter Führung besonderer Sinnesreize die Nahrung aufsuchen. Der Geschlechtstrieb erscheint für Dressurzwecke wenig geeignet, da er zu sehr zeitlich bedingt und unzuverlässig ist. Besondere Taxien scheinen am *Dytiscus* wenig ausgeprägt zu sein, am ehesten noch eine negative Phototaxis, die den Käfer veranlaßt, jeweils die dunkelsten Stellen seines Beckens aufzusuchen. Diese Lichtscheu könnte schließlich für eine Dressur als Grundlage dienen. Es wurde aber in erster Linie die *Dressur auf Futterreize* angewandt, weil der Froßtrieb alles andere zu übertreffen scheint. Außerdem liegen eine Reihe sehr günstiger Erkennungsreaktionen für überschwellige Reize vor, die bald näher zur Besprechung kommen.

##### 2. Vorversuche über die Bedeutung der einzelnen Sinne beim Beuteerwerb.

Um die für die Dressur geeigneten Sinnesreize auszuwählen, muß man natürlich deren Rangordnung kennen, wie sie beim Nahrungserwerb normalerweise besteht und wird zweckmäßig diejenigen wählen, die beim Beuteerwerb sich als führend herausstellen. Möglicherweise sind hierbei vier Reizarten von Bedeutung: Optische und chemische Reize, Erschütterungsreize und Tastreize. Um deren Beteiligung im einzelnen zu analysieren, ist es nötig, sie von den anderen isoliert auf das Tier einwirken zu lassen oder umgekehrt aus der Gesamtheit der übrigen Reize den einen auszuschalten und dann die Reaktionsweise und Orientierungsfähigkeit des Tieres festzustellen.

Im folgenden soll das für die einzelnen Reizgruppen geschehen; dabei fügen sich gelegentlich den eigens angestellten Versuchen zufällige, beleuchtende Beobachtungen biologischer Art an. Im allgemeinen wurde versucht, die Anordnung jedes Versuches so zu wählen, daß er mit einfachsten Mitteln jederzeit wiederholt werden kann.

##### a) Die Bedeutung des optischen Sinnes:

Die Dytisciden sind nächtliche Räuber und Dämmerungstiere, werden also vermutlich im allgemeinen eine optische Orientierung wenig

nützen können. Wohlausgebildete Facettenaugen lassen aber nicht ohne weiteres den Schluß zu, daß bei der Nahrungssuche optische Reize ausscheiden werden. Die optische Reizung unter Beseitigung anderer Einwirkungen gelingt nun leicht, wenn man vor dem in Ruhestellung unbeweglich an der Wasseroberfläche sitzenden Käfer äußerst vorsichtig ein etwa 8 mm weites Glasrohr eintaucht (Abb. 1). Dann kann ein Köder, von oben her in die Röhre geworfen, durch mäßiges Einblasen oder Ansaugen von Luft vor dem bis dahin völlig interessellos gebliebenen *Dytiscus* nach Belieben gehoben und gesenkt werden. Wird der Versuch in dieser Weise durchgeführt, so zeigt das Tier niemals eine positive Reaktion, die sich in einem Zufassen äußern würde.

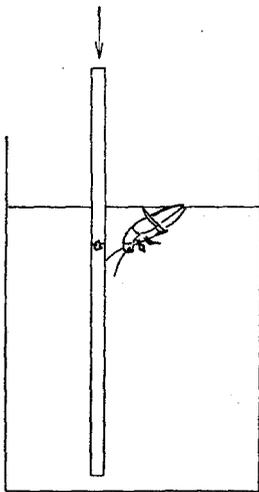


Abb. 1. Röhre und Käfer relativ zu groß.

Bei gleichzeitiger chemischer oder taktiler Reizung greift es im allgemeinen nach dem Glasrohr und sucht dasselbe anzubeißen, nie aber den im Innern desselben befindlichen Körper beachtend; das Anbeißen erfolgt immer an der Stelle, die dem Käfer eben am nächsten liegt.

In ähnlicher Weise wirkt die Glaswand als „Reizfilter“, wenn eine Libellenlarve oder ein Wurm, möglichst ein sich lebhaft bewegendes Tier, in einem Trinkglas so in das Becken des sehr hungrigen Käfers gestellt wird, daß das Wasser bis dicht an seinen oberen Rand reicht. Obwohl der Käfer oft dicht an dem Glas vorüberschwimmt, nimmt er niemals von dem Beuteobjekt Notiz. Reizung außerhalb des Trinkglases führt auch hier nur dazu, daß der *Dytiscus* am Reizort typische, im nächsten Abschnitt zu schildernde Suchbewegungen

ausführt, die nie erkennen lassen, daß das Tier die nahe Beute beobachtet habe.

Im Gegensatz zu echten „Agentieren“, wie es die Ellritzen sind, läßt sich der Käfer niemals durch Beutestücke von der Außenwand seines Beckens her reizen. Auch ausgelaugte Fleischstückchen können tagelang unberührt im Aquarium des Tieres liegen, dabei vermögen die Dytisciden sicher, ruhende Objekte in einigen Zentimetern Abstand zu sehen.

So beobachtete ich ein Männchen, wie es sich vergeblich bemühte, vom Rand eines flach ansteigenden Ziegelsteines aus die nahe gegenüberliegende Beckenwand zu erklettern (s. Abb. 2). Seine Vorderbeine waren zu kurz, und so fiel oder rutschte der Käfer immer nach vorn ab, wiederholte aber den Versuch noch öfter, was beweisen dürfte, daß er die nahe Glaswand gesehen haben mußte.

Die Tiere besitzen also ein Gesichtsvermögen, wenden es aber beim Beuteerwerb normalerweise kaum an, sicher nicht in so hohem Maße, daß es bei momentaner Ausschaltung der anderen Sinne führend wirken könnte.

Eine auf Seite 400 näher erörterte Beobachtung an operierten Käfern weist aber darauf hin, daß bei dauerndem Ausfall der gewöhnlich führenden Sinneswahrnehmungen doch auch optische Reize den Tieren eine gewisse Orientierung ermöglichen. Diese zwei Exemplare, denen die äußeren Organe des chemischen Sinnes entfernt waren, fingen nach mehreren Monaten an, darauf zu achten, wenn ich mich dem Becken näherte und nahmen dann stets eine charakteristische Stellung ein, die normalerweise die erste Beantwortung eines chemischen Reizes darstellt. Das geschah auch, wenn zur Vermeidung störender Erschütterungen nur plötzlich ein heller Pappschirm aus einiger Entfernung an das Becken herangeführt wurde.

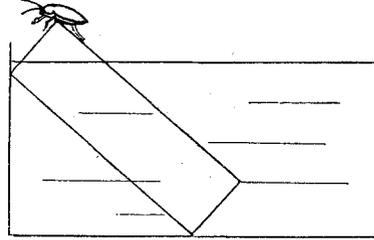


Abb. 2. Käfer relativ zu groß; Entfernung Käfer — Glas in Wirklichkeit größer.

Doch beweisen diese Beobachtungen noch nicht die Möglichkeit des Bildsehens der Dytisciden. Ihre negative Phototaxis läßt auf ein gutes Unterscheidungsvermögen verschiedener Helligkeiten schließen, und vielleicht liegt darin die einzige Art, in der die Käfer von ihren Augen Gebrauch machen.

#### b) Die Bedeutung des chemischen Sinnes:

Um die Beteiligung des chemischen Sinnes an der Nahrungssuche zu erproben, werden den Tieren an Stelle der gewohnten Nahrung Fleischsaft, Zuckerwasser, Salzwasser und ähnliche chemisch wirksame Lösungen verabreicht, indem man aus einer schlanken Pipette dem ruhig sitzenden Tier einen Tropfen über Fühler und Taster fließen läßt oder ihn in den Weg eines gleichmäßig und langsam an der Wasseroberfläche schwimmenden Käfers bringt, was den Vorteil bietet, daß dabei Strömungs- oder Berührungsreize vollkommen vermieden werden können. Im ersten Falle beginnt dann sofort ein lebhaftes, tastendes Spielen mit den Antennen und Mundanhängen, wobei das Tier eifrige Suchbewegungen ausführt, die aber auf einen ganz engen Bezirk beschränkt bleiben; der im Schwimmen gereizte *Dytiscus* benimmt sich bei schwacher Konzentration des Fleischsaftes ebenso. Wendet man stärkere Lösungen an, so macht das Tier an der Reizstelle ruckartig halt und sucht äußerst aufgeregt nach der vermeintlichen Beute, sich dabei einige Male fast wie ein Kreisel drehend; oder aber es richtet sich

nach dem plötzlichen Anhalten senkrecht im Wasser auf und tanzt in dieser Stellung, mit den Vorderbeinen heftig ruderd, sekundenlang am Reizort. Es führt demnach ähnliche Bewegungen aus, wie ein menschlicher Schwimmer beim „Wassertreten“. Besonders toll gebärdet sich der Käfer, wenn der Reizstoff an der Glaswand des Beckens herabgeflossen war; es macht dann oft den Eindruck, als ob der Käfer bei seinen hüpfenden Bewegungen am Wasserspiegel weiteren Tropfen der Reizlösung entgegenpringen wolle. Bei zahlreichen Kontrollversuchen mit reinem Wasser verharnte der ruhende Käfer stets gleichgültig in seiner Lage, der schwimmende ruderte ohne Zeichen von Erregung gleichmäßig über die ausgespritzten Wassertropfen hinweg.

Die beschriebenen Bewegungen lassen gut erkennen, ob ein chemischer Reiz überschwellig war. Sie treten in völlig gleicher Weise ein, wenn das Tier durch Fleisch (Regenwurm, Kalbfleisch, Froschfleisch) oder Fleischsaft, Zucker- und Salzwasser u. a. gereizt wird. Ebenso sicher gelingt die Reizung, wenn man ein Stückchen Fleisch nur ganz kurz in das Wasser taucht und das Tier bald nachher die betreffende Stelle durchschwimmt oder von hinten her ganz leise an sie herangeschoben wird.

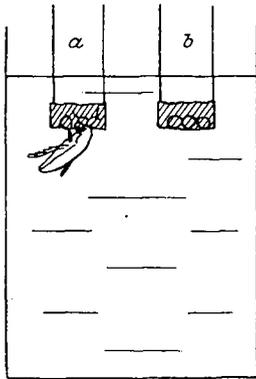


Abb. 3. In α die Fleisch-, in β die Perlfüllung.

Bietet man dem Käfer das Futter verdeckt, so wird es trotzdem gefunden. In das Innere von zwei kleinen Gläsern, deren Boden abgesprengt und durch engmaschigen, weißen Trikotstoff ersetzt worden war, wurden einige Fleischstückchen, bzw. einige rosa Perlen gelegt und die Gläsern mit dem untersten Ende ins Wasser getaucht. Sämtliche Tiere fanden in allen Fällen zum Fleischröhrchen, dort das übliche aufgeregte Verhalten zeigend, während sie an der Perlfüllung gleichgültig vorbeischwammen (s. Abb. 3). Dabei konnten sie die hinter dem Stoff befindlichen Körper sicher nicht sehen oder optisch unterscheiden.

Der im vorigen Abschnitt ausgeführte Versuch mit der Glasröhre (s. S. 374, Abb. 1) zeitigte wiederholt weitergehende Ergebnisse. Kam nämlich ein Käfer beim nachfolgenden Umherschwimmen zufällig an das untere Ende des Rohres, so blieb er stets wie gebannt dort hängen, wobei er immer in das Glas zu beißen suchte. Von dem im Rohrrinnern befindlichen Beutestückchen waren nämlich Reizstoffe herausdiffundiert und traten nun am Rohrende ins Becken über. Sie waren hinreichend konzentriert, um die beschriebene Reaktion auszulösen. Auch hierbei war es gleichgültig, ob in der Röhre das Fleisch auf und ab bewegt wurde, der Gelbrand fand nie vom unteren Ende weg.

Nun noch zwei zufällige Beobachtungen: Ein *Dytiscus*-Männchen, das sich in seinem Becken gern unter einer flach ansteigenden Ziegelplatte versteckte, saß einmal so zur Hälfte unter dem Stein, daß nur Kopf mit Brust im Dunkeln waren, der Hinterleib aber herausragte. Nun spritzte ich von hinten ganz leise erst reines Wasser, dann dünnen Fleischsaft über das Tier. Während es im ersten Fall nur eine ganz kurze und schwache Bewegung mit den Hinterbeinen, dem Wasser entgegen, ausführte, kam es im zweiten sofort rückwärts unter der Platte hervor und begann mit den bekannten Suchbewegungen. Die gleiche Beobachtung glückte bei demselben Männchen später noch einmal.

Ein anderes Gelbrandmännchen wurde einmal durch einen Tropfen Zuckerwasser erregt, der von einem auf den Aquariumsrand gelegten Brocken gezuckerten Fleisches, den es nicht sehen konnte, an der Glaswand herabgefallen war. Das Tier kletterte nun mit Hilfe seiner Saugscheiben an der senkrechten Glaswand empor, bis es den Rand und damit den Brocken erreicht hatte und ließ sich dann wieder rückwärts ins Wasser fallen. Diese Beobachtung gab mir dann Veranlassung zu einer besonderen Versuchsanordnung (vgl. S. 413).

Als Ergebnis dieses Abschnittes kann festgestellt werden, daß die Dytisciden imstande sind, sich bei Ausschaltung anderer Reize die Nahrung allein vermöge des chemischen Sinnes zu erbeuten. Besondere Reaktionen gestatten es, festzustellen, ob ein bestimmter chemischer Reiz überschwellig war.

#### c) Erschütterungs- und Tastsinn:

Es bleibt nun noch die Möglichkeit, daß der Käfer auf Grund von Erschütterungs- oder Tastreizen oder vielleicht beiden zusammen sich seiner Beute vergewissert. Es dürfte schwer fallen, die beiden Reize voneinander getrennt darzubieten; es ist auch nicht bekannt, ob ihre Wahrnehmung durch verschiedene Rezeptoren vermittelt wird. So habe ich sie hier zusammengestellt, will aber doch bei den folgenden Versuchen erst die anführen, die sich mehr an den Erschütterungssinn wenden, und dann erst die anderen erwähnen.

Ein leichter Wasserstrom, der über Kopf und Vorderteil, wie auch über die Seiten des Tieres geschickt wird, findet meist eine kurze Beantwortung, indem sich der Käfer mit leichtem Bewegen der Antennen vom Strom wendet. Durch Aufwühlen oder leichtes Erschüttern des Wassers mit einem Glasstäbchen oder Abwerfen von Perlen neben und vor dem ruhenden Tier kann dieses momentan zu Suchbewegungen veranlaßt werden; es beruhigt sich aber stets sofort oder bald wieder. Sehr häufig, namentlich bei nichthungrigen Individuen, erfolgt ein Abdrehen vom Erschütterungspunkt.

Werden dagegen einem ruhenden *Dytiscus* Taster oder Fühler mit einem reinen Glasstab bzw. Pinsel berührt, so erfolgt meist ein rasches Zubeißen, wobei sich der Käfer mit einem leichten Ruck an den Stab hängt. Je nach dem Hungergrad klammert er sich am Glas oder Pinsel fest und läßt sich daran aus dem Wasser heben oder gibt den geschmacklosen Körper sogleich wieder frei. Daß Tastreize beim Festhalten der Beute stark mitwirken, geht auch hervor aus der häufigen Beobachtung, daß durch Chininpulver verkelte Fleischbröckchen, die ein Einzeltier nach ganz kurzem Betasten weggeworfen hatte, völlig aufgefressen wurden, wenn zwei Käfer gleichzeitig den Bissen erwischten. Die durch das stete Zerren und Reißen hervorgerufene, stets erneute taktile Reizung scheint dabei ausschlaggebend gewesen zu sein. Ich machte mir das oftmals zunutze, wenn ich einem Gelbrand einen ihm wenig angenehmen Brocken aufzuzwingen suchte; es genügte dann, so oft der Käfer sich wegwenden wollte, neuerdings das Fleisch in eine kurzruckende Bewegung zu versetzen, und es wurde mit Sicherheit wieder gefaßt.

Wir können jedenfalls feststellen, daß Erschütterungsreize neben taktilen das Tier mobilisieren können, vielleicht auch beim Beutefang Bedeutung gewinnen mögen; doch hängt die Beantwortung dieser Reize sehr von der „Stimmung“ des Tieres ab, sicher in weit höherem Maß als es bei chemischen Reizen der Fall ist. Bei nächtlich oder in den Dämmerungsstunden jagenden Käfern gewinnen jedenfalls mechanische Reize eine ziemliche Bedeutung.

#### d) Gesamtergebnis der Vorversuche:

Wir können daher als Gesamtergebnis dieser orientierenden Vorversuche zusammenfassend feststellen: *Die Dytisciden vermögen sich bei Ausschaltung aller übrigen Reize gut chemisch zu orientieren. Bei ihren nächtlichen Raubzügen dürften sich aber wohl diesem führenden Sinn andere helfend zugesellen: Erschütterungs- und Tastreize führen sicher ebenfalls zur Wahrnehmung und Lokalisation mancher schwimmenden oder kriechenden Beute. Dem optischen Sinn ist aber eine Bedeutung für den Beuteerwerb abzusprechen.* Vielleicht ist er mittelbar dadurch beteiligt, daß er den Käfer mittels dessen negativer Phototaxis bei den nächtlichen Beutezügen veranlaßt, helle, mondbeleuchtete Stellen seines Wohngewässers zu meiden und dunkle Plätze aufzusuchen, wo er dann ungesehen von Verfolgern und Verfolgten seinem Räuberhandwerk nachzugehen vermag.

## II. Physiologische Untersuchungen.

### 1. Geschmacksdressur.

Die in den Vorversuchen gewonnenen Ergebnisse ließen eine Gewöhnung an bestimmte chemische Reize am aussichtsreichsten erscheinen. Ich begann daher damit, auf Geschmacksstoffe zu dressieren;

um dabei eine gleichzeitige geruchliche Beeinflussung fern zu halten, war es nötig, chemisch einfach definierbare, reine Geschmacksstoffe zu verwenden, die natürlich insofern „unbiologisch“ erscheinen, als sie unter gewöhnlichen Bedingungen den Tieren niemals geboten werden. Als Vertreter unserer vier Geschmacksqualitäten süß, sauer, salzig, bitter verwendete ich *Traubenzucker*, *Essigsäure*, *Kochsalz* und *Chininsulfat*, in erster Linie um die Parallele zu den Versuchen an der Ellritze durch STRIECK (10) vollkommener zu gestalten. Dabei könnte allerdings der Einwand erhoben werden, daß jedenfalls die Essigsäure den anderen angewandten Stoffen nicht völlig gleichwertig gegenübersteht, denn sie besitzt auch einen ihr eigenen Geruch, der selbst bei starken Verdünnungen noch ziemlich deutlich bleibt.

Zu meinen Versuchen benutzte ich Konzentrationen der Lösungen, wie ich sie empirisch aus dem Verhalten der Tiere für am besten geeignet fand<sup>1)</sup>. Davon stellte ich mir dann gleich eine größere Menge her, die in einer Flasche aufbewahrt wurde; nur in besonderen Fällen, z. B. bei gelegentlich eingeschalteten besonderen Untersuchungen, ging ich dann von diesen üblichen Konzentrationen ab und benutzte wesentlich höhere und geringere Konzentrationen, was dann immer (mit Angabe der besonderen Veranlassung) im Protokoll vermerkt wurde. Als geeignetste Lösungen erschienen mir: eine bei Zimmertemperatur (15° C) annähernd gesättigte Traubenzuckerlösung, auf das vierfache Volumen verdünnt, eine ebensolche Kochsalzlösung mit sechsfacher Verdünnung (entspricht ziemlich genau  $\frac{1}{10}$  Molarlösung) und eine etwa 0,5 proz. Essigsäure (= etwa  $\frac{1}{12}$  Molarlösung). Bei Chinin gestaltete sich die ganze Sache insofern anders, als ich nicht danach trachtete, eine Anzahl der Tiere an chininhaltiges Futter zu gewöhnen, sondern Chinin lediglich als das Schreckmittel benutzte, das den Käfern jedes andere als das Dressurfleisch (z. B. süßes Fleisch) verekeln sollte. Dann erscheint eben das Meiden des Warnfleisches als eine „negative“ Dressur auf Chinin, und es gelingt so eindeutiger und leichter, die Wahrnehmung und das Wiedererkennen des Bitterstoffes durch irgendeinen der Schwimmkäfer zu beweisen, als wenn versucht worden wäre, das Tier durch anfangs minimale, später gesteigerte Zugabe von Chinin zum Futterfleisch an dessen Geschmack zu gewöhnen. Bei ihrer recht großen Empfindlichkeit gegen Chinin, die ja dasselbe gerade so als Schreck- und Strafmittel geeignet macht, hätten die Tiere vermutlich so wenig von dem widrigen Futter genommen, daß sie schließlich kaum mehr „normale“ Reaktionen gezeigt hätten.

So setzte ich Chinin jeweils dem Gegendressurfleisch (z. B. bei Salztieren dem Zuckerfleisch) in gerade hinreichenden Mengen zu, die im

---

<sup>1)</sup> Die Schwellenwerte liegen naturgemäß wesentlich niedriger.

Dressurverlauf dann dauernd verringert werden konnten. Der betreffende Köder lag dann in der entsprechenden Chininlösung, bis er nach etwa 15 Minuten zum Versuch verwendet wurde; die Lösungen des Chininsulfates waren erst heiß gesättigte, wobei dann allerdings bei der nachfolgenden Abkühlung der größte Teil des Salzes wieder ausfiel, später wurden nur mehr kalt gesättigte Lösungen hergestellt, die schließlich sogar noch verdünnt werden konnten; erprobt wurden Lösungen von 1 Gewichtsteil Chinin auf 80 Gewichtsteile Wasser bis 1 Gewichtsteil Chinin auf 1000 Teile Wasser.

Ich pflegte den einzelnen Dressurgang folgendermaßen zu gestalten: Unser Tier solle beweisen, daß es die Geschmacksqualitäten süß und salzig unterscheiden kann. Zu diesem Zweck bekommt es stets süßes Fleisch als Futter, salziges Fleisch mit Chinin verbittert geboten. Um aber die Komponenten süß und salzig unabhängig vom Fleischgeschmack und zugleich möglichst intensiv zur Wirkung zu bringen, wird dem Käfer stets erst mit einem von der entsprechenden Lösung durchtränkten Wattebäuschchen (später Pinsel), das zu erwartende Fleischstückchen „signalisiert“. Bei den meisten Käfern war es sogar bei Dressurbeginn geboten, überhaupt nur mit jenen chemisch reinen Zucker- und Salzlösungen zu arbeiten. Biß der „Zuckerkäfer“ in die Zuckermatte, so wurde diese im gleichen Augenblick gegen ein kleines Stückchen gezuckertes Fleisch vertauscht (Belohnung!), biß er in die Salzmatte, so hatte er den widerlich bitteren Chiningeschmack, denn die Watte war in heißgesättigte Chininlösung getaucht und dann wieder getrocknet worden, bevor sie zum Versuch Verwendung fand (Strafe!). Die einzelnen Variationen dieses Dressurverfahrens verweise ich in den zweiten Hauptabschnitt der Arbeit, der den psychologischen Ergebnissen gewidmet ist. Es sei hier nur noch erwähnt, daß die Tiere schließlich sehr viel sensibler wurden, so daß die Chinindosis zuletzt nur mehr einen Bruchteil der anfänglichen darstellte. Es genügte, ein Stückchen Watte oder den Pinsel in eine Lösung zu tauchen, die nicht einmal kaltgesättigt (1 : 770) war, um die Tiere schon in die Flucht zu jagen, obwohl bei Dressurbeginn nur mit heißgesättigten Lösungen die Abwehrreaktion erreicht werden konnte.

Unter Anwendung dieser Methode gelang es, die 19 auf Geschmacksunterscheidung dressierten Tiere in folgenden Dressurgruppen zu positiven Ergebnissen zu bringen:

Dressurgeschmack		Warngeschmack	
6 Tiere	süß	gegen	salzig
3 „	süß	„	sauer
5 „	salzig	„	süß
2 „	sauer	„	salzig
3 „	sauer	„	süß.

Positiv nenne ich das Dressurergebnis dann, wenn das Dressurtier unter den gewohnten Bedingungen, aber in freier Wahl, vollkommen im Dressursinn handelt, obwohl bei diesem Probeversuch das übliche Straf- oder Lohnmittel außer Spiel bleibt, wenn also in unserem Fall ein „Zuckerkäfer“ auch dann vor dem Wattebäuschchen Reißaus nimmt, wenn dieses nur reine Salzlösung oder Chinin trägt und unmittelbar danach einem gleichen Bausch zuschwimmt und ihn längere Zeit bekaut, obwohl er nur in Zuckerlösung getaucht war. Ein „Salzkäfer“ muß sich dann den gleichen beiden Wattebällchen gegenüber genau umgekehrt benehmen.

Bei noch besserem Ergebnis darf sich das Tier auch reinem Zucker- und Salzfleisch gegenüber nicht anders benehmen, ein Zuckertier muß also etwa gut schmeckendes Salzfleisch abweisen, was bei der Freßgier dieser Räuber sehr viel bedeutet.

Es sei nun an einer Anzahl von Protokollen dargetan, wie sich das Dressurergebnis bei einzelnen Tieren gestaltete. Da der Dressurverlauf selbst hier ohne größeres Interesse ist, seien nur Protokolle aus den letzten Tagen der einzelnen Dressurgänge wiedergegeben, bzw. besonders markante Protokolle aus dem Dressurgang, wobei zu bemerken ist, daß die Dressurversuche Mitte November begonnen hatten.

Für sämtliche Protokolle gilt:

+ = positive Reaktion = Zubeißen;

— = negative Reaktion = entschiedene Abkehr oder Flucht;

× = Betasten des Köders;

0 = Ausbleiben jeder Reaktion;

Bel. = Belohnungsbrocken;

Pause = Pause von etwa 15 Minuten.

Zwischen den einzelnen Reaktionen liegen Pausen von 10—30 Sekunden.

Es folgen zunächst Protokolle von zwei Käfern, die auf süß gegen salzig dressiert sind:

Käfer 1: 23. I. (nach etwa dreimonatiger Dressur): Salzwatte: — (! über Nacht), —, —, —, —, Zuckerwatte: sofort +; Bel.; Pause; Salzwatte: —, —; Bel.; nach 1 Stunde: ×, —; Kontrollversuch mit reiner Salzlösung: —, —; Pause; —, —, Pause: —, —; Bel.

26. II. reine Salzlösung: —, —, —; reine Zuckerwatte: +; Bel.; nach Pause vor Salzwatte —; 1/2 Stunde später: Salzfleisch + Chinin: —, —, —; Zuckerfleisch: sofort +; Bel.

27. II. Salzwatte: +, —, —, —, —; Zuckerwatte: sehr energisch +; Bel. Macht bei mehrmaligem Wechsel mit Kontrollversuchen keinen Fehler.

Käfer 6: 23. I. Salzwatte + Chinin: ×, +, +, —, ×, —, —; Pause ×, ×; Zuckerwatte: sofort +; Bel.; 1 Stunde später: Sw. + Ch.: ×, —, —, ×, —; Pause; reine Salzwatte: —, —; Pause: —, —; reine Zuckerwatte: sofort +; Bel.

26. II: Das Tier saß in Atemstellung unbeweglich am Wasserspiegel. Nun ließ ich ihm eine Spur Salzleichtsaff über den Kopf fließen; keine Suchreaktion (!), nur ganz leichtes Bewegen der Fühler und Wegziehen des vom Saft direkt getroffenen Fühlers. Darauf Probe mit Zuckerleichtsaff: sofort heftiges Umdrehen und Suchen. Bel.; nach Pause: Chininsalzleichtsaff: —, —, —; Kontrollversuch mit reinem Salzpinsel: —, —; Zuckerpinsel: +; Bel.

2. III.: Salzpinsel: —, —, —, —; Zuckerpinsel: +, sehr scharf; Bel.; Salzpinsel: —, —; Zuckerpinsel: +, diesmal weniger lebhaft. Bel.

Käfer 4 der Gruppe salzig gegen süß (nach zweimonatiger Dressur):  
23. I.: Zuckerpinsel + Chinin: +, +, —, —, —, —; reiner Salzpinsel: +; Bel.; nach Pause: Zp. + Ch.: +, —, —; reiner Zuckerpinsel: —, —; Salzpinsel: +; Bel.

30. I.: Reiner Zuckerpinsel: — (!); Salzpinsel: ungemein lebhaft +; Bel.; Zuckerpinsel: ×, —, —; Salzpinsel: +; Bel.;  $\frac{1}{2}$  Stunde später gegen reinen Zuckerpinsel: 0, gleich darauf —; Salzpinsel: +; Bel.

10. II.: Zuckerpinsel: —, —; Salzpinsel: +, etwas zögernd; Bel.; mehrmals Wechsel: stets richtig.

Tier 2 der Gruppe sauer gegen süß (nach etwa zweimonatiger Dressur):  
28. I.: Zuckerwatte: +, +, —; Essigwatte: +; Bel.; Pause; Zuckerpinsel: —; 3 Stunden später gegen Zuckerpinsel: —; Bel.

6. II.: Zuckerpinsel: —, langsam, aber sehr deutlich; —; Essigpinsel: +, ebenso deutlich; Zuckerpinsel: —; Essigpinsel: +; Bel.

9. II. (ist sehr hungrig): Zuckerwatte: +, —, —; Essigpinsel: +; Bel.; nach Pause: ×, —, —; nach 3 Stunden gegen Zuckerpinsel: +, —, —; Essigpinsel: +; Bel.

Die Fluchtbewegung (—) besteht darin, daß der betreffende Käfer bei Annäherung des süßen oder salzigen Wattebausches (oder Pinsels) bis auf einen oder  $\frac{1}{2}$  cm erst 1—2 Sekunden vorsichtig seine Fühler und Taster bewegt, sich damit über die Natur des betreffenden Objektes orientiert und dann beim Erkennen des Warngeschmackes ruckartig, meist mit einer raschen Wendung um  $180^\circ$  nach rückwärts, die Flucht ergreift, manchmal derart stark, daß das Tier mit einem kräftigen Knall an die gegenüberliegende Glaswand anprallt. Doch wechselt die Intensität dieser Fluchtbewegung von Tier zu Tier und von Fall zu Fall, und ich habe daher auch jene Reaktionen einbezogen, wo das Tier sich einfach in entschiedener Weise von der dargebotenen Watte abkehrt und wegschwimmt.

Bei 19 Tieren wurde in der auf S. 380 angeführten Gruppenanordnung die Dressur durchgeführt. Bei sämtlichen Individuen wurden wenigstens so weitgehende Dressurerfolge erzielt, daß gegen Ende des täglichen Dressurpensums eine fehlerfreie Reaktion Platz griff. Wenn es sich auch schon in den gegebenen Protokollen an der gegen Ende der einzelnen Versuchsreihen abnehmenden Zahl der Fehler und der dazu reziproken Zunahme der prompten Fluchtbewegungen gegenüber jedem Warnreiz ausdrückt (vgl. Protokoll vom 23. I. bei Tier 6 süß gegen salzig, u. a.), so sei doch als geradezu schematisches Beispiel ein auf S. 420 anderweitig ausgewertetes Protokoll wiedergegeben. Dieses hält den Dressurgang eines Tages genau fest, könnte aber zugleich als schematisch abgekürzte Wiedergabe des gesamten Dressurverlaufes gelten.

Es handelt sich wieder um Tier 1 der Gruppe süß gegen salzig. Protokoll vom 16. II., nach etwa dreimonatiger Dressur; zu beachten ist aber, daß diesem Dressurakt eine viertägige Hungerpause vorangegangen war, während

der der Gelbrand das bis dahin Gelernte wieder teilweise vergessen hatte: Salzwatte + Chinin: +, +, +, +, ×, Pause; ×, ×, +, ×, Pause: ×, +, —, —; Pause: —, —; Zuckerpinsel: sehr lebhaft +; Bel.; Pause: Salzwatte + Chinin: × (!), ×, ×, —, —; Zuckerpinsel: +; Bel.; nach 2 Stunden: Salzwatte + Chinin: —, —; Zuckerpinsel: +; Bel.; nach Pause mit reinem Salzpinsel: —, —; Zuckerpinsel: +; besonders lebhaft; Bel., Bel.

Wie in diesem Protokoll die anfänglichen Fehler einer allmählich wachsenden Sicherheit in der Unterscheidung von Dressur- und Warnreiz weichen, aber eine gelegentliche Pause doch wieder einen Rückschlag bringt (s. [!]), so trat bei gleichmäßiger Durchführung der Gesamtdressur bei fast allen Tieren rasch der Einzelerfolg auf; von Tag zu Tag wurde nach der „Übung“ die Refraktärphase länger, d. h. das in einem bestimmten Dressurgang Gelernte blieb über immer größere Pausen hinweg erhalten und bei 15 Käfern erreichte ich es, daß die Nachwirkung eines Dressuraktes noch den Anfang des Tags darauf folgenden Dressurganges fehlerfrei gestaltete. (S. Protokoll von Tier 4 der Gruppe salzig gegen süß vom 30. I.; ebenso das allererste Protokoll.) Bei besonders gut geeigneten Käfern wurde sogar über 3—4tägige Pausen hinweg das Gelernte in allen Abstufungen erhalten; eine 8tägige Nachwirkung erreichte ein Dressurgang in einem Fall, überschritten wurde diese Zeit aber nie.

Kein einziger der zur Dressur verwendeten Schwimmkäfer versagte so vollständig, daß nicht wenigstens nach längerem „Üben“ fehlerfreie Versuchsreihen das Ende der einzelnen Tagesdressur beschlossen.

Es ist für den damit erbrachten Nachweis des geschmacklichen Unterscheidungsvermögens der Dytisciden im Prinzip belanglos, ob der Dressurerfolg infolge des schlechten „Gedächtnisses“ der Schüler auf die einzelne Tagesleistung beschränkt bleibt, oder ob er über längere Pausen hin nachwirkt, d. h., ob die Refraktärzeit von kurzer oder langer Dauer ist. Es wird nur durch die allmähliche, im Dressursinn gerichtete Verbesserung im Verhalten der Tiere, eben durch deren „Lernen“, noch anschaulicher gemacht, was schon der Gang eines erfolgreichen Tagesprotokolls beweist:

*Die Dytisciden besitzen die Fähigkeit zu schmecken und bestimmte, uns verschieden erscheinende Geschmacksqualitäten, nämlich süß, salzig, sauer, bitter, ebenfalls zu unterscheiden. So lassen sie sich auf dem Wege der Dressur daran gewöhnen, auf einen bestimmten Geschmacksreiz stets mit einer nunmehr biologisch damit verknüpften Bewegung zu antworten (Zuschnappen), während ein bestimmter anderer Geschmacksreiz eine ebenso damit verbundene, der ersten entgegengesetzte Bewegung auslöst (Fluchtreaktion). Die schließlich erzielte Sicherheit im Verhalten der Tiere läßt auf eine deutlich getrennte Wertung der differenten Geschmacksreize schließen, d. h. für uns verschiedene Geschmücke erscheinen auch ihnen verschieden.*

## 2. Geruchsdressur.

Die Dressierbarkeit auf verschiedene Geschmäcke war nach dem allgemeinen Verhalten der Tiere beim erstmaligen Begegnen der angewandten Reizstoffe zu erwarten. Sie zeigten damals schon eine so ausgesprochene Vorliebe für gesüßtes Fleisch oder reinen Zucker und einen so deutlichen Abscheu vor den bitteren Chininbissen, daß schon damit ihr chemischer Sinn bewiesen war.

Es blieb nun fraglich, ob die Dytisciden nur zu schmecken vermögen oder ob bei ihnen der Nachweis eines an besondere, von den Geschmacksorganen morphologisch verschiedene Geruchsorgane gebundenen Geruchssinnes gelingen würde, der in den gleichen Duftstoffen adäquate Reize besitzen würde wie die Nase der Wirbeltiere. Wenn letzteres der Fall war, so mußte auch eine Dressur auf Geruchsreize gelingen, die wieder die Unterscheidung eines Dressur- und Warngeruches zum Ziele hatte. Daß die Käfer ein hinreichendes Assoziationsvermögen besitzen, war ja nun schon erwiesen.

Zunächst war es aber geraten, wieder durch besondere Vorversuche eine ungefähre Umgrenzung der Dressuraussichten auf diesem Gebiet vorzunehmen. Wir wissen ja bisher nur, daß die Tiere einen feinen chemischen Sinn besitzen, ferner daß sie mit Sicherheit zu schmecken und Geschmäcke zu werten vermögen.

Für den Geruchssinn fällt dann noch die Frage ins Gewicht, ob er dem Käfer nur so lange Reize aus der Umwelt vermittelt, als deren Medium das Wasser ist, oder ob der *Dytiscus* auch bei seinen gelegentlichen Wanderungen am Land und über Land dem Geruch eine gewisse Führung verdankt. Doch sei dies vorläufig zurückgestellt, wenn auch von den folgenden Vorversuchen einige die Tiere in der Luft, auf einer Ziegelplatte sitzend, antreffen.

Zunächst interessiert das Verhalten der Käfer gegenüber „adäquaten“ Reizen. Ein hungriger *Dytiscus* nahm eine stillsitzende Libellenlarve, die ich in sein Becken gebracht hatte, erst wahr, als er sie bei längerem Umherstreifen zufällig einmal mit der Fühlerspitze berührte; zuvor war er mehrmals achtlos an ihr vorbeigerudert. Ebenso wurde ein brünstiges Männchen auf ein zu ihm versetztes Weibchen erst aufmerksam, als es im Vorbeischwimmen dessen Vorderbrust mit dem Fühler streifte. Erregt suchte es sich nun sofort auf seinem Rücken zu verankern.

Diese Beobachtungen scheinen doch auf eine alarmierende Wirkung der chemischen Reize hinzudeuten und lassen vor allem eine rasche Orientierung mit Hilfe eines „Nah“- oder Kontaktgeruchs wahrscheinlich werden, da normalerweise kurze Berührungen chemisch neutraler Objekte, wie Glas oder Korkstückchen, mit der Fühlerspitze niemals zu einer derartigen Reaktion führen. Ein Kontaktgeruch dürfte auch wirksam gewesen sein, wenn das gleiche *Dytiscus*-Männchen nach Versetzen zu einem *Cybister*-Weibchen wiederholt sich auf dessen Rücken verankerte, nach ganz kurzem Betasten desselben mit den Fühlern und Maxillartastern aber von ihm abließ; doch mag hier immerhin auch der Größenunterschied mitgewirkt haben<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> BLUNCK (7) ist der Ansicht, daß beim Aufsuchen der Weibchen durch die *Dytiscus*-Männchen der chemische Sinn eine große Rolle spielt; er glaubt, daß dem *Dytiscus*-Weibchen ein spezifischer Geschlechtsduft zukommt.

Um weiter auf die Riechfähigkeit der Schwimmkäfer schließen zu können, mußten ihnen reine Riechstoffe geboten werden, die aber keinerlei ätzende Wirkung ausüben durften. Wurde einem ruhig sitzenden Tier ein Glasstab vorgehalten, der erst in einige Tropfen des stark duftenden Wintergrünöls getaucht und dann unter dem Strahl der Wasserleitung abgespült war, so geriet jeder Käfer in große Erregung, selbst dann, wenn nur mehr so wenig Duftstoff am Glasstab haftete, daß eine unbeeinflusste Person nichts mehr von ihm wahrnehmen konnte. Mit dem vorher abgespülten anderen Ende des gleichen Glasstabs gelang jedoch die Reizung nie. Positive Reaktion zeigten aber wieder sämtliche Tiere, wenn ihnen aus einer reinen Pipette einige Tropfen einer Lösung von Cumarin oder künstlichem Moschus in Wasser über Antennen oder Kopf geträufelt wurden; schwimmende Käfer zeigten stets typisch das ruckhafte Halten und Tanzen an einer Stelle, wo kurz zuvor eine Spur der gleichen Lösung ausgespritzt worden war. Auch hier fielen die Gegenversuche mit gewöhnlichem Wasser negativ aus.

Zum Schluß betrachten wir einen Gelbrand, der auf einer schräg stehenden Ziegelplatte über das Wasser gekrochen ist und dort schon seit 2 Stunden unbeweglich verharret (so daß das Chitin seiner Elytren vollkommen trocken erscheint), wie er einen stark nach Moschus duftenden Fleischbrocken in etwa 1 cm Entfernung nach 8 Sekunden mit seinen ins Zittern gekommenen Fühlern anpeilt. Dann folgt das ganze Tier nach weiteren 6 Sekunden seinen Fühler spitzen und faßt nun den Brocken. Mit einem Tropfen Cumarinlösung gestaltete sich der öfter wiederholte Versuch stets ebenso, nur durfte die Duftkonzentration nicht unter einen gewissen Wert herabsteigen, der aber noch weit über dem menschlichen Schwellenwert liegt<sup>1)</sup>.

Durch diese Vorversuche inner- und außerhalb des Wassers wird wahrscheinlich gemacht, daß den untersuchten Tieren ein Geruchsvermögen zukommt, noch nicht aber untersucht, ob auch verschiedene Gerüche auseinandergelassen und wieder erkannt werden. Dies zu untersuchen, ist nun wieder Sache der Dressur, wobei die Technik nahezu die gleiche bleibt, wie bei der Geschmacksdressur. Von den angewandten Riechstoffen *Cumarin* und *künstlicher Moschus*<sup>2)</sup> wird eine kalt gesättigte (deutlich duftende) Lösung hergestellt.

Dann sind je drei Uhrschildchen nötig, von denen eins die reine Riechstofflösung, eins das gleiche + Kalbfleischstückchen, das letzte Riechstofflösung + Fleisch + Chinin enthält. Die auf Moschus zu dressierenden Tiere bekommen erst mit einem Pinsel Cumarin oder Moschus signalisiert; der Warngeruch Cumarin verschafft dann mit dem Chiningeschmack dem Tier beim Anbeißen die Erfahrung, daß

<sup>1)</sup> Der Verlauf des Versuchs hängt einigermaßen von dem Grad der Herabminderung der Reizbarkeit solcher „Trocken“tiere ab; wenn sie schon über 1 Stunde vollkommen regungslos (schlafend?) im Trocknen sitzen, so reagieren sie häufig selbst auf Berührungen ihrer Beine und Fühler mit dem Glasstab nicht und müssen erst ziemlich derb von rückwärts angestoßen werden, bis sie plötzlich unter lebhaftem Fühlerzittern mit einer eiligen Drehung in das Wasser zurückstreben.

<sup>2)</sup> Bezogen wurden diese Stoffe von der Firma Schimmel & Co., Miltitz bei Leipzig.

Cumarinfleisch bitter schmeckt; dagegen wird das Zugreifen bei Moschusgeruch mit gutem Moschusfleisch belohnt. Die Dressur auf Cumarin verläuft natürlich gerade umgekehrt. Es versteht sich, daß für die beiden Geruchsstoffe je ein besonderes Instrumentarium, bestehend aus Chrgläsern, Pinsel, Pinzette und Pipette, verwendet wird.

An sich läßt hier die Versuchstechnik auf ein rasches Gelingen der Dressur hoffen, denn das Signal, ein Geruchsreiz, geht getrennt von dem nachfolgenden geschmacklichen Eindruck, kommt also zeitlich und seiner Qualität nach deutlich und isoliert zur Wirkung. Doch steht dem ein sehr viel größerer Mangel gegenüber, der störend in den Dressurverlauf eingreift. Der Geruchsreiz, das Signal, ist und bleibt eben hauptsächlich Signal, d. h. das Tier pflegt unter allen Umständen ein Objekt, das auf Grund von Duftreizen gefaßt wurde, erst noch einer genaueren und jetzt geschmacklichen Prüfung zu unterziehen, ehe es entweder gefressen oder weggeworfen wird. Das ist biologisch vollkommen verständlich, erschwert aber die Dressur auf Gerüche ganz außerordentlich. Der Käfer ist eben gewöhnt, jeden Geruchsreiz lediglich als Meldung aufzufassen, daß etwas chemisch Aktives in der Nähe sei, möglicherweise eine Beute. Weitere Bedeutung dürfte dem Geruchssinn für den Beuteerwerb im Freien kaum zukommen. Die genauere Prüfung auf Freßbarkeit eines Objektes bleibt stets dem Geschmack überlassen.

Es ließ sich diese Schwierigkeit einigermaßen beheben, wenn dem Dressurkäfer die Möglichkeit beschränkt wurde, eine erfaßte Beute noch vor dem endgültigen Anbeißen auf ihre Brauchbarkeit zu kontrollieren. Beobachtet man nämlich den Vorgang jener Prüfung genauer, so sieht man, daß das Tier dabei den betreffenden Brocken mit den Vorderbeinen nach allen Richtungen dreht, und ihn in den Bereich der Mundtaster hält, die lebhaft an ihm heruntupfen. Auch während des Freßaktes bleiben diese in lebhaftester Tätigkeit. Jedenfalls sind sie Träger von Geschmacksorganen und übernehmen eine geschmackliche Vorprüfung der Nahrung, ehe diese die Mundhöhle erreicht; aus späteren Angaben wird ersichtlich, daß auch dort noch Geschmacksorgane in reicher Anzahl vorhanden sind. Wird nun dem Dressurtier durch Wegnahme der Mundtaster die Möglichkeit entzogen, jene genauere Prüfung eines Nahrungsbissens mit Hilfe des Geschmacks auszuüben, so werden für ihn die Geruchssignale schon viel bedeutsamer; er lernt ihnen mehr Aufmerksamkeit zu widmen und legt nun seine Untersuchung über die Tauglichkeit des Brockens soweit als möglich schon in diese Phase des Beuteerwerbs; dadurch gewinnen auch die sonst weniger wirksamen, künstlichen Duftsignale an Bedeutung, die Dressur auf diese Gerüche wird leichter.

NAGEL (8) unterscheidet bei der Tätigkeit des chemischen Sinnes der Wassertiere während des Beuteerwerbs drei Phasen seiner Wirksamkeit: 1. Erste Wahrnehmung diffus verbreiteter Stoffe. 2. Feststellung des Reizenders infolge zunehmender Konzentration der Duftstoffe bei Annäherung an den Diffusionsherd; Auslösen des Zubeißens. 3. Geschmackliche Prüfung des ergriffenen Gegenstandes zwischen den Freißwerkzeugen.

In Anwendung dieses Schemas auf die Dytisciden können wir das oben Gesagte nun auch so formulieren: Die Tätigkeit des Geruchssinnes erstreckt sich nur auf die beiden ersten Phasen, die dritte fällt unter allen Umständen in den Bereich des Geschmackssinns. Soll eine Geruchsdressur Erfolge zeitigen, so muß die dritte Phase nach Möglichkeit unterdrückt werden, während dafür irgendein Wegweiser geboten werden muß, der schon in der ersten und zweiten Phase eine Orientierung über die Natur des Reizobjektes gestattet. Dieser Weiser ist der Dressur- bzw. Warngeruch.

Der Beginn der Geruchsdressur lag um den 10. III. herum; bis zum 23. III. bekam aber jedes Tier nur täglich nach dem Dressurgeruch duftendes Fleisch, um ihm Gelegenheit zu geben, sich an das neue Merkmal zu gewöhnen. Die ersten Proben mit dem Warngeruch erweckten dann große Hoffnungen, denn Tier I der Gruppe Moschus gegen Cumarin biß z. B. nur zweimal heftig in Chininwatte, die zuvor in Cumarinleischsaft gelegen hatte. Fortan folgte nach diesem Protokoll sehr energisch die Fluchtbewegung; sobald aber der Moschuspinsel kam, wurde der Käfer wieder interessiert und fraß den zur Belohnung gegebenen Moschusfleischbrocken restlos auf. Ähnlich günstig lauten die Angaben über das Verhalten der anderen Tiere.

In den folgenden Protokollen gehören „Moschustiere“ zur Dressurgruppe: Moschus gegen Cumarin, „Cumarintiere“ zur Gruppe: Cumarin gegen Moschus. In einigen Protokollen stehen hinter den Reaktionssymbolen eingeklammerte Zahlen; sie geben an, wie lange die betreffende Handlung währte.

Am 27. III. zum erstenmal Fleisch mit dem Warngeruch verwendet. Trotzdem wurde bei Moschustier I und Moschustier 6 schon recht schönes Verhalten beobachtet. Mo.-Tier 6: Cumarinleisch + Chinin: +, +, ×, --, —; Mo.-Fleisch: kräftiges +; Bel.; nach Pause: Cumarinleisch: +, —, —, —; auf Mo.-Fleisch wieder +; Bel. Bei dieser Fütterung war es besonders auffallend, wie deutlich die Flucht und unmittelbar darauf das Zugreifen war. Schon die Tatsache, daß auf mehrmaliges ausgesprochenes Flüchten vor Cumarinleisch bei Übergang zu Moschusfleisch sofort wieder ein Zubeißen erfolgt, ist beweisend für das Vorhandensein eines Geruchsunterscheidungsvermögens.

Bei Mo.-Tier I machte ich folgende Beobachtung: Das Tier saß ruhig, nun näherte ich dem rechten Fühlerende Cumarinleisch; keine Reaktion; ich streichelte damit während 22 Sekunden ganz leicht die Fühlerspitze: kein Erfolg; nun wiederholte ich das gleiche mit Moschusfleisch, nach 4 Sekunden folgte lebhaftes +. (Hier ist wohl möglich, daß der Käfer erst geschlafen hatte und vielleicht durch eine etwas stärkere Bewegung erwacht war<sup>1</sup>).

<sup>1</sup>) Die Vermutung, daß die Dytisciden „schlafen“, habe ich ja schon auf S. 385 ausgesprochen und damit begründet, daß ihre Reizbarkeit während dieser Zeit ganz bedeutend herabgesetzt erscheint.

Ähnliche Beobachtungen folgten öfters. Am 31. III. z. B. gibt das Protokoll des Cumarinkäfers 1 (Cumarin [= Cu] gegen Moschus [= Mo] folgendes Bild: Mo.-Fleisch + Chinin: + (9 Sekunden), + (2), dann sehr erregt, tanzt wie toll immer am gleichen Fleck und beachtet Mo.-Fleisch gar nicht mehr; nun wird es gegen Cu-Fleisch ausgetauscht: sofort +; Bel.; Pause; sitzt ruhig, zeigt bei Annäherung von Mo-Fleisch keine weitere Reaktion als leises Fühlerzittern; nach etwa 7 Sekunden plötzliches Herwenden, kurzes Wittern, dann sehr energische Flucht; nochmals Mo-Fleisch: —, —; Cu-Fleisch: +; Bel. Wiederholung: richtig; nach  $\frac{1}{2}$  Stunde nochmals ein fehlerhaftes + (!), dann —, —; Kontrolle mit Cu-Fleisch: sofort richtig; Bel.

Am 1. IV. Mo-Tier 1 (Mo gegen Cu); Cu-Fleisch + Chinin: + (6), —, — (immer sehr energisch, schon bei Annäherung an die Fühlerspitzen); Pause; bleibt jetzt bei Berührung (!) der Fühlerspitzen mit Cu-Fleisch ganz gleichgültig; zieht nur Fühler nach hinten; Mo-Fleisch: sehr aufgeregtes +; Bel.; Pause; sehr aufgeregte; frißt nichts mehr.

Es geht schon aus diesen Angaben hervor, daß sehr bald ähnliche Erfolge im Laufe der einzelnen Dressurübung erzielt werden konnten wie bei der Geschmacksdressur.

Auch Wahlversuche von der Art, daß dem ruhenden Tier gleichzeitig Cumarin- und Moschusfleisch an die beiden Fühlerspitzen in gleichem Abstand und Tempo herangebracht wurde, fielen stets richtig aus. Dann blieben aber weitere Fortschritte bei allen Dressurkäfern über Monate hinweg aus; es war nicht zu erreichen, daß ein Tier die Geruchsdressur über eine längere Pause hinweg, ja nur über die Nacht behielt; ich habe die Begründung dafür schon zu geben versucht. Jede Dressurübung begann mit mehrmaligem Einbeißen in das schlechte Fleisch, wobei zwar die Dauer dieser Kontrollen mit jedem neuen Zugreifen sich verkürzt, bis zum nächsten Tag jedoch wieder der übliche Rückschlag eintritt. Am konstantesten blieb die Reaktion bei Moschustier 2 (der Gruppe Moschus gegen Cumarin). Diesem Exemplar hatte ich am 24. III. alle Mundtaster entfernt. Wenn es vor der Operation wie alle anderen mehrere Sekunden brauchte, ehe es einen schlechten Bissen weggab, so war von nun an jene Prüfung stets in  $\frac{1}{2}$ —1 Sekunde erledigt. Es sei zum Vergleich das Protokoll des sonst gut reagierenden Moschuskäfers 1 und des tasterlosen Moschuskäfers 2 gegeben, zu dem zu bemerken ist, daß seit 4 Tagen nicht dressiert worden war. (Die Protokolle zeigen das Verhalten der beiden Individuen nach 2 Monaten Geruchsdressur.)

14. V. Mo-K. 1: Cu-Fleisch + Chinin: + (47), + (11), + (1), + (4), + (1), × (Wahlversuch mit Annäherung beider Fleischsorten sofort von Erfolg; das Mo-Fleisch wird ergriffen); Bel.; Pause: Cu-Fl. + Chinin: + (16), + ( $\frac{1}{2}$ ), × (2), × (3), —, kurzes Nachschwimmen mit folgendem —; M-Pinsel: sehr lebhaftes Suchbewegungen, folgt dem Pinsel durch das ganze Becken; Bel.; Pause: Cu: —, —; Mo-Pinsel: +, Bel.

Mo-K. 2: Cu-Fleisch + Chinin: + (2), + (1), + (1), —, —, —; Mo-Fleisch: +, ungemein energisch, sucht mit einem Ruck den Brocken zu fassen; Bel.; Pause; Cu-Fl. + Ch.: nach —, —, wird das Tier ganz gleichgültig gegen Cu-Pinsel;

sogar gegen reines Cu-Fleisch 0, 0, 0, reagiert absolut nicht; Mo-Fleisch: sehr ruckartig +, schwimmt nach; Bel.

Der Unterschied dieser beiden Protokolle, der seit der Tasteramputation an Moschuskäfer 2 bei jedem Dressurakt neu auffällt, drückt sich offenbar darin aus, daß das tasterlose Tier erstens weniger Fehler macht, zweitens die Prüfung eines einmal angebissenen Objekts auf seine Freßbarkeit hin in wesentlich kürzerer Zeit zu Ende führt als der normale Käfer. Das beruht eben darauf, daß dem Moschuskäfer 2 durch die Operation jene Sinnesträger entfernt sind, denen im allgemeinen diese Aufgabe in erster Linie zufällt. Damit ist die NAGELSche Phase 3 in ihrer Bedeutung sehr beschnitten, was zu einer stärkeren Betonung der Phasen 1 und 2 führt, und so den Vorsprung des tasterlosen Käfers in bezug auf die Dressurfortschritte veranlaßt. Eine genauere Begründung dieser Erklärung folgt später (s. S. 392).

Ein besonderes Merkmal für die Wirksamkeit der Dressur ergab sich bei Moschuskäfer 6. Dieser muntere Käfer zeigte sehr schön die Tanzbewegungen bei chemischer Reizung genügender Intensität. Er war nun bei jeder Einzeldressur soweit zu bringen, daß er nach 2—3maligem Fehlbeißen bei Wahrnehmung von Cumarin nicht mehr reagierte, bei Wechsel des Duftstoffes aber sofort wieder aufs lebhafteste zu tanzen begann, wobei gelegentlich ganz tolle Sprünge mit unterliefen.

Die bisher mitgeteilten Beobachtungen über das Gelingen der Geruchsdressur im kurzdauernden Versuch kennzeichnen im wesentlichen die Höchstgrenze des bei dieser Dressur Erreichbaren. Wir wollen sie nochmals kurz zusammenfassen: Bietet man den Schwimmkäfern neben einem Dressurfleisch, das durch einen besonderen Geruch gekennzeichnet ist und ihre alleinige Nahrung darstellt, ungenießbar-gemachte Fleischbröckchen von einem anderen Geruch, so lernen die Tiere bald, die Duftreize als Unterscheidungsmerkmal zu beachten. Sie wenden sich dann, nachdem sie wiederholt in das bittere, durch den Warngeruch bezeichnete Chininfleisch gebissen haben, bei weiterer Reizung mit dem gleichen Köder energisch von diesem ab, um sofort lebhaft zuzubeißen, wenn ihnen nun das Dressurfleisch geboten wird. Schon vor Berührung mit einem angenäherten Fleischstückchen entscheiden sie sich dann für oder gegen das Anbeißen und wählen bei gleichzeitiger Darbietung beider Reize stets richtig den „erlaubten“ Futterbrocken aus.

Es gelingt also, die Tiere soweit umzustimmen, daß sie während der refraktären Phase auf die geschmackliche Prüfung (NAGELSche Phase 3) gewitterter Beutestücke verzichten und schon durch geruchliche Unterscheidung feststellen, ob ein Objekt genießbar sei oder nicht. Dabei ist es gleichgültig, ob der Träger des Warngeruches reines oder bitteres Fleisch ist. Die gewonnene Erfahrung überdauert aber selten mehrere Stunden und erreicht niemals einen vollen Tag.

Es werden im folgenden Kapitel ausführlichere fortlaufende Protokollreihen gegeben, daher sei hier mit folgender Feststellung geschlossen:

*Bei Verzicht auf psychologische Ergebnisse ist der Zweck der Geruchsdressur insofern erreicht, als die kurzlebigen Erfolge beweisen, daß den Dytisciden ein Unterscheidungsvermögen für verschiedene Gerüche zuzusprechen ist.*

Für den Wert dieser Feststellung ist es eben auch ohne wesentliche Bedeutung, ob das Gelernte, nämlich die sichere Wertung von zweierlei Geruchsreizen unter einem bestimmten Gesichtspunkt, über kurze oder längere Frist erhalten bleibt.

### 3. Über die Lokalisation von Geschmacks- und Geruchssinn.

#### a) An welchen Stellen des Kopfes sitzen Chemorezeptoren?

Das nächste Interesse wendet sich nun der Frage zu, wo der Sitz der Geschmacksorgane zu suchen sei und welche Körperteile als Träger der Geruchsorgane zu gelten haben, ferner welchen Sinnesorganen überhaupt chemische, speziell Riechfunktion zukommt. Es lassen sich hier Auseinandersetzungen mit den Befunden NAGELS (8) nicht vermeiden; da diese zum großen Teil in die große *Dytiscus*-Monographie von KORSCHOLT (6) eingegangen sind, kann auch an diesen Angaben nicht vorübergegangen werden.

Vorläufig kurz zusammengefaßt, gipfeln sie in den Feststellungen, daß

1. eine Unterscheidung von Geschmack und Geruch bei Wassertieren abzulehnen sei, weshalb bei ihnen sämtliche chemischen Reize für geschmacklicher Natur anzusprechen wären,

2. den Antennen keine chemische, sondern eine rein mechanische Sinnesfunktion zukommt.

Doch auch hier seien vor den speziell darauf gerichteten einige Gelegenheitsbeobachtungen angeführt.

Ein noch undressierter Käfer stößt einen unter lebhafter Erregung bekauten Brocken von Moschus-Chininfleisch sofort von sich, wenn ihm ein Stückchen Cumarin-Fleisch (oder auch nur der Cumarin-Pinsel) an eine seiner Fühlerspitzen gehalten wird. Es wirken also die beiden Reize an verschiedenen Aufnahmestellen (nämlich Antennen und Tastern) gleichzeitig und unabhängig voneinander, einerseits der unangenehme Geschmack, andererseits der einen neuen Bissen verheißende Geruch. Der freiwillige Austausch wird auch stets vollzogen, wenn der neu zugebrachte Köder den gleichen Geruch trägt wie der bekaut Bissen, ja selbst wenn er zuvor ebenso stark mit Chinin verpulvert worden ist. Offenbar vermag das Tier mit Hilfe der Organe seines Fühlers nicht festzustellen, ob der Bissen chininfrei sei; das geht auch

daraus hervor, daß ein Käfer, der schon gelernt hat Chininfleisch sehr rasch zu erkennen und zu meiden, unter allen Umständen nach einem Chininfleischbrocken greift, der vorsichtig seiner Fühlerspitze genähert wurde. Und zwar ist das Bild stets das gleiche: der andere Fühler und sämtliche Mundanhänge machen eine Schwenkung zur gereizten Antennenspitze hin, peilen also das Objekt direkt an und nun erst wird dasselbe gefaßt; besonders hübsch zeigt sich dieses Anzielen bei leicht festgehaltenen Tieren, die etwa in einem Pflanzengewirr hängen und am Vorwärtsschwimmen behindert sind. Erst nach dem Betasten und (nicht immer nötigen) Einbeißen wird dann der Brocken mit den Vorderbeinen weggestoßen.

Der obige Austauschversuch, den ich gelegentlich bei der Geruchsdressur verwandte, gelang übrigens nie, wenn das Tier an einem guten Fleischstückchen fraß oder wenn zwar Chininfleisch gegeben, aber ein geruchloser Körper dem Fühler genähert wurde. Ebenso wenig lenkte eine reine Chinin- oder Zuckerlösung, über die Antennen gespritzt, das aufgeregte Tier von seinem schlechten Fleischbrocken ab.

Wiederholt konnte ich außerdem die Wahrnehmung machen, daß nach längerem Bekauen eines Chinin-Fleischbissens seitens eines undressierten Käfers das Bröckchen zwar weggeschoben wurde, jedoch sofort neues Interesse erweckte, wenn es beim Wegfallen zufällig wieder den Fühler des Tieres berührte. Das gleiche galt für Köderstückchen, die mit der Pinzette weggezogen wurden, nachdem der getäuschte Käfer sie frei gegeben hatte.

Es war nun leicht, diese Befunde durch verschieden weit und an den verschiedenen Organträgern ausgeführte Amputationsversuche zu bereichern. Dabei gab es drei Möglichkeiten: 1. Tasterentfernung, 2. Fühleramputation und 3. Beseitigung von Tastern und Fühlern zugleich.

Die *Amputation der Taster* allein bewirkt ein quantitativ vom bisherigen stark abweichendes Verhalten. Das Geruchsvermögen erleidet zwar nicht die geringste Schädigung und auch zur Geschmacksunterscheidung ist jedes so behandelte Tier noch fähig. Aber der Verlust der Taster bewirkt, daß die mit diesen Sinnesträgern durchgeführte Prüfung jedes Nahrungsbrockens vor dessen Eintritt in den Mund (vgl. die Angaben auf S. 386 und 425), ausfällt und daher jeder Geschmacksreiz mit voller Intensität die Organe der Mundhöhle trifft. Das zeitigt bei den Invaliden die verschiedensten Folgen. Zunächst wird ein schlechter Brocken nur ein einziges Mal und höchstens für 1—2 Sekunden angebissen, dann weggeworfen, wenn auch derselbe Käfer vor der Operation 8—10 Sekunden an gleich behandeltem Fleisch herumsuchte. Der Eindruck ist offenbar nun ein unmittelbarer und stärkerer und es fehlt dem Tier auch die Möglichkeit, beim allseitigen Betasten doch

Stellen weniger schlechten Geschmacks an einem Bissen ausfindig zu machen und diese dann zu kosten.

Ferner gelingt es sehr leicht, tasterlose Käfer dadurch zu täuschen, daß ihnen nach einer vorhergehenden geruchlichen Reizung andere Stoffe unterschoben werden; oft passiert es ihnen sogar selbst, daß sie in ihrer Erregung Pflanzenstengel oder herumschwimmende Korkstückchen anbeißen, obwohl der ihnen zugedachte Bissen dicht daneben wartet. Es fehlt ihnen offenbar die Möglichkeit der genauen Lokalisierung eines Beuteobjektes; daraus ist zu vermuten, daß die Mundtaster normalerweise jene Lokalisation übernehmen, was ja mit ihrer Funktion als Prüfstelle der Nahrungsbissen sehr gut in Einklang steht.

Es ist auch sehr auffällig, daß ein seiner Mundanhänge beraubter Gelbrand wiederholt die Annahme eines guten Fleischbrockens verweigerte, selbst trotz großen Hungers seinen Lieblingsbissen, nämlich ein Stückchen Regenwurm ablehnte, wenn er kurz zuvor in einen anders riechenden Chinin-Fleischbrocken gebissen hatte. Ein solches Verhalten zeigte ein gesunder Käfer nie. Die Erklärung ist wohl die, daß der Invalide beim hungrigen Biß in den schlechten Brocken reichlich Chinin in seine Mundhöhle bekommen hatte und nun unter der Schwierigkeit litt, diese und ihre Organe wieder davon frei zu bekommen. Während beim intakten Tier das Chinin nur die ständig frei im Wasser bewegten Tasterorgane trifft, infolgedessen auch wieder rasch weggewaschen werden kann, ist beim tasterlosen Tier die Reinigung der Mundhöhle wesentlich schwieriger. Man sieht dann deutlich, wie es sich bemüht, ähnlich wie es ein Mensch in solchem Fall tun würde, seinen Mund auszuspülen, indem es rasch und anhaltend seine Mandibeln bewegt und dadurch einen leichten Wasserstrom hereinpumpt. Auch normale Tiere machen häufig lebhaftere Putzbewegungen der Taster, oft kräftig von den darüberstreichenden Vorderbeinen unterstützt.

Einmal fiel mir ein tasterloser Käfer auf, dem von einem angebissenen Chininfleischbrocken ein kleines Krümchen am Eingang zur Mundhöhle, zwischen Mandibel und Mundrand hängen geblieben war. Dieses Tier war erst wieder zum Fressen zu bringen, nachdem ich ihm dieses Hemmnis beseitigt hatte, denn jeder neu gefaßte Bissen schob das bittere Stückchen vor sich her und in die Mundhöhle herein, so daß dauernd der Eindruck des schlechten Geschmacks erneut wurde.

Diese Beobachtungen zeigen, daß 1. *Geschmacksorgane innerhalb und außerhalb der Mundhöhle* ihren Sitz haben; 2. daß *äußere Geschmacksorgane* auf den *Mundtastern* sitzen; 3. daß die *Fühler* als Träger des *Geruchssinns* in Frage kommen. Noch nicht ist gesagt, ob Geruchsorgane auch auf den Tastern und in der Mundhöhle vorkommen.

Zur Klärung dieser Frage ist die *beiderseitige Amputation der Fühler* nötig. Sie wurde zu diesen Versuchen an vier Cybistern vorgenommen,

bei einer anderen Gelegenheit noch an mehr Tieren. Das Ergebnis war in allen Fällen das gleiche.

Vorauszuschicken ist, daß der Verlust *eines* Fühlers die Käfer in keiner Weise beeinträchtigt. Werden auch am anderen Fühler einzelne Glieder abgenommen — der Fühler besteht aus Scapus, Pedicellus und neun Funiculusgliedern —, so zeigt sich hinsichtlich der Riechfähigkeit keine Änderung. Die Operation (deren Technik erst im folgenden behandelt wird) wurde stets mit einem leichten Fühlerzucken quittiert, während der Käfer fast stets an seinem Futterbrocken weiterfraß. Auch die Entfernung des letzten Fühlergliedes beseitigt die Möglichkeit nicht, Riechstoffe wahrzunehmen.

Es sei ein Protokollauszug einer derartigen Operation gegeben, bei der zur Erzielung einer besonders augenfälligen Reaktion beide Fühler zugleich und in einem Stück entfernt wurden.

Vor der Operation: Mit einer spitzen, vorn hakenförmig gebogenen Pipette<sup>1)</sup> (siehe Zeichnung 4) wird erst kaltgesättigte Chininlösung, dann Salzlösung (kalt gesättigt; dann fünffach, schließlich fünfzehnfach verdünnt) über die einzelnen Antennenglieder gespritzt. Jedesmal wird nur der Fühler leis seitlich bewegt, der Käfer und auch seine Taster bleiben völlig ruhig. Nun wird von der zweiten Salzlösung ein Tropfen an das Vorderende des rechten Maxillartasters gebracht und sofort erfolgt die bekannte Reaktion mit anschließendem Suchen. Nach Übertragen in ein anderes Becken wird wieder gewartet, bis der Käfer stillsitzt und nun die gleiche Untersuchung mit *Mochus* angestellt. Hier genügen 2 Tropfen, über das Fühlerende gegossen, um sofort lebhaftes Spiel beider Antennen und der Taster auszulösen; doch beruhigt sich das Tier bald. Wiederholung mit einem stärkeren Strahl jedoch bringt die erwartete Suchbewegung zustande; eine Dressur auf *Mochus* ist nicht vorausgegangen.

Nunmehr bekommt das Tier einen Brocken reines Fleisch, wird an diesem hängend in ein neues Becken übertragen und dort während des Fressens beider Fühler vollständig beraubt. Da dies keine weitere Erregung verursacht, kann 5 Minuten später die Hauptprobe angestellt werden. Über die Taster wird die gleiche *Mochus*lösung getropft: sofort lebhaftes Suchbewegungen, sogar schließlich in das bekannte Hüpfen übergehend. Mit Salzlösung  $\frac{1}{4}$  Stunde später das gleiche Resultat.

Ergebnis: *Die Entfernung beider Antennen führt noch nicht zum Ausfall des Riechvermögens; auch der Geschmackssinn zeigt keine wesentliche Schädigung. Außer an den Fühlern müssen demnach Geruchsorgane noch an den Tastern oder in der Mundhöhle oder an beiden Stellen sitzen.*

Bei der sich anschließenden Tasteramputation blieb das Geruchsvermögen noch erhalten nach Amputation des linken Maxillartasters;

<sup>1)</sup> Sie bietet den Vorteil, daß jedes einzelne Fühlerglied für sich mit einer bestimmten Lösung begossen und von allen Seiten her angespritzt werden kann.



Abb. 4.  
M = Marke,  
bis zu der je-  
weils aufge-  
füllt wurde.

die Entfernung des rechten Maxillartasters führte aber dann zu einem Ausbleiben aller positiven Reaktionen auf Geruchsreize; ein Schock war auch mit dieser Operation nicht verbunden. Auf gleiche Weise wurden noch drei weitere Tiere behandelt; vor den Maxillartastern wurden ihnen jedoch die Lippentaster entfernt. Sowie der zweite Maxillartaster der Schere geopfert war, ließen sie die besprochenen Ausfallserscheinungen aufs deutlichste erkennen. Es fehlten ihnen also jetzt alle äußeren Rezeptoren für chemische Reize aus ihrer Umgebung, was demzufolge auch zu einer ganz ungewohnten Trägheit der Tiere führte. Tagelang saßen sie nahezu unbeweglich an der Wasseroberfläche, reagierten nicht auf darübergegossenen Fleischsaft usw. und hatten zuweilen die größten Schwierigkeiten, einen mit der Pinzette vorgehaltenen Fleischbrocken zu fassen, nachdem durch wiederholtes, leises Anstoßen ihrer Stirngegend ihre Aufmerksamkeit auf den Bissen gelenkt war. Eine gute Regulationserscheinung bestand darin, daß nun die Tiere sofort mit weitgeöffnetem Maul (um die inneren Geschmacksorgane bloßzulegen) zu suchen begannen, wodurch sie auch tatsächlich instand gesetzt wurden, einem Fleischbrocken in annähernd gerader Bahn nachzuschwimmen.

Während so bei allen Tieren die *beiderseitige Amputation von Tastern + Fühlern* zu einem *Verlust des Geruchssinnes* führte, blieb das Geschmacksvermögen erhalten, denn Chininleisch wurde stets sofort wieder aus dem Maule herausbefördert, was wiederum manchmal Mühe machte.

Die Zusammenfassung dieser Ergebnisse berechtigt zu folgenden Feststellungen: 1. Die Geschmacksorgane sind auf Taster und Mundhöhle beschränkt, denn eine Wahrnehmung von Geschmacksreizen mit Hilfe der Fühler scheint nicht vorzukommen (vgl. S. 390)<sup>1)</sup>. Dagegen werden ergriffene Beutestücke stets vor (und bei Genießbarkeit auch nach) dem Einschieben in die Mundhöhle einer geschmacklichen Prüfung unterzogen, denn sehr widrig schmeckende Objekte werden schon nach dieser Vorprüfung weggestoßen; dies läßt auf die Anwesenheit von Geschmacksorganen an den Tastern schließen. Diese Vermutung wird auch gestützt durch die Einbuße der sicheren Lokalisierbarkeit geschmacklicher Reize nach Verlust der Taster. Umgekehrt beweist die Erhaltung des Geschmacksvermögens trotz Entfernung sämtlicher

<sup>1)</sup> Wenn trotzdem gelegentlich auch Begießen des Fühlers mit reiner Chininlösung zu einer Alarmierung der Käfer führte, so glaube ich, daß in diesen wenigen Fällen die in der starken Lösung vorhandenen festen Chitinpartikelchen durch ihren Aufstoß auf den Fühler dazu Anlaß gegeben hatten. Es ist auch zu berücksichtigen, daß alle die verwendeten Geschmackslösungen, wie Zuckerwasser, Salz- und Chininlösung, schwerer als Wasser sind und daher vielleicht zu taktilen Reizungen Anlaß geben.

Mundtaster, daß auch an anderen Stellen Geschmacksorgane lokalisiert sein müssen. Daß die Mundhöhle der Sitz dieser Organe ist, geht daraus hervor, daß die geschmackliche Natur eines Objektes von tasterlosen Tieren nur durch Anbeißen festgestellt werden kann. Zahlreiche Einzelbeobachtungen (s. S. 391/92 und 394) machen die Anwesenheit von Geschmacksorganen in der Mundhöhle vollends augenscheinlich.

2. Die Geruchsorgane sitzen an den Fühlern und Maxillartastern, denn Amputation der Fühler oder Taster allein oder beider Fühler und eines Tasters führt nicht zum Ausfall des Riechvermögens. Die Reaktion auf Geruchslösungen bleibt aber sofort aus, wenn beide Taster und Fühler fehlen. Die An- oder Abwesenheit der Lippentaster ist dabei ohne Einfluß.

Diese Tatsachen stehen nun aber in scharfem Gegensatz zu den Folgerungen, die NAGEL in seiner preisgekrönten Arbeit (8) formuliert. Die eingangs erwähnten (S. 390) zwei wichtigen NAGELschen Thesen zwingen zu einer näheren Auseinandersetzung: die Ablehnung eines Riechvermögens der Wassertiere und die Annahme einer rein mechanischen Sinnesfunktion der Fühler.

Es wurde bereits betont, daß die Gültigkeit der ersten Feststellung durch STRIECK und MATHES für den Bereich der wasserbewohnenden Wirbeltiere schon gebrochen ist. Die Möglichkeit, Wasserkäfer sowohl auf Geschmacks- wie Geruchsstoffe zu dressieren und deren Rezeptoren an getrennten Körperstellen zu lokalisieren, macht auch für wasserbewohnende Wirbellose die Anerkennung beider Sinnesqualitäten nötig. Es ist aber leicht, den NAGELschen Deduktionen auf Grund seiner eigenen Angaben die Beweiskraft zu entziehen. So schreibt der gründliche Beobachter:

„... mit Chininbisulfat getränktes Fließpapier wird wie Fleisch ergriffen und angebissen, aber noch viel rascher wieder losgelassen als reines Fließpapier. Wollte man annehmen, der vom Fleisch ausgehende Geschmack reize zum Anbeißen, so müßte man folgerichtig erwarten, daß der Käfer das bittere oder saure Papier auch auf Distanz als etwas Unangenehmes erkennt, denn die Konzentrationen (1 : 80) sind noch so stark, daß sie, auch wenn die Verteilung der ausströmenden Lösung im Wasser stark verdünnt wirkt, immer noch an den Tieren deutliche Äußerungen von Unlust hervorrufen müßten. Da dies nicht geschieht, darf man wohl sagen, daß bei den Wasserkäfern (wie bei den meisten Wasserinsekten) der Geschmack erst eine Rolle spielt, wenn das Tier schon, durch eine Tastempfindung zum Anbeißen veranlaßt, den Bissen an bzw. in den Mund bringt.

Ein ‚Schmecken in die Ferne‘, das andere ‚Riechen‘ nennen werden, kommt also bei der Art, wie die Wasserkäfer ihre Nahrung suchen, nicht in Betracht . . .“

NAGELs Schlußfolgerung ist keinesfalls zwingend. Da die von ihm verwandten Stoffe (neben Chinin Bisulfat noch Strychninnitrat und Chloralhydrat) für uns durchwegs reine Geschmacksstoffe darstellen, ist eine geruchliche Wahrnehmung derselben an sich nicht zu erwarten und es wäre dem Untersucher wohl selbst nicht möglich gewesen, ihre

Lösungen mittels seines Geruchssinnes auseinanderzuhalten. Wäre statt dieser Agentien mit uns bekannten Riechstoffen gearbeitet worden, so wäre NAGEL sicher zu anderer Anschauung gekommen. Die Tragweite seines methodischen Fehlers geht auch aus folgender Überlegung hervor: hätte der Forscher, statt mit der  $\frac{1}{80}$  Konzentration zu arbeiten, einen Tropfen einer weit stärker konzentrierten Lösung bis zu den Tastern des stillsitzenden Käfers langsam herandiffundieren lassen, so hätte das Tier die bekannte positive Reaktion, nämlich das Vibrieren der Taster und die Suchbewegungen gezeigt und NAGEL wäre bei Verwendung des gleichen Ausgangsmaterials zum vollkommen entgegengesetzten Schluß gekommen.

Ich selbst wandte diese Methode mehrfach an um zu zeigen, daß die positive Reaktion des Tieres auf Schmeckstoffe genau auf den Zeitpunkt fällt, wo die durch Karminfärbung sichtbar gemachte diffundierende Lösung die *Taster* erreicht, obwohl die *Fühler* schon vorher von ihr umspült wurden.

NAGELS Versuchen haftet ferner noch der Mangel an, daß er seine Beobachtungen offenbar an frischgefangenen Tieren machte. Das empfindet sich wenig, da sie anfangs ziemlich wild und lebhaft sind, während sie in Einzelhaft bald wesentlich ruhiger werden. Von meinen Tieren, namentlich den Cybistern, waren nach halbjähriger Zucht im Aquarium fast alle so zahm geworden, daß das so täuschende, wilde Anbeißen auch bei schlechten Bissen kaum mehr vorkam; frisch gefangene dagegen sind schon durch Tastreize leicht dazu zu veranlassen.

Dem ersten Punkt der NAGELschen Gegenbehauptung ist also zu erwidern: NAGEL konnte keine Reaktion auf Geruchsreize bekommen, da er gar nicht mit Geruchsstoffen arbeitete. Er beschränkte sich auf Geschmacksstoffe; diese aber wirken in jeder Konzentration nur auf Geschmacksorgane als adäquater Reiz. Geruchsorgane dagegen besitzen als zugeordnete Reize solche, die von den Geschmacksreizen qualitativ völlig verschieden sind. Das Ergebnis, daß NAGEL bei Anwendung von Geschmacksstoffen keine Reaktion irgendwelcher Riechorgane feststellen konnte, beweist noch nicht deren Fehlen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> KORSCHULT, der sich ja ganz auf den Boden der NAGELschen Ergebnisse stellt, und daher eine Unterscheidung von Geruch und Geschmack im Wasser ablehnt, schadet der Einheitlichkeit seines Werkes einigermaßen dadurch, daß trotzdem in einzelnen Kapiteln wiederholt von Geruchs- und Geschmacksorganen nebeneinander die Rede ist. So findet sich in dem Abschnitt von BLUNCK über die Begattung die Bemerkung, daß die Fühler zahlreiche Geruchsorgane tragen, und an einer anderen Stelle steht folgender Passus: „Der Käfer . . . vibriert lebhaft mit den Fühlern und hält den Mund weit geöffnet, die Taster weit vorgestreckt, arbeitet also gerade mit den Apparaten, welche die Geruchs- und Geschmacksorgane tragen.“ Bei Ablehnung einer verschiedenen Funktion dieser Organe würden besser solche Ausdrücke vermieden.

Ihr Vorhandensein wurde durch die Dressierbarkeit der Käfer auf Gerüche bewiesen.

Nicht weniger schroff stehen sich die Ergebnisse zum zweiten Streitpunkt gegenüber. KORSCHOLT bringt die NAGELschen Feststellungen mit folgenden Worten:

„... An den Antennen von *Dytiscus* finden sich Organe des mechanischen und chemischen Sinns. Aber die des mechanischen Sinnes (vor allem die kelchförmigen Organe und massiven Grubenkegel) überwiegen so sehr gegen die dem Geruch oder Geschmack dienenden hohlen Kegel, daß wir die Antennen wohl in erster Linie als Apparate des mechanischen Sinns ansprechen dürfen. Die Versuche, die Nagel in dieser Richtung anstellte, bestätigen diese Annahme. Er vermochte, trotz des Vorhandenseins der hohlen Grubenkegel, überhaupt keine chemische Reizbarkeit der Antennen nachzuweisen. Daß aber diese Kegel dennoch einem chemischen Sinn dienen, muß man immerhin annehmen. Er tritt nur gegenüber dem mechanischen Sinn an den Antennen außerordentlich zurück ...“

Hierzu ist zu sagen, daß es nicht einzusehen wäre, wieso durch eine reiche Entfaltung des mechanischen Sinnes die Wirksamkeit der Geschmacks- oder Geruchsorgane unterbunden oder hintangedrängt werden könnte. Ebenso wenig wie durch einen Schall ein Lichtreiz unwirksam gemacht werden kann, brauchen Organe des mechanischen Sinnes auch in reichster Zahl weniger zahlreiche, ja vereinzelt chemische Organe nicht in ihrer Funktion auszuschalten oder zu verändern. Wenn also tatsächlich irgendwelche Organe des chemischen Sinnes an den Antennen sitzen, so muß auch die Frage ihrer chemischen Reizbarkeit zum mindesten hinreichend experimentell geprüft werden. Da NAGEL aber nur mit Geschmacksstoffen arbeitete, so entging ihm die Geruchsfunktion und KORSCHOLT, dessen Schlußfolgerungen rein morphologischen Untersuchungen entstammen, kam dadurch ebenfalls zu falschen Deutungen.

Übrigens hat auch NAGEL die chemische Reizbarkeit der Antennen nicht ganz übersehen, wenn er auch das hohe Maß derselben nicht erkannte. So berichtet er von Käfern; denen er nur die Taster abgenommen hatte, daß bei ihnen die Fähigkeit zur Nahrungssuche beträchtlich vermindert sei und daß selbst direkte Berührung der Mundteile oder Fühler durch vorgehaltenes Fleisch in sehr vielen Fällen nicht zum Anbeißen führt (diese Erscheinungen konnte ja auch ich feststellen und führte sie hauptsächlich auf den Mangel der Lokalisierungsfähigkeit zurück). NAGEL fährt fort: „... Doch tritt die normale Reaktion immerhin häufiger ein als bei Exemplaren, denen auch die Fühler fehlen. Auffallend ist, daß auch Berührung des Mundes bei fühlertaugenden Käfern häufiger wirksam ist, als bei den fühlertauglichen, obgleich die Mundteile bei beiden durch Resektion verstümmelt waren ...“ Das ist sofort nicht mehr auffallend, wenn den Antennen geruchliche Reizbarkeit zugestanden wird; dann wirken eben die Duftstoffe, die aus dem am Munde

befindlichen Fleischbröckchen herausdiffundieren und leicht bis zum Bereich der Fühler gelangen können, als Alarmsignale und der Käfer wird dadurch auf den Bissen aufmerksam gemacht. NAGEL gibt ja hier allerdings eine andere Erklärung, die uns später noch beschäftigen wird.

An einer anderen Stelle schreibt er: „... eine gewisse Empfindlichkeit gegen chemische Reize besitzen auch die Fühler, sicher für „starke Reize“, unsicher für die „schwachwirkenden Stoffe“, wie Zucker und Fleischsaft (vorher wurde übrigens Fleischsaft als ein überaus stark wirkender Stoff bezeichnet. D. V.). Die Resektion der Fühler hebt darum auch das äußere Schmeckvermögen nicht auf, wie auch umgekehrt dies nicht vollständig schwindet, wenn die Taster entfernt, die Fühler aber erhalten sind...“

Solche Bemerkungen mildern nun immerhin die Gegensätze schon ganz bedeutend. Deren Schärfe wird wohl überhaupt nur dem Umstand zuzuschreiben sein, daß NAGEL seine Untersuchungen fast nur mit reinen Geschmacksstoffen durchführte; alle jene beiläufigen Beobachtungen, die in diesem Zusammenhang so wichtig werden, entstammen aber Versuchen mit Benutzung von Fleisch oder Fleischsaft, wobei eben Geschmacks- und Geruchsstoffe in inniger Verbindung zur Wirksamkeit gelangen. Schließlich werden die wirklichen Verhältnisse der Organverteilung auch dadurch etwas schwerer erkennbar, daß die Amputation der Fühler ja weder Geruchs- noch Schmeckvermögen beseitigt.

#### b) Die Geruchsorgane und ihre Anordnung.

Die Fühler sind die Hauptträger des Geruchssinnes; Beantwortung von Geschmacksreizen konnte dagegen nie einwandfrei festgestellt werden. Nach zahlreichen Untersuchern, wie NAGEL, HOCHREUTHER, KORSCHULT u. a. beherbergen nun *Antennen* und *Taster* zusammen eine stattliche Anzahl von Sinnesorganen, nämlich Sinneshaare, Sinnesborsten, Sinneszapfen, Tast- und Geschmackszäpfchen, massive und hohle Grubenkegel, kuppelförmige Organe und kelchförmige Organe. Unter diesen verschiedensten Organformen läßt sich eine Reihe mit bestimmt nicht chemischer Funktion solchen gegenüberstellen, über deren Wertung sich die einzelnen Forscher nicht zu einigen vermögen. Die ersteren sind Sinneshaare, Sinnesborsten, Sinneszapfen, Tastzäpfchen, massive Grubenkegel und kuppelförmige Organe. Unter den restlichen Organen der Antenne hätten wir dann den Träger des Geruchssinnes und zwar eines äußerst gut ausgeprägten, zu suchen; es stehen also zur Wahl: Geschmackszäpfchen, hohle Grubenkegel und kelchförmige Organe. Unter diesen drei Organen kann aber jene Funktion nur dem zugesprochen werden, das sowohl auf Antennen wie Tastern sich findet, aber auch nur dort; denn die Befunde der Amputations-

versuche machen es unwahrscheinlich, daß auch Organe der Mundhöhle zum Riechen befähigt seien. Die geforderte Verbreitung besitzen nun in der Tat die kelchförmigen Organe; sie kommt aber auch diesen allein zu. Die Geschmackszäpfchen erweisen sich als auf *die Taster* beschränkt; sie könnten also die hohe geruchliche Reizbarkeit der Antennen nicht verständlich machen. Die hohlen Grubenkegel dagegen haben ihren Hauptsitz gerade in der Mundhöhle, wo sie dicht gedrängt größere Felder auf den Gaumenwülsten der beiden Gaumenzapfen bilden; daneben breiten sie sich auch aus auf Oberlippe, Mandibeln, Tastern und Antennen. Die Gesamtzahl der Grubenkegel am Gaumen übertrifft aber noch stark die aller übrigen zusammengefaßt.

Damit sind alle Möglichkeiten, das „Geruchsorgan“ zu finden, erschöpft bis eben auf die eine: Träger des Geruchssinnes sind die kelchförmigen Organe.

Die frühere Deutung ihrer Funktion führt nach NAGEL in zwei verschiedene Richtungen. Man könne ihrem Bau nach vermuten, daß sie entweder erstens dem Geruch am Lande dienten oder zweitens die Regulierung des Schwimmens zu besorgen hätten. Obwohl er keine genauen Angaben über Versuche zu Punkt 1 macht, glaubt er doch die Existenz eines mäßig entwickelten Riechvermögens nicht mit Bestimmtheit in Abrede stellen zu können und dann „können die kelchförmigen Organe wohl seine Werkzeuge sein“. Wahrscheinlicher erscheint ihm aber eine mechanische Funktion derselben, hauptsächlich auf Grund der Beobachtung, daß bei Resektion der Fühler, mehr noch bei Entfernen von Fühlern und Tastern zugleich, den betreffenden Käfern „jede Orientierung in der Gleichgewichtslage“ unmöglich geworden war.

Auch ich habe die Beobachtung gemacht, daß eine Amputation jener Sinnesträger den Käfern das Schwimmen erschwert und offenbar zu Störungen führt hinsichtlich der Orientierung zur Umgebung. Doch äußerten sich diese nicht im Verlust der Fähigkeit, das Gleichgewicht zu halten, sondern die Käfer vermieden es tagelang, zu tauchen und hielten sich entgegen ihrer sonstigen Gewohnheit dauernd an der Wasseroberfläche; daß ein Käfer sich nicht mehr in der normalen Schwimmlage zu halten vermochte, wurde nie beobachtet; wohl aber fiel mir auf, daß die sehr träge gewordenen Tiere beim Vorwärtsschwimmen nur mehr selten aktiv und freiwillig die Richtung änderten. Wichtig ist aber die Feststellung, daß diese sämtlichen Schädigungen vorübergehender Natur waren und mindestens im Laufe von 8—14 Tagen mit Ausnahme der Teilnahmslosigkeit alle Störungen wieder verschwanden; ich habe mehrere solche Tiere nahezu  $\frac{1}{2}$  Jahr gehalten und sie sind im Tauchen und Schwimmen wieder so geschickt wie zuvor. Auch bleiben diese auffallenden Veränderungen fast vollkommen aus, wenn die Amputation der Fühler und Taster schrittweise und mit Intervallen von 1

bis 2 Tagen erfolgt. Jedenfalls ist hier die jedesmalige Störung eine geringere, so daß sich das davon betroffene Tier rasch an die neuen Verhältnisse gewöhnt<sup>1)</sup>.

(Eine schon auf S. 375 aufgeführte, besonders auffallende Erscheinung mag hier ihre Erklärung finden. Die schon vor  $1/2$  Jahre operierten Käfer, von denen eben gesprochen wurde, zeigen jetzt im Gegensatz zu allen anderen deutliche Merkmale einer optischen Orientierung. Sobald ich nämlich an das Becken der ruhig sitzenden oder schwimmenden Tiere herantrete, richten sich diese in der bekannten Weise zum „Wassertreten“ auf und warten, meist mit weit aufgesperrtem Maul, auf ihren Futterbrocken. Und häufig tritt auch bei ihnen die gegenseitige Konkurrenz in Form der schon beschriebenen Beißerereien hervor, hier aber sicher nicht durch einen vorausgegangenen chemischen Reiz veranlaßt; jedenfalls wirken dabei optische und Erschütterungsreize zusammen. Daß nicht Reize der letzteren Art allein, etwa beim Herantreten an das Becken die Tiere zum Tanzen bringen, geht daraus hervor, daß sie sich völlig gleich verhalten, wenn aus einiger Entfernung plötzlich ein größerer heller Pappschild an das Aquarium gehalten wird. Aber auch die Bedeutung des Tastsinnes für den Nahrungserwerb hat gegen früher zugenommen, denn die beiden Individuen reagieren bei Berührung des Kopfes mit dem Fleisch sehr viel rascher und stärker als zuvor. Auch wird das Zugreifen viel sicherer und das tolpatschige Danebengreifen sehr viel seltener.)

Was der Annahme einer Geruchsfunktion der kelchförmigen Organe besonders förderlich erscheint, ist die prinzipielle morphologische Ähnlichkeit mit den Porenplatten der Hymenopteren, die ihre jüngste Beschreibung durch v. FRISCH (1921) fanden. Beide sind Kanäle, die das Chitin annähernd senkrecht durchsetzen und nach außen zu von einem

<sup>1)</sup> Es mag auch sein, daß der vorübergehende Verlust des Tauchvermögens darauf zurückzuführen ist, daß die Käfer infolge des Blutverlustes spezifisch zu leicht werden. Man sieht nämlich nach Abschneiden der Taster oder Fühler aus dem Stumpf eine ganz dünne Schliere farblosen Blutes austreten und im Wasser nach unten sinken, in Aussehen und Geschwindigkeit des Sinkens einer sehr konzentrierten Zuckerlösung gleichend. Da ich diese ungefährliche Blutung, von welcher der Käfer kaum Notiz nimmt, gelegentlich über 20 Minuten beobachtete (besonders bei Tasterresektion), mag der Gesamtverlust bei gleichzeitiger Entfernung aller Organe immerhin so groß sein, daß das spezifische Gewicht des Käfers, das etwas unter 1 liegt, und je nach dem Hunger- oder Sättigungsgrad um 1 pendelt, soweit verringert wird, daß das Tauchen wesentlich erschwert ist. Damit stimmt auch überein, daß Tiere, die mit der Hand unter das Wasser gedrückt und dort losgelassen werden, sofort nach oben getrieben werden, obwohl sie selbst seitlich oder nach unten zu entkommen suchen. Auch die Tatsache findet dann ihre Erklärung, daß bei allmählicher Entfernung der Taster bzw. Fühler die Erschwerung sich schrittweise geltend macht, aber am Schlusse lange nicht so stark erscheint, da eben der Blutverlust jedesmal ein viel geringerer ist und bis zur nächsten Operation wieder einigermaßen ausgeglichen werden kann.

BARRAT und ARNOLD (1) machen die Angabe, daß das Blut von *Dytiscus* schwerer ist als 1; da schon in Wasser von Zimmertemperatur, das also leichter ist als 1, die Käfer an der Wasseroberfläche gehalten werden, so mag der Schwereunterschied durch die Blutung ziemlich vergrößert werden. Doch bleibt immerhin möglich, daß diese Erklärung nur zum Teil zutrifft.

dünnen Deckel abgeschlossen werden. Im äußeren Drittel des Kanals erweitert sich dessen Volumen. Den Kanal durchsetzt in seiner ganzen Länge ein Nerv. NAGEL kannte beide Organe schon aus eigener Anschauung und kam zu dem Schluß, daß zwischen beiden insofern ein prinzipieller Unterschied bestehe, als die zarte, chitinöse Verbindungsmembran, die bei den Porenplatten die Chitinplatte (= den Deckel) mit dem Körperchitin des Porenkanales verbindet, bei den kelchförmigen Organen fehle. HOCHREUTHER dagegen konnte deutlich zeigen, daß eine membranöse Verbindung der Platte mit der Umgebung besteht und lediglich die Art ihrer Befestigung am Körperchitin etwas abweichende Verhältnisse zeige, indem die Membran nach kurzem Verlauf in der Ebene der Platte nach dem Inneren des Organs hin umbiegt, wo sie sich bald der Seitenwand des Kelches anschmiegt, um dort zu enden (vgl. Abb. 5).

Dieser nachträgliche Befund entkräftet die Bedenken NAGELS gegen die morphologische Ähnlichkeit der kelchförmigen Organe mit den



Abb. 5. Vereinfachte Darstellung von: a) kelchförmigem Organ (nach KORSCHULT verändert), und b) Porenplatte (nach v. FRISCH verändert). M = Verbindungsmembran, V = Verschlussplatte.

Porenplatten der Hymenopteren. Daher betont KORSCHULT, daß ihre scharfe Trennung nicht mehr beibehalten werden dürfte, um so mehr, als auch schon bei anderen Käfern durch v. RATH das Vorkommen von Porenplatten erwiesen wurde. Über die Funktion der Porenplatten macht aber KORSCHULT die Angabe, daß „die einmütige Ansicht aller neueren Autoren dahin gehe, in ihnen Organe eines mechanischen Sinnes zu sehen“. Wer darüber v. FRISCHS Darstellung zu Rate zieht, wird zu einem gänzlich abweichenden Bild kommen. Sie galt der Beseitigung dieser Schwierigkeiten und bewies bindend auf experimentellem Wege, daß man in den Porenplatten der Bienen Geruchsorgane zu erblicken habe. Offenbar ist KORSCHULT diese Arbeit entgangen.

Allerdings brachte die Klärung der Frage insofern eine überraschende Wendung, als v. FRISCH zeigte, daß bei den Porenplatten der zuleitende Nerv nicht wie bisher angenommen an der dicken Verschlussplatte, sondern an der zartwandigen Verbindungsmembran endet, was erst die morphologische Deutung der Organe als Chemorezeptoren ermöglicht. Wie gestalten sich nun in diesem Punkt die Verhältnisse bei den Dytisciden? Sollte hier die Nervenendigung an der Chitinplatte sitzen, so könnte die funktionelle Zugehörigkeit zu den Poren-

platten neuerdings in Zweifel gezogen werden. Doch steht diese Frage insofern noch offen, als es bisher noch keinem Untersucher gelungen ist, den Zentralstrang des Nerven bis an sein distales Ende zu verfolgen; auf ihren sämtlichen Schnitten hört er etwa im äußeren Drittel des Kelches unvermittelt auf, jedenfalls eine Folge mangelhafter Fixierung, die zu Schrumpfung und Verkürzung des Nerven führte. Es wird der Zweck einer selbständigen Untersuchung sein, diesen Mangel zu beseitigen und die Übereinstimmung im Bau der beiden Organe auch in dieser Hinsicht zu prüfen.

In dieser Arbeit soll den Verhältnissen soweit nachgegangen werden als es auf Dressurwegen zu erreichen ist. Die bisher besprochenen Angaben über den Sitz der Geruchsorgane entstammen rein physiologischen Untersuchungen, vor allem den Ergebnissen der Amputationsversuche. Die hierbei diskutierte Verteilung der Geruchsorgane auf Fühler und Mundtaster kann durch Dressurversuche im einzelnen näher erforscht werden. Ein auf Geruchsreize dressierter Käfer muß nämlich bei gliedweiser Entfernung seiner Fühler und Taster solange noch die Dressur zeigen, bzw. sich für Neudressur tauglich erweisen, als noch nicht das letzte, Geruchsorgane tragende Glied abgeschnitten ist. Wenn dann auch dieses Glied der Schere geopfert ist, so muß in plötzlichem Umschlag die Dressur vollkommen verloren sein und eine Neudressur ohne jeden Erfolg bleiben. Der in jedem einzelnen Dressurgang so schön hervortretende Fortschritt vom anfänglichen Fehler zu schließlich absoluter Sicherheit mußte dann unterbunden sein.

Es konnte höchstens die Schwierigkeit auftreten, daß mit schrittweiser Verminderung der Organzahl eine allmähliche Abnahme des Riechvermögens parallel geht und schließlich die Dressurerfolge schon ausbleiben, ehe alle Geruchsorgane restlos entfernt sind. Dem steht die Beobachtung entgegen, daß selbst die vollkommene, beiderseitige Fühleramputation nicht zum Ausfall der Riechfähigkeit führte oder diese auch nur merkbar beschränkte. Und doch bestehen die Maxillartaster (und nur um diese kann es sich nach den Resektionsbefunden noch als weitere Geruchsträger handeln) nur aus vier Gliedern. Auch die Ergebnisse v. FRISCHS an Bienen gehen dahin, daß der Besitz eines einzigen Gliedes mit Porenplatten genügt, den Tieren eine genaue Duftunterscheidungsmöglichkeit zu machen, obwohl zuvor schon 15 Fühlerglieder entfernt worden waren.

Es wurden die Amputationsversuche an sieben Käfern vollkommen, an sieben weiteren teilweise ausgeführt und stets mit so übereinstimmenden Ergebnissen, daß diese Untersuchungen als Belegmaterial für die früher abgeleiteten Deduktionen genügen dürften. Die Technik war stets die gleiche: Zur Operation wurde der Käfer an einem Fleischbrocken hängend in ein kleines Becken übertragen, das auf weißem Grund stehend

die Fühler und Taster in deutlicher Silhouette zeigte. Der Schnitt wurde stets mit einer spitzen, scharfen Schere ausgeführt, deren schmale Klängen auch die eng beisammen stehenden Taster ohne Schwierigkeit einzeln fassen ließen. Oft kam es vor, daß die Käfer nach einer unfreiwilligen, verfrühten Berührung ihrer Fühler dieselben seitlich an den Thorax legten und damit die Operation verhinderten. Dann genügte es, einen leichten Druck auf den Rücken des Käfers auszuüben oder die kleine Schale so zu wippen, daß der Kopf des Tieres für Sekunden aus dem Wasser ragte und sogleich kamen die Fühler nach vorn<sup>1)</sup>.

Der Schnitt wurde selten mit einer Schreckbewegung quittiert. Meist fraß der Käfer ruhig weiter und nur einer gab einmal seinen Bissen auf, um aber wenige Minuten später einen neuen anzunehmen. Wurde jedoch die Operation an einem ruhig sitzenden Tier ausgeführt, das nicht gerade fraß, so erschrak es meist und schwamm nach unten weg; doch kam es auch in solchen Fällen vor, daß sie den Eingriff gar nicht beachteten.

Nach der Operation kamen die Käfer wieder in ihre Becken, nachdem zuvor der genaue Schnittverlauf mit der Lupe beobachtet wurde. Sie erhielten zur Rückübertragung wieder einen Futterbrocken; war dieser verzehrt, so begannen gewöhnlich sofort die Dressurversuche. Es seien nun die Versuchsergebnisse besprochen.

Bei einem Teil der Tiere wurde mit der Tasteramputation begonnen, der die Fühlerresektion folgte; bei den übrigen war die Reihenfolge umgekehrt. Es mögen zunächst die ersteren betrachtet sein.

Tier Moschus 2 (der Gruppe Moschus gegen Cumarin; vgl. S. 383/89 und Abb. 6) s. Tabelle S. 404/05.

Ausführliches Protokoll von Amputationskäfer Mo 2 kurz vor dem Verlust des Riechvermögens:

Besitzt noch links  $4\frac{2}{3}$  Antennenglieder, rechts  $6\frac{4}{5}$  Antennenglieder.

30. VII. Cu-Chininwatte: n +, 0, 0, 0; Mo-Watte: nach 5 Sekunden lebhaft +; Bel.; nach Pause: reine Cu-Watte: 0, 0, —, 0; Mo-Watte: +; Bel.; 2 Stunden später: auf Cu-Pinsel: —, —, n —, 0; Mo-Pinsel: +; Bel.; nach Pause auf Cu-Pinsel: 0, 0, 0, 0; Mo: +; Bel.; nun vom linken Fühler weitere  $1\frac{2}{3}$  Glieder entfernt; Bel., Bel.; nach 3 Stunden auf Cu-P.: 0, 0, 0; auf Mo-Fleisch +; Wasserwechsel. Dabei Temperaturverringerung um  $2^{\circ}$  C; das am Brocken hängend übertragene Tier macht sofort einen großen Bogen, saust wild umher und trägt dabei seinen Brocken mit. Die Erregung ist sichtlich stärker als bei einer der genannten Operationen.

<sup>1)</sup> Ich machte auch bei früheren Gelegenheiten oft die Beobachtung, daß während des Fressens die Fühler gewissermaßen die Wache übernehmen; sie sind dann im allgemeinen schräg nach vorn gestreckt, spielen aber auch seitlich und benachrichtigen das Tier von Veränderungen in der Umgebung; werden sie während des Freßaktes von einem neuen starken, chemischen Reiz getroffen oder berührt, so reißt der Käfer meist mit seinem Brocken aus.

Das Tier besitzt nun noch rechts  $6\frac{4}{5}$  Glieder, links 3, wobei aber das äußerste Ende des 3. Gliedes (also 1. Funiculusglied) schräg außen verletzt ist.

31. VII.: Heute zum erstenmal so verdünnte Geruchslösungen angewandt, daß ich sie kaum mehr wahrzunehmen vermochte. Normalreiz: Cu + Chininpinsel: n +, n +, —, —, —; Mo-Pinsel: +; Bel.; nach Pause: n, längeres Zögern, plötzlich +, —, —, 0, +, —, 0, —; Mo: +, sehr klare Reaktion; Bel., nach Pause auf reinen Cu-Pinsel: —, —, 0, 0; reines Cu-Fleisch: 0, 0 (!); Mo-Pinsel: +; Bel.; nach 1 Stunde: +, —, —, —, 0, —; Mo-Pinsel: +; Bel.; nun rechts einen raschen Schnitt geführt, der den Rest des alten ( $\frac{4}{5}$ ) und  $3\frac{1}{4}$  weitere Glieder entfernt. Erst Erschrecken, taucht momentan und ganz geschickt; nach  $\frac{1}{2}$  Minute schon wieder ganz beruhigt. Der Käfer besitzt nun noch: rechts  $2\frac{3}{4}$  Glieder, links 3 minus dem äußeren Ende des letzten.

3. VIII.: Mo 2 sitzt nun immer sehr träge umher. Ein seit dem 31. VII. im Becken liegender kleiner Mo.-Fleischbrocken ist noch unberührt. Die beiden angeschnittenen Fühlerglieder sind an der Wundstelle verschorft.

Protokoll: Beim Eintauchen des Cu-Pinsels wird das Tier aufmerksam, bewegt sich aber dann nicht mehr, auch nachdem ich 16 Sekunden hindurch dicht vor seinem Kopf den Pinsel bewege; Cu-Fleisch + Chinin: keine Reaktion; erst nach Berühren des einen Fühlerstummels wendet sich der Käfer nach dieser Richtung und + (2); dann gleich Flucht; nach Pause wiederholt; beim Schwimmen, das übrigens ganz regelmäßig ist, läßt sich das Tier durch chemische Reize überhaupt nicht beeinflussen; schließlich, nachdem es in einer Ecke zur Ruhe kam, auf Cu-Chininfleisch kurz +; Bel.; wird erst nach Anstoßen des Kopfes gepackt und nicht mehr losgelassen; nach Pause: Cu-Chininfleisch: + (2); nach  $\frac{1}{2}$  Stunde: + (2); Bel. Bei jedem Berühren der Stirn wird die Mundöffnung weit aufgerissen; nach Pause auf Cu-Chininwatte: +; Cu-Chininfleisch: +;  $\frac{1}{2}$  Stunde später: + (immer ganz kurz und dann die Mandibeln lebhaft bewegt);  $\frac{1}{2}$  Stunde später: +, +; 2 Stunden später: +.

Datum	Art der Operation	Bemerkungen
24. III.	Rechter Maxillartaster entfernt.	Vor der Operation der übliche Dressurgang mit gewohntem Erfolg; frißt 2 Minuten nach der Operation ruhig.
26. III.	—	Von Beginn an richtige Reaktion.
30. III.	Alle Taster entfernt.	Vor der Operation kurze Dressur mit vollem Erfolg, nach Operation 2 Fehler, dann richtig. Der Käfer steht in der Folge allen Gefährten in bezug auf Dressierbarkeit voran. $3\frac{1}{2}$ Monate später Beginn der Fühlerresektion.
16. VII.	Rechts $3\frac{1}{2}$ Fühlergl. amp. (Rest $7\frac{1}{2}$ Gl.)	Operation erst nach ausgezeichneter Reaktion vorgenommen; 1 Minute später vollkommen richtig; 1 Stunde später: richtig.
17. VII.	Links $2\frac{4}{5}$ Gl. amp. — (Rest $8\frac{1}{5}$ Gl.)	Kümmert sich gar nicht um die Amputation; Reaktion bei wiederholtem Reizwechsel klar und fehlerfrei.

Eine neue Bewegung zeigt sich nun immer häufiger: das langsame Nachschwimmen (= n) hinter dem Köder. Dieses Symbol n beginnt in den Protokollen aller Käfer erst aufzutauchen, wenn diese ihre Taster verloren haben; es drückt sich offenbar darin aus, was ich früher (auf S. 387) im Anschluß an NAGEL als die Vorverlegung der Nahrungsprüfung in Phase 2 bezeichnete. Das Ausbleiben jeder Reaktion (= 0) wird ebenfalls mit zunehmender Gliedverringering stetig häufiger und weist damit auf die wachsende Trägheit der Tiere hin.

Datum	Art der Operation	Bemerkungen
22. VII.	links $\frac{1}{5} + 1\frac{1}{3}$ Gl. (Rest $6\frac{2}{3}$ Gl.)	Nach gutem Dressurgang operiert, wobei Rektalampulle entleert; unmittelbar nachher sehr sichere Reaktion.
23. VII.	links $\frac{2}{3} + 1\frac{1}{3}$ Gl. (Rest $4\frac{2}{3}$ Gl.)  rechts $\frac{1}{2} + \frac{1}{5}$ Gl. (Rest $6\frac{4}{5}$ Gl.)	Wird immer träger; 0 immer häufiger anstelle von —; auf Moschus aber stets sofort +; nach Amputation Probe: richtig. 1 Stunde später: richtig. Nun rechts operiert.
30. VII. <sup>1)</sup>	links $\frac{2}{3} + 1$ Gl., das folgende Glied an der Außenseite verletzt. Rest: 3 Gl.	Dressierbarkeit und Riechvermögen noch vorhanden; Reaktion (besonders auf Mo) stets sehr sicher. Nach Operation Wasserwechsel mit 2° Temperaturrückgang; erschreckt das Tier weit mehr als alle bisherigen Operationen.
31. VII. <sup>1)</sup>	rechts $\frac{4}{3} + 3\frac{1}{4}$ Gl. Rest: links 3 (— Endstück), rechts $2\frac{3}{4}$ Gl.	Geruchslösungen so verdünnt angewandt, daß für mich selbst schwer unterscheidbar; trotzdem vor der Operation sehr klare Reaktionen. Sogar vor reinem Cu—Fleisch: —. Schnitt rechts sehr rasch geführt; taucht im ersten Schreck sehr geschickt (!); nach $\frac{1}{2}$ Minute beruhigt.
3. VIII. <sup>1)</sup>	Rest: links 3 Gl. (3. Glied verschorft), rechts $2\frac{3}{4}$ Gl. (3. Glied verschorft).	Tier sehr träge. Immer am Wasserspiegel. Fleischbröckchen liegen seit 31. VII. unberührt im Becken. Reaktion stets erst nach Berühren der Stirn; dann aber Anbeißen auf <i>jeden</i> Brocken; bei Chininfleisch + sehr kurz. Auf ausgespritzte Lösungen keine Reaktion.

Es kommt nun häufig vor, daß der Moschuskäfer nach ein- oder mehrmaligem Einbeißen in Cumarin-Chininfleisch auch reines Moschusfleisch nicht mehr annehmen will. Umgekehrt beißt er nach vorausgegangener Fütterung auch stets wahllos in einen Cumarinbissen.

<sup>1)</sup> Das sehr instruktive Protokoll ist beigelegt s. S. 403/04.

Zu Beginn der „Dressur“ ist er jetzt immer so träge, daß ich ihn wiederholt stark mit dem Finger anstoßen muß, bis er sich überhaupt bewegt. Gibt man ihm einen leichten Stoß auf den Rücken, so sinkt er bisweilen vollkommen unbeweglich bis auf den Boden des Behälters nieder, wo er ruhig mehrere Minuten liegen bleibt.

Erst nach 1—1½ Monaten wird das Tier wieder lebhafter, gewöhnt sich daran, auf Erschütterungsreize mehr als bisher zu achten und wartet daher, wie das Protokoll vom 19. VIII. angibt, bei Annäherung irgendeines Körpers schon mit weit aufgesperrtem Maul auf die Berührung seiner Mundgegend. Es beißt dann gewöhnlich ganz kurz an; zuweilen gelingt es ihm aber doch schon, Chininleischbrocken kurz vor dem Einbeißen zu erkennen, denn der sich nähernde Köder schiebt ja eine kleine Wassermenge vor sich her in die Mundhöhle; sind dem nun geringe Chininmengen beigemischt, so macht der Käfer kehrt. Doch

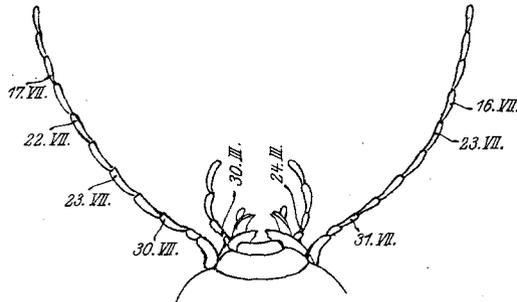


Abb. 6. Schema der Mundgliedmaßen, die stufenweise Amputation zeigend (vereinfacht nach KORSCHULT).

nimmt er dabei auf Cumarin oder Moschus gar keine Rücksicht. Auch gelingt es ihm ja nur äußerst selten, auf diese Weise dem Einbeißen in die zu prüfende Beute auszuweichen.

Versuche einer Reizung mit Cumarin- oder Moschuslösungen schlugen stets fehl. Auch Chinin-, Zucker- und Fleischsaftlösungen wurden nie beachtet, wenn sie dem Tier von hinten über den Kopf nach vorn gespritzt wurden. Als ich dann aber einmal dem Käfer einen leichten Schub nach vorne gab und er jetzt mit dem sofort geöffneten Maul in die Duft- und Geschmackszone kam, folgte sofort die so selten gewordene Tanzbewegung.

Das Protokoll dieses Tieres wurde als Musterprotokoll so weitläufig ausgeführt (vgl. Abb. 6); es ist bei derartigen Versuchen von Bedeutung, nicht nur die unmittelbar mit den einzelnen Operationen zusammenhängenden Aufzeichnungen zu beachten, sondern auch dazwischenliegende und insbesondere viel spätere Beobachtungen vergleichend anzureihen, da zu früh abgebrochene Versuche oft ein falsches Gesamtbild

entwerfen. Die folgenden Protokolle seien sehr kurz gehalten; sie stellen nur Auszüge breiter Aufzeichnungen dar.

Der tasterlose Käfer Mo. 5 (dressiert auf Moschus, Warnduft Cumarin) zeigte am 31. VII. völlig normales Verhalten. Nun begannen die Amputationen.

Es wurden entfernt:

am	linke Antenne	rechte Antenne	besondere Bemerkungen
31. VII.	$3\frac{1}{2}$ Gl. ( $7\frac{1}{2}$ ) <sup>1)</sup>	$\frac{4}{5}$ Gl. ( $10\frac{1}{5}$ ) <sup>1)</sup>	Reaktion 1 Stunde später und die nächsten Tage sehr gut.
6. VIII.	$\frac{1}{2} + 1$ (6)		Vor und nach Operation gleich gut.
7. VIII.		$\frac{1}{5} + 2\frac{3}{4}$ ( $7\frac{1}{4}$ ) nach $\frac{1}{2}$ Stunde: $\frac{1}{4} + 2\frac{1}{3}$ ( $4\frac{2}{3}$ )	Verhalten weiter so gut, daß nochmals operiert nach $\frac{1}{2}$ Stunde Pause.
8. VIII.	$1\frac{1}{2}$ ( $4\frac{1}{2}$ )		Bei Reizung mit Fleisch verwendet der Käfer seine Fühlerstummel wie gesunde Fühler.
12. VIII.		$\frac{2}{3} + 1\frac{1}{2}$ ( $2\frac{1}{2}$ )	Lehnt reines Cu = Fleisch ab, frißt im nächsten Augenblick Mo, nach Operation sehr schön beobachtet, wie ein Brocken Fleisch selbst beim Berühren des Mundes unbeachtet blieb, bei nachfolgendem Wegziehen aber den linken Fühler streifte und sofort erhascht wurde.
19. VIII.	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2}$ ( $3\frac{1}{2}$ )		Rechts verschorft, links frisch; noch nach der Operation läßt sich Käfer vom Grund des Beckens bis an die Oberfläche locken, obwohl vorher gegen reines Cu-Fleisch stets o.
20. VIII.	( $3\frac{1}{2}$ )	( $2\frac{1}{2}$ )	Die Dressierbarkeit ist noch gar nicht beschränkt. Alle Kontrollversuche mit chininfreiem Fleisch gelingen fehlerlos.
21. VIII.	$\frac{1}{2} + 1$ (2)	( $2\frac{1}{2}$ )	Tanzt sogar. Störungen nur in der Sicherheit des Zugreifens. Nach Operation überhaupt keine Reaktion auf Geruchspinsel und Fleisch. Bei Antippen der Stirn Einbeißen in <i>jeden</i> Brocken. Zeigt in der Folge nie mehr Reaktionen auf Geruchslösungen. Häufig Flucht auch vor Mo nach Einbeißen in Cu = Chininfleisch.

<sup>1)</sup> Die eingeklammerten Zahlen bezeichnen die Restglieder.

Von den übrigen Tieren, die der Operation unterzogen wurden, sei nur jeweils der Umschlagspunkt herausgegriffen und der jeweilige Besitz an Antennen- und Tastergliedern verglichen. Zu diesem Zweck seien die Ergebnisse in einer Tabelle zusammengestellt, die nur die sieben Tiere umfaßt, bei denen die Amputation bis zum Verlust des Geruchs und damit ihrer Dressur, wie der Dressierbarkeit auf Gerüche überhaupt, durchgeführt wurde.

Die entscheidende Amputation wurde jeweils durch Fettdruck in der Tabelle hervorgehoben. Die mit \*) bezeichneten Tiere besitzen die Lippentaster noch.

Besitz der Käfer an Antennen- und Tastergliedern

	vor dem Verlust des Riechvermögens				nach dem Verlust des Riechvermögens			
	Antenne		Taster		Antenne		Taster	
	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts
1. Tier Mo. 2, S. 403/06	3 — äußer. Ende	7 <sup>4</sup> / <sub>5</sub>	—	—	3 — äußer. Ende	2 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	—	—
2. „ „ 5 . . . . .	3 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	—	—	2	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	—	—
3. „ A <sub>3</sub> *) . . . . .	3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	—	3	3	1 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	—	3	3
4. „ A <sub>2</sub> *) . . . . .	2 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	4	3	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	2 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	2	3	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
5. „ A <sub>1</sub> *) . . . . .	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	1	4	4	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	1	3	2 <sup>2</sup> / <sub>3</sub>
6. „ Mo. 3*) . . . . .	2	2 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	3 <sup>1</sup> / <sub>5</sub>	4	2	2 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	3 <sup>1</sup> / <sub>5</sub>	3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
7. „ „ 4 . . . . .	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	3	4	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	3	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
		(Endglied ver- letzt)				(Endglied ver- letzt)		

Die Gesamtergebnisse dieser mit Dressur verbundenen Amputationsversuche lassen sich nun an Hand der Tabelle leicht zusammenfassen: Fühleramputation allein beseitigt die Dressierbarkeit auf Gerüche und einen bereits erzielten Dressurerfolg nicht.

Tasteramputation allein führt ebensowenig zur Dressuruntauglichkeit. Bei vorher entfernten Tastern genügen drei Antennenglieder (Tab., Nr. 2) zur Erhaltung der geruchlichen Orientierungsfähigkeit; da das angeschnittene 4. Restglied stets verschorft, kommt es wohl für die Sinnesfunktion nicht mehr in Frage. Wird auch das 3. Glied verletzt oder entfernt, so geht mit ihm das Geruchsvermögen verloren (Nr. 2 und 1). Die auf den Fühlern lokalisierten Geruchsorgane müssen also sicher bis zum 3. Antennenglied einschließlich, d. h. also auf dem ganzen Funiculus, verbreitet sein, während Scapus und Pedicellus davon frei sind.

Bei fühl器losen Käfern führt doppelseitige Amputation des 1. Gliedes der Maxillartaster zum bekannten Umschlag (Nr. 5 und 4). Bei ein-

seitiger Erhaltung dieses Endgliedes ist der Käfer noch imstande, Gerüche zu unterscheiden; die Dressur hat auch noch Erfolg. (Wie bei alleinigem Besitz eines einzigen Fühlergliedes wird jedoch hier das Verhalten etwas unsicherer.) Besitz oder Mangel der Lippentaster ist dabei ohne Bedeutung.

Der Befund dieser Versuche lautet also:

*Die Organe, die der Geruchsunterscheidung dienen, sitzen an den Antennen am Funiculus, nicht an Scapus und Pedicellus, an den Tastern an den äußersten Gliedern der Maxillarpalpen.*

Diese Verbreitung zeigen aber nur die kelchförmigen Organe (KORSCHULTZ), die nach der anatomischen Untersuchung je ein Feld an der Beugeseite der Funiculusglieder und zwar nur an deren distalem Ende, bilden und außerdem dicht gedrängt stehen am äußersten (4.) Gliede der Maxillartaster, hier jedoch an der Streckseite und etwas von der Spitze nach hinten gerückt. Somit bestätigen die Ergebnisse der Dressurversuche die Ableitungen, nach denen die kelchförmigen Organe als die Organe des Geruchssinnes der Dytisciden zu gelten haben<sup>1)</sup>.

Die Versuche mit den teilweise ihrer Fühler oder Taster beraubten Käfern, die nur zum Zweck langfristiger Beobachtung solcher Tiere angestellt wurden, fügen sich in allen Einzelheiten in diese Zusammenfassung ein.

Die Versuche erlauben aber auch, noch zu einer anderen Seitenfrage Stellung zu nehmen, deren Beantwortung eine auf S. 397/98 ausgesprochene Vermutung bekräftigen soll. NAGEL hatte beobachtet, daß tasterlose Käfer, die ihre Antennen noch besitzen, häufiger die „normale Reaktion“ zeigen als solche, denen auch die Fühler genommen wurden. Auch Berührung des Mundes ist bei fühlertragenden Käfern häufiger wirksam als bei den fühl器losen, obwohl die Taster fehlen. Das führt ihn, da er irgendwelche chemische Sinnesfunktion der Fühler ablehnt, zu dem Schlusse, daß „... offenbar mit der Entfernung der Fühler eine Schädigung zentraler Fähigkeiten einhergeht, welche auf das Gesamtnervensystem zurückwirkt und dessen Erregbarkeit vermindert. Mit den Tastern dagegen gehen dem Tier nur sehr wichtige Sinnesorgane und mechanische Hilfsapparate verloren, die zentralen Funktionen werden nicht geschädigt.“ Hier bilden die Dressurprotokolle ein ausgezeichnetes Hilfsmittel, um die Beweiskraft dieser Folgerung zu prüfen. Wenn nämlich der Fühlerverlust im Gegensatz zum Tasterverlust eine Schädigung zentraler Fähigkeiten bedingt, so muß sich auch in den Dressurprotokollen jener Unterschied stark geltend machen. Das ist nun durchaus nicht der Fall; die Fühleramputation führt sogar im allgemeinen zu geringeren Störungen als die Tasterentfernung. Wie schon das ausführliche Protokoll von Tier Moschus 2 zeigt, wird auch mit gliedweise fortschreitendem Fühlerverlust die Dressierbarkeit nicht vermindert, bis schließlich das letzte Funiculusglied geopfert ist. Daß jene „Schädigung der zentralen Fähigkeiten“ auch nicht an die Amputation gerade dieses Gliedes gebunden ist, sei durch folgende gekürzte Protokolle bewiesen.

<sup>1)</sup> Welche Organe als Träger des Geschmackssinnes anzusprechen sind, geht aus diesen Amputationsversuchen nicht hervor, da auch bei Entfernung aller äußeren Organe das Schmeckvermögen erhalten bleibt.

Tier Mo. 3 (Mo gegen Cu, in der Tab. S. 408 = Tier 6): 19. VIII: besitzt noch beide Taster, 2 Glieder des linken,  $3\frac{1}{3}$  Glieder des rechten Fühlers. Cu-Chininfleisch: +, +; Mo-Pinsel: +; Bel.; Pause; Cu-Pinsel:  $n \times$ , —,  $\times$ , —, —; Mo-Pinsel: +, sehr lebhaft; Bel.; nach Pause auf Cu-Pinsel: 0, 0, 0, —, 0; Mo-Pinsel: +; Bel.; reines Cu: 0, 0, 0; reines Cu-Fleisch: 0, 0, 0; nun auch rechts das letzte Funiculusglied noch angeschnitten, so daß  $2\frac{3}{4}$  Glieder erhalten bleiben, also ein Zustand hergestellt ist, der gerade zur Ausschaltung des Feldes der Geruchsorgane führt. Pause. Reiner Cu-Pinsel: — (!), —, 0; Mo-Pinsel: + (!); Bel. Bei der Operation blieb das Tier vollkommen ruhig.

20. VIII.: Bel.; Cu- + Chininpinsel: +, +, —, +, 0, 0,  $\times$ , —; Mo-Pinsel: +, sehr heftig; Bel.; reiner Cu-Pinsel: 0, 0, 0, —,  $n$  —; Mo-Pinsel: +; Bel., nach Pause —, —; nach 1 Stunde: reiner Cu-Pinsel: erst erregt, plötzlich —, —, 0, 0; Mo-Pinsel: +; Bel.; nach nochmaliger Probe am linken Maxillartaster 1 Glied entfernt; frißt gleich wieder ganz ruhig; Bel.; nach Pause: reiner Cu-Pinsel: 0, 0, 0; Mo-Pinsel: sofort +; Bel.

Dieses Protokoll zeigt deutlich, daß der Verlust der Antennen an der Dressierbarkeit, also auch der Assoziationsfähigkeit des Tieres nichts geändert hat. Der nächstfolgende Schnitt bringt dann den plötzlichen Umschlag, gebunden an den Verlust des zweiten Tasters:

21. VIII.: Cu-Pinsel: —,  $n$  —, —, —, 0, —; Mo-Pinsel: sofort und sehr stark +; Bel.; nach Pause: reiner Cu-Pinsel:  $n$  —, —, 0, —, Pause, —, —; Mo-Pinsel: +, Bel.; Pause; nun  $\frac{1}{2}$  Glied des rechten Tasters abgenommen; 5 Minuten später: reiner Cu-Pinsel: 0, 0, 0; Mo-Pinsel: 0 (!), auch auf Mo-Fleisch 0 (!); Pause; Cu-Fleisch (rein): 0, 0; — (schwimmt weg); Mo-Fleisch: 0, gleich darauf — (!); 2 Stunden später: reagiert nicht mehr auf Geruchslösung; Fleisch wird nach Berührung der Taster gepackt und gierig gefressen; Cu- + Chininfleisch: +, 0, 0; nach  $\frac{1}{2}$  Stunde: Cu-Chininfleisch: +.

Die Protokolle ergeben bei Vergleichung leicht die Tatsache, daß die Fühlerresektion die Tiere in keiner Weise stärker schädigt als die Tasteramputation, soweit die Dressierbarkeit in Frage steht. Damit ist aber auch die Annahme von der Hand zu weisen, mit dem Antennenverlust gehe eine Schädigung zentraler Fähigkeiten parallel, die bei Tasterentfernung ausbleibe. Und hiermit verliert NAGELS Folgerung als Erklärung der von ihm festgestellten Bevorzugung fühlertragender Käfer ihre Berechtigung zugunsten der auf S. 307 ausgesprochenen Annahme, daß jene bessere Reaktion mit dem Besitz von Geruchsorganen auf den hinteren Funiculusgliedern zusammenhängt, die den fühl器losen Tieren fehlen.

Räumt man nun den kelchförmigen Organen geruchliche Funktion ein, so wird ein weiterer Tatsachenkomplex verständlich, nämlich ihre Lage an den Fühlern und Tastern in Verbindung mit dem Gebrauch dieser Organträger. An den Antennengliedern stehen die kelchförmigen Organe je in ein Feld zusammengeschart soweit nach vorne gerückt, als es der Ansatz des nächsten Gliedstieles erlaubt und zwar auf der Innenseite des Fühlers. Sie beherrschen also in ihrer Gesamtheit zunächst den Bereich zwischen den beiden Antennen, besonders da sie in abnehmender Dichtigkeit auch bis nahe zur Mitte des einzelnen Gliedes herabreichen. Am Endglied sind sie noch mehr nach vorne gerückt und greifen sogar auf die Außenseite des Gliedes über (s. Abb. 7). Empfängt also der ruhende Käfer mit normal gewinkelten Fühlern (etwa  $120$ — $140^\circ$ ) einen von außen kommenden Geruchsreiz (mit Hilfe dieser

auswärts gekehrten Organe am Funiculusendglied), so vollführt das Tier eine Drehung entweder des ganzen Körpers oder nur der Fühler so, daß der Ausgangspunkt des Reizes möglichst in die Winkelhalbierende der Fühler zu liegen kommt. Die gleiche Einstellung erfolgt natürlich und zwar viel einfacher, wenn der Reizherd schon in dem keilförmigen Feld steht, das durch die Fühler und ihre gedachte Verlängerung gebildet wird<sup>1)</sup>. Ich habe dieses „Anpeilen“ mit den Fühlern schon früher erwähnt, muß aber noch ergänzen, daß nach erzielter Einstellung die Fühler wieder etwas auseinanderweichen, wobei der Körper seine Medianebene auch möglichst in ihre Winkelhalbierende einstellt, d. h.: beim Geradeausschwimmen auf den Reizsender stoßen muß.

Bei diesem Vorrücken werden nun die Fühler zur dauernden Kontrolle der umgebenden Reizintensität zitternd oder leicht peitschend bewegt, wobei es wichtig ist, daß ein willkürliches Abbeugen der An-

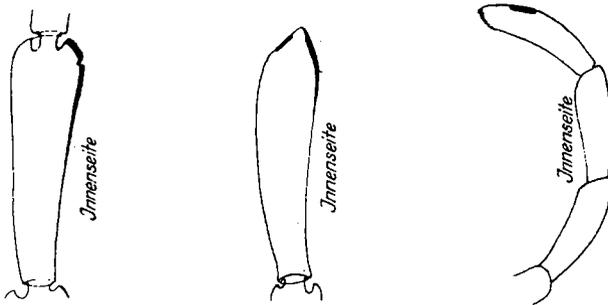


Abb. 7. Skizzen, die Verbreitung der kelchförmigen Organe zeigend, a) mittleres Funiculusglied, b) Funiculusendglied, c) Endglied des Maxillartasters; schwarz: kelchförmige Organe.

tenne am einzelnen Gliedgelenk nicht möglich ist, sondern die Einstellung des Gesamtfühlers durch einen Bewegungsimpuls bestimmter Stärke in Verbindung mit dem Wasserwiderstand zustande kommt. (Die Antenne enthält nur zwei Muskeln im proximalen ersten Glied, die bei ihrer Kontraktion als Antagonisten wirken und die Antenne lateralwärts oder entgegengesetzt führen. Die übrigen Bewegungen des Fühlers werden durch drei Muskeln bewirkt, die an seinem Kugelgelenk inserieren (KORSCHULT).) Das Bedürfnis nach einer gesonderten Bewegung einzelner Glieder ist auch nicht gegeben, denn sie bewegen sich ja in einem ziemlich diffusen Reizfeld (Geruchsreiz!). Bei Annäherung an den Reizherd genügt die Kontrolle des Feldes zwischen den gespreizten Antennen, denn die Geruchsorgane stehen ja alle dem Reizpunkt zugewandt.

<sup>1)</sup> Diese und die folgenden Beobachtungen sind besonders an lang im Aquarium gezüchteten, daher ruhiger gewordenen und irgendwie, z. B. durch Pflanzengewirr, leicht festgehaltenen Käfern schön auszuführen.

Anders verhält es sich mit den Tastern. Sie haben, wie schon oft erwähnt, die geschmackliche Vorprobe zu führen über die Genießbarkeit eines Objektes. Das zu diesem Zwecke ausgeführte allseitige Betupfen des gefaßten Körpers bringt stets in erster Linie das Tasterende und seine Innenseite mit ihm in Berührung, wo denn auch tatsächlich die Tast- und Geschmacksorgane in reicher Anzahl zu finden sind. Die kelchförmigen Organe dagegen liegen auf der Außenseite des 4. Gliedes, sind also damit den unmittelbaren Berührungen mit dem Objekt entzogen (s. Abb. 7). Ihre Aufgabe beim intakten Käfer ist die der Geruchskontrolle der unmittelbaren Umgebung des Mundes, die ja die beiden basalen Antennenglieder (Scapus und Pedicellus) nicht ausüben können, da sie kelchförmiger Organe ermangeln.

Das Bedürfnis einer genauen Kontrolle des Nahrungsbrockens durch Betasten sehr vieler Einzelstellen an ihm macht wiederum begreiflich, daß der Taster viel beweglicher und einem gekrümmten Zeigefinger vergleichbar, an jedem Gliedgelenk willkürlich beugbar ist. Die Palpen der Maxillartaster enthalten gerade im 2. und 3. Glied selbständige Muskeln, die ein relatives Bewegen der Glieder gegeneinander gewährleisten.

*Damit erscheinen die Fühler zweckmäßiger als Träger der Geruchsorgane, die Taster als Träger der Geschmacks- und Tastorgane ausgebildet.*

### III. Psychologische Untersuchungen.

Im ersten Hauptteil der Arbeit war versucht worden, die Dressurmöglichkeiten und -aussichten an den Wasserkäfern zu erläutern und zu umgrenzen. Als zusammenfassendes Ergebnis dieser Vorarbeiten ließ sich formulieren: für eine Dressur bietet die Gewöhnung an chemische Reize die besten Aussichten.

Daher wurde mit einer Geschmacksdressur begonnen. Dabei sollte versucht werden, auf verschiedenen Wegen das Ziel zu erreichen. So viele Möglichkeiten sich aber schließlich auch bieten wollten, sie ordneten sich alle zwei großen, verschiedenen Gesichtspunkten unter. Die eine Gruppe von Möglichkeiten war die, dem Tier besonders präparierte, gute und schlechte Futterstoffe anzubieten, wobei die ersteren die Träger des Dressurgeschmackes, die letzteren die Vermittler des Warngeschmackes waren; während undressierte Tiere gewöhnt waren, auf jede chemische Reizung hin anzubeißen, sollten sie hier veranlaßt werden, entgegen diesem Prinzip nur mehr auf bestimmte Geschmacksreize positiv zu reagieren, bei geschmacklicher Reizung anderer Art dagegen sich ablehnend zu verhalten. Das Dressurziel besteht also jetzt darin, den Tieren das Anbeißen in bestimmten Fällen abzugewöhnen, während es in den anderen Fällen erlaubt sein sollte. Ich will solche Dressuren, bei denen es sich um ein Abgewöhnen festeingewurzelter

Reaktionen handelt, von nun an als *Negativdressuren* bezeichnen und ihnen die *Positivdressuren* gegenüberstellen, bei denen es sich darum handelt, eine dem Tier eigene, bisher selbständige Bewegungsform mit einem bestimmten Dressurreiz, in unserem Falle Geschmacksreiz zu koppeln, so daß die ursprüngliche freie Bewegung nunmehr gebunden erscheint und schließlich auch durch nichtbiologische Reize ausgelöst werden kann.

Im Gegensatz zu der Negativdressur wird hier also zum gewöhnlichen Ablauf einer bestimmten Bewegungsfolge ein neuer Faktor addiert, diese Bewegung wird nach einer gewünschten Richtung hin erweitert, daher der Name Positivdressur.

Ohne weitere theoretische Einleitung sei zunächst ein Beispiel der letzteren Art behandelt.

### 1. Positivdressur.

Die Dytisciden zeigen eine große Neigung, zuweilen vorübergehend das Wasser zu verlassen. Sie benutzen gern jede ihnen gebotene Möglichkeit, auf irgendeinen schwimmenden oder das Wasser überragenden Körper zu klettern und sitzen dann zuweilen stundenlang vollkommen bewegungslos im Trocknen.

Wird den Tieren jede Gelegenheit zu solchen Ausflügen genommen, so sieht man häufig, wie sie an den glatten Beckenwänden hochzuklimmen suchen, was namentlich den Männchen mit Hilfe ihrer Saugscheiben an den Vorderbeinen mitunter gut gelingt. So beobachtete ich einmal ein hungriges Gelbrandmännchen, das sich sehr abmühte, zu einem auf dem Beckenrand liegenden Fleischstückchen emporzuklettern, von dem ihm ein davon herabgeronnener Tropfen Zuckersaft Kunde gebracht hatte. Die süße Bahn diente dabei dem Käfer als Wegweiser.

Diese Wahrnehmung gab Anlaß zu einer vollkommen entsprechenden Dressuranordnung: Zu zwei *Dytiscus*-Männchen wurde ein über das Wasser ragender Kalkstein von unregelmäßig felsiger Form gebracht und die Tiere sollten lernen, auf einer kleinen Plattform dieses Steines ihr Futter zu suchen. Eine bisher freie Bewegung, das Aus-dem-Wasser-Streben sollte nunmehr mit dem Komplex „Futtersuche“ assoziiert werden.

Am 16. XII. begann die Dressur, die in der Weise gehandhabt wurde, daß die Tiere zunächst mit einem in Zuckerwasser getauchten Pinsel bis zur Anstiegstelle am Stein (s. Abb. 8, [X]) gelockt wurden; an diesem

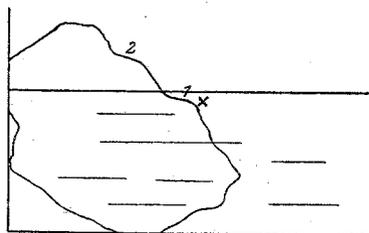


Abb. 8. 1 = Plattform 1, 2 = Plattform 2.

Punkt wurde die Reizung verstärkt, indem hier kurz zuvor süße Fleischstückchen eingetaucht und wieder weggenommen wurden. Hier angekommen, suchten die Käfer (bzw. der Käfer, da ich sie meist nacheinander behandelte) aufgeregt umher, kamen dabei auf den langsam zum Trocknen ansteigenden, ebenen Teil des Felsens (Plattform 1), der gerade noch von Wasser bedeckt war und wurden nun hier in gleicher Weise bis zum neuen Anstieg gelockt. Da die Tiere hier schon fast außer Wasser waren, genügte es, die ins Freie ragenden Fühler mit dem Lockfleisch zu berühren und sofort stiegen sie an der steilen Wand dem langsam aufwärts wandernden Brocken, der sorgfältig von Berührungen mit dem Stein ferngehalten wurde, nach, bis sie ihn dann auf Plattform 2 erhielten. Schwer wurde den Tieren eigentlich nur das Überwinden der ziemlich scharfwinkeligen Biegung bei  $\times$ ; auch kam es anfangs öfter vor, daß die aufgeregten Käfer auf Plattform 1 nochmals Kehrt machten und ins Wasser zurückplatschten.

Bei Beginn der Dressur war es nötig, die Tiere zu jeder Fütterung wieder neu auf den Stein zu führen, der nur von dieser Stelle aus bestiegbar war; später genügte es dann; das Tier an irgendeiner Stelle des Behälters mit Zuckerwasser zu reizen (Signal!) und die Anstiegstelle zu markieren. Dann fand es selbständig seinen Weg.

Zuletzt genügte es überhaupt, das Männchen einmal zu führen und es kam dann noch wiederholt ohne jede weitere Veranlassung meinerseits auf den Felsblock, wobei sehr oft zwischen den einzelnen Besteigungen der Stein auf der ganzen Länge der Kletterbahn mit frischem Wasser bespült wurde. Es seien dazu einige Daten gegeben:

Am 24. XII. konnte ich notieren, daß das lebhaftere der beiden Individuen nach dem ersten, auf dem Stein verabreichten Fleischbröckchen schon neunmal den gleichen Weg ohne Führung nachgeklettert war, um nach weiterem Futter zu suchen, wenn es immer wieder neu gereizt wurde. Jedesmal wurde dann natürlich ein Stückchen verabreicht. Wenn die Tiere ihren erwarteten Bissen auf Plattform 2 erhalten hatten, ließen sie sich gewöhnlich rückwärts wieder in das Wasser fallen.

Das andere Tier machte den Weg an diesem Tag nur viermal.

Am Weihnachtstage unterblieb die Dressur und die Wassertemperatur sank in meinem Becken um etwa  $4^{\circ}\text{C}$ . Diese beiden Tatsachen genügten, jeden bisherigen Erfolg zu annullieren, beide Tiere mußten am 26. XII. zu jeder Fütterung stets neu auf den Stein gelockt werden.

Die bisherigen Ergebnisse ließen schließen: Die Käfer sind imstande, zu assoziieren, denn sie stellten offenbar rasch die gewünschte Bindung von Klettern und Futtersuchen her. Auch vermögen sie sich an einen einmal begangenen Weg zu erinnern, denn sie finden ihn sehr rasch ohne neue Führung, oft nach stundenlangen Pausen. Aber die gebildete Assoziation ist recht labil und geht leicht verloren.

Das bestätigte sich in der Folge in vollem Maße. Selbst nach 14-tägiger Dauer waren die Tiere bei „Übungsbeginn“ nie zu ihrer Klettertour zu veranlassen, wenn sie nicht mindestens einmal zuvor geführt worden waren. Was sie also über Tag erlernten, wurde über Nacht wieder vergessen.

Es mußte demnach entweder angenommen werden, die Dauer der gebildeten Assoziation sei so kurz, daß sie von einem bis zum nächsten Tag stets zerstört wurde und durch die erstmalige Führung neu hervorgehoben werden mußte, oder es lag ein Fehler in der Dressurmethode. Erstere Deutung war nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, wurde aber wenig wahrscheinlich gemacht durch die Beobachtung, daß oft das mittags dressierte Tier gegen Abend seine Wanderungen auf den Stein aufs neue aufnahm; diese Tatsache ließ ein Bedenken aufkommen: daß nämlich der Käfer wahrscheinlich nachts des öfteren seine Plattform besuche, natürlich ohne Erfolg, und daher erst am kommenden Tag wieder neuerdings auf die Anwesenheit von Futter aufmerksam gemacht werden müsse; dies geschah dann immer durch die 1. Führung. In der Tat waren abends ausgelegte Köderstückchen bis zum Morgen fast stets verschwunden; es war aber zu fürchten, daß die Dressurmethode dadurch wenig gebessert wurde, denn jedenfalls fraß das Tier nach dem 1. Anstieg sämtliche Brocken zugleich und suchte dann eben bei der nächstfolgenden Umschau doch wieder umsonst.

Aus diesem Grunde war schon etwas früher das ganze Verfahren variiert und ein *Dytiscus*-Weibchen daran gewöhnt worden, stets zur Fütterung ein kurz vorher eingelegtes Holzstäbchen von etwa Beckenlänge und  $1\frac{1}{2}$  cm Breite zu erklettern, auf dem es dann an zwei weit auseinandersteckenden Nadeln befestigtes Zuckerfleisch zur Belohnung fand. Die Methode hatte den Vorzug, daß das Stäbchen nach jedem Dressurgang wieder entfernt werden konnte, so daß das Tier keine Gelegenheit bekam, nachts ähnliche Eroberungszüge auszuführen, die dann durch ihre Erfolglosigkeit den Dressurverlauf selbst ungünstig beeinflussten. Wieder wurde der Käfer erst mit dem Zuckerpinsel an die mit Zuckerfleischsaft markierten Stellen geführt, über denen auf dem Holzleistchen das Zuckerfleisch befestigt war. Bald darauf genügte es, den „Schüler“ aus seiner gewohnten Ruhe durch ein Zuckersignale aufzuscheuchen und er begab sich auf die Suche. Die Anstiegstelle mußte noch markiert werden. Schließlich konnte auch dies wegfallen. Der Käfer hatte sich nämlich angewöhnt, entweder an einer beliebigen Stelle das Leistchen zu erklettern (was ein wenig schwierig war, da es sich unter dem einseitigen Gewicht des großen Turners gern seitlich neigte) und dann auf ihm entlang zu kriechen, bis er an die aufgespießten Brocken kam oder, und das blieb gegen Ende der Beobachtungszeit das Häufigste, das Stäbchen direkt umzukippen, dadurch

das Fleisch ins Wasser zu bringen und nun die Bröckchen ruhig von der Unterseite des schwimmenden Leistchens wegzufressen.

Hier war also der Mangel der vorigen Klettermethode beseitigt und tatsächlich wurde damit auch erreicht, daß das Tier über 2—3tägige Pausen hinweg sein Verhalten vollkommen beibehielt. Als ich dann gerade dazu übergehen wollte, die Geschmacksunterscheidung einzuführen, indem ich die eine der beiden Nadeln mit Chininsalzfleisch besteckte und diese dann durch Salzlösung markieren wollte, starb der Käfer.

Wenn nun noch erwähnt wird, daß eine ähnliche Dressur mit Erklettern einer Steinplatte und Verwendung von verdünnter Essigsäure als Dressurgeschmack bei einem Tier in gleicher Weise schon nach wenig Tagen Erfolg hatte, bei einem anderen aber trotz 8 Wochen langer Behandlung ohne wesentlichen Einfluß blieb, so daß das Tier auch am Ende der Dressurzeit noch bei jedem Brocken stets neu auf den Stein geführt werden mußte, so läßt sich zusammenfassend über diese Dressurmethode berichten: Ihr besonderer Vorteil liegt darin, daß sie vom 1. Versuch an aufbauend wirkt, da nicht erst wie bei der folgenden eine andere Assoziation zerstört werden muß; daher dürfen bei Eignung eines bestimmten Tieres Erfolge schon bald erwartet werden, wenigstens rascher als bei einer Negativedressur. Unstetigkeiten im Dressurgang wurden nur durch starke Temperaturveränderung veranlaßt.

## 2. Negativedressur.

Bei der Negativedressur, die an 19 Exemplaren durchgeführt wurde, handelte es sich darum, den Käfern das Zubeißen als regelmäßige Beantwortung eines Geschmacksreizes abzugewöhnen und nur mehr bei bestimmter Geschmacksqualität zu gestatten. Demnach setzte sich der Lernvorgang im ganzen, wie im einzelnen Dressurgang aus zwei Komponenten zusammen: auf der einen Seite der Abbau der gewohnten Handlungsweise, auf der anderen das Kennenlernen des Ausnahme-reizes (denn einen solchen stellt ja nun der Dressurgeschmack dar). Der erste Dressurakt ließe sich leicht so weit ausdehnen, daß die Tiere überhaupt jedem dargebotenen Geschmacksreiz ausweichen und unfreiwilligerweise geschah dies bei einem meiner Zöglinge. Es ist aber leichter und führt rascher zum Ziel, während der ganzen Schulung nur zwei Reizqualitäten einwirken zu lassen, Dressur- und Warnreiz.

Zur Erleichterung der Übersicht seien im folgenden Teil die Protokolle bevorzugt, bei denen süß und salzig sich in diesem Sinne gegenüberstehen. Nur in Ergänzungsfällen seien andere Protokolle herangezogen.

Bevor die eigentliche Dressur, nämlich das Abgewöhnen, beginnen sollte, schien es ratsam, die Tiere erst mit dem später einzig erlaubten

Geschmack vertraut zu machen. Sie wurden daher vom 10. XI. bis 19. XI. täglich mehrmals nur mit dem Dressurfleisch (= gezuckertem Kalbfleisch) gefüttert. An diesem Tage wurde dann mit der ersten Dressur begonnen. Bei den sechs zur Besprechung gewählten Tieren wurden als ungenießbare Träger des Gegengeschmacks kleine Knäuel von Fließpapier geboten, die zuvor  $\frac{1}{4}$  Stunde in der verwendeten,  $\frac{1}{6}$  kaltgesättigten Salzlösung gelegen und von der Größe der gewohnten Fleischbröckchen waren. Diese Anordnung genügte jedoch nicht, denn die Käfer bissen bis zu 40mal in das Salzpapier ein, bis sie es schließlich nicht mehr beachteten. Oft griffen sie gerade dann wieder zu, wenn das von ihnen freigegebene Papierkügelchen weggezogen wurde. Kam dann nach der schließlichen Abweisung des Salzpapiers eine Fütterung mit Zuckerfleisch dazwischen, so war stets die ganze vorausgegangene Mühe umsonst und das Manöver begann von neuem, mit der gleichen Aussichtslosigkeit auf Erfolg.

Offenbar war das Assoziationsvermögen bei meinen Tieren nicht soweit entwickelt, um die Verbindung: salziger Geschmack — ungenießbares Objekt herzustellen; und selbst wenn diese Assoziation auch schließlich nach oftmaliger Erfahrung gebildet worden war, so war sie doch so labil, daß sie schon durch Einschaltung einer einzigen Fütterung zerstört wurde. Diesem Mangel abzuhelfen, wurde ein „Warn“-reiz ins Feld geführt, indem nun die ungenießbaren Träger der Salzlösung mit Chininsulfat widerlich schmeckend gemacht wurden. Zu diesem Zweck wurden reine Wattestückchen erst in heißgesättigter Chininlösung  $\frac{1}{2}$  Minute gekocht, dann an der Dampfheizung getrocknet und nun die derartig präparierten, deutlich nach Chinin schmeckenden Bäuschlein in die Salzlösung getaucht. Ab 12. I. wurde mit diesem Warnreiz dressiert. Das Verhalten der Tiere änderte sich sofort dahin, daß die einzelnen Reaktionen viel schärfer markiert waren und eine typische Bewegung neu auftrat, nämlich die Fluchtbewegung (—). Manchmal zeigte sich ein Käfer durch wiederholtes Einbeißen in die bittere Salzwatte so gereizt, daß er in höchster Aufregung im Becken herumraste oder mit dem Ausdruck deutlichsten Widerwillens sich ruckartig vom Brocken wegwandte und lebhafte Putzbewegungen an seinen Tastern begann. Ja gelegentlich kam es dazu, daß der Inhalt der Rektalampulle entleert wurde, was sonst gewöhnlich als Abwehrmittel gilt.

Der wichtigste Fortschritt bestand darin, daß das durch „bittere“ Erfahrungen gelernte nun auch über die einzelne Fütterung hinweg erhalten blieb.

Sehr bald ergab sich nun eine Ausprägung starker individueller Unterschiede. Wir stehen ja nun mitten im ersten Akt der Dressur und die Auserwählten begannen hier aus der Reihe der Berufenen hervorzugehen. Ein Tier erwies sich als besonders geeignet, eines als extrem ungeeignet und die anderen standen vermittelnd dazwischen.

Es soll zunächst nur mehr der Dressurgang des „guten“ Individuums im Auge behalten werden; alle Symbole behalten dabei die auf S. 381 angeführte Bedeutung.

Schon am 15. I. zeigt der Käfer nach einem ersten Anbeißen in Salzwatte + Chinin künftig stets die Fluchtreaktion, wenn sie ihm neuerdings genähert wird, obwohl er auf Zuckerwasser in reiner Watte oder Pinsel sofort positiv reagiert und anzubeißen versucht. Am 16. I. und 17. I. steht am Protokollbeginn wieder nur ein Fehler; dann bleibt das Verhalten des gelehrigen Tieres richtig. Ein neuer Fortschritt meldet sich am 19. I.: Die Dressur war über 2 Nächte erhalten geblieben; bei unmittelbar nachfolgendem Wasserwechsel mit Temperaturrückgang um 2° C macht sich wieder ein Rückschlag in der Reaktionsicherheit bemerkbar. Das Protokoll dieses Tages lautet:

Salzwatte + Chinin: — (!, 2 Nächte), —, —; Zuckerpinsel: +; Bel.; nach Pause mit reiner Salzwatte: —, —, —; Zuckerwatte: +; Bel.; Pause mit Wasserwechsel; nun Salzwatte + Chinin: +, + (!), —, —; Zuckerwatte: +, Bel.

Am 29. I. wurde nun das Tier wie verschiedene andere aus seinem bisherigen, hohen und engen Standglas (12 × 12 × 22 cm; Wasserhöhe 18½ cm) in eine flache, breitere Schale (12½ × 23 × 5 cm, Wasserhöhe 4 cm) versetzt, wo es der Beobachtung zugänglicher war. Um den gewaltigen Einfluß dieser Übertragung auf den Dressurgang zu zeigen, ist es nötig, die Gesamtprotokolle mehrerer Käfer vom 28. I. ab wiederzugeben. Es sei besonders auf den enormen Unterschied im Verhalten der einzelnen Individuen hingewiesen, der sich in den Protokollen vor und nach der Versetzung gleich stark aufdrängt.

28. I.: „süß 1“: Salzwatte + Chinin: —; Zuckerpinsel: +; Bel.; nach Pause: auf Salzwatte —, Bel.; nach Pause auf reine S IZlösung: — —; Bel.; Bel.; 2 Stunden später auf reine Salzlösung: —; Bel.

„Süß 2“ und 3 ähnlich süß 5 und 6, doch etwas schlechter.

Süß 4; Salzwatte + Chinin: +, +, +, +, +, +, +, +, +, +, +, +, +, +, + (große Erregung), — (!); Zuckerwatte: +, Bel. (vor Aufregung schwamm der Käfer nicht mehr von der Stelle weg, wo Zucker gegeben wurde, während er vorher zwischen jeder Probe auf- und abgeschwommen war); Salzwatte + Chinin: +, +, +, +, ×, —; Bel.; 2 Stunden später: Salzwatte + Chinin: +.

Süß 5: Salzwatte + Chinin: +, —; Zuckerwatte: +; Bel.; nach Pause: Salzwatte + Chinin: +, ×, —, —; Bel.; Bel.; nach 2 Stunden auf reine Salzwatte: — (!).

Süß 6: Salzwatte: — (!), —; Zuckerwatte: +; Bel.; nach Pause auf reine Salzwatte: —, —; Bel.; nach 2 Stunden auf reine Salzwatte: —.

Nun wurden am 29. I. in flache Schalen übertragen Tier 1—5, in ein dem bisherigen gleiches Standgefäß Tier 6. Bei der Überführung kamen die Käfer zugleich in kälteres Wasser (Temperatur von 19 auf 12½° erniedrigt); sämtliche Tiere wurden an einem Futterbrocken hängend übersiedelt, um jede Aufregung möglichst zu vermeiden; sie fraßen auch im kälteren Wasser ruhig weiter und nur „süß 3“ geriet,

nachdem er den Brocken vollends verzehrt hatte, in helle Raserei, die sich jedoch nach 1 Minute wieder legte.

Die Dressurverhältnisse gestalten sich am nächsten Tag folgendermaßen:

29. I.: süß 1: Salzwatte + Chinin: —, —; Zuckerwatte: — (!), frißt auch Zuckerfleisch nicht!

Süß 4: Salzwatte: +, — (!!); Zuckerwatte: +; Bel.

Süß 5: reagiert nicht auf Salzlösung, nicht auf Zuckerwatte noch auf Zuckerfleisch.

Süß 2 und 3 ebenfalls unnormal.

Süß 6: Salzwatte: +, ×, ×, —; Zuckerwatte: +; Bel.

Alle sechs Tiere legen also ein ganz auffallend abweichendes Verhalten an den Tag. Am schroffsten ist der Abfall bei dem sonst weit voranstehenden Tier 1, doch überrascht Tier 4 fast noch mehr. 2, 4, 6, die schließlich zum Fressen geneigt wären, dürfen sich nicht sättigen.

Das überraschende Benehmen kann zwei Gründe haben, da zu gleicher Zeit zwei Faktoren des Milieus geändert wurden: der Wohnraum und die Temperatur. Daß letztere Änderung sicher von Einfluß war, zeigt sich bei Tier 6, das sonst unter gleichen Bedingungen geblieben war, trotzdem aber wesentlich schlechter reagierte als am Vortag. Da sich nun der Temperatursprung in dem geheizten Zimmer bald wieder ausgleichen konnte, mußte auch der damit parallele Sprung im Protokoll wieder der bisherigen Stetigkeit Platz machen. Tatsächlich reagiert „süß 6“ am nächsten Tage von Beginn an fehlerfrei (!), während die Unstetigkeiten bei allen übrigen Tieren der Gruppe anhalten. Dieser überraschende Rückgang — im Dressursinn gesprochen — muß demnach auf den anderen Faktorentausch zurückgeführt werden.

Am 3. II. ergeben die Aufzeichnungen z. B. für „süß 1“ noch das wenig veränderte Bild:

Auf Salz- oder Zuckerpinsel keine Reaktion; Zuckerfleisch: frißt ganz wenig; nach 1 Stunde: verhält sich wieder genau so; das gleiche nach einer weiteren Stunde.

Um nun den Einfluß des Wohnraumes noch genauer zu erfassen, wurde zunächst der ehemals beste Käfer, süß 1, wieder in sein altes Standbecken zurückgebracht, wobei diesmal eine Temperaturänderung vermieden wurde.

Schon am nächsten Tage ist das Tier wesentlich lebhafter; seltensamerweise wird aber zunächst nur die Assoziationsstufe: salzig = schlecht wiederhergestellt. Die 2. Stufe süß — gut kehrt erst am folgenden Tage wieder, so daß demnach die beiden Dressurakte aufs schönste voneinander losgelöst erscheinen. Bei Rückversetzung von „süß 5“ konnte ich später das Gleiche nochmals beobachten.

Wir wenden uns wieder der Betrachtung der Dressurfortschritte von „süß 1“ zu. Nachdem er am 9. II. wieder ganz normal reagierte,

wurde am 11. II. eine neue Komponente eingeführt, indem ich dem Tier statt Salzwatte zum erstenmal Chinin-Salzfleisch anbot. In der Tat wurde einmal zugegriffen und 14 Sekunden lang lebhaft geprüft, doch genügte auch dies wieder, um fortan den Gelbrand vom Salzfleisch fernzuhalten. Während der Geschmacksprobe waren die Bewegungen des Käfers ungemein beschleunigt und erregt gewesen.

Interessant ist bei dieser Neuerung das Verhalten von „süß 4“, der den Brocken erst 87, dann nach kurzer Pause nochmals 42 Sekunden fieberhaft bekaute, ehe er ihn wegwarf. Nach einer einmaligen Drehung um sich selbst haschte das Tier den Köder wieder, um ihn weitere 11 Sekunden zu bearbeiten. Darauf plötzliche Flucht.

Käfer 4, der sich stets durch die größere Zahl von Fehlern so unliebsam von seinen Gefährten abgehoben hatte, zeigt dem Protokoll zufolge sein Zurückbleiben auch deutlich in den hohen Sekundenzahlen, die jede Beutekontrolle benötigt.

Probeweise wurde nun die Dressur bis 16. II. unterbrochen, so daß die Tiere in dieser Zeit ein reiches Quantum Freßlust aufspeicherten. Das Ergebnis war überraschend:

16. II.: „süß 1“: Salzwatte + Chinin: +, +, +, +, ×; nach Pause: ×, ×, +, ×; Pause: ×, +, —, —, nach Pause: —, —; Zuckerpinsel: sehr lebhaft +; Bel.; nach Pause: Salzwatte + Chinin: ×, ×, × (!), —, —; Zuckerpinsel +; Bel.; nach 2 Stunden: Salzwatte + Chinin: —, —; Zuckerpinsel: +; Bel.; nach Pause reiner Salzpinsel: —, —; Zuckerpinsel: +, besonders stark.

„Süß 6“: Salzwatte + Chinin: +, nur ganz kurz, dann wütend —, —, —; nach Pause: —, —; Zuckerpinsel: 0 (!); nimmt einen Zuckerbrocken erst nach vielem Locken und frißt, nachdem öfter an ihm gezerrt wird; 2 Stunden später: Salzwatte + Chinin: —, —; Zuckerpinsel: +; bleibt weiterhin gut.

Der starke Hunger veranlaßte offenbar das sonst so vorsichtige Tier 1 zu dem häufigen Anbeißen; interessant ist, daß nach der ersten Fütterung wieder ein teilweiser Rückschlag erfolgte, obwohl eine  $\frac{1}{4}$  Stunde lange Pause kurz vorher keine Verschlechterung verursacht hatte. Ich konnte das bei der gleichen Gelegenheit oft beobachten, so besonders bei Dressurbeginn, als noch kein „Warn“-Reiz eingeführt war (s. S. 417). Offenbar stehen hier Hunger und Warnreiz gegeneinander und das nach den zahlreichen Fehlbißes gewonnene Übergewicht des Warnreizes wurde beim Verzehren des ersten Brockens durch die Freßgier wieder gestört. Mit zunehmender Sättigung des Käfers gewinnt der Warnreiz wieder die Oberhand.

Tier 6 hatte wohl in seinem Hunger zu heftig angebissen, dabei eine besonders große Menge Chinin in seine Mundhöhle bekommen und hatte nun größere Mühe, den bitteren Geschmack wieder los zu werden; der Käfer hatte also selbst dem Warnreiz den größeren Einfluß verschafft. So durfte sich das 0 der Gegenprobe erklären, in Analogie zu dem gleichen Verhalten bei tasterlosen Käfern.

Am nächsten Tage reagierten beide Tiere wieder wie gewöhnlich.

Nun sei noch einer anderen Beobachtung an „süß 4“ gedacht. Dieses Tier, von dem fast nie ein brauchbares Verhalten zu verzeichnen war, zeigte plötzlich die schönste Reaktion, als eines Tages probeweise an Stelle der nun schon gewöhnten süßen und salzigen Fleischsaftlösungen mit reinem Zucker- und Salzwasser experimentiert wurde. Es seien drei aufeinanderfolgende Protokolle von diesem Tier angeführt:

25. II.: Salz + Fleischsaft + Chinin: +, +, +, +, ×, ×, +, ×, ×, ×, +, ×, ×; Zuckerpinsel + Fleischsaft: +; Bel.; Pause: Salzfleischsaft + Chinin: +, ×, ×, ×; Zuckerpinsel: +; Bel., Bel., Bel.

27. II.: Salzfleischsaft + Chinin: +, +, +, ×, +, —; Salzfleisch + Chinin: +; wirft den Brocken weg und nimmt nichts mehr; nach einiger Zeit Zuckfleisch: +; Bel.

28. II.: probeweise wieder reines Salz- und Zuckerwasser! reiner Zuckerpinsel: — (!), —; nach Pause: —; Zuckerpinsel: + ausgezeichnet; Bel.; Pause: —, —; nun mit reinem Salzfleisch: — (!); — Zuckerpinsel: +. Dieses Protokoll ist mit Abstand das beste, das bisher von diesem Käfer vorliegt.

Offenbar mußte das Tier sich bei den vorhergehenden Dressuren ziemlich anstrengen, neben dem Fleischgeschmack den Dressur- und Warngeschmack zu unterscheiden; nun, wo die wichtigen Komponenten allein zur Wirkung kamen, war dann die Aufgabe um so leichter, daher das Ergebnis um so besser.

Fassen wir nun die Erfahrungen über den Gang der beschriebenen Negatvdressur zusammen, so ergeben sich als wesentlichste Punkte: die Intensität der angewandten Lock- und Strafreize muß bei erfolgreicher Negatvdressur der Zähigkeit entsprechen, mit der das Tier an seinem bisherigen, gewohnten Verhalten festhält.

Lebhafte Tiere sind daher leichter zu dressieren als träge, da sie erstens viel besser geeignet und geneigt sind, neue Erfahrungen zu sammeln und zweitens weniger konservativ sind als die anderen, bei denen das Unvermögen, neue Assoziationen zu knüpfen ein um so starrereres Festhalten an den alten Erfahrungen bedingt.

Jede Dressurmethode wendet sich nun an das Assoziationsvermögen der Dressurtiere und ist durch dessen Umfang in ihrem Erfolg begrenzt. Da aber jedes Dressurverfahren andere Anforderungen an jene Fähigkeit stellt, ist es auch in seiner Anwendbarkeit aus sich heraus auf bestimmte Tiere beschränkt und gestattet keine willkürliche Übertragung auf andere, ihnen im Verhalten fernstehende Objekte. Daher muß vor Inangriffnahme jeder Dressur erst festgestellt werden, welche Sinnesmodalität bei der Handlung führend wirkt, die mit dem Dressurreiz zu assoziieren ist (bei unseren Käfern beim Beuteerwerb). Gegen diese selbstverständliche Forderung ist bei vielen „tierpsychologischen“ Experimenten verstoßen worden. Es sei nur an die schematische Handhabung der „Labyrinthversuche“ erinnert.

Daher wurden bei vorliegender Arbeit so weitgehende Vorversuche

ausgeführt, um gerade den Bereich festzustellen, innerhalb dessen vermutlich die Assoziationsmöglichkeiten für die Wasserkäfer liegen<sup>1)</sup>.

In dem den Fischen gewidmeten Abschnitt der Untersuchungen wurde der Feststellung der Breite des Orientierungsbereichs größere Aufmerksamkeit geschenkt und es ergab sich dabei, daß sehr wohl verschiedene Orientierungsmöglichkeiten vom gleichen Tier benutzt werden können; aber auch dann muß jede Anforderung dem Assoziationsvermögen dieses Tieres angepaßt bleiben.

Welcher Dressurmethode ist nun im allgemeinen der Vorzug zu geben, wenn die Grundlagen derselben genügend bekannt sind? Wie läßt sich die Frage entscheiden, ob sich im Einzelfall eine Positiv- oder Negativd Dressur empfiehlt? Im allgemeinen werden lebhaftere Tiere, namentlich räuberisch lebende, ein höheres Assoziationsvermögen besitzen als träge, in einen engen Lebensraum gebundene oder gar festgewachsene Tiere (am wenigsten ausgebildet wird diese Fähigkeit natürlich bei den Parasiten sein). Die Menge der wirksamen Eindrücke und der Gelegenheiten, zahlreiche Erfahrungen zu sammeln, erhöht sich eben mit dem häufigeren Ortswechsel. Je lebhafter aber ein Tier ist, um so mehr Möglichkeiten bieten sich für eine Positivd Dressur; denn die Positivd Dressur arbeitet mit einem Bewegungsüberschuß, vielfach sogar mit dem Spieltrieb eines Tieres. Bei äußerst trägen Tieren sind dagegen die Bewegungen auf das Mindestmaß beschränkt und betreffen nur die notwendigsten Reaktionen; an diesen kann aber wiederum fast stets nur eine Negativd Dressur in Anwendung kommen.

### 3. Vergleich der Positiv- und Negativd Dressur bei den Wasserkäfern.

Hier sei nur mehr auf den Vergleich der eigenen Ergebnisse über Positiv- und Negativd Dressur eingegangen. In der Anwendung auf die *Dytisciden* gestaltete sich ihre Methodik weitgehend verschieden. Die

<sup>1)</sup> Die dabei gewonnenen Ergebnisse lassen die Angaben etwas unverbürgt erscheinen, die sich in C. C. SCHNEIDERS Tierpsychologischem Praktikum S. 465 über die Leistungen eines dressierten *Dytiscus* finden. Dort wird von einem Gelbrand berichtet, der soweit gezähmt ist, daß er, wenn er seines Herrn ansichtig wird, das Becken verläßt, ihm auf die Hand fliegt und dort frißt. Der Vorgang geht etwa folgendermaßen vor sich: Der Käfer sitzt im Wasser, sein Herr geht auf das Becken zu, das Tier schwimmt ihm entgegen und hält sich dicht am Glas. Er geht um das Becken herum, der Käfer folgt. Jetzt kommt letzterer an die Felspartie, die eigens als Anstiegplatz gebaut wurde, steigt hinauf und fliegt ab, in Kreisen umher und auf seinen Lehrer zu. Es setzt sich auf die ausgestreckte Hand und sucht Futter. Das Herausfliegen lernte dabei das Tier abends, wo die Dyt. ja gern das Wasser verlassen. Sein Herr fing ihn einmal mit der Hand und fütterte ihn daraus mit Fleisch. Seitdem (!) verläßt der Käfer das Becken auch am Tage, wenn es offensteht und er seinen Herrn sieht (!).

Nach all meinen Beobachtungen sind diese Feststellungen sehr unwahrscheinlich.

Positivdressur bot den Vorteil rascher Erfolge und außerdem unterlag sie weit weniger Beeinflussungen von seiten hemmender Faktoren. Wir hatten im wesentlichen nur die Veränderung der Wassertemperatur und den öfteren, nutzlosen Ablauf der ganzen Bewegungsfolge schädigend einwirken sehen.

Bei der Negativdressur dagegen fanden wir eine viel breitere Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren, die sich mehr oder weniger der zweckdienlichen Eingliederung in den Dressurverlauf entzogen. Wir können zwei Gruppen solcher Faktoren unterscheiden, je nachdem sie vom Tier aus wirken (Innenfaktoren) oder von außen her, vom „Milieu“ aus (Außenfaktoren). Ein Teil der Innenfaktoren ist insofern von höchster Bedeutung, als sie die Dressureignung eines bestimmten Individuums weitgehend mitbestimmen.

Es ist eine aus der Praxis der Dressur gewonnene Erfahrung, daß sich *alte Tiere* im allgemeinen weniger zum Lernen eignen als junge. „Was Hänschen nicht lernt, lernt Hans nimmermehr“ gilt auch im Tierreich und ich konnte diese Erfahrung nur wiederholen: Käfer, die sich zur Geschmacksdressur noch wohl eigneten, ließen sich auch nachträglich noch mit gutem Erfolg auf die Geruchsdressur umstellen, wenn sie noch keine Zeichen von Altersschwäche an sich trugen; bei drei Tieren jedoch gab ich den Versuch, sie auf Gerüche zu dressieren, bald auf, denn sie zeigten nicht den einfachsten Erfolg; gleichzeitig wurden sie in ihren Bewegungen immer träger, reagierten schon auf starke Berührungsreize nicht mehr, waren kaum mehr zum Tauchen zu bewegen und versprachen daher keine Ergebnisse, die ein Parallelisieren mit den übrigen gestatteten. In der Tat gingen alle drei Tiere im Verlauf weniger Wochen ein, wobei in den letzten Tagen mit ziemlicher Sicherheit ihr Ende vorauszusagen war; sie bekamen nämlich eigenartig steife, gesperrte Gliedmaßen und waren so schwach, daß sie einen Futterbrocken mit den Vorderbeinen nicht mehr halten konnten. Daß es sich wirklich um alte und nicht etwa erkrankte Tiere handelte, ging aus der stark bräunlichen Verfärbung des Chitins auf der Ventralseite hervor. Dieses und die anderen Merkmale lassen nach BLUNCK (aus KORSCHULT) keinen Zweifel, daß die Käfer an Altersschwäche eingegangen waren.

Ich vermüte, daß auch die Verschiedenheiten der einzelnen Protokolle (besonders S. 418) zum Teil auf Altersunterschiede zurückzuführen sind, da meine Tiere zwar vom gleichen Fundort stammen, aber kaum alle gleichaltrig sein dürften. Es wird gelegentlich versucht werden, Dressurversuche an gleichalten Geschwistern vorzunehmen, wobei vor allem auch Wert darauf gelegt werden soll, zu beobachten, ob das Lernen in den ersten Stunden nach Verlassen der Puppenwicke besonders leicht gelingt, wenn die ersten dem Neuling vermittelten Eindrücke bereits im Dressursinne wirken.

Ein anderer Innenfaktor von großem Einfluß ist *die Brunst*. Zwar sind alle Dytisciden das ganze Jahr hindurch zum Geschlechtsakt fähig, doch fällt eine besonders lebhafteste Brunstperiode in das zeitige Frühjahr und den Herbst. Die erste Welle machte sich in meinen Protokollen deutlich geltend, indem brünstige Tiere ohne äußeren Anlaß, zum Teil wochenlang, die regelmäßige Annahme ihrer Nahrung verweigerten und nur gelegentlich einen Brocken Fleisch verzehrten. Von einem Dressieren war in solchen Zeiten natürlich keine Rede.

Ein Beispiel sei angeführt, bei dem es sich um *Cybister*-Männchen salzig 4 (dressiert auf salzig gegen süß) handelt. Am 4. II. und 5. II. reagiert dies Tier noch wie an den früheren Tagen recht gut.

Am 6. II. finde ich folgende Angaben: auf reinen Zuckerpinsel: — (!), —; Salzpinsel: 0 (!), dann sogar — (!), frißt auch nicht.

Was ich anfangs für besonderen Dressurerfolg gehalten hatte (—!), war demnach nur der Ausdruck einer Freßunlust. Trotz dreitägiger Pause ergab das nächste Protokoll kein anderes Bild:

9. II.: —, —, —, × (?), —; Salzpinsel: 0; nach Pause: —, —; Salzpinsel 0; frißt nicht.

An dem Tier war noch eine andere Veränderung wahrzunehmen: Es schwamm dauernd unruhig hin und her, sehr oft die Richtung wechselnd, sehr oft auch an der Glaswand entlang tanzend und häufig das Wasser verlassend. Ein in die Schwimmbahn gespritzter Tropfen Fleischsaft übte nicht die geringste Wirkung auf das Männchen aus.

Erst am 25. II. konnte die Dressur wieder normal einsetzen, und am 2. III. zeigte der Käfer schon wieder die frühere Sicherheit. Bei der späteren Geruchsdressur erwies sich „salzig 4“ als einer der geeignetsten Käfer.

Ähnliche Schwankungen und zwar alle etwa um die gleiche Zeit, waren bei mehreren Käfern zu beobachten, besonders bei Männchen. Selbst der beste Schüler, süß I, stieg vorübergehend aus seinem unbestrittenen Vorrang herab.

Daß es wirklich ein Brunstzustand war, der diese Schwankungen hervorrief, wurde wahrscheinlich gemacht durch vorübergehendes Zusammenbringen solcher Tiere, wobei sie jedoch unter scharfer Kontrolle blieben, da ich eine Kopulation vermeiden wollte; die Männchen nahmen gewöhnlich sofort die Jagd auf und waren nach wenigen Sekunden auf den Weibchen verankert. Selbst zwischen zwei *Dytiscus*-Männchen konnte ich das gleiche beobachten. Nur durch Trennung konnte ich den öfter wiederholten Begattungsversuchen des einen Männchens ein Ende setzen.

Ein anderer Innenfaktor, der aber weit mehr der Kontrollierbarkeit und Regulierung seitens des Versuchsleiters unterliegt, ist der *Hunger*. Er wirkt, wenn er sehr stark wird, den Dressurbestrebungen vollkommen diametral entgegen, denn während jene darauf abzielen, den Käfern in allen unerlaubten Fällen das Zubeißen abzugewöhnen, veranlaßt der Hunger die Tiere gerade zum Entgegengesetzten. Sein Einfluß wird um

so größer als er sich zu den Auswirkungen des „schlechten Gedächtnisses“ addiert. Das Protokoll vom 16. II. auf S. 420 macht den Einfluß des Hungers auf das Verhalten der Tiere ersichtlich; Versuche, den Hunger dem Gang der Dressur in der Weise dienstbar zu machen, daß einzelne Tiere nur in größeren Abständen gefüttert werden und nach einer Fütterungspause beim Auftreffen auf einen Warnreiz diesen um so lebhafter empfinden sollten, schlugen fehl, da besonders freßlustige Tiere häufig nach den ersten Fehlbissen so ungemein aufgeregt wurden, daß ihr Verhalten überhaupt nicht mehr genau festzulegen war; ich verabreichte daher manchmal meinen größten „Fressern“ vor Beginn der täglichen Übung 1 oder 2 kleine Brocken Dressurfleisch, um solchen Störungen auszuweichen; wenn der größte Hunger gestillt war, nahmen sich dann die Tiere viel sicherer und ruhiger.

Was die Dressurergebnisse noch ungemein stark beeinflusste und jedenfalls wesentlich zu den bedeutenden Unterschieden im Erfolg beitrug, waren gewisse *physiologische Verschiedenheiten der einzelnen Individuen*. Schon vor Beginn der Dressur machten sich einige besonders lebhaftige Käfer vor den anderen auffällig; ihnen stand ein Tier gegenüber, das sich gerade durch einen starken Mangel an Beweglichkeit von den Kameraden abhob. Dieser gleiche Käfer fiel dann immer von neuem dadurch auf, daß er zum Verzehren eines Fleischstückchens stets dreibis viermal solange brauchte als alle anderen, dabei auch den Brocken nicht in der sonst üblichen Weise mit den Vorderbeinen drehte oder doch bewegte, sondern nach Art der Raupen fraß. Dieses Exemplar erwies sich zur Dressur als sehr wenig geeignet. Am deutlichsten zeigten sich diese physiologischen Verschiedenheiten, als in das Protokoll eine neue Größe aufgenommen wurde, nämlich die Dauer des Zubeißens in einen schlechten Bissen, bzw. dessen Kontrolle auf genießbarkeit.

Für unsere alten Bekannten „süß“ 1—6 bekam ich dabei erstmals folgende Vergleichswerte:

1: 6 Sek., 2: ohne Mundtaster! 1 Sek. (!); 3: 4 Sek., 4: 52, dann 27 Sek., erhascht aber nochmals den geworfenen Brocken; diesmal 40, 6, 3 und 4 Sek.; nach Pause mit Fütterung neuerdings 11, 6, 2 Sek.; 5: 9, 2 Sek.; 6: 12, 13, 1 Sek.

Die „Austauschversuche“, wobei der Käfer den bereits ergriffenen Chinin-Fleischbrocken gegen einen dem Fühler genäherten Dressurgeruchbrocken auswechseln sollte, ergab bei Tier 1, 2, 3 und 5 sofortige Wahl, während süß 4 8—12 Sek., Tier 6 einige Male 2—3 Sek. zögerte, ehe es den Austausch vollzog.

Absichtlich griff ich bei der Besprechung der physiologischen Verschiedenheiten wiederum die alten Dressurtiere süß 1—6 aus den Protokollen heraus, um an dieser Stelle auf die Beziehungen zwischen physiologischen Unterschieden und Dressureignung hinzuweisen; es ist immerhin eine starke Parallele in den Dressurprotokollen und den eben gegebenen Aufzeichnungen vorhanden. Unter Berücksichtigung weiterer

Beobachtungen dieser Art muß es sich ermöglichen lassen, aus zahlreichen Reaktionen eines Tieres eine Art Prognose für die Dressierbarkeit dieses Individuums aufzustellen, eine Arbeit, die viel Material erfordert, für die aber bereits gewisse Anhaltspunkte gegeben sind.

Wie stark sich eine Änderung im physiologischen Zustand eines Tieres in den Dressurergebnissen auswirkt, zeigten die Beobachtungen an tasterlosen Käfern. Wie nun bei diesen Halbinvaliden die Änderungen in der Reaktionsweise auf der stärkeren Betonung eines Sinnes auf Kosten eines anderen beruhen, so sind wahrscheinlich manche der hier festgestellten physiologischen Verschiedenheiten auf verschiedene Schärfe bestimmter Sinne, speziell des Geschmackssinnes, zurückzuführen.

Es geht schon aus der Besprechung dieser Innenfaktoren hervor, wie individuell bedingt die Reaktion jedes Tieres ist; sie erscheint als Resultante zahlreicher Komponenten, deren gegenseitige Bewertung uns kaum gelingen wird, da sich ja zahlreiche Faktoren unserer Wahrnehmung überhaupt entziehen.

Weiterhin ist der Verlauf der ganzen Dressur temporären Schwankungen ausgesetzt. Jeder einzelne Dressurtag steht unter dem Zeichen gewisser „Stimmungen“ der Schüler, die sich der qualitativen und quantitativen Beschreibung fast ganz entziehen. Sie haben ihre Wurzel in geringen Verschiebungen im Zusammenwirken all jener Außenbedingungen, die in ihrer Gesamtheit den „Lebensraum“ des Tieres bilden.

Es wurden schon solche Störungen angeführt. So wirkte sich das Umsetzen der Tiere aus tiefen Gefäßen in flache Schalen außerordentlich stark aus. Der Gelbrand bevorzugt im Freien stehende Gewässer von mindestens 10—30 cm Tiefe, wo er dann, den größeren Tiefen ausweichend, vor allem die flache Uferzone belebt. Daher erschienen ihm in Gefangenschaft Becken von angegebener Wasserhöhe wohnlicher als flache Schalen, die ihn am Tauchen völlig verhindern; der plotzliche Übergang aus den hohen Gläsern in die seichten Wannen machte sich daher so ungemein stark im Verhalten der Käfer geltend; später wurden denn auch eigene Aquarien nach Maß hergestellt, die allen Bedürfnissen Rechnung tragend größere Weite mit entsprechender Tiefe vereinigten (25 × 30 × 15 cm).

Auch der Mangel an horizontaler Bewegungsfreiheit macht die Tiere zur Dressur ungeeignet; sie sind dann entweder sehr unruhig und schwimmen stets die Wände entlang oder sie werden ziemlich stumpfsinnig und träge; das letztere gilt namentlich für die kleineren Arten (*Dytiscus circumcinctus*), die ohnehin wenig lebhaft erscheinen.

Von großem Einfluß auf die momentane „Stimmung“ eines *Dytiscus* ist die Helligkeit der Umgebung. Für diese äußerst lichtscheuen Tiere

bedeutet es eine hohe Anforderung, bei Tage gleichmäßig zu reagieren, wo ihnen doch im Dressurinteresse jede Möglichkeit eines Unterschlupfes genommen ist. Es erwies sich auch als nötig, die Dressur immer bei diffusum Tageslicht vorzunehmen, im Sommer am besten bei herabgelassenem Vorhang. War die Belichtung zu stark, so wurden die Käfer stets sehr unruhig und unberechenbar. Eine möglichst gleichmäßig diffuse Helligkeit wirkt mit als zweckdienliches Moment bei der Dressur der Dytisciden.

Außerordentlich stark spiegelte sich jede Temperaturänderung in den Protokollen wieder. Es sind ja Beispiele dafür gegeben (s. besonders das Amputationsprotokoll von S. 404/05, das die ungünstige Wirkung eines geringen Temperaturrückganges bei einem Käfer zeigt, der während wiederholter Operationen vollkommen ruhig geblieben war). Dabei wird besonders eine Temperaturverringerung ungünstig aufgenommen; schon plötzliche Schwankungen von 1° C machen sich häufig in leichten Abweichungen vom gewöhnten Verhalten geltend. Die Dytisciden besitzen überhaupt einen guten Temperatursinn, denn auch im Trocknen sitzende Exemplare reagieren bei Annäherung einer warmen Nadel sofort mit lebhaftem Fühlerzittern; sie marschieren dann gewöhnlich einige Schritte dem Wärmeherd entgegen, um kurz davor plötzlich abzuschwenken und ins Wasser zu rutschen.

Während Temperaturschwankungen des Wassers so rasch quittiert werden, bleibt im allgemeinen dessen Reinheitsgrad von geringem Einfluß auf das Wohlbefinden der Käfer. Da sie ihre Atemluft direkt der Atmosphäre entnehmen, sind sie in mäßigen Grenzen vom Sauerstoffgehalt des Wassers unabhängig. Für die Dressur dagegen war natürlich der Aufenthalt in stets erneuertem Wasser Bedingung, denn bei jeder einzelnen Übungsstunde wurde demselben eine wenn auch geringe Menge Duft- und Geschmacksstoffe mitgeteilt, die dann höchst ungünstige Nebenwirkungen gehabt hätten. Versuchsweise wurde bei einigen Tieren vorübergehend mit dem Wasserwechsel ausgesetzt, was zunächst absolut ohne Einfluß zu bleiben schien. Als aber dann schließlich das Wasser erneuert wurde, zeigten fast alle betreffenden Tiere einen deutlichen Sprung im Protokoll; sie reagierten wesentlich sicherer und richtiger als zuvor, denn offenbar hatte eben doch eine allmähliche Anreicherung der minimalen Duftmengen stattgefunden, die sich dann zu jedem neu gebotenen Duftreiz, ob Dressur- oder Warnduft, addierten und dessen Reinheit somit herabsetzten. Es ist das ein Parallelstück zu der Beobachtung, daß nach mehrtägiger Dressur auf salziges, bzw. süßes Fleisch die Sicherheit der Reaktion bei allen Tieren sich steigerte, als ich wieder die einfach definierte, reine Salz- bzw. Zuckertlösung einführte.

Ein plötzliches *Erschrecken* vermag ungemein stark auf die Gelbrandkäfer einzuwirken. Sie sind dann gewöhnlich für die nächste Dressur-

probe unbrauchbar, lassen sich aber relativ leicht wieder beruhigen, besonders wenn es gelingt, ihnen einen Brocken Futter als Versöhnungsmittel beizubringen. Man kann dann gerade bei diesem Manöver sehr deutlich das allmähliche Wiederkehren von Ruhe und Interesse beobachten. Ich will einen einzigen unfreiwilligen Zwischenfall dieser Art beschreiben. Bei einem an Essigsäure gewöhnten Kletterkäfer rutschte gelegentlich infolge einer heftigen Erschütterung der auf einer Kante stehende, kubische Kletterstein an der anstoßenden Glaswand des Aquariums ab und klemmte für einen Augenblick den Ahnungslosen zwischen sich und das Glas. Nach der Befreiung aus seiner peinlichen Lage fuhr der Käfer minutenlang wie toll umher, kam dazwischen zuweilen zur Ruhe, um aber bei der leisesten Annäherung meinerseits im höchsten Schrecken wieder zu flüchten. Nach 10 Minuten war das Tier soweit beruhigt, daß ich ihm vorsichtig einen Brocken Dressurfleisch nahebringen konnte. Es nahm aber erst gar keine Notiz davon und machte dann plötzlich mit heftigem Ruck kehrt und schwamm weg. 10 Minuten später wiederholte ich mein Angebot und diesmal begannen Antennen und Taster des Tieres leise zu zittern, doch kam es zum Anbeißen auch diesmal noch nicht. Nach weiteren 8 Minuten reagierte das Tier bereits wieder soweit, daß ich es auf den Stein in seiner neuen Lage hinauflocken konnte, wo es dann seine Belohnung erhielt. So dauerte in diesem Falle die ganze Aufregung nur etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde, doch zeigte sich bei diesem Käfer in den nächsten Tagen noch oft eine lebhafte Fluchtreaktion, wenn ich etwas unvorsichtig an das Becken heranging.

Wiederholte Beobachtungen solcher Art ließen mich den Versuch wagen, Schreckreize der Dressur dienstbar zu machen und ich dressierte daher ein Zuckertier in der Weise, daß ich ihm jedesmal beim Einbeißen in das verbotene Essigfleisch einen leichten Schreck verursachte, indem ich ihm anfangs mit der Pinzette einen ganz schwachen Schlag auf den Rücken gab, später aber immer ganz leicht ins Bein kniff. Namentlich das letztere Mittel war sehr wirksam und der Käfer bildete offenbar die etwas ungewöhnliche Assoziation: süßes Fleisch ist gut, essigsäures Fleisch aber kneift. Bald genügte die leiseste Berührung des betreffenden Beines, um den Käfer auf einen Fehler aufmerksam zu machen. Gegen das Ende der Dressurzeit kam es nur mehr selten und zwar stets nach den Pausen vor, daß der Gelbrand sich soweit vergaß, in saures Fleisch zu beißen. Über 2 Tage blieb die Dressur auch hier nicht erhalten.

Wenn soweit auch die „Dressur“ von Erfolg war, so ist sie doch nicht im geringsten zu empfehlen; sie arbeitet mit zu gewaltsamen Kraftmitteln.

Immerhin beweisen auch diese Ergebnisse die Ausbildung eines Assoziationsvermögens und zeigen, wie stark eine Dressur durch Schreckreize in ihrem normalen Fortschritt beeinträchtigt werden kann.

Um so überraschender wirkt die Tatsache, daß die Käfer durch Verletzungen kaum zu Abweichungen von ihrem konstanten Verhalten veranlaßt werden. Ich habe allerdings nur Operationen an Fühlern und Tastern ausgeführt, kann aber feststellen, daß fast in sämtlichen Fällen eine so geringe Schockwirkung auf die betreffenden Tiere ausgeübt wurde, daß sie ruhig an dem vorher dargereichten Brocken weiterfraßen und höchstens nach dem Verzehren desselben etwas unruhig wurden und im Aquarium herumschwammen. Meist blieb aber auch dies aus und nur eine öfter wiederholte Putzbewegung mit dem Vorderbein ließ schließen, daß der Käfer an der Wundstelle einen unangenehmen Reiz verspürte.

Nur manchmal war die Störung eine so weitgehende, daß das zuvor dressierte Tier nach anfänglich richtiger Reaktion über die Operation hinweg das Gelernte verlor; und stets genügte dann ein einmaliges Fehlbeißen, um die alte Reaktionssicherheit wieder zu erzielen. Es darf damit nicht das Umschlagen der richtigen zur falschen Reaktion beim völligen Verlust der Geruchsorgane verwechselt werden, das eine Ausfallserscheinung und keine Schockwirkung darstellt.

Auch v. FRISCH gibt an, daß die Fühleramputation bei Bienen so lange keine merklichen Ausfallserscheinungen zeitigte, als noch Porenplatten tragende Glieder vorhanden waren. Unmittelbar nach der vorsichtig ausgeführten Operation gingen die Bienen fast stets ihrer Arbeit nach als ob nichts geschehen wäre. Schockwirkungen waren also nicht festzustellen.

Als Gesamtergebnis dieses Abschnittes läßt sich zusammenfassen: Da durch jeden Wechsel in bestimmten Außenbedingungen eine Unstetigkeit im Dressurverlauf veranlaßt wird, ist auf eine möglichst allseitige Konstanz dieser Außenbedingungen hinzuwirken. Jede einzelne derselben muß dabei so gestaltet werden, daß ihre Gesamtheit möglichst den natürlichen Lebensansprüchen gerecht wird.

Dieser breiten Abhängigkeit von zahlreichen Faktoren, wie sie nun für die Negativdressur bei den Wasserkäfern entwickelt wurde, steht eine auffallende Stetigkeit und Selbständigkeit der Positivdressur gegenüber. Wir sahen eigentlich nur das Schwanken der Wassertemperatur, das Erschrecken und gewisse Änderungen der Technik von meßbarem Einfluß werden. Das mag nun verschiedene Begründungen erfahren. Zunächst ist die Zahl der Dressurtiere eine weit geringere, daher das Beobachtungsmaterial rascher erschöpft, denn gerade die vergleichende Betrachtung wird hier wertvoll und notwendig. Erst wenn eine beobachtete Reaktion auf den Wechsel irgendeines Faktors bei zahlreichen Vergleichstieren den gleichen Ablauf und die gleiche Bindung an eben diesen Faktor zeigt, kann mit einiger Sicherheit die Faktorenänderung als die Ursache der stets eintretenden Reaktion bezeichnet werden.

Solche Vergleichsmöglichkeiten stehen mir bei den Kletterdressuren nur in beschränktem Maß offen. Außerdem wirkt die Tatsache stark mit, daß bei der Positivdressur sich taugliche und unbrauchbare Individuen rascher schieden und letztere dann bis auf eines außer acht gelassen wurden.

Sicher bietet die Positivdressur (in Anwendung auf meine Käfer) gewisse Vorzüge vor der Negativdressur. Eine Reihe von Faktoren, die ich bei jener als störend empfunden habe und die eine Einbeziehung in die Dressur selbst nicht gestatteten, waren bei der Positivdressur gerade förderlich. Es sei hier nur hingewiesen auf den Einfluß des Hungers, über dessen Stellung im Rahmen der Negativdressur ja hinreichend gesprochen wurde. Während es bei dieser den Tieren mit steigendem Appetit nur um so schwerer fiel, sich des Zubeißens zu enthalten, wurden die Klettertiere gerade durch das erhöhte Nahrungsbedürfnis veranlaßt, nach dem ersten gereichten Brocken nur um so eifriger auf dem Stein nach weiterem Futter zu suchen. Im ersten Fall wirkte also der physiologische Zustand der Dressur entgegen, im letzteren mit ihr zusammen.

Auch die Brunst konnte bei der Kletterdressur nicht in dem Maße störend wirken wie bei der anderen. Zur Zeit des gesteigerten Geschlechtstriebes zeigten zwei der Tiere eine ziemliche Unruhe, verbunden mit lebhafteren Bewegungen und Einschränkung der Ruhepausen. Und gerade das Verlassen des Wassers konnte ich damals häufig ohne sichtbaren Anlaß beobachten. Da den Käfern dabei aber nur ein günstiger Weg zur Verfügung stand, trugen diese oft wiederholten Ausflüge nur dazu bei, sie an diese Bahn zu gewöhnen, wenn sie dabei auch selten Futter begehrten. Weil eben bei diesen Klettertouren die Absicht des Futterholens fehlte, konnten sie nicht in der Weise schaden wie die durch Hunger veranlaßten, die dann das Tier auf dem Stein enttäuschten und vom öfteren Nachsteigen abhielten.

Diese Erklärungen mögen genügen, um den recht verschiedenen Verlauf der beiden Dressuren zu begründen. Es ergeben sich übrigens auch zahlreiche Parallelen, die jetzt, da die äußeren Faktoren so wenig Gemeinsames zeigen, um so wahrscheinlicher auf innere Komponenten zurückzuführen sind. So zeigen sich z. B., selbst bei Ausschaltung des unbrauchbaren Tieres, wieder große individuelle Unterschiede. Wenn von den anfangs gemeinsam gehaltenen Männchen das eine stets einige Male öfter die Futterplattform aufsucht als das andere, so ist dafür kaum ein geringerer Lernerfolg verantwortlich zu machen; die beiden Tiere kommen wahrscheinlich so lange zum Fütterungsplatz, bis sie gesättigt sind und so muß eben angenommen werden, daß Käfer 2 schon mit fünf Brocken so satt ist wie sein Gefährte erst mit neun. Dies ist dann insofern von Einfluß auf das „Lernen“, als eben Tier 1

den Weg bedeutend öfter zurücklegt als Tier 2. Es wäre demnach wieder ein physiologischer Unterschied die Ursache des abweichenden Verhaltens.

Ein prinzipieller Unterschied zwischen den beiden Dressurarten besteht also nicht; sie hängen beide von gleichen Begleitfaktoren ab, nur in sehr verschiedenem Maß. Das ist deshalb von Bedeutung, weil sich die zwei Methoden oft, ja meist gegenseitig ergänzen. Es sei nur ein praktischer, leicht zu beobachtender Fall angeführt. Wenn ein lebhafter Hund von seinem Besitzer dazu abgerichtet wird, ihm irgendwelche Gegenstände, wie Stock, Zeitung usw. nachzutragen, so ist das eine Positivdressur, die nur bei einem spielerischen Tier Erfolg hat und von vornherein eine gewisse Neigung zum Apportieren benutzt. Wenn nun das gleiche Tier daran gewöhnt werden soll, seinem Herrn vom Delikatessengeschäft aus die Wurst in einem Körbchen nach Hause zu tragen, so muß hier erst eine Negativdressur einsetzen, die dem Hund verbietet, Apportierobjekte zu fressen. So greifen hier wie in zahllosen anderen Fällen die beiden Methoden ineinander.

Doch kommt jeder eine bestimmte Anwendbarkeit zu und zwar in der Art, daß die eine günstig erscheint, wo die andere versagt. Wenn die Positivdressur den Vorteil bietet, daß sie in ziemlich beliebigem Maße entsprechende Erweiterungen gestattet und vor allem dadurch besonders besticht, daß sie nicht mit unnatürlichen Strafreizen zu arbeiten braucht, so ist ihr gerade da die Wirksamkeit entzogen, wo sie auf stark ausgeprägte Triebe im Tier stößt, die ihr hindernd im Wege stehen oder wo die vom Tier geforderte Assoziationsart seinem natürlichen Verhalten wesensfremd ist. Die Negativdressur kann eben mit starken, dosierbaren Strafreizen arbeiten, die Positivdressur muß dagegen Belohnungen als Reize zur Anwendung bringen.

Damit sind im wesentlichen die Beziehungen und Unterschiede zwischen den beiden Dressurarten erschöpft und es wäre leicht, diese Gedankengänge auch auf die allgemein üblichen oder zu speziellen Zwecken angestellten Dressurversuche an anderen Tieren zu übertragen. Es seien nur einige Hinweise in dieser Richtung gegeben. Die allgemein bekannten Dressuren der PAWLOW-Schule und von KALISCHER sind fast durchwegs reine Positivdressuren an Hunden; entsprechende Insektendressuren, vielleicht die bestbekanntesten Positivdressuren überhaupt, sind die Farb- und Geruchsdressuren an Bienen, die durch v. FRISCH so vielseitig ausgewertet wurden.

Beispiele für Negativdressuren finden sich besonders in Arbeiten über „niedere“ Tiere; hierher gehören z. B. die Farbdressuren an Libellenlarven durch KOEHLER (5); doch auch an Säugetieren kamen Negativdressuren zur Anwendung, so z. B. durch YERKES (3) bei seinen Untersuchungen über das Farbensehen der Mäuse. Jede „Wahlmethode“,

bei der ein Tier zwischen zwei Reizen zu entscheiden hat und für eine falsche Wahl bestraft wird, gibt ein Beispiel für eine Negativdressur.

Eine Kombination der beiden Methoden ist das Häufigste und liegt der allmählichen Zähmung aller Haustiere zugrunde; auch bei meinen Versuchen an Ellritzen, die im folgenden Abschnitt ihre Besprechung finden sollen, bringe ich Positiv- und Negativdressur kombiniert zur Verwendung.

### B. Versuche an Fischen.

Die Beobachtung des Dressurverlaufs bei den Käfern hatte ergeben, daß sich die Einflüsse der Umgebung bei den einzelnen Individuen sehr verschieden intensiv geltend machten, daß aber doch ganz allgemein die Dressurkurve sofort einen außerordentlich unsteten Verlauf nahm, wenn irgendein Faktor des Lebensraums eine (oft geringe) Veränderung erfahren hatte.

Diese starke Abhängigkeit von den Umweltsbedingungen konnte nun sehr wohl eine spezifische Eigenheit des Dressurakts an „niederen Tieren“, an Wirbellosen sein, vielleicht sogar der Ausdruck einer recht primitiven „Psyche“. Dann müßte die Dressur an Wirbeltieren von diesen unerwünschten Beschränkungen frei oder doch freier sein und der stetige Verlauf derselben könnte dann als Zeichen dafür gelten, daß bei diesen „höheren“ Tieren eine größere Unabhängigkeit und Selbständigkeit der psychischen Funktionen Platz gegriffen habe. Daher erschien es wünschenswert, ähnliche Versuche wie an den Käfern parallel dazu auch an Wirbeltieren auszuführen, wobei es besonders zweckdienlich sein mußte, unter möglichst gleichartigen Bedingungen zu arbeiten, d. h. wiederum Wassertiere als Versuchsobjekte auszuwählen.

Die lockendsten Aussichten bieten die Fische. Namentlich durch die experimentelle Bearbeitung der Streitfrage, ob die Fische Farben sehen und unterscheiden können, ist durch von HESS und von FRISCH viel Material über die Dressierbarkeit der Süßwasserfische geliefert worden; daneben wurde das Dressurverfahren bei Fischen in den Dienst mancher anderen physiologischen Untersuchung gestellt. Aus all diesen Versuchen ging hervor, daß die Fische zu assoziieren vermögen und meist auch für adäquate Dressuren recht gut brauchbar sind.

Es standen mir zwei verschiedene Typen zur Verfügung: Grundfische in Gestalt von mehreren *Cobitis barbatula* (Schlammbeißer) und Schwebefische, nämlich die schon viel dressierte *Phoxinus laevis* (Ellritze oder Pfrille), die ersteren relativ träge und nur für das Fressen interessiert; die letzteren stets lebhaft, munter, jede Bewegung in der Umgebung verfolgend. Aus diesem Grund entschied ich mich nach längeren Vorversuchen für Ellritzen; dazu kam, daß diese Art schon auf Geschmack-, Geruchs- und Gesichtsstimuli mit gleichem Erfolg dressiert

worden war (STRIECK, v. FRISCH u. a.) und daher für meine Zwecke wohl geeignet erscheinen mochte. Ich brauchte nun nur zu wählen, welche Art der Dressur ich bei meinen beiden Tieren anwenden wollte.

Schon bei der gewöhnlichen Beobachtung im Becken dokumentiert sich die Ellritze als ein ausgesprochenes Augentier. Auf kleine Stückchen Fleisch, farbige Glasperlen, bunte Steinchen schießt das behende Tier in gleicher Weise los, wenn sie ins Wasser geworfen werden und erst in nächster Nähe dreht es sich dann ab. Oft kommt es auch vor, daß ein bereits ruhig am Boden liegendes Objekt wiederholt von der Ellritze aufgesucht und auf seine Freßbarkeit geprüft wird. Das gleiche Interesse erfahren alle Gegenstände von entsprechender Kleinheit, wenn sie an der Außenwand des Aquariums bewegt werden, wie die anfangs recht schleuen Tiere auch zu Beginn stets die Flucht ergriffen, wenn ihnen rasch die Hand genähert wurde. Bald waren sie aber so zutraulich und ruhig geworden, daß sie gern von einer ins Wasser gehaltenen Pinzette ihr Futter wegholten, wobei sie später schon durch lebhaftes Schwänzeln ihrer Erwartung Ausdruck gaben, wenn ich die Pinzette erst allmählich dem Wasserspiegel näherte. Das ergab dann stets so schöne Reaktionen, daß ich mich zur optischen Dressur entschloß. Zeitigte diese dann das Ergebnis, daß die Tiere weit weniger von den Außenfaktoren beeinflußt wurden als die Käfer, so bestand immer noch die Möglichkeit, daß eben die Dressur auf chemische Reize durch jene Abhängigkeit besonders gekennzeichnet würde und es mußte dann eine Neudressur auf die gleichen Reize vorgenommen werden. Vorerst jedoch bot die Gesichtsdressur bessere Aussichten.

Die beiden Tiere waren getrennt in gewöhnlichen Glasaquarien ( $30 \times 20 \times 20$  cm, Wasserhöhe etwa 16 cm), die in einer breiten und halb hohen Zinkwanne nebeneinander standen. Zu Beginn der Dressur waren die Becken mit laufendem Wasser versehen, später trat an dessen Stelle der häufige periodische Wasserwechsel. Gefüttert wurde erst mit geschabtem Kalbfleisch, später stets mit ihrem Lieblingsfutter, ganz kleinen Regenwurmstückchen, etwa von der Größe eines kleinen Stecknadelkopfes.

#### Dressurverlauf.

Es handelt sich nur um die Dressur zweier Tiere, da das Parallelführen so zahlreicher Versuche eine weitere Ausdehnung derselben nicht erlaubte. Daher läßt sich mit Vorteil der Dressurverlauf bei beiden Fischen im Zusammenhang schildern.

#### 1. Farbdressur.

Das anfängliche Ziel war, die Ellritzen an die Unterscheidung von violetter und ungefärbtem Futter zu gewöhnen. Dazu färbte ich ein Stückchen geschabtes Kalbfleisch mit violetter Zuckerfarbe (von Schimmel u. Co., Nr. 89), um dies

Violett dann als Gegendressurfarbe zu benützen. Das gelang dadurch sehr einfach, daß für die Fische offenbar das Fleisch schon durch den Farbstoff allein einen so unangenehmen Geschmack bekam, daß sie es nicht zu fressen vermochten, obwohl alle meine übrigen Tiere, auch die Schlammbeißer, das violette Fleisch wie gewöhnliches nahmen. Der Effekt war, daß violettes Fleisch schon am 3. Tag (29. I.) überhaupt nicht mehr angebissen wurde, wobei aber wahrscheinlich Geschmacksreize mit im Spiele waren, da die Fütterung ohne besondere Vorsichtsmaßregeln von der Pinzette weg im Wasser erfolgte; dann mußten solche Geschmacksreize ausgeschaltet werden. Daher wurde am 2. II. zum erstenmal an Stelle des violetten Fleisches eine ziemlich ähnlich gefärbte Perle geboten, die nicht beachtet wurde, während das gleiche Tier im nächsten Augenblick auf eine schwach orangefarbene Perle von gleicher Größe losschoß, um sie anzubeißen. Dieser einzige Fehlbiß genügte aber, um das Tier für diesen Tag von jedem weiteren An schnappen bei Verwendung von Perlen abzuhalten. Da das Meiden der blauen Perle auch andauerte, nachdem ich die Pfrille in verschiedene, völlig neue Verhältnisse gebracht hatte (Übertragen in ein stark pflanzenbewachsenes Becken,  $1/2$ stündige Gefangenschaft unter einem ins Becken gestellten, umgestülpten Mundglas, Änderung der Wassertemperatur von  $11^{\circ}$  auf  $19^{\circ}$  C), während gewöhnliches Futter stets sofort erschnappt wurde, glaubte ich bereits, das Tier orientiere sich nun nach der Farbe des Angebotenen; doch das erwies sich sehr rasch als falsch.

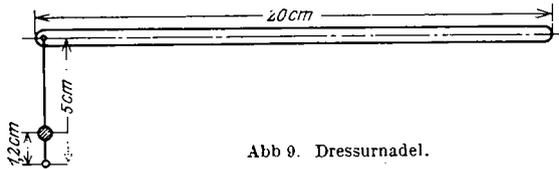


Abb 9. Dressurnadel.

Um nämlich die ganze Dressur einwandfreier zu gestalten, markierte ich nun nicht mehr den Bissen selbst durch Farbe, sondern verband Futter und Farbreiz in der Weise, daß an einer 5 cm langen Nadel, die in einen 20 cm langen Glasstab senkrecht zu diesem eingeschmolzen war, in 1,2 cm Abstand von der Spitze eine blaue, bzw. gelbe Perle befestigt wurde und das Tier nun den Brocken an der Nadelspitze geboten bekam. Beim Zubeißen sah dann der Fisch im Augenblick der geschmacklichen Reizung (oder schon vorher) die farbige Marke; für Tier 1 (= E) war bei blauer Perle der Brocken gut, bei gelber Perle ungenießbar; für Tier 2 (= F) galt gerade das Umgekehrte. Als ungenießbares Objekt verwandte ich reine, weiße Watte, die erst mit heißgesättigter Chininsulfatlösung (1 : 30) durchtränkt und dann getrocknet worden war. Sie wurde fein verknäuelte in ebenso großen Bröckchen geboten wie das Fleisch (siehe Zeichnung 9).

Diese Neuerung brachte beide Tiere anfänglich zu einigen Fehlern; offenbar hatten sie sich bisher nicht nach der blauen Farbe der Perle und dem Rosa des frischen Fleisches gerichtet, sondern eben die zwar gleichgroßen Objekte an sich erkannt. Doch zeigt auch diesmal das Protokoll sehr rasch ein ausgezeichnetes Reagieren; so ergibt die erstmalige Dressur am 13. II. folgendes Bild:

(+ = Anbeißen, — = Nichtbeachten, bzw. rechtzeitiges Abschwenken.)

E: bl(au) = gut, g(elb) = schlecht: g +, +, +, —, kommt nun nicht mehr, bl sofort (!) +; g +, —; bl +; g —, —; bl +; g +, —, —, bl +.

F: g(elb) = gut, bl(au) = schlecht: bl +, —, +, —, —; g +; bl +, —; g +; bl +; g +; bl +, —, —; g +; bl —.

Schon am 16. II. reagierten beide Fische von Beginn an richtig; ebenso am 17. II. Dabei wurde so gefüttert, daß die hungrige Ellritze aus dem Wasser hüpfen mußte, um zu dem dicht darüber (etwa in  $\frac{1}{2}$  cm Höhe) hängenden Fleischbröckchen zu gelangen. Dadurch wurde auf einfachstem Weg jede vorherige chemische Reizung ausgeschaltet, so daß nunmehr nur der optische Eindruck wirksam blieb. Nun sollte sich eine neue Überraschung bieten: Protokoll von F am 17. II.: g +, +, bl —; erst jetzt Fütterung über dem Wasser: g +, bl —, —; g +, bl —, —; es ergab sich also dabei gar keine Änderung im Verhalten des Fisches. Nun wurde die Gegenprobe angestellt: bl mit Fleisch, sofort + (!); g mit Watte — (!); bl mit Watte —; bl. mit Fleisch +.

Das Tier hatte sich also während der ganzen Dressur gar nicht, wie ich angenommen hatte, nach der Farbe der Perlen orientiert, sondern es kannte (ebenso wie E) die Watte vom Fleisch weg, wie vorher das Glas vom Fleisch, obwohl ich mich stets bemühte, in Größe und Form gleiche Stücke (etwa Stecknadelkopfgröße) zu wählen. Das Fleisch ist lediglich schwach rosa gefärbt, während die Watte rein weiß erscheint.

Ich schilderte dieses gewaltig irreführende Verhalten der beiden Fische deswegen so genau, weil es zeigt, welch fehlerhafte Beobachtungen zustande kommen können, wenn man den Tieren eine Orientierung nach Merkmalen aufzwingen will, die ihnen fremd sind, wenn sie zu gleicher Zeit andere Möglichkeiten der Orientierung besitzen, die für sie brauchbarer sind, obwohl sie uns viel weniger auffallend erscheinen.

Obwohl nunmehr gewitzigt, fiel ich der „Schlauheit“ meiner Zöglinge später noch einmal zum Opfer. Am gleichen Tage noch änderte ich die Technik dahin, daß an beiden Nadeln Fleisch geboten wurde, und zwar gutes und mit Chinin verschlechtertes Kalbfleisch; da sie Kalbfleisch ohnehin wenig liebten, brauchte letzteres nur wenige Minuten in kalt gesättigter (1 : 770) Chininlösung zu liegen. Nach ganz wenigen Fehlern war auch jetzt die Wahl wieder absolut sicher; die einzelnen Schwankungen seien bald näher besprochen. Nach einiger Zeit trat wiederholt die Erscheinung auf, daß beide Fische, besonders aber E, auch gute Kalbfleischstückchen wieder ausspuckten und liegen ließen, genau wie es mit den präparierten geschah. Probeweise verfütterte ich nun am 9. III. statt Kalbfleisch — gut Wurmfleisch, das ja ihr Lieblingsfutter war, behielt aber Kalbfleisch — schlecht als Strafreiz bei; verblüffenderweise ergab auch diesmal, nach scheinbar erfolgreicher Dressur, die Gegenprobe die Tatsache, daß die Tiere sich nicht nach dem gewünschten Merkmal, der Farbe, orientierten, sondern wiederum zu jeder Nadel kamen, wenn Wurmfleisch daran hing und Dressur- und Gegendressurstäbchen in gleicher Weise mieden, wenn es Kalbfleisch trug. Obwohl es mir selbst nicht leicht fiel, die beiden Fleischsorten in so kleinen Stücken auseinanderzuerkennen, hatten die Pfrillen in so kurzer Zeit gelernt, das unwesentlich heller gefärbte, ihnen unsympathische Kalbfleisch vom etwas dunkler pigmentierten, röteren Wurmfleischbröckchen zu unterscheiden. Am überraschendsten ist aber die Tatsache, daß E diesen Unterschied auch über die folgende Nacht hinweg behielt, denn am 10. III. kam zwar das sicher freßlustige Tier bei der ersten Blaunadel nach oben, schwenkte aber, da sie Kalbfleisch trug, kurz davor wieder ab; das wiederholte sich mehrmals, auch bei Gelb, und nun brachte ich Wurmfleisch vor die blaue Perle. Sofort (!) +, +, g —, —, bl +, g —, bl +, +.

Also auch diesmal und über die Pause hinweg eine Unterscheidung der beiden Fleischsorten! Dabei hing das Fleisch stets in  $\frac{1}{2}$ —2 cm Entfernung über dem Wasserspiegel!

Durch wiederholtes Nachgeben meinerseits war jetzt die endgültige Methode der Dressur festgelegt. Den Tieren wurde an der Dressurnadel (s. Abb. 9, S. 434) anfangs Kalb-, später Wurmfleisch geboten; sie wurden aber gezwungen, bei jedem Bröckchen über das Wasser zu hüpfen. Je nach der Farbe (Blau oder Gelb) einer an der Nadel steckenden Perle war das dargebotene Futter rein oder durch Chininbehandlung verbittert. Jeder der beiden Fische sollte nun lernen, die Perlenfarbe als Kennzeichen für die Un genießbarkeit bzw. Reinheit des Köders zu beachten und dementsprechend seine „Dressurnadel“ zu besuchen, seine „Warn“-nadel zu meiden. E war auf blau gegen gelb, F auf gelb gegen blau zu dressieren.

Doch nun nach dieser Entwicklung zum eigentlichen Dressurverlauf. Am 17. II. war zum ersten Male an beiden Nadeln Kalbfleisch geboten worden. Damit wurden die Tiere zu einer Umstellung in ihrer Orientierung gezwungen, da ihnen jetzt nur mehr die Perlenfarbe eine Unterscheidung gestattete. Wie bisher immer reagierte E bedeutend rascher, was aus den beiden Protokollen sehr schön ersichtlich ist:

17. II.: E: bl +, g +, bl+, g—, —, —, bl+, g—, —, bl+. Also wieder nur ein Fehlbiß!

F: g+, bl+, g+, bl+, +, —, +, g+, bl+.

Der Unterschied blieb auch in den folgenden Tagen deutlich erhalten. Am 20. II. ist aber auch bei F die Assoziation blau = schlecht soweit gediehen, daß es nicht mehr gelingt, das Tier an den unbewegt hängenden Brocken an der Blaunadel heranzulocken. Sobald aber die Nadel in ruhigen Bewegungen und in immer gleicher Höhe über dem Wasserspiegel bewegt wird, schießt der Fisch von neuem darauf zu und schnappt. Bei der gelben Perle erfolgt natürlich das Zubeißen schon beim Ruhigstehen.

Der 23. II. führte zu einer neuen Beobachtung bei beiden Tieren. So war z. B. E trotz großen Hungers nach zweimaligem Fehlbeißen nicht mehr zu bewegen, nochmals nach dem Gelbbissen zu hüpfen. Sobald aber die Nadelspitze mit dem Chininbrocken soweit in das Wasser getaucht wurde, daß das Fleisch den Spiegel durchbrach, die Perle aber darüber blieb, kam der Fisch heran und biß zu. Die Reaktion erfolgte auch, wenn die Ellritze mindestens 6 cm vom Brocken entfernt war, so daß eine chemische Reizung kaum die Ursache sein dürfte. Das Manöver ließ sich viermal wiederholen, trotz des vorher dauernd so ausgezeichneten Verhaltens. Der Grund für dieses Verhalten ist mir noch nicht klar; vielleicht wurde der Zusammenhang zwischen dem Köder über und unter dem Wasserspiegel gar nicht hergestellt, so daß der eingetauchte Bissen gegenüber dem schwebenden als etwas vollkommen Neues erschien oder es ist anzunehmen, daß der Fleischbissen selbst durch das Eintauchen infolge der veränderten Lichtbrechung ein

etwas anderes Aussehen bekam, wenn auch die Perle nicht die leiseste Veränderung erfuhr. Daß nämlich trotz der Orientierung nach dem gewünschten Merkmal doch auch die Beschaffenheit des Futterbrockens von Einfluß blieb, geht aus einer Beobachtung vom 2. III. hervor; an diesem Tage hatte F nach einem Fehlbiß und dreimaligem vergeblichen Hüpfen nach dem Chininfleischbrocken diesem im ganzen weiteren Verlauf keine Beachtung mehr geschenkt, so daß das Protokoll lautete: bl +, g +, bl dreimal gehüpft, wobei immer rechtzeitig weggezogen; von nun an —, —; g sofort +, bl —, —, —, g +; bl —, —; nun wurde statt der gewohnten Bröckchen ein solches von etwa doppelter Größe an der „Blaunadel“ geboten. Sofort: bl +; +, +, in allen drei Fällen wurde der Brocken rasch weggezogen und nun halbiert: — (!), —, —; g sofort +.

Es sei an dieser Stelle eine andere Beobachtung vermerkt, die auch sehr deutlich die Reaktion auf eine Änderung in der Umgebung darlegt. Aus den Aufzeichnungen ergibt sich, daß F bei der Dressur fast dauernd etwas hinter E zurückblieb. Das schien mir nun zum Teil damit begründet, daß F während der Dressur von E stets mit höchstem Interesse die Vorgänge in dem dicht nebenan stehenden Becken verfolgte und jedes Zuschnappen seines Gefährten erregt beobachtete. Da aber F gerade an die entgegengesetzten Farben gewöhnt werden sollte, so schadete die rege Teilnahme an der Dressur von E jedenfalls seinen eigenen Erfahrungen, während E sich kaum je um die Vorgänge im Nachbarbecken kümmerte. (Das kam daher, daß ich mich bei der Dressur von E über das Becken von F hinwegbeugen mußte.) Ich suchte dem Mangel anfangs dadurch zu steuern, daß ich erst F dressierte bis seine Sättigung ein Ziel setzte und mich dann erst mit E beschäftigte; schließlich griff ich zum radikaleren Mittel der optischen Isolierung der beiden Tiere, indem ich zwischen ihre Aquarien eine helle Blechplatte einschob. Die Stellung der Becken zum Fenster führte dazu, daß die Platte von F aus gesehen hell, von E aus aber dunkel erscheinen mußte, bei E überhaupt zu einer leichten Verdunkelung des ganzen Beckens führte (s. Abb. 10).

Die Wirkung dieser geringen Veränderung sei wieder am Protokoll dargetan.

10. III.: E: Mit Wurmfleisch: bl +, +, g —, —, —, bl +, g —, bl +, +.

F: g +, +; bl: kommt nun überhaupt nicht nach oben und schwimmt **nur** immer am Beckengrund umher; g sofort +, +; bl —, g +.

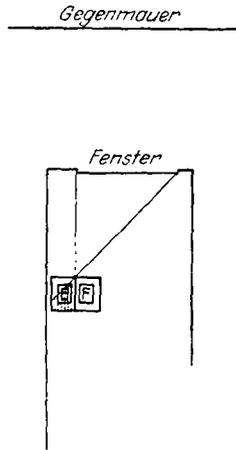


Abb. 10. Plan des Aquariums (nur vordere Hälfte) 1 : 100; zwischen E und F die Blechplatte, deren beide Seiten verschieden stark belichtet sind.

Nun wird die Blechplatte eingeschaltet und 2 Stunden mit den Versuchen ausgesetzt. Danach:

E: bl +, g + (!), —; bl +, g + (!), —, —, bl +, g —, —, bl +, g —, —, eine Viertelstunde später: g + (!), bl +, g —, — (beachte die zahlreichen Fehler!). Dagegen:

F: g +, +; bl —, —, —, g +, bl —, —.

Am nächsten Tag reagiert E nach einem Fehler richtig, F dagegen sofort.

Das Ergebnis dieser sämtlichen Versuche geht dahin, daß die Fische Änderungen in den Umweltsbedingungen rasch beantworten, sich aber eben so rasch den neuen Umständen anzupassen vermögen. Daher äußert sich die Beeinflussung auch meist nur in einem bis wenigen Fehlern nach vorheriger Fehlerlosigkeit des Protokolls; die Assoziation kommt dann auch unter den neuen Bedingungen sehr rasch wieder zur Wirksamkeit.

Die enge Abhängigkeit der Reaktion von den Dressurfaktoren ließ nun erwarten, daß auch eine starke Änderung der weiteren Umgebung auf das Verhalten der Fische von Einfluß sein müsse, um so mehr, als sich ja beide als ungemein lebhaftere Tiere erwiesen hatten und allgemein mit zunehmender Lebhaftigkeit eines Tieres seine Beziehungen zur weiteren Umgebung wachsen werden. Ich trug, um diese Frage zu prüfen, Ellritze F am 4. III. zum erstenmal von ihrem bisherigen Standort in dem eintönig grauen Aquariumsraum durch einen langen, dunklen Korridor nach einem Tisch im Gang des zoologischen Instituts. Dieser empfängt sein Licht aus einer langen Flucht von hohen und breiten Fenstern, zwischen denen weißgestrichene Mauern vermitteln und vor denen je ein dunkler Tisch steht, so daß im ganzen ein streng geometrisches, lebhaftes Bild zustande kommt. Die andere Gangseite ist nicht von Bedeutung, denn das Fischbecken stand so auf einem Tisch, daß es einen holzfarbenen Kasten als unmittelbare Rückwand hatte und nur seitwärts ein kurzer Ausblick auf die anschließenden Türen möglich war. Die Tischplatte, auf der das Aquarium stand, war schwarz. Das Tier kam also nun aus einem monotonen Raum mit nur einer (ziemlich matten) Lichtquelle plötzlich in einen um so lebhafteren und von zahlreichen großen Lichtflächen erhellten Gang.

Das Resultat der Übertragung war, auch bei oftmaliger Wiederholung, *stets eine falsche Reaktion am neuen Standort*, wobei das Tier nicht etwa aufgeregt oder durch den Transport verstört gewesen war. Beim Zurückbringen an den alten Platz trat dann immer die vorherige Reaktionssicherheit wiederzutage. Auch ein probeweise wiederholt ausgeführtes Hin- und Zurücktragen ohne Pause im Gang fand in den Protokollen keine Äußerung, obwohl die unmittelbar anschließende Versetzung prompt wieder die Fehler hervorrief. E und F verhielten sich bei diesen Versuchen, die meist unter neutraler Überwachung standen, völlig ähnlich. Es seien einige Protokolle dazu angeführt:

4. III.: E: bl +, g —, —, bl +, +, g —, —, —.

F: g +, bl —, —, —, g +, +, bl —, —; nun F übertragen. 1 Stunde später:

E: g —, —, —, bl +, +, g —, —, bl +.

F: g +, bl +, + (!), —, +, g +, +, bl + (!), —, —, P: g +, bl + (!), —, —, —, g +, bl —, — (das Tier konnte vor dem Versuch nicht aufgeregt sein, denn es ließ sich sogar mit dem Finger locken und folgte diesem überallhin nach; nun wieder an den alten Platz gebracht.

5. III.: E: bl +, g —, —, bl +, P.: bl +, g —, —.

F: g +, +, bl — (!), —, —, g +, +, bl —, —; P.: g +, bl —, —, g +.

Das Ergebnis der Rückübertragung bot zwei Erklärungsmöglichkeiten:

1. Der Dressurverlust war nur vorübergehend und es wäre auch am neuen Ort nach einem Tag wieder das alte Verhalten aufgetreten.

2. Der Dréssurverlust war an den Ortswechsel gebunden und durch das Zurückversetzen an den gewöhnten Ort ist das alte Verhalten, das an diesen gebunden erscheint, wieder aufgetreten.

Daher wurde nun E auf den gleichen Gangtisch gebracht, diesmal aber mit der Fütterung bis zum nächsten Morgen gewartet. Das Ergebnis war: die gleiche Fehlerhäufung! Das blieb so bis zum 4. Tag; nach endlich erzielter Reaktionssicherheit die Rückversetzung. Ohne weitere Übung löste das Tier am nächsten Tag seine Aufgabe, als hätte es nie versagt.

Eine sichere Deutung dieser Beobachtungen zu geben, war zunächst nicht möglich. Bevor eine starke psychische Beeinflussung durch den vollkommenen Wechsel der Umgebung als Ursache der auffallenden Schwankungen angenommen werden sollte, mußte versucht werden, eine rein physiologische Erklärung dieser Befunde zu geben. Es war ja möglich, daß das bisher in einem eintönig grauen Raum verwendete Blau und Gelb an dem neuen Ort durch die neuen Umgebungsfarben, besonders aber durch die viel größere Helligkeit, etwas modifiziert erschienen, daß also die Dressurfarben nicht unabhängig von den Farben des Raumes, sondern in einer gewissen Kombination mit diesen zur Wirkung gelangen. Wurden dann letztere geändert, so wurde eben die ganze Kombination anders, die dem Tier geläufig war. Und da ja schon ein geringer Wechsel in den Außenbedingungen starken Einfluß ausübt, konnte vielleicht das ganze Verhalten auf diesem Weg erklärt werden.

Experimentell ließ sich dieser Frage auf verschiedenen Wegen beikommen, die sich in folgende vier Versuchsgruppen einreihen lassen:

1. Von der Farbenkombination Dressurfarbe + Umgebungsfarbe konnte die erstere um geringe Beträge abgeändert werden;

2. Es blieb bei der Veränderung der Umgebungsfarbe, aber es konnte versucht werden, am gewöhnten Platz ähnliche Änderungen herbeizuführen, wie sie bei der Übertragung am neuen Ort wirksam wurden;

3. Das Tier wurde zwar versetzt, aber am neuen Ort wurden die Bedingungen den früheren ähnlich gemacht;

4. Der Fisch wurde statt auf Farbenunterscheidung auf ein Auseinanderhalten verschiedener Formen dressiert: Ging dann am neuen Platz die Dressur dennoch verloren, so war sicher nicht eine Veränderung der Dressurfarbentönung verantwortlich zu machen.

Am wirksamsten erwies sich der letzte Weg. Von den Versuchen zu 1. sei daher nur das Ergebnis mitgeteilt. Als ich statt der dunkelblauen Perle aus Kobaltglas eine gleichgroße aus hellerem Kobaltglas verwandte und statt des Gelb ein schwaches Gelb-Orange, zeigte sich, daß beide Tiere die geringen Abweichungen sofort erkannten, die Farbänderung im Gelb jedoch entschieden leichter als die Helligkeitsänderung der Kobaltperle. Sie paßten sich aber auch hier sehr rasch der gegebenen Umstellung an. Eine Parallelisierung der so absichtlich vorgenommenen Farbveränderungen mit den durch den Ortswechsel gegebenen ist aber jedenfalls kaum möglich.

Bessere Ergebnisse versprachen sich von den Versuchen, im Aquariumsraum selbst stufenweise ähnliche Veränderungen herbeizuführen, wie sie den Ortswechsel begleiteten; doch wurde aus verschiedenen Gründen erst zum wirksamsten Mittel geschritten, zum Übergang auf Formdressur; die anderen Versuche griffen dann später ergänzend ein, sollen daher zum besseren Verständnis der Protokolle auch erst nachher angeführt werden.

## 2. Formdressur.

Waren die Fische bisher daran gewöhnt, bei Darbietung des Futters auf darüberschwebende farbige Körper gleicher Form als Wegweiser zu achten, so sollten ihnen nun verschieden geformte aber gleichfarbige Körper die Orientierung bieten, ob gutes oder schlechtes Futter zu erwarten sei. Es wurden daher kleine Kartonscheiben auf Vorder- und Rückseite mit HERINGSchen Farbpapieren gleicher Nummer überzogen und aus den so gewonnenen, verschiedenen Farbscheiben wurden gleichgroße Schablonen gleicher Form, z. B. Kreise von 10 mm Durchmesser, geschnitten, so daß von jeder Form mehrere verschiedenfarbige Stücke zur Verfügung standen. In dieser Weise wurden für die ersten Formdressuren die angegebenen Kreise von 10 mm Durchmesser und als möglichst abweichende Form ungleichseitige Dreiecke geschnitten, deren Seitenlängen 20, 18 und 8 mm betragen (die beiden Formen waren damit nicht ganz flächengleich, aber der Unterschied ist gering, denn Kreis zu Dreieck = 0,79 qcm zu 0,75 qcm). Später wurde auch dieser Mangel beseitigt. (S. S. 458).

Bei beiden Tieren galt das Dreieck als Signal für schlechtes Futter, der Kreis bezeichnete den guten Brocken. Tier E bekam beide Formen

stets in blauer Farbe, Fisch F in gelber Farbe zu sehen, so daß also jeweils die alte Dressurfarbe beibehalten blieb. Die Dressurmethode erfuhr insofern eine Änderung, als ich die Dreiecksnadel, die den schlechten Bissen hielt, beim Hochhüpfen des Tieres rasch wegzog. Ich hatte nämlich schon oft bemerkt, daß die Fische dann sehr bald von einem solchen Objekt ablassen und daß der auf diesem Weg hervorgerufene Eindruck nicht weniger nachhaltig war, als wenn die Ellritze einen schlechten Brocken erwischte. Vorsichtshalber kam natürlich auch bei dieser Methode stets ein schlechter Brocken vor die Dreiecksschablone.

Die Ergebnisse waren schon am ersten Dressurtag überraschend.

Protokoll vom 12. III.: Erster Versuch mit Formenunterscheidung. (Dr = Dreieck; Kr = Kreis; P = Pause von  $\frac{1}{4}$  Stunde.)

E: Kr: +, +, Dr: ich ließ das Tier achtmal hüpfen, dabei immer den Brocken zurückziehend; Kr: +, +, Dr: E hüpfte noch zweimal und kommt dann nicht mehr; Kr: nun sofort (!) wieder +, +; Dr: —, —, —; Kr: +, +, Dr: —, 1 Hüpfen, —, —; Kr: +, P; Dr: 1 Hüpfen, dann —, —; Kr: +; Dr: —, —.

F: Kr: +, +, Dr: hüpfte zweimal, kommt dann schon nicht mehr; Kr: sofort +, +; Dr: —, —, 1 Hüpfen, —, —; Kr: sofort +, +; Dr: 1 H., —, —, —, Kr: +, +; Dr: —, —, —, —, —; Kr: +, Dr: —, —; kümmert sich gar nicht mehr um mich; P; Kr: +; Dr: —, —; Kr: +.  $\frac{1}{2}$  Stunde später:

E: Kr: +, Dr: 7mal gehüpft, dann nicht mehr; Kr: +; Dr: —, —, —, —; Kr: +;

F: Kr: +; Dr: — (!), —, —; Kr.: +; 2 Stunden später:

E: Kr: +; Dr: 2mal H., —, —; Kr: +; Dr: —, —.

F: Kr: +; Dr: 1 H., —, —; Kr: +; Dr: —, —, —.

Was aus diesem ersten Versuch sehr klar hervorgeht, ist erstens die sichere Unterscheidung von stark abweichenden Formen, denn wenn das Tier durch wiederholtes Fehlhüpfen soweit gebracht war, daß es sich nicht mehr um die Dreiecksnadel kümmerte, so sprang es doch sofort und ohne Zögern nach der Kreisschablone, die unmittelbar danach geboten wurde; zweitens der Besitz eines ungemein entwickelten Assoziationsvermögens der Ellritzen, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß die bisherigen Versuche die Tiere schon einigermaßen trainiert hatten. Später steigerte sich diese Fähigkeit nach mehrmaligem Formwechsel bei ihnen so stark, daß auch nach Einführung neuer Formen ein drei- bis viermaliges Hüpfen ohne Erfolg vollkommen genügen konnte, um den Fischen die entsprechende Schablone im weiteren Verlauf gleichgültig zu machen.

Wahlversuche in der Art, daß beide Nadeln gleichzeitig und im gleichen Tempo herangebracht wurden, zeitigten bei oftmaliger Wiederholung stets das gleiche Ergebnis: die Dressurnadel wurde schon von Weitem fixiert und bei genügender Annäherung angesprungen, während die Gegenschablone gar keine Beachtung fand; selbst wenn der Versuch so abgeändert wurde, daß die Gegenschablone schon dicht über dem Wasser lockte, während die Dressurschablone sich erst langsam aus

großer Distanz näherte, blieb der Fisch der verbotenen Nadel stets fern.

Gleich nach der ersten Formdressur wurde eine viertägige Pause eingeschaltet, um den Einfluß des Hungers auf die neue Assoziation festzustellen. Das Protokoll vom 16. III. lautet:

E: Kr: +, +; Dr: 6mal Schnappen, dann nicht mehr; Kr: +, +; Dr: 17mal gehüpft, dann —, —; Kr: +, +; Dr: 1 H., —, —; Kr: +, +; Dr: —, —, 1 H., —; —; Kr: +; Dr: —, —, —; 10 Min. P; Kr: +; Dr: 5mal Zueschnappen; Kr: +; 1 Stunde P: Dr: 6mal H.; Kr: +, +, +; Dr: 4mal gehüpft; —; —; Kr: +; Dr: —, —, —.

F: Kr: +, +; Dr: 1 H., dann — (!), —; Kr: +, +; Dr: —, —; 1 H., —, —; —, —; Kr: +, +; Dr: —, —, —; Kr: +, +; Dr: —, —, —; 10 Minuten P: Dr: 1 H.; —, —; Kr: +; Dr: —, —, —; Kr: +; 1 Stunde P: Dr: 1 H., dann —, —, —; Kr: +, +; Dr: —, —, —; Kr: +, +; Dr: —, —, —; dann 1 H. (!), Kr: +.

Das Tier F, das die gewünschte Assoziation bei der ersten Dressur rascher gebildet hatte, war offenbar durch den Hunger weniger beeinflusst worden als E (noch deutlicher im Protokoll vom 15. IV. s. u.), bzw. das Verlorene wurde eben sehr rasch wieder ersetzt. Auffällig ist, daß bei der Formdressur F gegenüber seinem Partner einen so großen Vorsprung aufweist, während bei der Farbdressur gerade E sich stets als das rascher lernende und in seinem Verhalten weniger schwankende Tier gezeigt hatte. Es ist also nicht anzunehmen, daß die eine Ellritze unabhängig von der Art der Dressur infolge rascheren Assoziierens der anderen überlegen ist, denn dann hätte E auch bei der Formdressur seinen Vorrang behaupten müssen; vielmehr lassen die Protokolle schließen, daß E leichter auf Farben, F leichter auf Formen zu dressieren sei. Der Unterschied im Verhalten der beiden Fische blieb noch längere Zeit bestehen, wurde sogar vorübergehend noch schroffer. So ergibt das Protokoll vom nächsten Tag folgendes Bild:

17. III.: Bei jedem Tier erst je 5 Bröckchen von der Kreisnadel gegeben. E: Kr: 5mal; Dr: 6mal H., kommt dann nicht mehr; Kr: +, +, +; Dr: 17mal geschnappt (!); Kr: +, +; Dr: 4 H.; —, —, —; Kr: +, +; Dr: 1 H.; Kr: +; Dr: 8mal Schnappen; Kr: +, +, +; Dr: —, —, —; Kr: +; Dr: —, —, — (die richtige Reaktion tritt hier, wie oft, sehr sprunghaft auf).

F: Kr: 5mal; Dr: —, —, —; (!) also ist die Assoziation über die Nacht geblieben; Kr: +, +, +; Dr: —, —, —; Kr: +, +; Dr: —, —, . . .

Trotzdem ich mich bemühte, E ebenfalls zu sicheren Ergebnissen zu führen, zeigen sich die Unterschiede der beiden Fische noch am 15. IV. in voller Deutlichkeit und kommen namentlich nach vorübergehenden Fütterungspausen wieder lebhaft zur Geltung. So zeigt nach einer achtstägigen Fastenzeit vom 7.—15. IV. F sichtliche Erregung beim ersten Auftauchen des Kreisbildes, bleibt aber von Anfang an dem Dreieck fern, während E ganz unwahrscheinlich viele Fehler macht. Am nächsten Tag tritt dann bei ihm ein plötzlicher Umschlag zu richtiger Reaktion ein.

Aus allen Versuchen geht einwandfrei hervor, daß beide Tiere auf Formen zu dressieren sind; bei F sind lediglich die Erfolge rascher und konstanter. Für die folgenden Untersuchungen ist aber die Dressierbarkeit im Laufe des einzelnen Dressurganges wichtiger als eine lange Beständigkeit der gebildeten Assoziation. In erster Linie handelt es sich ja nun darum, die Fische nach wiederholt richtiger Reaktion

am Dressurort wie bei den früheren Versuchen an den Gangplatz zu versetzen, um das nachfolgende Benehmen zu beobachten. Es wurden zahlreiche Versuche in dieser Richtung ausgeführt, die im Prinzip stets das gleiche Ergebnis zeitigten und nur unwesentliche graduelle Differenzen ergaben. Es seien nun einige dieser Versetzungen besprochen.

Das Protokoll vom 17. III. hatte ergeben, daß bei F auch über die Nacht hinweg die richtige Reaktion erhalten geblieben war. Damit waren die Voraussetzungen für den Kontrollversuch am Gangplatz gegeben, es wurde aber noch eine weitere Vorsichtsmaßregel getroffen, die gleichzeitig neue Aufschlüsse versprach. Das Tier war noch wenige Tage vorher gewöhnt, nur von gelber, nie von blauer Schablone (Perle) zu fressen. Wenn nun die Nachwirkung der lange geübten Farbdressur stärker war als die Neuwirkung der Formdressur, so durfte die Ellritze bei Anwendung blauer Schablonen bei keiner der beiden Formen anbeißen, denn Blau hatte immer „schlecht“ bedeutet; im anderen Falle aber war zu erwarten, daß F zwar nicht zum blauen Dreieck, wohl aber zum blauen Kreis hüpfen würde.

Prot. (Fortsetzung des Prot. vom 17. III. auf S. 442 . . . . . Kr: --, +; Dr: —, — nun mit blauem Dr.: —, —, —; das Tier kümmert sich gar nicht darum; —, —; blauer Kr: sofort +, +; die Wiederholung führte zum gleichen Ergebnis.

Damit ist bewiesen, daß die Formdressur in ihrem Einfluß überwiegt und eine gewisse Abstraktion der Form als solche stattgefunden hat. Die Gültigkeit der vorher gewonnenen Dressurerfolge erhöht sich durch diesen Vorversuch der nun folgenden Übertragung.

Bei der Versetzung in den Gang blieb F recht ruhig und fraß auch 5 Minuten später sofort von der gelben Kreisnadel; Kr: +, +; Dr: 4 H (!), schließlich + (!), Ausspucken; Kr: +, +; Dr: noch zweimal gehüpft, dann nicht mehr.

Also auch bei der Formdressur ging das vorher so sichere Verhalten am neuen Ort verloren und mußte erst neu erworben werden. Die Reaktionen waren an beiden Plätzen so klar, daß ein zugezogener, unparteiischer Zeuge den plötzlichen Wechsel im Benehmen des Fisches nur überrascht bestätigen konnte.

Nach Rückversetzung an den Dressurort: Kr: +, +; Dr: —, —; 1mal zögernd Hüpfen, —, —, —; Kr: +, +; Dr: immer richtig —; also auch hier die Tatsache, daß nach der Rückübertragung wieder das richtige Verhalten Platz greift.

Nun wurde der Übertragungsversuch unter Einschaltung einer Zwischenstufe wiederholt, indem das Tier zunächst im Aquariumsraum selbst auf eine hell marmorierte Steinplatte am Fenster gebracht und für 2 Stunden sich selbst überlassen wurde. Ein Wechsel in seiner

Umgebung war damit eingetreten, aber er war weitaus geringer als bei dem Platztausch zwischen Zimmer und Gang. Die Reaktionsprobe ergab denn auch neben sonstiger Fehlerlosigkeit insofern eine geringe Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten, als auch der Kreisköder zweimal unbeachtet blieb; dann trat aber wieder die alte Sicherheit zur Schau.

Nach anschließendem Transport zum Gangplatz und 2stündigem Warten konnten aber wiederum nur die früheren Beobachtungen bestätigt werden.

Während F am nächsten Tag am Fensterplatz wiederum ohne Zaudern richtig reagierte, ergab überraschenderweise der gleiche Versuch mit E, daß dieses Tier auf derselben steinernen Fensterbank bereits das zuvor ausgezeichnete Verhalten mit einem sehr fehlerhaften vertauschte, was sich in zweimaligem falschen Anbeißen und noch dreimaligem Hüpfen nach dem Dreieck kundtat. Die Tatsache nun, daß F, der besser dressierte Fisch, erst bei stärkeren Bedingungsänderungen versagt als der schlechtere (bei der Farbdressur war es ja gerade F, der bei Versetzung stärkere Abweichungen zeigte!), spricht dafür, daß die stets so ähnliche Reaktion auf jene Änderungen eine psychische Ursache habe, daß wahrscheinlich die neuen Verhältnisse erst durch neue Erfahrungen dem Orientierungsbereich des Fisches eingefügt werden müssen. Die Vermutung, daß die farbdressierten Tiere bei der Versetzung an den fremden Ort ihre Reaktion vielleicht geändert hatten, weil die Dressurfarben selbst, sei es nun unabhängig oder im Zusammenhang mit den Farbtönen der Umgebung, eine wenn auch nur geringe Änderung erfahren hatten, kann damit wohl aufgegeben werden.

Es sei noch kurz einiger Versuche gedacht, die darauf abzielten, entsprechend der Nr. 2 der auf S. 439 gruppierten Versuche, am gewohnten Standort des Tieres stufenweise ähnliche Veränderungen herbeizuführen, wie sie bei den Übertragungsversuchen zur Geltung kamen. Eine Imitation der schwarzen Tischplatte und des braunen Hintergrundes am Gangplatz mit Hilfe von boden- und seitwärts angeklebten, entsprechenden Glanzpapieren hatte auf die Fische nicht den geringsten Einfluß. Ein Ummauern ihrer gläsernen Wohnung mit ringsum gestellten Ziegelsteinen störte sie so lange nicht, als ein enger, seitlicher Spalt noch eine schmale Durchsicht auf den vertrauten Dressorraum gestattete. Der Fisch schwänzelte dann eifrig an ihm auf und ab, kam bei Annäherung jeder Nadel bis dicht unter den Wasserspiegel, kehrte sich aber bei Ansicht der verbotenen Nadel stets noch rechtzeitig ab. Als schließlich eine weitere Ziegelplatte den letzten Spalt verschloß, hüpfte das Tier 1mal fehl und blieb dann ganz weg.

Ein Übertragen der Ellritze in ein dem Dressurraum ähnliches Zimmer führte zu keiner Reaktionsverschlechterung.

Es ergibt sich also das Bild, daß eine starke Umgruppierung der äußeren Umgebung deswegen die erzielte Dressur beeinträchtigt, weil diese an die während der Dressur wirksamen Umgebungsfaktoren gebunden erscheint. Das geht besonders aus der Beobachtung hervor, daß das Tier auch bei bedeutenden Veränderungen am Dressurort doch solange richtig reagiert, als es mit diesem noch in optischer Verbindung steht.

Es sei nun noch ein Versuch vorweggenommen, der zwar zum nächsten Abschnitt gehört, sich aber hier als gewisser Schlußstein anfügt. Während bisher bei jeder Dressur die beiden Nadeln, Blau- und Gelbnadel oder Dreiecks- und Kreisnadel, den Fischen stets nacheinander geboten wurden, bekamen sie in späteren Versuchen die beiden Nadeln gleichzeitig zu sehen, indem diese nebeneinander an einen quer über das Glasbecken gespannten Drahtgazestreifen gehängt wurden, so daß die beiden Schablonen in gleicher Höhe (etwa  $1\frac{1}{2}$  cm, die Nadelspitze dann  $\frac{1}{2}$  cm) und in 4—6 cm gegenseitigem Abstand über dem Wasser schwebten. Das mußte für die Fische eine große Erleichterung ihrer Aufgabe bedeuten, denn während sie bei dem bisherigen Nacheinander der Formen jeweils nur eine sehen konnten und die Gegenform rein erinnerungsmäßig damit vergleichen mußten, standen ihnen nun beide zugleich gegenüber, so daß die kurz vorher als „schlechte Form“ erkannte Schablone nun ja wiederum erschien und so das „Gedächtnis“ wesentlich unterstützte. Tatsächlich reagierten die Ellritzen sofort sehr sicher auf die neue Methode. Das Wichtige für unseren Versuch ist aber, daß nun auch bei Versetzung von meinem Zimmer in den Gang keine Änderung im Verhalten der Tiere mehr erkennbar wurde, obwohl die gleiche Versetzung so oft die beschriebenen Abweichungen verursacht hatte, wenn immer nur eine der beiden Schablonen zur Ansicht stand. Dieser Versuch erscheint insofern wichtig, als er zeigt, daß die gleichen Umstellungen in der Umgebung im einen Fall stark auf die Reaktionsicherheit der Fische einwirken, im anderen Fall dagegen gar nicht, je nachdem die Lösung der gegebenen Aufgabe den Tieren schwerer oder leichter gemacht ist. Das bestätigt die Ansicht, daß es sich in allen beschriebenen Versuchen um eine psychische Beeinflussung der Ellritzen handelt, denn wäre eine physiologische Veränderung die Ursache, die die Unterscheidung der Schablonen aus irgendeinem Grund am neuen Ort erschweren könnte, so müßte die gleiche Erschwerung auch eintreten, wenn beide Farben oder Formen gleichzeitig geboten werden. Der schroffe Wechsel zwischen Dressurort und Gangplatz scheint mit irgendwelchen psychischen Eindrücken verbunden zu sein, die hemmend auf den normalen Ablauf der vertrauten Assoziation einwirken.

Auf eine psychische Beeinflussung ähnlicher Wirkung scheint eine Beobachtung v. FRISCHS (3) an einem dressierten Zwergwels hinzuweisen. Dieses Tier war daran gewöhnt worden, auf einen Pfiff in der Weise zu reagieren, daß es eine gewöhnlich von ihm bewohnte Tonröhre in seinem Becken verließ und nach oben schwamm. Die stets sehr sichere Reaktion sollte nun vor einem größeren Zuschauerkreis demonstriert werden, und zu diesem Zwecke wurde das Aquarium möglichst vorsichtig in einen anderen Saal übertragen, wobei sich der Fisch ganz ungewöhnlich aufregte, obwohl er früher bei gelegentlichen, nicht besonders sanften Erschütterungen seiner Wohnung nicht im geringsten (darauf) reagiert hatte. Nach der Übertragung kam der Fisch auch nach 2 Tagen überhaupt noch nicht aus seiner Röhre, woran auch eine Rückversetzung an seinen alten Platz nichts änderte. Erst nach 2 weiteren Tagen begann die Reaktion wieder, blieb einige Zeit unsicher und machte wieder der alten Sicherheit langsam Platz.

„Es scheint,“ sagt v. FRISCH, „als hätte ihn die Aufregung vergessen lassen, was er gelernt hatte.“ Das Verhalten des Zwergwelses unterscheidet sich zwar in manchen Punkten von dem meiner Ellritzen, geht aber doch jedenfalls auch auf eine ähnliche Grundlage zurück und findet namentlich bei den Käfern einige sehr gute Parallelen (siehe S. 428).

In gewisser Beziehung erscheinen damit die Fische noch abhängiger von ihrem Milieu als die Käfer; wenn diese auch von unmittelbar fühlbaren, tief eingreifenden Veränderungen in ihrem nächsten Wohnraum stark beeinflußt werden, so bleiben doch die rein optisch wahrnehmbaren Umgestaltungen der weiteren Umgebung unbeantwortet, wenn sie sich nicht gerade durch bedeutende Vermehrung oder Verminderung der Helligkeit geltend machen. Doch ist die Übereinstimmung bei Fischen und Käfern in vielen Hinsichten so vollkommen, daß kaum irgendwelche Beobachtungen bei der einen Gruppe gemacht wurden, ohne entsprechende Parallelen bei der anderen zu finden. Es wurden schon bisher bei Beiden innere und äußere Faktoren von Einfluß auf den Dressurgang befunden: verschiedene Eignung, Hunger, vorübergehende Erschwerungen, kleine Technikänderungen, Veränderungen in der Umgebung des Tieres usw.; ebenso trat bei Beiden eine auffällige Sprunghaftigkeit im Lernen zutage. Es sei nun noch einigen ähnlichen Feststellungen Platz gegeben, die sich im Dressurverlauf ergaben, nachdem zu besprochenem Zweck die Formdressur eingesetzt hatte.

Wiederholt beobachtete ich, daß ein Fisch nach schönster Reaktion während langer Versuchsreihen gegen Ende des Tagespensums plötzlich Fehler zu machen begann (vgl. Protokoll vom 16. III. auf S. 442). Offenbar bricht bei den flinken Ellritzen gern der stark ausgeprägte Spieltrieb durch; die Tiere schwänzeln dann interesselos für die Vorgänge ringsum an der Beckenwand auf und nieder, springen plötzlich wieder hoch und erschnappen dann den Brocken, der zufällig gerade über dem Wasser schwebt. Sobald ich daher Anzeichen solcher Spielereien bemerkte, wurde die Fütterung abgebrochen. Für die Fernhaltung derartiger Störungen bewährte sich späterhin eine Fütterung in Abschnitten mit stundenlangen Unterbrechungen.

Solange die Fische in den beiden Becken ohne isolierende Blechplatte dicht nebeneinander wohnten, betätigte sich ihr Spieltrieb hauptsächlich damit, daß sie sich in höchster Erregung diesseits und jenseits der trennenden Glasscheiben wandauf-wandab jagten, immer Kopf bei Kopf. Stundenlang konnten die geselligen Tiere so spielen. Durch die optische Isolierung mußte ihnen diese Möglichkeit genommen werden und sie waren nun auf ihr Spiegelbild angewiesen. Um zu prüfen, ob sich ein Widerschen irgendwie in den Protokollen äußern würde, nahm ich nach etwa 14 Tagen das trennende Blech hinweg und nun bemächtigte sich der Fische eine fast menschliche Erregung; sie rasten wiederum parallel zueinander so rasch die Wand auf und nieder, daß sie dabei manchmal über das Wasser hinaus gerieten. Meine Lockversuche blieben vollkommen unbeachtet. Nach neuer Trennung war aber das Verhalten beider Tiere vollkommen richtig. Als ich sie später probeweise in ein Becken zusammenbrachte, schwamm E bald dauernd hinter dem kleineren und helleren F her; meine Schablonen begegneten wiederum keinem Interesse. Am nächsten Tag waren beide Fische ungemein scheu, machten auffallend ruckartige Schwimmbewegungen und flüchteten häufig hinter den Topf. Fressen wollten beide nicht recht. Nun wurden sie wieder getrennt, doch waren sie tags darauf noch sehr unruhig.

Bei F wurde aber die Entscheidung über Anbeißen oder Fernbleiben schon in großer Entfernung und stets richtig getroffen, bei E folgten immer längere Pausen auf gelegentliches Hochkommen zur Nadel:

F: Kr: +, +, +, +; Dr: —, —; Kr: wieder sofort +, +; Dr: —, —; Kr: +, +; Dr: —, —; Kr: +, +; nun wird das Tier plötzlich sehr unruhig, daher abgebrochen.

E: Kr: +, +, +, +, jedesmal lange Ausflüge dazwischen; Dr: 3 H., dann —, —, schließlich plötzlich —; sofort ausgespuckt; Kr: +, +; Dr: 2mal gehüpft, dann richtig. Erst nach dem vierten Wechsel von Dr und Kr: noch 1mal H.

1 Stunde später: Beide Tiere reagieren richtig, sind aber immer noch sehr unruhig.

Bei diesem Versuch geht überraschenderweise richtige Reaktion (wenigstens bei einem Individuum) mit irgendwelchen starken Erregungen parallel; dieser Fisch verrät darin einen großen Vorsprung vor den Wasserkäfern, bei denen jeder psychische Reizzustand der Richtigkeit der Reaktion zum Schaden wurde. Daß E und F dabei wieder verschieden reagieren, gibt nur eine weitere Parallele zu verschiedenen früheren Beobachtungen.

Bei den Käfern hatte sich sehr häufig ein Wasserwechsel unter heftiger Bewegung des Wassers als schädlich erwiesen, jedenfalls infolge der damit verbundenen Erregung; ein Erschrecken äußerte sich ja bei diesen Tieren immer so außerordentlich deutlich. Das gleiche Experiment zeitigte bei den Fischen stets dasselbe Ergebnis: die Dressur litt

sehr unter der Aufregung. Es sei an einem Protokoll dargetan, wo beide Tiere nacheinander der gleichen Prozedur unterzogen wurden.

31. III.: E: Kr: +, +, +; Dr: +, +, 1 H., dann —, —; Kr: +, +, +; Dr: —, —; —; bei wiederholtem Wechsel richtig. Nun wurde so das Wasser gewechselt, daß aus einem langen Schlauch, dessen freies Ende am Gefäßboden auflag, ein sprudelnder Strahl eingeleitet wurde, so daß das Wasser schließlich den Rand des Beckens überströmte. Der Fisch regte sich ziemlich auf. Gleich darauf wurde die neue Probe angestellt:

Kr: +, +; Dr: 2 H. (!); +, + (!), Ausspucken, —, —, —. Es war also wirklich durch den Schreck das vorher so gute Verhalten verloren gegangen. P; Kr: +; Dr: 2 H., dann —, —; Kr: +. Schluß.

F: vollkommen richtig. Nun ebenfalls Wasserwechsel mit starkem Strahl. 5 Minuten danach:

Kr: +, +; Dr: 3mal H., —, 2 H., aber so lässig, daß der Fisch nie über das Wasser kam, —, —; Kr: +, +; Dr: 2 H., —, —; Kr: +; P: Dr: 3 H., diesmal aber sehr lebhaft, —, —; Kr: +; 4 Stunden später:

F: Dr: —, —; —; Kr: + (sofort), +; bleibt richtig.

E: Dr. +, +, —, —; —; Kr: +, +; Dr: —, —, bleibt richtig.

F gleicht bei diesem Versuch also seinem Partner ziemlich weitgehend.

Wenn die bisherigen psychologischen Ergebnisse der Farben- wie Formdressur, unabhängig von den physiologischen Tatsachen, die sie liefern, zusammengefaßt werden, so gilt wie bei den Käferdressuren als Hauptsatz: eine Dressur muß unter möglichst konstanten Bedingungen durchgeführt werden; eventuelle Änderungen im Verfahren oder im Dressurraum oder im Befinden des Tieres müssen gesondert im Protokoll vermerkt und, falls sie störend in den Dressurverlauf eingreifen, nach Möglichkeit rückgängig gemacht werden. Das Tier kann nicht von seinem „Lebensraum“ losgelöst betrachtet und dressiert werden, sondern ist im Kontakt mit einer biologisch entsprechenden Umgebung zu halten, wenn irgendeine Dressur von Erfolg sein soll. Eine „zweckmäßige“ Reaktion kann von einem Tier nur erwartet werden, wenn es sich im Rahmen seiner Orientierungsmöglichkeiten bewegt.

Daß die Orientierungsbreite eine ziemlich große ist, daß die Orientierung selbst von Fall zu Fall andere Wege beschreitet, die aber doch eine gewisse Richtung beibehalten, soll aus einer Reihe weiterer Versuche hervorgehen.

### 3. Versuche mit der Schablonenreihe.

Der bisherigen Dressurtechnik konnte schließlich ein Einwand entgegengehalten werden, der alle Ergebnisse in Zweifel stellte. Bei den Versuchen führte ich stets den Glasstab, der die Nadeln mit Schablonen trug, in der Hand, was ja schon durch die Methode des „Wegziehens“ nötig wurde. Selbst bei strengster Selbstkontrolle wäre es nicht unmöglich gewesen, unbewußt die Tiere durch minimale Bewegungen so zu beeinflussen, daß ein vorher erwartetes Ergebnis zustande kam —

eine Parallele zum „klugen Hans“. Wahrscheinlich war dies ja nicht, denn oft genug ergaben sich unliebsame Überraschungen für mich, wobei dann nachträglich erst die Ursache der plötzlichen Änderung festgestellt wurde.

Ich änderte aber die Versuchstechnik doch so ab, daß die Möglichkeit einer subjektiven Beeinflussung des Versuchsablaufes ausgeschaltet wurde. Anstatt die Nadeln in der Hand zu halten, hängte ich sie nun, wie S. 445 beschrieben, an einem schmalen Streifen grüner Drahtgaze auf; in  $\frac{1}{2}$  cm Abstand vom Wasser schwebten nun die Futterbröckchen, 1 cm darüber die Formschablonen, weitere  $3\frac{1}{2}$  cm höher lief das Aufhängeband quer über das Becken hinweg (s. Abb. Nr. 11). Beim Aufsetzen des Streifens auf die Glaswand näherten sich also sämtliche daran befindliche Schablonen gleichzeitig, in gleichem Tempo und gleichem Abstand dem Wasserspiegel. Am besten wurde dazu ein Augenblick gewählt, wo der Fisch sich nahe dem Boden des Gefäßes befand, denn dann war der Abstand von den einzelnen Schablonen gleichmäßiger und sie traten besser in seinen Gesichtskreis ein, als wenn er dicht unter dem Wasserspiegel stand. Die Nadeln trugen wie bisher gute und schlechte Bissen entsprechend der Dressur- und Gegendressurform.

Waren die bisherigen Ergebnisse subjektiv beeinflusst gewesen, so mußte nun erst die eigentliche Formdressur beginnen, was sich dann deutlich im Verhalten der Tiere kundtun mußte. Trat jedoch nur eine ganz kurze Verschlechterung im Verhalten der Fische zutage, so war anzunehmen, daß wie schon öfter die Technikänderung einen Einfluß ausgeübt hatte; dann mußte aber sehr rasch ein Einfügen in die neuen Verhältnisse stattfinden und die alte Sicherheit in der Unterscheidung der gebotenen Formen wieder auftreten. Dann behalten aber auch alle bisherigen Versuche, die ja mit dem Willen größter Objektivität angestellt worden waren, ihre volle Gültigkeit.

Es seien zur Prüfung dieser Frage die ersten Protokolle ungeändert wiedergegeben.

21. IV: F: Kr: +, +; Dr: +, obwohl schlecht, wird der Brocken gefressen; Kr: +, +; Dr: —, —, —; bleibt bei weiterem viermaligen Formwechsel richtig; gleicher Versuch ausgeführt von Herrn Prof. v. FRISCH: Kr. +; Dr: + (!), —, —; nun beide Nadeln gleichzeitig geboten; nach einigem Umherschwimmen 2mal

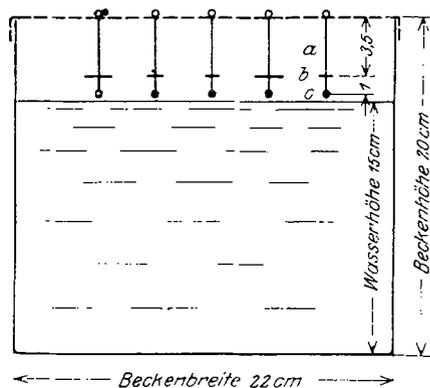


Abb. 11. Becken zu Versuchsbeginn, von der Stirnseite gesehen. Die verschiedenen Schablonen durch verschiedene Länge der Striche angedeutet.  $a$  = Nadel.  $b$  = Schablone.  $c$  = Köder.

nicht, auch schlechte Brocken zu holen und sie dann wegzuspucken; hier bot die Dressur mit der Einzelnadel den Vorteil, daß das Wegziehen der Nadel in ganz kurzer Zeit so oft und rasch wiederholt werden konnte, daß der Fisch schließlich ungeduldig wurde und aus diesem Grund eben nicht mehr zur Dreiecksnadel kam. Die häufige und rasche Wiederkehr des Strafreizes beim Erfassen der schlechten Brocken ist dagegen schwer zu erreichen und wird vorteilhaft ersetzt durch Verstärkung des Strafreizes, indem statt Chinin stärkere oder wenigstens dem Fisch unangenehmere Agenzien zur Anwendung kommen, wie etwa 30 bis 40 vH. Essigsäure,  $MgSO_4$  (Magnesiumsulfat oder Bittersalz). Auch bei F machte sich nämlich später häufig bemerkbar, daß die Ellritze nach einmaligem Fehlbiß mehr Fehler folgen ließ, jedenfalls deswegen, weil das erwartete Zurückweichen des Brockens ausblieb und der Chiningeschmack ja durch Ausspucken des Fleisches wieder beseitigt werden konnte. Besser wirkte aber in allen Fällen die vorübergehende Rückkehr zur Nadeldressur, wobei dem Tier die Erfahrung frisch eingeprägt wurde, daß es unnütz sei, nach der Dreiecksnadel zu hüpfen, da sich diese im letzten Augenblick entferne. Auch bewährte sich wiederholt, besonders nach mehrtägigen Unterbrechungen, ein kurzes Vorfüttern mit frei in das Wasser geworfenen Wurmstückchen, da sonst die Fische von ihrem lebhaften Appetit leicht dazu veranlaßt werden konnten, auch nach der Dreiecksnadel zu springen.

Gelegentlich trat mitten in einer sonst fehlerfreien Versuchsreihe unvermittelt der Fall ein, daß eine Nadelreihe ohne Zögern und ohne Berücksichtigung der Formen ganz leer gefressen wurde, wie auch umgekehrt einmal verzeichnet werden konnte, daß bei F nach steigender Verschlechterung im Gang eines Protokolls ziemlich unvermittelt die richtige Reaktion auftrat, so daß die Dreiecksbröckchen ganz unbeachtet blieben. Im ersten Fall fand ich dann stets die Ursache in einem Fehler meinerseits: entweder hingen die Fleischstückchen bis dicht an das Wasser herab oder die Nadeln baumelten lebhaft, anstatt ruhig zu hängen; im letzteren Fall dagegen war die Ursache der Umkehr zum richtigen Verhalten in einer zunehmenden Ermüdung des Tieres zu suchen, die dahin führte, daß jedes unnütze Springen unterlassen und nur mehr die Kreisform angehüpft wurde. Es konnte nämlich die gleiche Besserung nach vorübergehender Fehlerhaftigkeit erreicht werden, wenn der Abstand Köder—Wasserspiegel um wenige Millimeter vergrößert wurde. Damit erhöhte sich der Kraftaufwand beim Sprung, und die gesteigerte Anstrengung veranlaßte das Tier, nur mehr nach den durch Dressur kennen gelernten Futternadeln zu springen.

Eine bedeutende Gefahr für die Brauchbarkeit der Ergebnisse lag darin, daß möglicherweise die Tiere bei mehrmaliger gleicher Reihenfolge der Schablonen sich an diese Folge gewöhnten, so daß nicht mehr die Formen, sondern ihre Stellung zueinander vom Tier zur Orientierung benutzt wurden. Ebensogut konnte eine gewisse Ortsdressur stattfinden, in dem Sinn, daß die Fische eben an eine bestimmte Stelle ihrer Glaswohnung als Futterplatz gewöhnt wurden; wenn z. B. die Schablone, die der linken Beckenwand am nächsten hing, in öfterer Wiederholung ein Kreis war, so konnte sich möglicherweise die Ellritze bereits daran gewöhnen, unter dem Gazestreifen nahe der Beckenwand ihr Futterbröckchen zu holen. Es seien einige Protokolle auf diese Möglichkeiten hin geprüft.

Das Protokoll vom 27. IV. zeigt zu Beginn die Schablonenfolge  $Kr^1 Dr^2 Kr^3 Dr^4 Kr^5$ . Sie blieb während fünf Versuchen die gleiche, da der Fisch anfangs einige Fehler machte, die sich schließlich durch Gleichbleiben der Reihenfolge verlieren sollten. Mit einer Ausnahme begann der Fisch stets bei 5 und ließ 4 bald vollkommen außer acht. Der Weg 5, 3, 1 wurde immer rascher zurückgelegt. Nun wurde 4 und 5 vertauscht. Wie gewöhnt, strebte die Ellritze dem Eckplatz zu, erkannte jedoch noch im letzten Augenblick die Änderung, schwamm

Dreieck trägt; ein einziges Mal bleibt 2 hängen, dafür löst diesmal der Brocken von 4 den hängengebliebenen ab. Ich ging nun dazu über, den Gegensatz im Verhalten der Ellritzen gegenüber den einzelnen Schablonen und der Schablonenreihe dadurch zu beseitigen, daß ich von der Einzelnadel ausgehend stufenweise die volle Zahl der Schablonen herstellte, indem ich nach richtiger Reaktion gegenüber der verwendeten Nadelzahl stets eine neue hinzufügte.

Die erstmalige Anwendung dieser Methode sei verfolgt:

30. IV. Erst die vergeblichen Versuche, in geschlossener Reihe richtiges Verhalten zu erzielen (siehe oben); mit der Einzelnadel sofort fehlerloses Auswählen bei neunmaligem Schablonenwechsel. Nun wurde eine Nadel an dem Gazestreifen aufgehängt und die beiden Formen abwechselnd daran geboten. Bei jedem Austausch richtig. Darauf Dreieck links, Kreis rechts am Streifen. Richtig. Umkehrung: richtig; nun bleiben die Schablonen während drei Versuchen in dieser Stellung, dann wieder Wechsel. Offenbar war der Fisch schon an die Richtung gewöhnt, denn er wandte sich sofort zum Dreieck, drehte sich aber im letzten Augenblick ab und schwamm zum Kreis. Neue Nadel eingeführt; Folge: Kr<sup>1</sup> Dr<sup>2</sup>Kr<sup>3</sup>: richtig. Ebenso bei zweimaliger Wiederholung, wobei F immer zuerst 3 besuchte. Nun eine zweite Dreiecksnadel zugefügt, und zwar so, daß sie nach 1 kam: Kr<sup>1</sup> Dr<sup>2</sup> Dr<sup>3</sup> Kr<sup>4</sup>. Wie üblich begann die Pfrille rechts außen (früher 3, jetzt 4): 4, 3 (—), 2 (!). Das Tier war gewöhnt, an dieser Stelle Futter zu finden, daher das Zubeißen! Dann noch eine Wiederholung: 1, 2 (—), 3 (—), 4. Diesmal schwamm der Fisch in neuer Reihenfolge. Vielleicht darum richtig? Wiederholung: 4, 3 (—), 2 (!), 1.

Durch diese Versuche ist nun die Technik der Dressur mit Schablonenreihen vollkommen klargestellt. Das Tier wird bei Einführung ganz neuer Formen und Farben zuerst mit der Einzelnadel durch „Wegziehen“ solange dressiert, bis es die Bedeutung der gebotenen Schablonen erkannt hat. Dann kommen die hängenden Nadeln zur Verwendung und nun wird unter ständigem Wechsel ihrer Reihenfolge ihre Zahl nach Bedürfnis gesteigert, wobei jeweils 1 Nadel neu hinzugefügt wird.

Der Gedankengang der mit dieser Methode angestellten Reihenversuche ist folgender: werden dem Tier als Dressur- und Gegendressurschablonen nicht wie bisher *nur in der Farbe* oder *nur in der Form* verschiedene Pappenstücke gezeigt, sondern solche, die in *Farbe und Form* gleichzeitig voneinander abweichen, so läßt sich prüfen, welches von beiden Merkmalen von den Fischen lieber zur Orientierung verwendet wird, indem man nach einer Anzahl positiv ausgefallener Versuche mit der einfachen, nur die beiden Schablonentypen aufweisenden Nadelreihe plötzlich auch Schablonen einführt, die zwar die gleichen Farben und Formen wiederholen, aber in der entgegengesetzten Kombination. War z. B. die Dressurschablone für „gut“: Kr-blau, für „schlecht“: Dr-gelb, so stehen nun dem Tier neben den bekannten auch neue Schablonen zur Wahl mit Kr-gelb und Dr-blau. Hatte es sich bisher mehr nach dem Formenunterschied orientiert, so durften nun nur Kreisschablonen, gleichgültig welcher Farbe, besucht, gingen die Fische mehr nach den Farbwerten, so durften nur blaue Schildchen beachtet werden. Würden beide Merkmale in gleichem Maße als Wegweiser benutzt, so mußten eben die Neulinge unter den Schablonen überhaupt gemieden werden.

Bevor jedoch zu diesen Versuchen geschritten werden konnte, mußte vorher wieder eine Vorsichtsmaßregel zur Anwendung kommen. Das lange Arbeiten mit den Fischen hatte ja ergeben, daß selbst kleine Änderungen in der Versuchstechnik gern zu Seitensprüngen und Ungenauigkeiten im Verhalten der Dressierten Veranlassung gaben, und so war es schließlich möglich, daß nach ausgezeichnete Vordressur und mehreren positiv verlaufenen Kontrollversuchen die Ellritzen doch in dem Augenblick unzuverlässig wurden und ihr Verhalten weitgehend änderten, wo an Stelle der gewohnten Schablonen die anders kombinierten eingeführt wurden. Dann war das Ergebnis der Versuche aber in seiner Bedeutung sehr in Frage gestellt. Daher mußten erst ähnliche Versuche wie die gewünschten mit den Fischen durchgeführt werden, die solcher Art sein mußten, daß damit zugleich eine Kontrolle über das Verhalten der Tiere bei Einführung der Mischschablonen ausgeübt werden konnte.

Zu diesem Zweck diente folgende Anordnung. Den Fischen wurden die Schablonen in ihrer gewohnten Dressurfarbe, also für F z. B. Gelb, gegenübergestellt. Nach wiederholter richtiger Lösung ihrer Aufgabe bekamen sie die gleichen Formenplättchen in anderer Farbe, F also etwa in Blau. Wenn die Reaktion auch der neuen Farbe gegenüber mehrmals richtig ausgefallen war, so kehrte man zur alten Farbe zurück und brachte plötzlich die gemischten Schablonen zur Anwendung. Damit hatte das Tier jetzt auch die beiderlei Formen in beiderlei Farben vor sich, stand also etwa der gleichen Änderung gegenüber, wie sie in den geplanten Versuchen wirksam wurde. Mehrere solcher Kontrollversuche wurden durchgeführt und hatten durchwegs das Ergebnis, daß auch aus den gemischten Schablonenreihen sehr exakt die zugelassenen *Formen* ausgewählt, die anderen unbeachtet gelassen wurden. Damit sind die Vorbedingungen für die geplanten Versuche gegeben, von denen dann zahlreiche ausgeführt wurden, die aber noch in beliebigem Maße vermehrt werden könnten. Einige Protokolle müssen wohl wieder ungekürzt gegeben werden, die anderen Versuche können dann vergleichend zusammengefaßt werden.

Um ganz sicher zu gehen, begann ich den 1. Versuch mit vollkommen neuen Formen und Farben, wobei ich beides möglichst abweichend wählte. Die Dressurschablone war ein dunkel-rotbraunes Rechteck von 14 und 6 mm Seitenlänge (die Farbe ist nicht den HERINGSchen Reihen entnommen, steht Rot Nr. 1 am nächsten, ist aber stumpfer als dieses), die Gegendressurschablone ein weißer, vierstrahliger Stern von möglichst gleicher Fläche.

Protokoll vom 1. V. R = Rechteck, S = Stern.

F: erst Einzelnadel: R: +, +, +, +, +, +; S: 9mal Hüpfen, dann —, —; R: +, +, +; S: 2 H., —, —; R: +; P; S: 2 H., —, —, plötzlich aber +; R: +, +; S: —, —, —; R: +; S: 2 H.; R: +, S: —, —; R: +; S: +, —, —; R: +; S: —, —; R: +; S: 2 H., aber ganz schwach; bei R aber hüpfte das Tier so hoch wie noch nie; S: —, —; 1 H., —; R: +; P; S: —, —; R: +; S: —, 1 H., —, —; R: +; S: —, —; nun die hängenden Schablonen eingeführt.

Versuch 1. R S: 3mal, auch bei Wechsel der Stellung, richtig.

Versuch 2a) 4 Nadeln: R<sup>1</sup> S<sup>2</sup> R<sup>3</sup> S<sup>4</sup>: sehr rasch 3, 2 (—), 1; hängt nach 1 Minute noch unverändert.

b) Wiederholung: 4 (!), 3, 1.

c) Ebenso: 3, 1, 2 (—); bei 3maliger Umstellung stets richtig.

Versuch 3. R<sup>1</sup> R<sup>2</sup> S<sup>3</sup> S<sup>4</sup>: 2, 1, 2 (2), 3 (—), 2 (1); Wiederholung mit Umkehrung richtig.

Versuch 4. Wieder R<sup>1</sup> S<sup>2</sup> R<sup>3</sup> S<sup>4</sup>: bei 3 Proben richtig, aber immer zögernder. Daher kurze Pause; 10 Minuten später sehr sicher und rasch: 3, 2 (—), 1, 3 (1).

Versuch 5a. Gem. Schabl.: Rot-S<sup>1</sup> Weiß-R<sup>2</sup> Rot-R<sup>3</sup> Weiß-S<sup>4</sup>: sofort 3, also vollkommen richtig. Dann langes Umherschwimmen, abwechselnd 1 (—) und 2 (—), schließlich Wegschwimmen. 3 Minuten nach Beginn noch ebenso.

b) Wiederholung: sofort 3, 1 (—), 1 (—), zielloses Umherschwimmen, 1 (—), 2 (—), 1 (—), 3 (1).

c) Wiederholung: sofort 3, dann 1 (—), plötzlich aber 1 und rasches Wegschwimmen!

Schon bei 5b erkennt man deutlich die Bevorzugung von 1, doch ist der Fisch sehr unsicher; offenbar macht ihm die Sternform von 1 doch auch sehr zu schaffen.

Die gleiche Versuchsanordnung bei E: R: +, +, +, +, +; S: 5 H., dann energische Flucht, plötzlich +; R: +, +, +; S: —, —, —, 1 H.; R: +; S: —, —; +; R: +; S: 1 H., —, —, —; R: +; S: —, —; R: +; S: —, 1 H., —; R: +. Nun noch 11maliger Wechsel mit einem einzigen Hüpfen nach S. E lernte also noch rascher als F.

Versuch 1. 2 Nadeln: R S: bei 4maligem Wechsel stets richtig.

Versuch 2. 4 Nadeln:

a) R<sup>1</sup> S<sup>2</sup> R<sup>3</sup> S<sup>4</sup>: 1, 3, 2 (—), 2 (—), 3 (1).

b) Ebenso: 3, 4 (—), 1, 2 (—), 1.

c) S<sup>1</sup> R<sup>2</sup> S<sup>3</sup> R<sup>4</sup>: sehr rasch und entschieden 4, 2, 1 (—), 2 (1).

d) Ebenso: 2, 4, Umherschwimmen.

Versuch 3. Nachdem bisher nie ein Fehler unterlaufen war, wurde sogleich die Probe mit den gemischten Schablonen angestellt:

a) R-Weiß<sup>1</sup> R-Rot<sup>2</sup> S-Weiß<sup>3</sup> S-Rot<sup>4</sup>: sofort 2, dann ohne Zögern 4. 1 und 3 wurden überhaupt nicht beachtet, und nun schwamm E ruhig umher.

b) Wiederholung: sofort 2, nach einigem ziellosem Umherschwimmen 4. 1 und 3 wieder gar nicht beachtet.

Bei beiden Tieren überwog also die Orientierung nach der Farbe, was ja bei deren starken Kontrasten nicht überrascht. Auffallend ist aber die Übereinstimmung mit früheren Beobachtungen: E hatte sich zur Farbdressur, F zur Formdressur besser geeignet. Bei diesem Versuch nun reagierte E von Beginn an rascher und sicherer und namentlich der entscheidende Auswahlversuch wurde viel entschlossener zu Ende geführt, als bei F, das sich erst bei der zweiten Wiederholung an den roten Stern wagte, also offenbar auch die Form viel stärker berücksichtigte als sein Bruder E. Der gleiche Versuch wurde nun nach einer mehrtägigen Pause, während der die Tiere einfach mit in das Wasser geworfenem Fleisch gefüttert wurden, mit den gleichen Formen, aber einander ähnlichen Farben wiederholt.

Prot. vom 5. V. Gefressen wird wieder vom Rechteck (R) gleicher Größe, das diesmal lebhaft rotorange (Rot Nr. 3 nach HERING) leuchtet, die Gegen- schablone ist wieder der Stern (S), der aus einem satten Rot (Rot Nr. 1) geschnitten ist; für das menschliche Auge sind die Farben deutlich verschieden, stechen jedoch bei der geringen Flächenentwicklung nicht stark voneinander ab.

F: S: 3 H.; R: +, +, +, +; S: 2 H., —, —; 1 H., —; R: +, +; S: +; R: +, +; S: —, —, —, —; 1 H., —; R: +; S: —, —, —; R: +, +; S: —, —, 1 H., —; noch 2maliger Wechsel ohne Fehler.

E: R: +, +, +, +, +; S: 10 H., dann +; R: +, +, +; S: 13 H., +; R: +, +; S: 9 H., dann plötzlich +; R: +, +, +, +; S: —, 3 H., —, +; R: +, +; S: 6 H., —, —, 1 H.; R: +, +, +; S: —, —, —, 1 H., —; R: +, +; S: —, —, bleibt jetzt richtig; P: S: 2 H., —, —, —; R: +, +, +; S: —, —.

Diese Vordressur läßt E ganz bedeutend hinter F zurücktreten, was darauf hindeuten dürfte, daß die Unterscheidung der beiden Farben den Fischen ziemlich schwer fällt (sie bekommen sie ja *nacheinander* zu Gesicht !); der Vorsprung von F läßt sogar erwarten, daß sich diesmal die Fische eher die Form als die Farbe der beiden Schablonen zum Weiser nehmen würden.

6. V. F: Bei Einführung der Schablonenreihe bis zur Verwendung aller 4 Nadeln fehlerfrei; Reihenfolge häufig gewechselt.

Entscheidender Versuch 5: S-Rot<sup>1</sup> R-Rot<sup>2</sup> S-Orange<sup>3</sup> R-Orange<sup>4</sup>: sehr rasch 2 (dort, weil den Brocken nicht gleich erwischt, 2mal Hüpfen), dann sofort 4, 2 (1), 3 (zögert eine Weile und holt sich dann den Brocken); 1 (—, schwimmt 17 Sekunden umher, kommt wieder, —), bleibt nun endgültig weg.

Daß sich diesmal der Fisch nach der Form der Schablonen richtete, stimmt gut damit zusammen, daß er im Gegensatz zum vorigen Protokoll ohne Zögern auch der ungewohnten R-Rot-Schablone seinen Besuch abstattet, ja sogar vor der eigentlichen Dressurschablone 4.

E: Auch E macht bei oftmaligem Wechsel bis zum entscheidenden Versuch keinen Fehler.

Hauptversuch 4: R-Rot<sup>1</sup> S-Rot<sup>2</sup> R-Orange<sup>3</sup> S-Orange<sup>4</sup>: diesmal frißt der Fisch sehr rasch alle 4 Brocken weg, und zwar in Reihenfolge 3, 1, 4, 2, dazwischen nur ganz kurzes Reihauf-, Reihabschwimmen. Der Fehler lag aber an mir, denn die Fleischstückchen hingen, ohne daß ich es merkte, ins Wasser.

Wiederholung mit gleicher Reihenfolge: 3, 3 (1), 1, 2 (—), 4 (—), 3 (—), 1 (1). Diesmal also zeigen beide Fische eine deutliche Orientierung nach der Form, bestätigen also die im Protokoll ausgedrückte Vermutung.

Da bei beiden Versuchen die gleiche Form der Schablonen verwendet und nur die Farbe anders gewählt worden war, ergibt sich die Tatsache, daß die Fische sich offenbar nach dem Merkmal orientieren, das jeweils stärkere Kontraste ergibt. Fällt ihnen die Farbunterscheidung leicht, so nehmen sie diese als Wegweiser, dabei dann die Form ziemlich vernachlässigend (wenigstens bei E deutlich); die gleichen Formen finden aber Beachtung, wenn die Unterscheidung der Farben den Ellritzen Schwierigkeiten bereitet, oder doch schwieriger für sie ist als das Auseinanderhalten der Formen.

Ganz allgemein scheint sich aber zu bestätigen, daß F besser zur Form-, E zur Farbdressur geeignet ist; denn selbst wenn, wie im 1. Versuch, der Farbunterschied überwiegt, so läßt doch F auch die Form nicht außer acht, was sich in dem Zögern gegenüber der gleichfarbigen Gegenform deutlich kundtut.

Noch bevor eine zusammenfassende Übersicht der bisherigen Versuche vorlag, wurden die folgenden weiteren Kombinationen geprüft. Die Dressurschablone sei dabei von nun an mit +, die Gegenschablone mit — bezeichnet; beim Ergebnis wird jeweils nach vorhergegangener Fehlerfreiheit während mindestens vier Kontrollversuchen das Protokoll des entscheidenden Versuches angeführt. Zur klareren Übersicht seien die beiden ersten, schon besprochenen Versuche in der gleichen Weise behandelt und an den Beginn der Liste gestellt. Vgl. Tab. S. 457.

Zu dieser Tabelle sind noch einige Ergänzungen nötig. Zwischen Versuchsgruppe 3 und 4 lag eine Pause von über 3 Monaten, zwischen 6

Schablone		Anordnung der Schablonenreihe und Verhalten des Fisches beim Hauptversuch	Orientierung nach der
+	-		
1. Rechteck dunkel- braunrot (= R, rot)	Stern vierstrahl., weiß (= S, w)	mit F: rot - S <sup>1</sup> R - w <sup>2</sup> R - rot <sup>3</sup> S - w <sup>4</sup> ; a) sof. 3, ... 1 (-), 2 (-), ... nach 3 Min. ebensö; b) sof. 3, ... 1 (-), 1 (-) ..., 1 (-), 2 (-), 1 (-), 3 (1) c) sof. 3, 1 (-), plötzlich aber 1. mit E: R - w <sup>1</sup> R - rot <sup>2</sup> S - w <sup>3</sup> S - rot <sup>4</sup> ; a) sof. 2, ohne Zögern 4, 1 u. 3 nicht beachtet b) sof. 2, ... 4;	Farbe, (daneben schwächer Form)      Farbe
	2. Rechteck Rot Nr. 3 (= or.)	Stern Rot Nr. 1 (= rot)	mit F: S - rot <sup>1</sup> R - rot <sup>2</sup> S - or <sup>3</sup> R - or <sup>4</sup> ; a) sehr rasch 2 (3H.), sof. 4, 2 (1), 3 (nach einigem Zögern), 1 (- ... 17 Sek. ... -); mit E: R - rot <sup>1</sup> S - rot <sup>2</sup> R - or <sup>3</sup> S - or <sup>4</sup> ; a) sehr rasch 3, 1, 4, 2, (Brocken hingen ins Wasser); b) 3, 3(1), 1, 2(-), 4(-), 3(-), 1(1);
3. Rechteck Gelb Nr. 4 (= g)	Stern Rot Nr. 3 (= or.)	mit F: R - or <sup>1</sup> S - g <sup>2</sup> S - or <sup>3</sup> R - g <sup>4</sup> ; a) 2 (-), 3 (-), 4, 2 (-), 1, 3 2; mit E: R - g <sup>1</sup> S - g <sup>2</sup> R - or <sup>3</sup> S - or <sup>4</sup> ; sofort 3, 1, 1(3), 3(1), 2(-), 1(1), 2, 4(-); mit F: b) 2(-), 2(-), 4 (sofort beim Sehen sehr lebhaft), 3(-), 2(-), 4(1), 1, 2 (1);	,,      ,,
	4. Rechteck Rot Nr. 1 (= rot)	Stern Gelb Nr. 4 (= g).	mit F: S - g <sup>1</sup> S - rot <sup>2</sup> R - rot <sup>3</sup> R - g <sup>4</sup> ; 3 ... 3 (3) ... 3 (2) ... 3 (2), 2 ... sehr zögernd 4, 1 bleibt hängen;
5. Quadrat Gelb Nr. 4 (= Qu, g)	Dreieck Gelb Nr. 5 (= D, z.)	mit F: Qu - z <sup>1</sup> D - z <sup>2</sup> Qu - g <sup>3</sup> D - g <sup>4</sup> ; a) 3 (erst beim 3. H.) 2(-), 1, 3(1), 4 (1 H., Brocken nicht erreicht), 2 unbeachtet; b) D - g <sup>1</sup> Qu - g <sup>2</sup> D - z <sup>3</sup> Qu - z <sup>4</sup> ; 3(-), 4, 2, 2(1), 3(-), 1.	Form (dan- schwächer Farbe)
	6. Quadrat Gelb Nr. 5 (= z)	Dreieck Rot Nr. 3 (= or.)	mit F: D - z <sup>1</sup> Qu - z <sup>2</sup> D - or <sup>3</sup> Qu - or <sup>4</sup> ; 2, 1, 2(1), 1(1), 3(-), 1(1), 1(-), 2(-), 1(-), ... 4;
7. Quadrat Gelb Nr. 5 (= z)	Dreieck Rot Nr. 3 (= or.)	mit F: D - z <sup>1</sup> Qu - z <sup>2</sup> D - or <sup>3</sup> Qu - or <sup>4</sup> ; 1, 2, 2(1), 1(2), 4, 3(-).	Farbe (schw. Form).

1) Wichtig ist, daß bei a) zuerst 3, bei b) aber 2 geholt wurde; das zeigt, daß die Farbe sehr wenig Einfluß hat.

und 7 eine solche von 4 Wochen. Trotzdem fügen sich die neuen Ergebnisse ohne jeden Sprung vollkommen entsprechend an die vorhergehenden an. Zu beachten ist ferner die schöne Übereinstimmung aller zu einer Gruppe gehörenden Einzelversuchsergebnisse. Die Formen Qu und D sind in Rücksicht auf frühere Versuche vollkommen flächengleich gewählt worden, indem D durch diagonale Halbierung eines Quadrates gewonnen wurde, das die doppelte Fläche von Qu besaß. (Qu hat Seitenlänge 7 mm, also Fläche 0,49 qcm; das gleichschenklige Dreieck besitzt eine Kathetenlänge von knapp 10 mm, sein Mutterquadrat hatte demnach genau 0,99 qcm).

Die Dressurschablone wurde bei jeder Versuchsanordnung kursiv gedrückt; man sieht dann leichter, daß nur ganz selten zuerst eine andere Schablone besucht wurde (Versuch 5b und 3E).

(In der Pause zwischen 3 und 4 war E dadurch verunglückt, daß der Fisch in meiner Abwesenheit einmal aus dem Becken hüpfte und erst am nächsten Morgen gefunden wurde.)

Das Ergebnis aller Versuche geht dahin, daß das Orientierungsvermögen der untersuchten Tiere eine gewisse Elastizität besitzt, die es ihnen ermöglicht, an jedem Objekt zur sicheren Unterscheidung von ihm ähnlichen Objekten die am stärksten kontrastierenden Merkmale als Erkennungszeichen zu benutzen. Die Orientierungsfähigkeit ist damit an keine Eigenschaft des zu prüfenden Objektes fest gebunden, sondern ist sehr beweglich, was deswegen wichtig ist, weil eben auch jene Merkmale keine absoluten, sondern relative sind. Die Versuche, die bei der raschen Dressierbarkeit der Ellritzen nach Belieben vermehrt werden können, wurden mit zwei isolierten Körpereigenschaften, Farbe und Form durchgeführt, es ist aber sicher anzunehmen, daß den mit einem so hohen Assoziationsvermögen ausgestatteten Tieren in der Freiheit, in ihrem gewohnten Lebensraum noch andere Wegweiser als Farbe und Form eines Körpers zur Verfügung stehen, um diesen mit allen gleichen Körpern zu identifizieren; darauf weist der Besitz eines wohl ausgebildeten Geruchs- und Geschmacksvermögens hin.

Die Versuche bekräftigen auch die Annahme, daß die Fische sich bei der Dressur gern nach anderen als den dargebotenen Merkmalen orientieren, wenn sie ihnen zugänglicher sind, als die künstlich geschaffenen Wegweiser (vgl. S. 435).

### Zusammenfassung.

#### 1. Zusammenfassung der physiologischen Ergebnisse an *Dytisciden*.

1. Die *Dytisciden* besitzen einen sehr gut ausgebildeten chemischen Sinn, der im wesentlichen die Führung beim Nahrungserwerb übernimmt, aber sicher durch ein gutes Wahrnehmungsvermögen für Tast- und Erschütterungsreize gelegentliche Unterstützung erfährt, wie vielleicht auch durch optische Reize, die jedenfalls nach dauernder Aus-

schaltung der anderen Sinne vikariierend eintreten können; normalerweise jedoch erscheinen letztere für die Nahrungssuche so gut wie bedeutungslos.

Der chemische Sinn spaltet sich entgegen den NAGELSchen Feststellungen in einen Geschmacks- und Geruchssinn. Dieser für wasserbewohnende Wirbellose bisher ausstehende Beweis zwingt zu der Notwendigkeit, die NAGELSche Definition für Geruch und Geschmack auch für diese Tiere aufzugeben. Auch für die Geruchs- und Geschmacksorgane der wirbellosen Wassertiere ist nicht der Aggregatzustand der Reizstoffe (ob gasförmig oder flüssig) maßgebend, sondern den beiden Qualitäten des chemischen Sinnes sind besondere Rezeptoren zugeordnet, die morphologisch und physiologisch verschiedenwertig und an verschiedenen Körperstellen lokalisiert sind.

2. Der Geschmackssinn umfaßt die Wahrnehmung und Unterscheidung von Reizen unserer vier Geschmacksqualitäten: süß, sauer, salzig, bitter. Infolge eines gutausgebildeten Assoziationsvermögens gelingt eine Dressur auf verschiedene Paare von Geschmacksreizen, wenn jeweils der Dressurreiz eine andere Geschmacksqualität darstellt als der Warnreiz.

3. Die Geschmacksorgane haben ihren Sitz in und außerhalb der Mundhöhle. Mittels Amputationen kann daher der Geschmackssinn nicht in seiner Gesamtheit ausgeschaltet werden; nur die äußeren Schmeckorgane können dem Tier genommen werden, was dann zu verschiedenen Störungen beim Nahrungserwerb Anlaß gibt. So fehlt vor allem einem solchen Tier die Fähigkeit, einen Nahrungsbissen genau zu lokalisieren, sodaß seine Ergreifung häufig Schwierigkeiten bereitet.

Die Hauptträger der äußeren Schmeckorgane sind die Mundtaster, von denen wieder die Maxillartaster bevorzugt erscheinen. Daneben zeigen auch die kleinen Lippentaster geschmackliche Reizbarkeit, während der sichere Nachweis einer Geschmackswahrnehmung durch die Antennen nicht gelungen ist.

4. Doch sind die Fühler, wieder im Gegensatz zu NAGEL, ebenfalls Träger hoher chemischer Reizbarkeit, sie sind der Hauptsitz des Geruchssinnes. Dieser gestattet die Unterscheidung verschiedener Düfte; auch eine Dressur auf spezifische Gerüche gelingt, wobei allerdings der Umstand erschwerend eingreift, daß die Dytisciden offenbar durch Geruchsreize mehr zur Beutesuche veranlaßt (alärmiert) als zur Beute hingeführt (orientiert) werden.

Die Geruchsempfindung ist auf äußere Organe beschränkt und kann durch Entfernung der betreffenden Organe ausgeschaltet werden. Das gelingt dadurch, daß an beiden Antennen die neun Funiculusglieder, an beiden Maxillartastern das Endglied amputiert werden. Bleibt ein Funiculusglied oder ein Endpalpus der Maxillartaster erhalten, so vermag der Käfer noch Düfte wahrzunehmen und zu unterscheiden; selbst eine

zuvor festfundierte Dressur auf einen bestimmten Geruch (Moschus) bleibt erhalten, bzw. läßt sich nach geringen Störungen leicht wieder auffrischen, wenn noch eines der bezeichneten Glieder unverletzt geblieben ist; die Entfernung dieses letzten Gliedes führt dann zum Verlust der Dressur und der Möglichkeit, sie wieder zu erneuern.

5. Als Geruchsorgane kommen nur die sogenannten kelchförmigen Organe in Frage, denen durch NAGEL und KORSCHOLT mit Vorbehalt eine statische Funktion zugeschrieben wurde. Sie allein besitzen unter allen dem *Dytiscus* zukommenden Typen von Sinnesorganen die entsprechende Verbreitung, selbst bis in die Einzelheiten und sind außerdem ihrer Struktur nach aufs engste verwandt mit den Porenplatten der Hymenopteren, deren geruchliche Funktion ebenfalls experimentell gesichert ist. Bisher spricht nichts gegen eine Gleichstellung mit den Porenplatten; allerdings steht ein wichtiger morphologischer Beweis ihrer Zusammengehörigkeit noch aus, die Feststellung der gleichartigen Innervierung.

## 2. Zusammenfassung der psychologischen Ergebnisse an *Dytisciden*.

Auf mehreren Wegen ließ sich nachweisen, daß die *Dytisciden* ein ziemlich hoch entwickeltes Assoziationsvermögen besitzen, das sie zur Anwendung verschiedener Dressuren tauglich erscheinen läßt. Diese können in zwei Gruppen gesondert werden, je nachdem sie mit Strafreizen arbeiten und sich zum Ziel nehmen, die Tiere zu veranlassen, eine geläufige Handlung nur mehr unter bestimmten Bedingungen auszuführen, unter allen anderen Bedingungen aber zu unterlassen („Negativdressur“) oder an Stelle von Strafreizen mit Belohnungen vorgehen und darauf abzielen, das Tier eine ihm bisher noch fremde Handlungsfolge zu lehren („Positivdressur“).

Beide Dressurarten waren bei den *Dytisciden* von Erfolg. In der Anwendung beider Dressurformen ergab sich übereinstimmend, daß ihr Gelingen vom Zusammenwirken zahlreicher Faktoren abhängig erscheint, die teils vom Tier aus, teils vom Lebensraum aus wirken. Als einflußreiche Innenfaktoren erwiesen sich z. B. Alter, Hunger, Brunst, Schrecken, als bindende Außenfaktoren Größe des Wohnraums, Wassertemperatur, Helligkeit und Dressurtechnik. Bei einem Teil dieser sämtlichen Komponenten ließ sich eine zweckdienliche Eingliederung in den Gang der Dressur erzielen, besonders gilt das für die Außenfaktoren. Insgesamt müssen diese dahin wirken, daß eine dem Tier entsprechende Lebenshaltung gewährleistet ist, da eben ein einziger, dieser Bedingung nicht genügender Faktor zu Störungen im Dressurgang führt.

Ein anderer Teil der hemmenden Faktoren konnte ganz ausgeschaltet werden.

Für die praktische Anwendung der so gewonnenen Ergebnisse lassen sich folgende Richtlinien aufstellen: Die Dressur ist so zu handhaben,

daß nach vorheriger experimenteller Festlegung der am besten geeigneten Reizart einige Zeit darauf verwendet wird, die förderndste Technik zu erproben, die dann unter Bewahrung einer gewissen Elastizität in möglichst konstanter Weise angewendet wird. Dabei ergeben sich dann bald individuelle Verschiedenheiten der einzelnen Tiere, die eine schematische Handhabung der Dressurmethode ausschalten; sie bieten dafür den Vorteil, daß unter einer größeren Zahl von Versuchsobjekten rasch die (bei jener Technik) geeignetsten kenntlich werden und die unbrauchbaren vernachlässigt werden können.

Geht das Arbeitsziel dahin, jedes Individuum einer Gruppe von Versuchstieren zu einem gewissen Erfolg zu bringen, so gelingt dies am besten durch individuelle Gestaltung der Technik auf Kosten ihrer einfacheren, schematischen Handhabung.

Auch dann können aber Tiere auffallen, bei denen das Verhältnis von Erfolg zu aufgewandter Mühe außergewöhnlich ungünstig ist. Hierfür dürften dann meist physiologische Ursachen verantwortlich sein.

### *3. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse an den Fischen.*

Faßt man die physiologischen und psychologischen Ergebnisse dieses Abschnittes zusammen, so ergeben sich folgende Tatsachenkomplexe:

1. Der durch v. FRISCH erbrachte und inzwischen durch F. SCHIEMENZ (5) und WOLFF (9) wesentlich erweiterte und vertiefte Beweis des Farbensehens der Fische erfährt in keiner Hinsicht einen Widerspruch. Gleiche Formen wenig verschiedener Farbe werden leichter unterschieden als gleiche Formen gleicher Farbe, aber ziemlich verschiedener Helligkeit. Eine weitergehende Nachprüfung der v. FRISCHSchen Ergebnisse durch Vergleich einer Farbschablone mit Grauschablonen aller Helligkeitsstufen wurde unter Berücksichtigung der Problemstellung der Arbeit unterlassen, ist inzwischen auch unnötig geworden.

2. Die Ellritzen sind imstande, verschiedene geometrische Formen zu unterscheiden. Pappschablonen von Kreis-, Dreiecks-, Quadrat-, Rechteck- und Sternform werden ohne Schwierigkeiten voneinander unterschieden.

3. Die lebhaften Fische besitzen ein erstaunlich entwickeltes Assoziationsvermögen. Dieses verbindet sich günstig mit einer hohen Elastizität des Orientierungsvermögens, das den Ellritzen gestattet, sich in jeder Situation nach neuen, für diese Situation charakteristischen Merkmalen zu orientieren.

4. Aus der Vereinigung dieser Tatsachen resultiert die über Erwarten leichte Dressierbarkeit der Ellritzen auf optische Reize, wenn diese durch zweckmäßige Verbindung mit der Fütterung zu „biologischen Reizen“ gestempelt werden.

5. Der Dressurfortschritt hängt ab vom Zusammenwirken verschiedener Faktoren, die teils vom Tier aus wirken, teils von dessen Um-

gebung her (Innen- und Außenfaktoren). Als solche Innenfaktoren erwiesen sich z. B. Hunger, Spieltrieb, Erschrecken, Müdigkeit, als Außenfaktoren waren von hohem Einfluß geringe Änderungen der Versuchstechnik, unbedeutende Helligkeitsschwankungen, Isolierung oder Vereinigung der beiden Tiere, kaum auffallende Abweichungen in der Art der Fütterung, Größe und Beschaffenheit des Futterbrockens usw. Am deutlichsten prägte sich der Einfluß der äußeren Bedingungen aus in der oft und unter den verschiedensten Modifizierungen wiederholten Beobachtung eines sicheren Umschlags von richtigem zu fehlerhaftem Verhalten der Fische, wenn sie in ihren Aquarien vom Dressurraum an einen fremden Ort versetzt wurden.

6. Trotzdem nur zwei Tiere dressiert wurden, ergaben sich sehr oft starke individuelle Unterschiede der beiden. In der Hauptsache waren sie bedingt durch eine verschiedene Eignung der beiden Fische für die angewandten Dressuren: bei anscheinend ziemlich gleich entwickeltem Assoziationsvermögen erwies sich der eine besser für die Farb-, der andere für die Formdressur geeignet.

7. Beiden war gemeinsam, daß sie sich bei Darbietung von Körpern, die sich in Farbe und Form zugleich unterschieden, zur Wiedererkennung stets jenes Merkmals bedienten, das stärker kontrastierte. Bei Ähnlichkeit der Formen und großer Differenz der Farben galten die letzteren, bei sehr verschiedenen Formen wenig abweichender Farbe dienten die ersteren als Wegweiser.

8. Unter bestimmten Bedingungen trat sehr rasch eine wirksame Orts- und Richtungsgewöhnung ein, die den Fischen bald beim Aufsuchen bestimmter Schablonen hilfreich geworden wäre, aus dem Dressurgang aber ausgeschaltet werden mußte, da sie den Dressurzielen zuwider lief.

9. Unter Berücksichtigung all dieser Beobachtungen ergibt sich die Forderung, alle Außenbedingungen während einer Dressur möglichst konstant zu halten. Die Beobachtung der Innenfaktoren ist deswegen von hoher Wichtigkeit, weil sie in ihrer Gesamtheit die stark in Rechnung zu setzende „Stimmung“ des Tieres erzeugen, wodurch sie zu immer neuer Gestaltung des einzelnen Dressurganges drängen. Dieses Eingehen auf die jeweilige „Stimmung“ hat aber im Rahmen der beizubehaltenden Dressurtechnik zu geschehen, die aus dieser Forderung heraus eine gewisse Elastizität bewahren muß.

### Schlußbetrachtung.

Die Ergebnisse der psychologischen Untersuchungen an den Käfern wie an den Fischen lassen die untersuchten Tiere als äußerst sensible und psychisch beeinflussbare Wesen erscheinen. Sie geben Äußerungen von Unlust, Erschrecken, Aufregung, Lustgefühl (Ellritzen!) von sich: sie besitzen ferner ein hinreichend entwickeltes Assoziationsvermögen

und Gedächtnis, um eine ihnen gestellte Aufgabe, etwa einen bestimmt vorgeschriebenen Ablauf einer Handlung, zu erlernen, wenn die dabei einwirkenden Reize für das Tier eine biologische Bedeutung haben. Dabei wird die gleiche Aufgabe — an mehrere Individuen unter völlig gleichen äußeren Bedingungen gestellt — vom einen Tier rascher, vom anderen langsamer oder gar nicht gelöst. Wird die nämliche Aufgabe so modifiziert, daß ihre Lösung bei Beanspruchung der gleichen Sinne etwas „leichter“ erscheint, so wird sie nun auch Tieren zugänglich, die zuvor versagten; entsprechend wird sie dann von allen anderen nur um so sicherer zu Ende geführt.

Es ist eine oft gewonnene Erfahrung, daß gewisse Tiere besondere „Charaktereigenschaften“ besitzen, die zu den Artmerkmalen zu gehören scheinen und den Menschen schon früh zu einem Vergleich mit eigenen Eigenschaften einladen. Ähnliche Unterschiede, wie sie so Art von Art oder Rasse von Rasse scheidern, bestehen auch zwischen den einzelnen Angehörigen einer solchen systematischen Einheit. Die psychologischen Studien an Menschenaffen, die durch W. KÖHLER auf Teneriffa so erfolgreich gestaltet wurden, bringen ausgezeichnete experimentelle Beweise für die individuelle psychische Verschiedenheit unter äußerlich gleichen Bedingungen stehender Artgenossen; sogar zwischen Geschwistern können solche „Charakterunterschiede“ stark ausgeprägt sein.

Meine Beobachtungen zeigen nun, daß die gleichen individuellen Abweichungen zwischen Artgenossen schon tiefer im Tierreich zu finden sind. Ich versuchte einen Maßstab für diese Unterschiede zu finden, indem ich mehrere, lange Zeit unter gleichen Bedingungen gestandene Exemplare dem gleichen Wechsel in den Bedingungen aussetzte und dann ihre Reaktion beobachtete, oder eine bestimmte Aufgabe an sie stellte und nun die mehr oder weniger gelungenen Lösungen derselben durch Protokolle zum Vergleich brachte. Stets trat hier die Ungleichwertigkeit der einzelnen Reaktionen zutage.

Schließlich verschaffte sich die weitere Feststellung Geltung, daß auch im Entwicklungsgang des Einzelindividuums der psychische Zustand wechselt, was sich in den besonderen „Stimmungen“ des betreffenden Tieres ausprägt und zu sehr verschiedener Beantwortung ein und desselben Reizes führen kann. Und da bei oft erfolgreichem Wechsel eines zum Tier in direkter Beziehung stehenden Faktors, wie z. B. bei den Fischen die Farbe und Form der Dressurschablonen, die zur Neueinstellung auf die veränderten Bedingungen nötige Zeit sich immer mehr verkürzt, so muß geschlossen werden, daß die Fähigkeit, die diese jedesmalige „innere“ Umstellung des Tieres ermöglicht, durch dauernde Übung gefördert werden kann, d. h. daß die Tiere gewisse Erfahrungen psychisch zu verwerten vermögen.

Diese Feststellungen bringen nichts wesentlich Neues. Es finden

sich zerstreut manche kurze Hinweise auf ähnliche Beobachtung individueller Unterschiede bei Reiz- oder Dressurversuchen anderer Autoren. Aber diese Beobachtungen werden immer nebensächlich behandelt und doch sind sie oft von Bedeutung für die Wertung eines Versuchsergebnisses und sind für die Gestaltung einer „Tierpsychologie“, die zunächst eines reicheren Tatsachenmaterials bedarf, fördernder als theoretische Erörterungen ohne Beweismaterial. Die vorliegende Arbeit möge als ein Versuch gedeutet werden, die physiologischen und psychologischen Ergebnisse eines Versuches einzeln zu werten, ohne damit Gegensätze oder scharfe Trennungslinien schaffen zu wollen. Es sei ein Versuch, der experimentellen Tierpsychologie neben der Physiologie ihren Platz einzuräumen.

#### Literatur.

Es wurden benützt an Literatur für Käfer: 1. **Barrat, Wakelin and Arnold, George:** A Study of the Blood of certain Coleoptera: *Dytiscus marg.* and *Hydrophilus piceus*. Quart. Journ. of Microscop. Science 56. 1911. — 2. **v. Frisch, K.:** Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. Jena 1921. — 3. Handwörterb. d. Naturwiss.: Artikel Tierpsychologie von Ed. Claparède. — 4. **Kalischer, O.:** Weitere Mitteilungen über die Ergebnisse der Dressur als physiologische Untersuchungsmethode auf den Gebieten des Gehör-, Geruch- und Farbensinnes. Arch. f. Physiol. 1910. — 5. **Kochler, O.:** Sinnesphysiologische Untersuchungen an Libellenlarven. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. 29. 1924. — 6. **Korschelt, E.:** Bearbeitung einheimischer Tiere. 1. Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marg.* 1 u. 2. Leipzig 1924. — 7. **Matthes, E.:** Das Geruchsvermögen von *Triton* bei Aufenthalt in Wasser und auf dem Land. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C: Zeitschr. f. vergl. Physiol. 2. 1924. — 8. **Nagel, A. W.:** Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. zool. 7, H. 18/19. Stuttgart 1894. — 9. **Schneider, C. C.:** Tierpsychologisches Praktikum in Dialogform 1910. — 10. **Strieck:** Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn der Ellritze. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C: Zeitschr. f. vergl. Physiol. 1. 1924.

Literatur für Fische: 1. **v. Frisch, K.:** Sind die Fische farbenblind? Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol. 32. 1912. — 2. Ders.: Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. Ebenda 34. 1913. — 3. Ders.: Ein Zwergwels, der kommt, wenn man ihm pfeift. Biol. Zentralbl. Nr. 43. 1923. — 4. **v. Heß:** Neue Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol. 33. 1913. — 5. **Schiemenz, Fr.:** Über den Farbensinn der Fische. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C: Zeitschr. f. vergl. Physiol. 1. 1924. — 6. **Strieck:** Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn der Ellritze. Ebenda 1. 1924 — 7. **Wolff, H.:** Das Farbenunterscheidungsvermögen der Ellritze, Ebenda 3, 1925,