

Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren

Autor(en): **Hediger, H.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern**

Band (Jahr): **- (1940)**

PDF erstellt am: **24.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-319397>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

H. Hediger

Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren*)

Im Gegensatz zum Humanpsychologen, der sich nur mit einer einzigen Spezies zu beschäftigen hat — und zwar mit der Spezies, zu der er selber gehört — muss sich der Tierpsychologe mit einer buchstäblich unüberschaubaren Masse von verschiedenen Arten auseinandersetzen. Aus dieser Sachlage ergeben sich für die Tierpsychologie eine Reihe besonderer, der Humanpsychologie fremder Fragestellungen und Aufgaben. Eine der elementarsten Aufgaben der Tierpsychologie muss die sein, die erwähnte riesige Formenmasse irgendwie aufzuteilen, übersichtlich zu gliedern; sie muss echte biologische Verhaltenskategorien suchen und möglichst durchgehende, unspezifische Verhaltensgesetze. Welcher Art diese Verhaltenskategorien und -gesetzmässigkeiten sein können, das soll hier gewissermassen in der Form einer unvollständigen Musterkarte angedeutet werden. Vielleicht genügt aber schon diese beschränkte Auswahl, um grundsätzlich zu zeigen, dass sich oft bei näherem Zusehen ungeordnet erscheinendes Tierverhalten als geordnet, zufällig erscheinendes als gesetzmässig erweisen kann. Je besser wir solche Verhaltensregeln kennen lernen, desto näher kommen wir — in Theorie und Praxis — an das Tier heran.

Wie in einem früheren Aufsatz (1940 a) ausgeführt wurde, kann das hier angedeutete Untersuchungsgebiet gegliedert werden: 1. in die Probleme des Verhaltens zwischen Tier und Mensch, und 2. in die des Verhaltens zwischen Tier und Tier. Diese zweite Gruppe umfasst sowohl das interspezifische wie das intraspezifische Verhalten. — Das gleichfalls weitgehend

*) Nach einem am 13. Dezember 1940 in der Naturforschenden Gesellschaft in Bern gehaltenen Vortrag.

gesetzmässige Verhalten des Tieres gegenüber dem Milieu muss hier ganz übergangen werden, also z. B. die Gesetzmässigkeiten des Wohnens.

Einzelne Kategorien des zwischenartlichen Verhaltens sind bereits vielfach untersucht worden, z. B. die Symbiose und der Parasitismus. Das Verhalten biologischer Konkurrenten, wie es in der biologischen Rangordnung zum Ausdruck kommt, ist in dem genannten Aufsatz erstmals zu skizzieren versucht worden. Es handelt sich bei dieser biologischen Rangordnung um solche Arten (und Rassen), die mindestens teilweise dasselbe Areal und denselben Biotop bewohnen und die ausserdem eine ähnliche körperliche Organisation aufweisen, z. B. Steinwild: Gemse oder Gemse : Reh.

Eine andere, bisher ganz unbeachtete Kategorie interspezifischen Verhaltens, vielleicht die nächstliegende von allen, soll hier kurz betrachtet werden, nämlich das Raubtier-Beute-Verhältnis. Auch dieses erweist sich beim näheren Zusehen als weitgehend gesetzmässig. Die populäre Annahme, dass ein Raubtier seine Beute eben überfällt und auffrisst, und dass das Beutetier die Tendenz hat, vor seinem Feind davonzurennen oder davonzufliegen, übergeht eine Reihe eigentümlicher Gesetzmässigkeiten. Das Raubtier-Beute-Verhältnis hat für den Biologen zwei Aspekte:

1. Das Verhalten des Beutetieres gegenüber dem (Haupt-)Feind = Raubtier.
2. Das Verhalten des Raubtieres gegenüber seiner (Haupt-)Beute.

Das Verhalten des Beutetieres gegenüber seinem Feind, d. h. seine Taktik der Feindvermeidung, ist nicht zufällig und ungeordnet, sondern nach Qualität und Quantität streng gesetzmässig. Jede Tierart hat eine besondere Art des Flüchtens, ihre Fluchtreaktion ist artspezifisch. Innerhalb dieser Artspezifität der Fluchtreaktion können weitere Spezifitäten bestehen, z. B. können für die biologisch wichtigsten Feinde oder Feindtypen verschiedene, den Besonderheiten des entsprechenden Feindes zweckmässig Rechnung tragende Fluchtreaktionen ausgebildet sein (Feindspezifität). Die Fluchtreaktion kann bei Jungtieren anders sein als bei den ausgewachsenen Individuen derselben Art (Altersspezifität). Bei mancher Art flüchten die Männchen anders als die Weibchen (Geschlechtsspezifität). Wieder andere

Arten zeigen je nach dem Milieu, in dem sie vom Feind überrascht werden eine besondere Fluchtreaktion (Milieuspezifität) usw.

Die Gesetzmässigkeiten der tierlichen Flucht sind an anderer Stelle (1934, 1937) ausführlich behandelt worden, auch ihre quantitativen Besonderheiten, wie sie z. B. in der Fluchtdistanz zum Ausdruck kommen. Damit ein Tier vor seinem Feind flüchtet, muss sich ihm der Feind auf eine ganz bestimmte, spezifische Entfernung (= Fluchtdistanz) nähern. Grosse Tiere haben im allgemeinen eine grosse, kleine Arten eine kleine Fluchtdistanz; die Fluchtdistanz kann zahlreichen Modifikationen unterworfen sein und ist messbar.

So wie die Taktik der Feindvermeidung beim Beutetier sich durch bestimmte Gesetzmässigkeiten auszeichnet, so trifft das auch für die Taktik des Beuteerwerbs beim Raubtier zu. Diese Verhaltenskategorie kann hier gleichfalls nur in wenigen Punkten angedeutet werden. Es lassen sich zwei Haupttypen des Verhaltens des Raubtieres gegenüber der Beute, bzw. Typen des Beuteerwerbes unterscheiden, die sich durchgehend durch alle Wirbeltierklassen finden:

1. Aktiver Typ (Suchen, Pirsch). Beispiele: Bachforelle, Erdkröte, Ringelnatter, Steinadler, Hermelin.
2. Passiver Typ (Lauern, Anstand).

Bei der passiven Art des Beuteerwerbes können einige eigentümliche Spezialisierungen auftreten, die teils durchgehend vom Fisch bis zum Säuger auftreten, teils auf grössere und kleinere Gruppen beschränkt sind. Den Schnappfallen-Typ finden wir in allen Wirbeltierklassen, z. B. *Scorpaena*, *Ceratophrys*, *Chamaeleon*, Zwergreiher, Nandinie. Für diesen Typ sind drei Eigenschaften kennzeichnend: morphologisch eine weitgehende Uebereinstimmung mit dem Milieu („Unsichtbarkeit“), physiologisch die Fähigkeit blitzschnellen Reagierens gegenüber der Beute (Zuschnappen, Zustossen, Zupacken) und psychologisch die Disposition zu langdauerndem, regungslosem Warten.

Etwas weiter differenziert ist der Köderfallen-Typ, der auf die niederen Wirbeltiere (Fisch bis Reptil) beschränkt bleibt. Das bekannteste Beispiel ist wohl der Anglerfisch (*Lophius piscatorius*), dessen Artbezeichnung schon auf diese Taktik des Beuteerwerbs Bezug nimmt. Befindet sich bei diesem, unter Fischen übrigens ziemlich verbreiteten (vgl. Böker 1937, S. 40) „Modell“

der Köder sozusagen ausserhalb der eigentlichen Falle, so liegt er z. B. bei der im Mississippi lebenden Alligatorschnappschildkröte (*Macrochelys lacertina*) innerhalb. Diese Schildkröte, deren Panzer oft gänzlich veralgt ist und die sich daher kaum von der Umgebung abhebt, pflegt mit dauernd aufgesperrtem Maul auf dem Grunde des Stromes zu liegen. Wie DITMARS (1933) ausführt, befinden sich an der Innenseite des Unterkiefers zwei Fortsätze, die nicht nur wurmartig aussehen, sondern auch so bewegt werden, was zur Folge hat, dass gelegentlich die Beute (hauptsächlich Fische) dem bewegungslosen Raubtier direkt ins Maul schwimmt.

Ein noch differenzierterer Fallentyp, der Giftköderfallen-Typ, ist innerhalb der Wirbeltierreihe naturgemäss noch weniger weit verbreitet und bleibt auf die Giftschlangen beschränkt, wo er aber in den verschiedensten Gruppen und in mehreren Modellen vorkommt. Der — in allen Fällen bewegte — Köder kann dargestellt werden durch nasale Anhänge wie bei *Herpeton tentaculum* (CURRAN und KAUFFELD 1937), oder durch die besonders umgestaltete Zunge bei *Dryophis* (Asien), *Oxybelis* (Amerika), *Thelotornis* (Afrika), oder durch die auffällig gefärbte und bewegte Schwanzspitze bei gewissen *Viperidae* und *Crotalidae* (POPE 1937). Mehrfach ist beobachtet worden, wie z. B. Eidechsen nach der verlockenden Schwanzspitze schnappten und dabei den tödlichen Giftbiss erhielten (POPE). Für alle Vertreter dieses Giftköderfallen-Typs ist bezeichnend, dass sie ihrer Umgebung äusserst ähnlich sehen. *Dryophis*, *Oxybelis* und *Thelotornis* sind als ausgesprochene Baumierte lianenförmig und -farbig. Die *Viperidae* und *Crotalidae* sind als Bodenformen bodenfarbig mit stark auflösendem Zeichnungs- und Farbmuster. Ausserdem ist für diesen Typ kennzeichnend die Fähigkeit zu blitzschnellem Zubeissen; die Nashornviper z. B. vermag Vögel im Fluge zu erhaschen. Bei dieser Schlange (*Bitis nasicornis*) werden übrigens nicht die als Köder wirkenden „Nashörner“ allein bewegt, sondern der ganze, seltsam gefärbte Kopf dazu — natürlich nur, wenn die Schlange auf Beute aus ist. Auch die erwähnten Schwanzbewegungen treten nur dann auf. — Auffällige Kopfaufsätze kommen übrigens nur bei Giftschlangen vor.

Das Verhalten der Pflanzenfresser bei der Nahrungsaufnahme ist gleichfalls in mancher Hinsicht gesetzmässig. Bei den Wiederkäuern beispielsweise ist sogar die Anzahl der Kaubewe-

gungen für die Zerkleinerung einer rejizierten Futterportion weitgehend spezifisch; sie kann bei gewissen Cerviden etwa 34 betragen, bei einzelnen Boviden dagegen über 70. Desgleichen ist der Rhythmus im Wechseln der Unterkieferseite beim Wiederkäuen für die einzelne Art vielfach bezeichnend. Infolge der Anisognathie kann bei der einfachen Kaubewegung nur die eine Unterkieferhälfte als Antagonist des entsprechenden Oberkiefers wirksam sein. Während die einen Arten die Unterkieferseiten regelmässig wechseln (Schema: links-rechts lrlrlrlr usw.), mahlen die anderen eine Zeitlang mit der linken und dann eine Zeitlang mit der rechten Unterkieferhälfte (Schema: llllll... rrrrrr...).

Auch auf dem Gebiete des intraspezifischen (= interindividuellen) Verhaltens erweist sich manches als gesetzmässig, was zunächst als zufällig und ungeordnet imponierte. Dabei sind diese Gesetzmässigkeiten oft weitgehend unspezifisch. Als wichtige intraspezifische Verhaltenskategorie wäre hier u. a. zu behandeln das Kind-Eltern-Verhältnis. Die eigentümlichen somatischen und verhaltensmässigen Verzahnungen zwischen Jung- und Elterntier bei Nesthockern und Nestflüchtern von Vögeln und Säugern sind von PORTMANN (1938, 1939) phylogenetisch analysiert worden. Die sozialen Gesetzmässigkeiten wurden seit den wegweisenden Untersuchungen von SCHJELDERUP (1921) bei den verschiedensten Tierarten behandelt. Hier soll lediglich auf einige bisher wenig beachtete Punkte der tierlichen Sozialpsychologie vergleichend hingewiesen werden und auf einige geometrisch charakterisierbare Verhaltensgesetzmässigkeiten.

In den seltensten Fällen stellt eine Gesellschaft artgleicher Tiere eine amorphe Gruppe oder eine Summe von unter sich gleichwertigen Individuen dar, vielmehr besteht eine gesetzmässige Rangordnung linearer oder komplexer Art, mit der sich eine bereits umfangreiche Literatur beschäftigt. Die Spitzenstellung ist bei der einzelnen Tierart jeweilen an ein bestimmtes Geschlecht gebunden, was bisher noch kaum vergleichend beachtet worden ist. Die α -Stellung wird z. B. beim amerikanischen Bison, beim Wildpferd, Guanako, Fasan usw. immer von einem Männchen eingenommen, bei Kiang, Gemse u. a. aber regelmässig von einem Weibchen. Ferner können die Rollen des Führers und des Anführers bei einzelnen Tierarten (z. B. Gemse) zusammenfallen oder (z. B. beim Elch) auf zwei Individuen verteilt sein. Im

ziehenden Gemsrudel führt regelmässig die α -Geiss, dagegen geht der α -Elch niemals zuvorderst, sondern er lässt sozial tiefer stehende, sogenannte Beihirsche, vorausgehen (vgl. z. B. KAKIES 1936).

Die Kriterien für die Stellung auf der sozialen Stufenleiter sind recht verschieden. Wenn wir die aufsteigende Wirbeltierreihe betrachten, lässt sich sagen, dass beim Fisch weitgehend körperliche Merkmale massgebend sind, während psychische Merkmale eine immer grössere Bedeutung gewinnen, je mehr man sich dem Säuger nähert. HOLZAPFEL (1940) fand in ihren Untersuchungen an Elritzen-Paaren, dass die Rangordnung im wesentlichen den Abstufungen der Körpergrösse entspricht. Jedoch kann schon hier gelegentlich die Grössenregel durchbrochen werden, „da neben körperlichen auch psychische Eigenschaften wie Angriffslust oder übergrosse Aengstlichkeit für die soziale Stellung massgebend sind“.

EVANS (1936) fand bei seiner erstmaligen Feststellung einer sozialen Hierarchie bei Reptilien (*Anolis carolinensis*), dass bei diesen Eidechsen die Rangfolge sich weitgehend nach dem Gewicht richtet. Die soziale Stufenleiter kann also bei der Elritze gewissermassen mit dem Masstab, bei *Anolis* mit der Waage ermittelt werden, während bei Vögeln psychische Faktoren bereits eine wichtige, wahrscheinlich führende Rolle spielen. Deswegen können beim Vogel Dreieckverhältnisse auftreten (und noch weit kompliziertere Beziehungen), derart, dass z. B. Individuum A dem Individuum B überlegen ist, BC, aber C wiederum A. Jede solche Abweichung von der einfachen linearen Rangordnung wäre undenkbar, wenn es nur auf einfache Körpermerkmale ankäme. Soziale Symbole, eine weitere Komplikation, treten unter den Säugern nicht erst bei den Primaten auf, sondern — wie die noch unveröffentlichten Untersuchungen von R. Schenkel ergeben haben — auch bei gewissen Raubtieren, namentlich beim Wolf, z. B. in Gestalt eines völlig abgenagten, an sich wertlosen Knochens.

In allen Wirbeltierklassen lassen sich eine grosse Zahl von geometrisch charakterisierbaren Verhaltensphänomenen („Biologische Geometrie“) auffinden, die zum Teil streng spezifisch und gesetzmässig sind, wie die folgenden Beispiele von biologisch bedeutsamen Punkten, Strecken, Winkeln, Kreisen usw. zeigen. Biologisch bedeutsame Punkte gibt es z. B.

in der Umwelt solcher Vögel, deren Nest äusserlich, optisch, in keiner Weise auffällt. Bei solchen Vögeln, etwa beim Halsbandregenpfeifer (*Charadrius hiaticula*) besteht das Nest sozusagen lediglich aus einem geometrischen Ort; KOEHLER (1937) spricht daher mit Recht von unbezeichneten Nestorten und glaubt, dass sie vom Vogel aufgefunden werden durch das Anpeilen entfernter Richtmarken.

Biologisch bedeutsame Strecken, die sich durch genaue Messbarkeit auszeichnen, sind bereits erwähnt worden im Zusammenhang mit einer quantitativen Gesetzmässigkeit der Flucht (Fluchtdistanz). Zwar handelt es sich dabei nicht um eine intra-, sondern um eine interspezifische Verhaltensweise; aber auch diese sind oft geometrisch charakterisierbar, manchmal sogar sehr präzise: Strecken bis auf den Zentimeter, Winkel bis auf wenige Grad genau. Im Zusammenhang mit der Fluchtreaktion treten neben der Fluchtdistanz auch die Wehr- und die sogenannte Kritische Distanz auf, über die sich in früheren Arbeiten (1934, 1937) Einzelheiten finden.

Hier wäre, als ein Beispiel aus dem intraspezifischen Verhalten, etwa die Individual-Distanz zu nennen. Es ist diejenige artspezifische Entfernung, auf die sich Artgenossen untereinander im Maximum annähern. Viele Tierarten (Kontakt-Typ) besitzen keine Individualdistanz, sondern sie haben im Gegenteil das Bestreben, z. B. in Zuständen der Ruhe möglichst grosse Flächen ihres Körpers mit dem von Artgenossen in Kontakt zu bringen (Abb. 2) oder taktile Reize auszutauschen, mindestens dulden sie die körperliche Berührung mit Artgenossen, wenn sie mehr oder weniger zufällig zustande kommt. Dieses Kontaktbedürfnis gegenüber Artgenossen (bezw. gegenüber einem geeigneten Ersatz) darf nicht mit Thigmotaxis verwechselt werden, bei welcher es sich ja um Kontakt mit dem Milieu handelt. Werden Vertreter von Arten mit Individualdistanz (Distanz-Typ) auf mehr als ihre auf den Zentimeter genau bestimmbare spezifische Distanz von Artgenossen angenähert, so erfolgt entweder (je nach der Stellung innerhalb der Rangordnung) aktives Vertreiben oder passives Ausweichen. Bei ausgesprochenen Distanz-Typen kommt es zu einer geduldeten Ueberschreitung der Individualdistanz nur anlässlich der Paarungs- und Brutpflegehandlungen, gelegentlich auch im Spiel, aber dann wird die Berührung oft nur an umschrie-

benen Körperstellen geduldet (z. B. Kopfstossen der Rehgeissen). Schliesslich kann es unter Distanztieren auch bei besonders „befreundeten“ Individuen zeitweise zum Kontakt kommen, wie etwa bei der gegenseitigen Gesichtspflege der Pfauen, die normalerweise eine deutliche Individualdistanz besitzen.

Obgleich die beiden Verhaltenstypen (Kontakt- und Distanztyp) durchgehend vom Fisch bis zum Säuger anzutreffen sind, treten sie doch beim Vogel besonders auffällig in Erscheinung, weil Vögel vielfach die Eigenart haben, sich nebeneinander z. B. auf einem Ast, einem Geländer usw., also in linearer Anordnung, niederzulassen. Dabei springt das Fehlen oder Auftreten eines Zwischenraumes besonders stark in die Augen: Gewisse Meisen, Weber u. a. pflegen dichtgedrängt aneinander zu sitzen, während z. B. Schwalben, Stare, Lachmöven (Abb. 4) eine ausgesprochene Individualdistanz zeigen.

Die Verteilung des Kontakt- und Distanztyps im System ist eine scheinbar regellose. KRAMER (1937) gibt ein Beispiel, wo innerhalb eines Genus (*Lacerta*) die einen Arten (*L. sicula* und *L. melisellensis*) dem Distanztyp angehören, die andere Art (*L. muralis*) dagegen dem Kontakttyp.

Analog der Individualdistanz zwischen den einzelnen Individuen kann zwischen den einzelnen Vielheiten von Individuen (Rudel, Schwarm) bei gewissen Arten eine spezifische, wiederum genau messbare biologische Strecke — die Herdendistanz — auftreten. KRIEG (1940) berichtet z. B. vom Guanako, dass die einzelnen Herden, die sogenannten Cuadrillas, sich in den patagonischen Steppen einander nie mehr als auf einen bestimmten Abstand nähern. Beim Brüllaffen (*Alouatta palliata*) dagegen gibt es keine Herdendistanz; CARPENTER (1934) hat beobachtet, dass sich zwei Rudel gelegentlich unmittelbar annähern.

Einer weiteren biologischen Strecke, der Sozialdistanz, kann gelegentlich (bei Haustieren) praktische Bedeutung zukommen. Es ist diejenige Entfernung, auf die sich die einzelnen Mitglieder eines Rudels, Schwarmes usw. im Maximum von einander wegbegeben. Der Hirtenhund hat bekanntlich die Aufgabe, jede übermässige Ausdehnung der (vielleicht infolge der Domestikation labil gewordenen) Sozialdistanz zu verhüten; er empfindet dabei z. B. Ziegen und Rinder als seinesgleichen und behandelt sie

gewissermassen als Angehörige eines Hunderudels. Im Wolfsrudel, also bei der wilden Stammform des Haushundes, tritt nämlich nach den Beobachtungen von R. SCHENKEL (unveröffentlicht) eine Sozialdistanz auf und einzelne Wolfindividuen achten darauf, dass sie nicht überschritten wird. Der Gebrauchshund bezieht die Sozialdistanz vielfach auf den Menschen, in dem er einen Artgenossen bzw. Meutengefährten sieht (vgl. weiter unten). Das kann in extremen Fällen, etwa bei der Ausbildung von Patrouillenhunden, unerwünscht sein; denn anstatt dass sich diese Hunde beim Absuchen eines Geländeabschnittes weit vom Hundeführer entfernen, sind sie durch ihre Sozialdistanz zu eng an ihn gebunden. Solche Hunde müssen durch entsprechende Dressur erst „detachiert“, d. h. ihre Sozialdistanz muss vergrössert werden.

Eigentümlich ist ferner eine weitere biologische Strecke, die *Nestdistanz*, die bei vielen Vögeln auftritt. Manche Vogeleltern kümmern sich nämlich um ihre Eier oder ihre frischgeschlüpften Jungen nur so lange sie sich innerhalb einer bestimmten, wiederum spezifischen Entfernung vom Nest befinden. Gerät Ei oder Junges durch irgendwelche Umstände, etwa durch die Tätigkeit eines Nesträubers oder Brutschmarotzers, ausserhalb dieser Nestdistanz, so ist es verloren, d. h. es wird von seinen Eltern nicht mehr beachtet, in manchen Fällen sogar aufgefressen. Das einzige, was ein Ei oder ein Junges in so verhängnisvoller Weise unterscheidet, ist eine minime Abweichung von der Nestdistanz. HEINROTH (1938) berichtet z. B. von der Silbermöve (*Larus argentatus*), dass sie jedes Ei, auch das eigene, auffrisst, wenn es sich mehr als ungefähr 1 m vom Nest entfernt befindet.

Ebenso wie präzise messbare Strecken, treten im Verhalten vieler Wirbeltiere, vom Fisch bis zum Säuger, biologisch bedeutsame Winkel auf. LISSMANN (1932) hat für den siamesischen Kampffisch (*Betta splendens*) gezeigt, dass sich die Geschlechter nicht so sehr an morphologischen Merkmalen erkennen, als an geometrisch charakterisierbaren Verhaltenseigentümlichkeiten: Männchen haben die Tendenz, zum Partner stets die Parallelstellung einzunehmen, während sich die Weibchen stets senkrecht zur Körperlängsachse des Partners einzustellen suchen. Die Parallelstellung ist gleichzeitig Ausgangsstellung für den Kampf, die rechtwinklige Einstellung Ausgangsstellung für die

Begattung. Auch SEITZ (1940) hat kürzlich über spezifische Winkelstellungen im Verhalten von Cichliden berichtet.

EVANS (1936, 1938) hat an Reptilien beobachtet, dass den Männchen gewisser Eidechsen (*Anolis carolinensis*) die Tendenz eignet, sich artgleichen Rivalen nicht frontal, sondern unter einem Winkel von 90^0 zu nähern, wobei die auffällig gefärbten und geblähten Flanken maximal exponiert werden. BEEBE (1936) unterscheidet geradezu zwei Typen der Fasan-Balz. Bei *Lophophorus*, *Polyplectron*, *Argusianus*, *Pavo* u. a., also bei Arten mit kurzen oder mit Fächerschwänzen, muss sich der Hahn der Henne stets frontal präsentieren. Bei *Crossoptilon*, *Gennaeus*, *Lophura*, *Lobiophasis*, *Phasianus*, *Gallus* u. a., also bei Arten mit langen Schwänzen, muss die Annäherung lateral, unter einem rechten Winkel erfolgen. BEEBE hält den rechtwinkligen (lateralen) Balztyp für den primären, den frontalen dagegen für den sekundären, evoluierten.

Auch im Verhalten von Säugern finden sich gesetzmässige, spezifische Winkel, so in der Angriffstaktik von Gayal und Gaur (*Bibovinae*), wie ANTONIUS (1932) festgestellt hat. Diese beiden indischen Rinder greifen im Gegensatz zu allen anderen Rinderarten nicht frontal an, sondern mit der Breitseite; sie stellen sich also beim Angriff zur Körperlängsachse des Gegners senkrecht ein.

Ein weiteres, vom Fisch bis zum Säuger häufiges geometrisches Verhaltensgebilde von spezifischem, gesetzmässigem Charakter ist ferner der Kreis. Kreisbewegungen von ausserordentlicher Präzision treten beispielsweise bei dem Maulbrüter *Astatotilapia* als obligatorischer Bestandteil des Paarungsverhaltens auf (SEITZ 1940) oder etwa beim amerikanischen Bison, wo der bewachende Stier um die gebärende Kuh als Mittelpunkt eine so auffällige Kreisspur austritt, dass diese seltsame Erscheinung in den nordamerikanischen Prärien von den Siedlern als „Fairy rings“ bezeichnet wurde (GARRETSON 1938).

* * *

Einleitend wurde das Verhalten zwischen Tier und Mensch dem Verhalten zwischen Tier und Tier gegenübergestellt. Die genaue Analyse vieler tierlicher Verhaltensweisen führt nun notwendig zu der Frage, ob diese Gegenüberstellung auch für das

Tier Geltung besitzt. Ist der Mensch für das Tier ein Vertreter einer besonderen Kategorie von Lebewesen, unterscheidet das Tier überhaupt verschiedene solcher Kategorien und — wenn das zutrifft — wie viele und welcher Art sind sie?

Manche tierlichen Verhaltensweisen lassen sich nicht befriedigend verstehen und interpretieren ohne eine gewisse Kenntnis der tierlichen Systematik, also der Systematik vom Tier aus. Zu diesem Thema können hier wiederum nur einige Punkte grundsätzlicher Art angedeutet werden. Man kann sich fragen, wie etwa die Systematik eines Löwen beschaffen ist. Sind Hyäne, Schakal, Zebra, Gnu, Strauss, Geier, Marabu usw. für den Löwen Vertreter verschiedener Kategorien von Lebewesen? Wir wissen darüber noch nichts genaues; aber es könnten zweifellos Anhaltspunkte gefunden werden. Vom Hasen wissen wir z. B. dass er allein unter seinen Feinden zwei Kategorien unterscheidet; denn er hat zwei verschiedene (feindspezifische) Fluchtreaktionen: eine für Feinde aus der Luft (Raubvögel: Sich ducken) und eine für Bodenfeinde (Fuchs, Jagdhund: Wegrennen mit Hakenschlagen).

Die Systematik des Kampffisches ist bereits wesentlich einfacher, sie ist wahrscheinlich nur zweiteilig. Der Kampffisch unterscheidet nämlich unter den artfremden Lebewesen nur solche, die entweder grösser oder kleiner sind als er selbst. Die grösseren sind für ihn Feinde, er reagiert ihnen gegenüber mit der Fluchtreaktion; den kleineren Lebewesen dagegen nähert er sich an, sofern er nicht gesättigt ist. Diese denkbar einfache, nur zwei Kategorien von Lebewesen umfassende Systematik genügt für die Umwelt des Kampffisches vollkommen: grössere Objekte sind wohl meistens Feinde (Wasserschildkröten, Vögel usw.), kleinere dagegen können Beute sein (Wasserinsekten, Würmer).

Die Zecke (*Ixodes*) — um einmal ein recht extremes Beispiel aus dem Reiche der Wirbellosen zu wählen — hat, nach dem was UEXKÜLL (1940) und seine Mitarbeiter uns von ihrer Umwelt ermittelt haben, eine noch einfachere Systematik. Die Zecke hat zunächst keine Fluchtreaktion; sie sieht ja, da sie blind ist, keinen Feind nahn. Sie interessiert sich gewissermassen nur für eine einzige Kategorie von Lebewesen, nämlich für solche, die erstens Wärme ausstrahlen und zweitens nach Buttersäure duften. Das tun fast alle Säugetiere, das Reh und der Fuchs, der Hase und das Eichhörnchen, der Jäger und sein Hund. Zwischen allen diesen

verschiedenartigen Lebewesen kann die Zecke keinen Unterschied machen; sie gehören also in der Zecken-Systematik alle in dieselbe, einzige Kategorie. In diese gleiche Kategorie gehört sogar ein Glas blutwarmen Wassers, wenn es mit einer Membran zugedeckt und mit Buttersäure leicht parfümiert ist. Wird es nämlich im Experiment unter eine lauernde Zecke gebracht, so lässt sie sich fallen, durchbohrt die Membran und saugt das warme Wasser — anstatt Säugerblut.

Dieses Beispiel soll lediglich zeigen, dass es Tiere gibt, in deren Systematik der Mensch nicht als ein Vertreter einer besonderen Kategorie von Lebewesen figuriert. Es erhebt sich daher die Frage, wo denn in der aufsteigenden Tierreihe der Mensch erstmals als Mensch, d. h. als ein von anderen Lebewesen distinktes Geschöpf in die tierliche Umwelt und damit auch in die tierliche Systematik eintritt. Ohne hier auf Einzelheiten einzugehen sei die Behauptung vorgebracht, dass der Mensch (in der genannten Umschreibung) erstmals bei (gewissen) Reptilien in die tierliche Umwelt eintritt, m. a. W. bei solchen Tieren, die den Menschen so ansehen wie Menschen unter einander sich ansehen, nämlich ins Gesicht, sogar in die Augen. Bekanntlich trifft das zu z. B. für einzelne Warane und Schlangen, namentlich Elapiden wie Naja. Giftspuckende Schlangen zielen regelmässig nach den Augen des Menschen; Warane achten u. U. auf so viele Merkmale, dass sie Menschen individuell unterscheiden können (LEDERER 1933).

Damit ist keineswegs gesagt, dass vom Reptil an aufwärts für alle Tiere der Mensch immer und überall Menschbedeutung im erwähnten Sinne haben müsse. Das Goldhähnchen und die Spitzmaus sind wohl schon wegen ihrer Sinnesorganisation gar nicht in der Lage, den Menschen als Ganzes überhaupt wahrzunehmen. Ausserdem kommt es weitgehend auf die jeweiligen Umstände an und selbst, wenn der Mensch in einer tierlichen Systematik als Mensch, bzw. als ein von anderen Lebewesen distinktes Geschöpf figuriert, kann er für das Tier gleichzeitig z. B. noch die Bedeutung eines Feindes, einer Beute usw. haben. Es sei daher hier einmal der Versuch unternommen, wenigstens in Umrissen zu skizzieren, welche verschiedenen Bedeutungen der Mensch für das höhere Wirbeltier normalerweise haben kann; von ausserordentlichen, experimentell provozierten Sonderbedeutungen sei dabei ab-

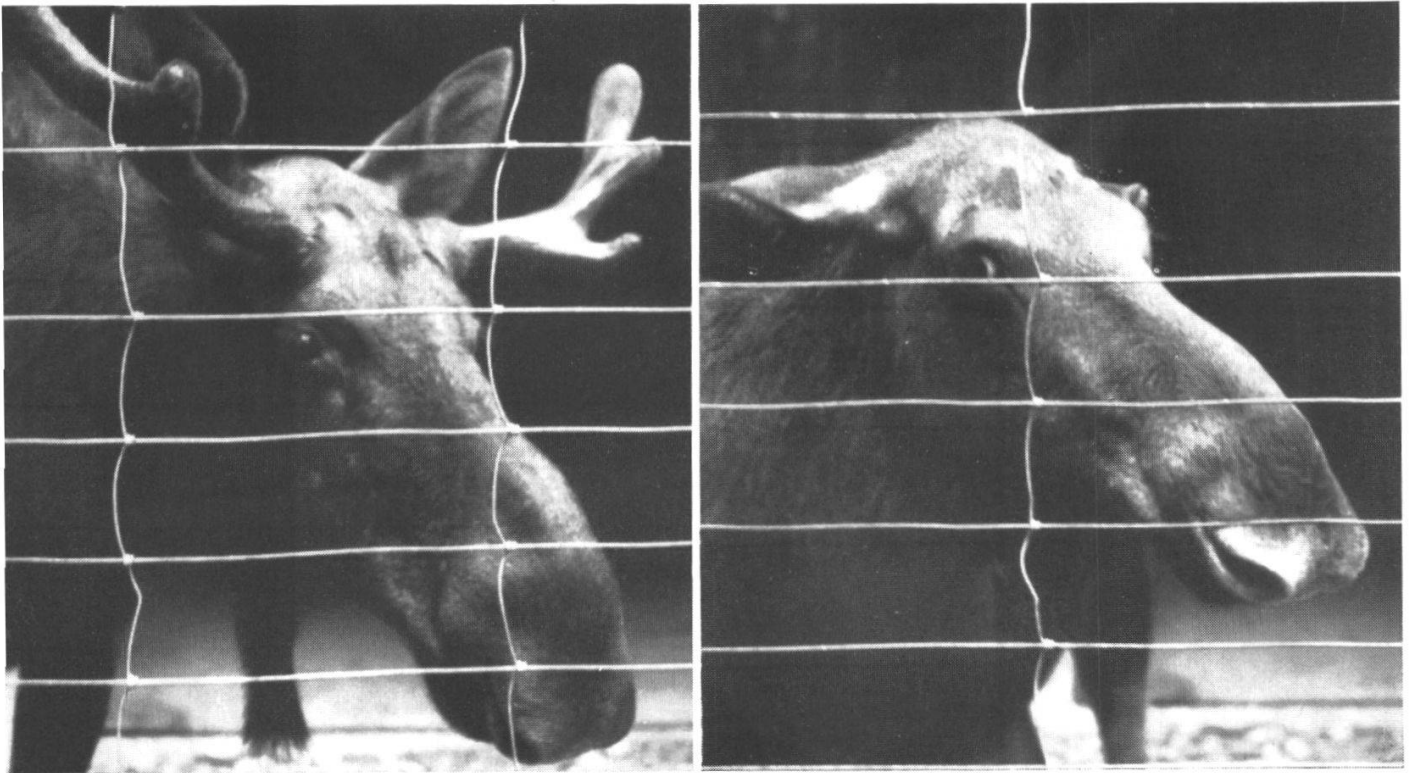


Abb. 1. Gesichtsausdruck des Elchhirsches (links) und der Elchkuh (rechts) gegenüber dem von beiden vertierlichten und als artgleiches Weibchen empfundenen Menschen. Dem Hirsch bedeutet der Mensch eine willkommene Partnerin, der Kuh dagegen eine zu bekämpfende Rivalin.
(Aufn. Hediger aus dem Tierpark Dählhölzli.)

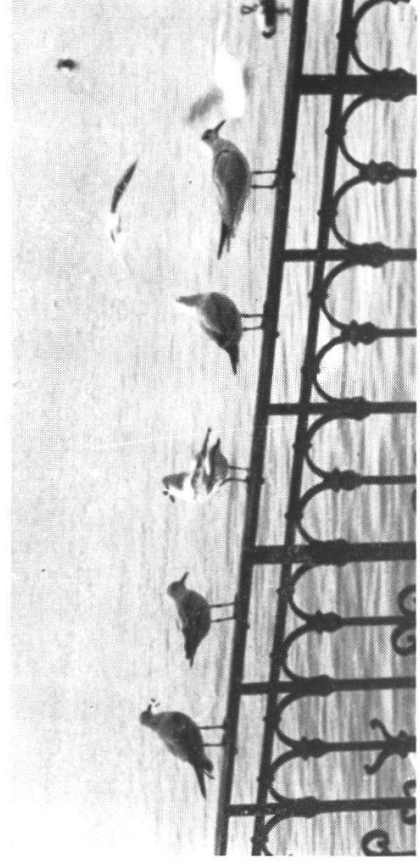


Abb. 2. Beispiel für typisches Kontaktverhalten: Ruhende Wildschweine im Lager; maximale körperliche Berührung.
(Aufn. Hediger aus dem Tierpark Dählhölzli.)



Abb. 3. Kinder ($3\frac{1}{2}$ jährige Mädchenzwillinge) beim Vermenschlichen eines Fußschemels. Für den Erwachsenen mit seiner gegenüber dem Kinde stark verminderten Vermenschlichungstendenz hat dieses Objekt zunächst nichts Menschenähnliches — erst nach der puppenartigen Verkleidung.
(Aufn. Hediger.)

Abb. 4. Beispiel einer typischen Individualdistanz: Lachmöven auf einem Geländer ruhend; die Präzision dieser biologischen Distanz ist anhand der Geländerstruktur deutlich zu erkennen.
(Aufn. Hediger.)



gesehen. Auf den ersten Blick mag es den Anschein haben, als ob der Mensch für das Tier trotz der erwähnten Einschränkung hunderterlei bedeuten könne. Bei näherem Zusehen dürften sich aber diese Möglichkeiten auf folgende fünf Grundbedeutungen zurückführen lassen:

1. *Beute-Bedeutung*. Diese ist weitaus die seltenste von allen; sie kann ohnehin nur bei Grossraubtieren vorkommen. Normalerweise antwortet aber auch der Tiger, der Löwe, Bär, Hyäne usw. gegenüber menschlicher Annäherung mit der Fluchtreaktion. Nur bei einzelnen seltenen Individuen der Grosskarnivoren, bei den sogenannten Man-eaters der Literatur, kann die Beute-Bedeutung zutreffen. Es darf heute angenommen werden, dass diese Beute-Bedeutung und das durch sie bedingte Angriffsverhalten gegenüber dem Menschen in den allermeisten Fällen accidentell zustande kommt, d. h. durch das Zusammentreffen von Tier und Mensch unter ganz bestimmten Umständen (Kritische Reaktion, = Notwehr auf seiten des Tieres). Die dabei vom Tier gemachte, zunächst zufallsbedingte Erfahrung kann in seinem späteren Verhalten verwertet und u. U. sogar auf Artgenossen übertragen werden; so dürfte das zuweilen beobachtete gehäufte Auftreten von Man-eaters in einer Gegend zu erklären sein. — Ueberfälle von dressierten Grossraubtieren auf den Dompteur haben mit der Beute-Bedeutung nichts zu tun; sie sind ganz anders motiviert. Entweder handelt es sich um sozialbedingte Kämpfe oder um Kritische Reaktion (1934, 1938). — Gelegentlich können Vampire (*Desmodus*) den (schlafenden) Menschen als Beute behandeln (ALLEN 1939).

2. *Feind-Bedeutung*. Dieses ist bei weitem der häufigste Fall. Wo immer der Mensch im Freileben des Tieres erscheinen mag, gibt er Anlass zur Flucht; er steht als Universalfeind gewissermassen im Brennpunkt der tierlichen Fluchtreaktionen. Wegen der scheinbar widersprechenden Ausnahmen (Pseudo-Zahmheit) sei auf frühere Arbeiten (1931, 1935) verwiesen.

3. *Symbiont-Bedeutung* (Bedeutung eines artfremden Partners bei der Nahrungssuche). Diese Situation ist verhältnismässig selten verwirklicht, etwa im Falle des afrikanischen Honiganzeigers (*Indicator*), der sein Verhalten gegenüber dem Honigdachs (*Mellivora*) auf den Menschen, vorab auf den Eingeborenen, überträgt (vgl. z. B. CHAPIN 1924, SELCHOW 1935). Dieser

Vogel führt durch sein eigentümliches Benehmen (primär) den Dachs und (sekundär) den Menschen zu den Waben der wilden Bienen hin. Das gewöhnlich in einer Baumhöhle mit enger Oeffnung angelegte Bienennest wird bei der Honigentnahme durch Dachs oder Mensch zerstört und dabei wird die Bienenbrut, auf die es der Honiganzeiger abgesehen hat, für ihn zugänglich. Ohne die einzigartige Partnerschaft käme der kleine Vogel nie zu seiner Lieblingsnahrung. Der Honiganzeiger ist übrigens das einzige Tier, von dem der Mensch nur Nutzen hat so lange es lebt — und zwar in voller Freiheit lebt. Es leuchtet daher ein, dass dieser Vogel es sich erlauben kann, den Menschen aus nächster Nähe zu umflattern. — Nach den Untersuchungen von BRÜLL (1939) liegt z. B. auch den Leistungen von Jagdfalke und Vogelhund die Symbiont-Bedeutung des Menschen zugrunde.

4. Milieu-Bedeutung. Bei der künstlichen Aufzucht von Vögeln wird der menschliche Pfleger oft als Unterlage, als ein Stück Umgebung (Milieu) behandelt. Junge, künstlich aufgezogene Schwalben fliegen gelegentlich dem Menschen in den offenen Mund, zweifellos weil diese Oeffnung für den Vogel eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Nesteingang hat. — Ein Trick der indischen Schlangenbeschwörer besteht darin, eine Giftschlange, die stark optisch reagiert, mit der einen Hand durch entsprechende Bewegungen optisch zu beschäftigen und gleichzeitig die andere Hand von der anderen Seite vorsichtig unter das Tier zu schieben, so dass die Schlange schliesslich frei herumgetragen werden kann. Sie empfindet die tragende Hand als Unterlage, als ein Stück Milieu. — Eine Hufeisennase, die in einem Schlafzimmer freifliegend gehalten wurde, hat sich zum Tagesschlaf an die über der Bettkante hinausragende Hand des Schlafers gehängt; sie hielt also diesen Teil des Menschen für eine geeignete Stelle des Milieus. — In deckungslosen Kellerräumen flüchten Hausmäuse gelegentlich unter die Schuhe des hereintretenden Menschen und BROCK (1934) hat beobachtet, dass von Mäusen sogar die menschliche Hohlhand u. U. als geeignete Zufluchtstelle empfunden werden kann.

5. Artgenosse-Bedeutung. Dass das Tier unter bestimmten Umständen im Menschen seinesgleichen sehen soll, mag zunächst als unwahrscheinlich erscheinen. Diese Behauptung ist indessen nicht neu: in der Gebrauchshundepraxis gilt es als eine alte Erfahrungstatsache, dass der Hundeführer dem Hund

einen sozial überlegenen Meutengefährten bedeutet. LORENZ (1935) hat in zahlreichen Fällen beobachtet, wie Vögel den Menschen bis in alle Einzelheiten als Artgenossen behandelten. — Allerdings tritt diese Artgenosse-Bedeutung wie gesagt nur unter bestimmten Voraussetzungen auf, unter denen eine weitgehende Intimität zwischen Tier und Mensch (wie sie z. B. im Zustand der Zahmheit verwirklicht ist), die wichtigste darstellt. (Näher ausgeführt in 1940 b).

Die Möglichkeit, im Menschen u. U. einen Artgenossen zu sehen, ist nur denkbar auf Grund einer im Tier vorhandenen entsprechenden Bereitschaft bzw. einer entsprechenden Tendenz. Dieser seltsamen Tendenz zur Vertierlichung des Menschen auf seiten des Tieres entspricht auf seiten des Menschen die — viel bekanntere — Tendenz zur Vermenschlichung von Tieren. Beides sind nicht etwa gegensätzliche Erscheinungen, sondern Ausdruck ein und derselben *A n g l e i c h u n g s t e n d e n z*, der Tendenz also, unter bestimmten Bedingungen in andersartigen Geschöpfen artgleiche Geschöpfe zu sehen. Dem Anthropomorphismus des Menschen entspricht beim Tier ein „Zoomorphismus“; beides sind nur verschiedene Formen der in beiden Fällen grundsätzlich gleichen Angleichungstendenz.

Die Tatsache, dass unter bestimmten Umständen der Mensch vom Tier als Artgenosse aufgefasst wird, hat eine Reihe praktischer Konsequenzen, z. B. wird naturgemäss das soziale Zeremoniell vom Tier auf den vertierlichten Menschen übertragen, ferner die spezifische Kampftaktik, welche Rivalen dieser Tierart unter sich anwenden. Schliesslich wird konsequenterweise während der Brunft vom männlichen Tier auch das Brunftverhalten auf den vertierlichten Menschen übertragen, sofern dieser als Geschlechtspartner und nicht als geschlechtsgleicher Rivale aufgefasst wird. Der zahme Rehbock sieht im Menschen regelmässig einen zu bekämpfenden Rivalen, der zahme Steinbock dagegen oft ein zu begattendes Weibchen usw. Beide Partner eines zahmen Elchpaares können im vertierlichten („verelchlichten“) Menschen ein Weibchen sehen; die Folge davon ist, dass der Hirsch an diesem Menschen Begattungsversuche unternimmt, während die Kuh ihn als eine unerwünschte Rivalin zu bekämpfen sucht. (Abb. 1). Dabei ist es oft vorgekommen, dass der Hirsch das menschliche „Weibchen“ gegen die Elchkuh wirksam ver-

teidigte. — Es ist übrigens auffällig, wie oft die tierliche Geschlechtsdiagnose am Menschen falsch ist.

Wenn ein männliches Tier sein Brunftverhalten auf den Menschen überträgt, so muss das allein nicht heissen, dass dieses Tier im Menschen ein artgleiches Weibchen sieht; vielleicht hat der Mensch in dieser Situation auch nur die Bedeutung eines notdürftigen Ersatzobjektes, das deswegen noch nicht Artcharakter besitzen muss. Dieser Tatbestand kann vor allem dort auftreten, wo dem betreffenden Tiermännchen artgleiche Weibchen fehlen. Eine Vertierlichung muss aber immer dann angenommen werden, wenn das Tiermännchen sein Brunftverhalten auf den Menschen übertragen will, trotzdem ihm richtige Weibchen zur Verfügung stehen. In der Wildtierpraxis kommt es gelegentlich vor, dass solche Tiermännchen sich zur Zucht nicht eignen oder dass sie sich schliesslich nur gewissermassen *faute de mieux* mit den richtigen Weibchen paaren.

* * *

Die Angleichungstendenz stellt eine weitgehend unspezifische Verhaltensgesetzmässigkeit dar, deren Geltungsbereich sich vom Menschen aus bis zum Vogel, vielleicht bis zum Reptil, dieser auch in psychologischer Hinsicht äusserst bedeutsamen Grenzgruppe, erstreckt. Mir ist bisher nur ein einziger Fall bekannt, wo ein Reptil, nämlich eine Schildkröte, einen Menschen bzw. den beschuhten Fuss eines Menschen vertierlichte oder in ihm jedenfalls ein sexuelles Ersatzobjekt sah.

In dem hier gegebenen Zusammenhang erscheint der Anthropomorphismus als die menschliche Ausdrucksform der Angleichungstendenz in einer neuartigen Beleuchtung. Heute noch hat ja die Tierpsychologie und die Tierpraxis gegen anthropomorphistische Tendenzen zu kämpfen. Die Geschichte der Tierpsychologie präsentiert sich von diesem Standpunkt aus als die Geschichte der fortschreitenden Emanzipation von der Angleichungstendenz (Vermenschlichung) in der Tierbetrachtung. Gelegentlich ist diese Emanzipation ruckweise und mit dem Charakter einer Ueberkompensation erfolgt; bald sah man in den Tieren Homunculi, bald Maschinen. Es ist heute klar, dass nur die biologische, d. h. die tierentsprechende, von Angleichungstendenz freie Betrachtung die richtige sein kann. Auch in der Tiergartenpraxis ist diese

restlose Befreiung von Anthropomorphismen, die durchgreifende Biologisierung der Wildtierhaltung, eine dringende Notwendigkeit; denn die Vermenschlichung spielt auf diesem angewandten Gebiet eine weit grössere und verhängnisvollere Rolle, als man zunächst glauben möchte. So wird — um nur ein einziges Beispiel zu nennen — in typisch anthropomorphistischer Befangenheit vorausgesetzt, dass ein nährgehaltreiches, leichtverdauliches Futter in allen Fällen auch für das Tier die bekömmlichste Nahrung sei — denn sie ist es für den Menschen. In Wirklichkeit kann man mit solcher Nahrung verschiedene Tierarten umbringen, weil sie ihrer ganzen Organisation nach auf schwerverdauliches Material, ja auf gänzlich unverdaulichen Ballast, im Extrem auf Steine, angewiesen sein können (z. B. viele Fisch- und Körnerfresser unter Reptilien, Vögeln und Säugern). Noch groteskere, anthropomorphistisch bedingte Irrtümer bestehen auf psychischem Gebiet.

Mit dem Beispiel der Angleichungstendenz als einer weitgehend unspezifischen Verhaltensgesetzmässigkeit wollte hier schliesslich auch wieder einmal gezeigt werden, dass die Tierpsychologie als Teil der Vergleichenden Psychologie — analog der Vergleichenden Anatomie und Physiologie — in der Lage sein kann, zu einer umfassenderen Kenntnis des Menschen beizutragen. Das Beispiel illustriert, wie im aktuellen Tierverhalten sich Primitivmerkmale menschlichen Verhaltens spiegeln können. Der heute in der Wissenschaft bis auf Reste überwundene Anthropomorphismus ist ein solches Primitivmerkmal. Die Vermenschlichungs- bzw. Angleichungstendenz ist beim Naturmenschen viel stärker als beim Kulturmenschen, beim Kind wieder ausgesprochener als beim Erwachsenen (Abb. 3). Beim Tier, dem primitivsten Primitiven, hätte die Angleichungstendenz daher zum vornherein als besonders ausgeprägt erwartet werden müssen — wenn sie dort überhaupt erwartet worden wäre. Aber dass ausgerechnet eine so exquisit menschlich scheinende Eigentümlichkeit wie die Vermenschlichungstendenz nicht spezifisch menschlich ist, das konnte in der Humanpsychologie nicht vorausgesehen werden.

Zitierte Literatur

- ALLEN, G. M. Bats. Cambridge, Mass. 1939.
- ANTONIUS, O. Beobachtungen an Rindern in Schönbrunn. II. Banteng, Gaur, Gayal. Der Zool. Garten N. F. 5, 1932.
- BEEBE, W. Pheasants. New York 1936.
- BÖKER, H. Vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. II. Jena 1937.
- BROCK, F. Jahrmarktsdressur wilder Mäuse als Grundlage einer wissenschaftlichen Verhaltensanalyse. Verhandl. Deut. Zool. Ges. 1934.
- BRÜLL, H. Ueber Verhaltensweisen von Greifvögeln und Vogelhunden. Zs. f. Tierpsychol. 1939.
- CARPENTER, C. R. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. Comp. Psychol. Monogr. 10, 2. Baltimore, MD. 1934.
- CHAPIN, J. P. Profiteers of the busy bee. Nat. Hist. New York, 24, 1924.
- CURRAN, C. H. and C. KAUFFELD. Snakes and their ways. New York and London 1937.
- DITMARS, R. L. The reptile book. New York 1933.
- EVANS, L. T. 1936. A study of a social hierarchy in the lizard *Anolis carolinensis*. The J. of gen. psychol. 48.
- 1938. Cuban field studies on territoriality of the lizard *Anolis sagrei*. The J. of comp. psychol. 25, 1.
- GARRETSON, M. S. The american bison. New York 1938.
- HEDIGER, H. 1934. Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. Biol. Zentralblatt. 54, 1.
- 1935. Zur Biologie und Psychologie der Zähmheit. Arch. ges. Psychol. 93.
- 1937. Die Bedeutung der Flucht im Leben des Tieres und in der Beurteilung tierischen Verhaltens im Experiment.
- 1938. Ergebnisse tierpsychologischer Forschung im Zirkus. Die Naturwiss. 26, 16.
- 1940 a. Zum Begriff der biologischen Rangordnung. Rev. suisse zool. 47, 3.
- 1940 b. Ueber die Angleichungstendenz bei Tier und Mensch. Die Naturwiss. 28, 20.
- HEINROTH, O. Aus dem Leben der Vögel. Berlin 1938.
- HOLZAPFEL, M. Die soziale Rangordnung bei Elritzen. Verh. schweiz. Naturf. Ges. Locarno 1940.
- KAKIES, M. Elche zwischen Meer und Memel. Berlin 1936.
- KOEHLER, O. und A. ZAGARUS. Beiträge zum Brutverhalten des Halsbandregenpfeifers (*Charadrius hiaticula* L.). Beitr. z. Fortpfl. biol. Vögel. 13, 1. 1937.
- KRAMER, G. Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. Zs. Morph. Oekol. Tiere 32, 4. 1937.
- KRIEG, H. Als Zoologe in Steppen und Wäldern Patagoniens. München-Berlin 1940.

- LEDERER, G. Beobachtungen an Waranen im Frankfurter Zoo. Der Zool. Garten N. F. 6, 1933.
- LISSMANN, H. Die Umwelt des Kampffisches, *Betta splendens*. Zs. f. vgl. Physiol. 18, 1932.
- LORENZ, K. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. f. Ornithol. 83, 2. 1935.
- POPE, C. H. Snakes alive and how they live. New York 1937.
- PORTMANN, A. 1938. Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem. II. Bio-Morphosis, 1, 2.
- 1939. Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern. Rev. suisse zool. 46, 12.
- SEITZ, A. Die Paarbildung bei einigen Cichliden. Zs. f. Tierpsychol. 4, 1. 1940.
- SELCHOW, D. H. A strange partnership. Nat. Hist. New York, 36, 1935.
- UEXKUELL, J. von. Bedeutungslehre. Bios. Leipzig 1940.