

ISSN 0073-8417

# PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

**BIOLOGIE**

SERIE 15 · NUMMER 25 · 1982

FILM C 1431

**Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte  
II. Modifikation des Beuteerkennens  
durch Lernen**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

*Angaben zum Film:*

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 116 m, 10 1/2 min (24 B/s). Hergestellt 1980, veröffentlicht 1982.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus der Universität des Landes Hessen, Gesamthochschule Kassel, Arbeitsgruppe Neuroethologie, Prof. Dr. J.-P. EWERT, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H. KUCZKA; Kamera: R. DRÖSCHER, K. LECHNER; Schnitt: R. DRÖSCHER.

*Zitierform:*

EWERT, J.-P., und INST. WISS. FILM: Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte. II. Modifikation des Beuteerkennens durch Lernen. Film C 1431 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von J.-P. EWERT, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 15, Nr. 25/C 1431 (1982), 14 S.

*Anschrift des Verfassers der Publikation:*

Prof. Dr. J.-P. EWERT, Neuro-Ethologie und Biokybernetik, Universität des Landes Hessen (GHK), Heinrich-Plett-Str. 40, D-3500 Kassel-Oberwehren.

---

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film  
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen  
Tel. (05 51) 202202

## FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

JÖRG-PETER EWERT, Kassel, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM,  
Göttingen:

Film C 1431

### **Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte** **II. Modifikation des Beuteerkennens durch Lernen**

Verfasser der Publikation: JÖRG-PETER EWERT

Mit 6 Abbildungen

#### *Inhalt des Films:*

**Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte. II. Modifikation des Beuteerkennens durch Lernen.** Die Anfangsszene zeigt Erdkröten *Bufo bufo* (L.) im Labor vor einem mit Mehlkäferlarven gefüllten Freßnapf. Die Erdkröten assoziieren während des Fressens den Beuteduft mit dem Futter. Bei dufterfahrenen Kröten kann die Reizkombination „Beuteduft und visueller Bewegungsreiz“ Beutefang auslösen. In dieser Kombination spielen Größe und Konfiguration – an denen Beuteobjekte normalerweise erkannt werden – eine untergeordnete Rolle als Auslöser: Kröten, die durch Beuteduft alarmiert worden sind, beziehen auch bewegte Artgenossen in ihr Beuteschema ein. Ein Beispiel für die Erweiterung des angeborenen Auslösemechanismus durch Erfahrung ergibt sich aus der Reaktionsweise handdressierter Erdkröten: Nach mehrtägiger Handfütterung kann die Reizkombination „große Fläche und visueller Bewegungsreiz“ – z. B. eine bewegte Hand – Beutefang auslösen. Als Beispiel für die Fähigkeit der Erdkröte, Beutemerkmale auf Grund individueller Erfahrung unterscheiden zu können, wird die reizspezifische Gewöhnung untersucht.

#### *Summary of the Film:*

**Gestalt Perception in the Common Toad. II. Modification of Prey Recognition by Learning.** At the beginning of the film toads *Bufo bufo* (L.) are shown in the laboratory in front of a dish filled with mealworms. Toads associate the smell of the mealworms with prey. In smell-experienced toads the stimulus feature combination “smell and moving visual stimulus” can elicit prey-catching. In this combination the parameters “area” and “configuration” – which normally provide the critical features of prey-recognition – are of secondary significance as prey-catching releasers: In the presence of smell toads also include conspecifics into their prey schema. An example of modification of the innate releasing mechanism through experience is shown in the response of “hand-conditioned” toads: Following longterm hand feeding the feature combination “big area and moving visual stimulus” – i.e., a moving hand – can elicit prey-catching. The phenomenon of stimulus-specificity of habituation in response to repeated stimulation with the same prey object provides an example for the ability of toads to discriminate prey features on the basis of individual experience.

*Résumé du Film:*

**Perception des formes chez le crapaud commun. II. Modification de la reconnaissance des proies par l'apprentissage.** La scène du début montre des crapauds communs (*Bufo bufo*, L.) au laboratoire, devant une mangeoire remplie de larves de ténébrion. Les crapauds associent, pendant leur repas, l'odeur des proies à l'alimentation. Chez des crapauds ayant fait un apprentissage de l'odeur, la combinaison des stimuli «odeur des proies et stimulation visuelle par le mouvement» peut déclencher la prédation. Dans cette combinaison, la taille et la configuration – auxquelles l'objet constitué par la proie est normalement reconnu – jouent un rôle secondaire comme déclencheurs: les crapauds qui sont alertés par l'odeur des proies font entrer aussi leurs congénères dans leur schéma de prédation. Un exemple de l'élargissement du mécanisme de déclenchement inné par l'expérience est tiré du mode de réaction des crapauds nourris à la main: après une nourriture à la main de plusieurs jours, la combinaison des stimuli «grande superficie et stimulation visuelle par le mouvement» – par exemple dans le cas d'une main en mouvement – déclenche la prédation. Un exemple de l'aptitude du crapaud à faire la différence entre les signes caractéristiques des proies, en fonction de l'expérience individuelle, est étudiée dans l'accoutumance spécifique aux stimuli.

**Allgemeine Vorbemerkungen**

Wenn sich eine Erdkröte in Beutestimmung befindet, dann reagiert sie auf ein kleines, in ihrem Gesichtsfeld bewegtes Objekt mit Beutefang: Orientierende Wendereaktion, Anschleichen, binokulares Fixieren, Zuschnappen, Schlucken und Maulputzen. Der Schlüsselreiz für die Auslösung des Beutefangs besteht aus der Koinzidenz von zwei Ereignissen „kleines Objekt und Bewegung“. Wenn man die natürlichen Beuteobjekte der Kröte untersucht, dann trifft diese Bedingung ausnahmslos zu; sie läßt sich jedoch noch weiter präzisieren: „Ausrichtung eines schmalen Objekts parallel zur Bewegungsrichtung. So löst ein kleiner  $2,5 \times 40 \text{ mm}^2$ , in Richtung seiner Längsachse bewegter Streifen (Wurm-Konfiguration; s. Abb. 1a) Beutefang aus, während derselbe Streifen unbeantwortet bleibt, wenn seine Längsachse quer zur Bewegungsrichtung orientiert ist (Antiwurm-Konfiguration; s. Abb. 1b). Kröten besitzen demnach die Fähigkeit zur Gestaltwahrnehmung; sie wird durch einen angeborenen Auslösemechanismus (AAM) vermittelt und kann mit Hilfe figuraler bewegter Reizmuster quantitativ untersucht werden (Abb. 1 und 2; s. auch Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte I: Angeborenes Beuteerkennen, Film C 1430 des IWF, Göttingen 1982). Der AAM kann jedoch und Lernen zu einem EAAM erweitert oder modifiziert werden (Zusammenfassende Übersichten s. EWERT [1], [2], [3], [6], EWERT und EWERT [4], SCHLEIDT [7]).

**Selbstdressur der Erdkröte auf Beuteduft**

Bei der Erdkröte spielt Beuteduft für die Auslösung des Beutefangs eine untergeordnete Rolle. Wenn Kröten im Labor längere Zeit mit Mehlkäferlarven (Mehlwürmer) von *Tenebrio molitor* (L.) gefüttert werden, dann assoziieren sie den Duft mit dem Beuteobjekt, und es entsteht als Auslöser für den Beutefang eine neue Merkmalskombination: „Beuteduft und visueller Bewegungsreiz“. In dieser Kombination haben Flächengröße und Konfiguration eine untergeordnete Bedeutung. Das zeigt sich z. B. darin, daß Kröten bei Anwesenheit von bekanntem Beuteduft auch einen bewegten Artgenossen in ihr Beuteschema einbeziehen. In der Analyse der quanti-

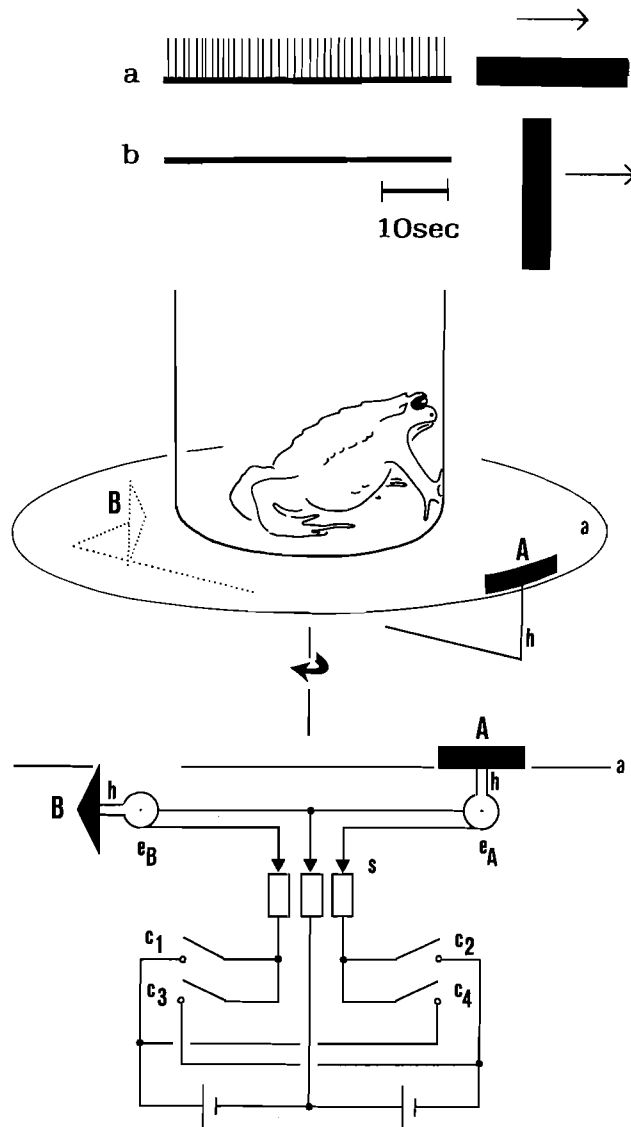


Abb. 1. Versuchsanordnung zur Auslösung und Messung der Beutefangaktivität der Erdkröte mit Hilfe zweidimensionaler Attrappen aus Karton. Die Attrappen können, von der Kröte unbemerkt, mit Hilfe eines automatischen Wechselsmechanismus ausgetauscht werden. Die Kröte folgt einer um sie mit konstanter Winkelgeschwindigkeit bewegten Beuteattrappe mit aufeinanderfolgenden Wendebewegungen von Kopf und Körper; die Anzahl  $R$  der Wendereaktionen pro Zeitintervall (30 oder 60 s) ist ein Maß für ihre Beutefangaktivität. Oben (a): Wendefrequenz (senkrechte Striche) auf einen Streifen in Wurm-Konfiguration; darunter (b): keine Reaktion auf denselben in Antiwurm-Konfiguration bewegten Streifen. Nach EWERT, J.-P. (1968) *Z. vergl. Physiol.* 61: 41-70; EWERT, J.-P., KEHL, W. (1978) *J. Comp. Physiol.* 126: 105-114

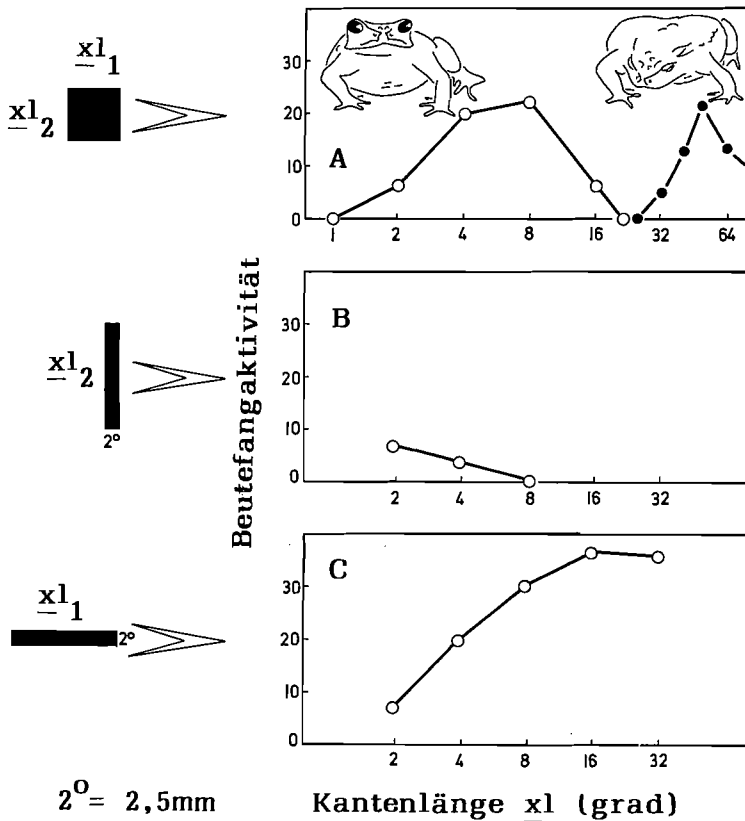
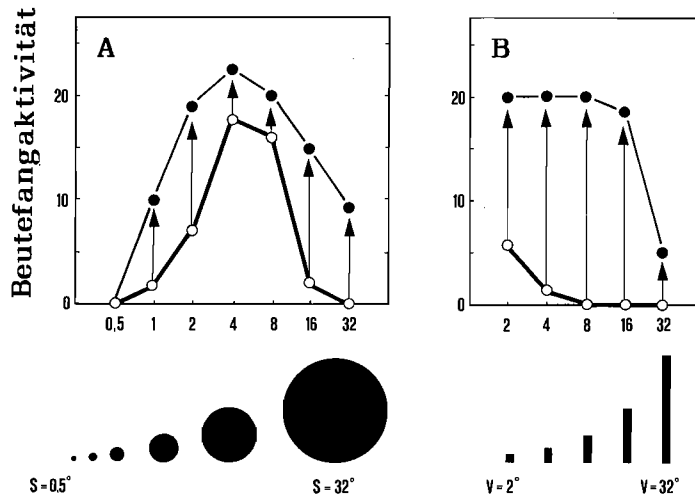


Abb. 2. Einfluß verschiedener figuraler Parameter von rechtwinkligen, zweidimensionalen Beuteattrappen auf die Beutefangaktivität der Erdkröte. Reaktion auf unterschiedlich lange in Bewegungsrichtung ausgedehnte Wurm-Attrappen (C), quer zur Bewegungsrichtung ausgedehnte Antiwurm-Attrappen (B) und unterschiedlich große quadratische Attrappen (A). Alle Reizmuster waren schwarz, und sie wurden mit konstanter Winkelgeschwindigkeit von 20 grad/s vor weißem Hintergrund bewegt. Versuchsanordnung s. Abb. 1. Mittelwerte von Versuchen mit 20 verschiedenen Erdkröten. (Beutefangaktivität: Wendereaktionen pro min). Hinweis: Das „Wurmschema“ der Erdkröte schließt alle Beuteobjekte ein, die sich in Richtung ihrer Körperlängsachse bewegen; hierzu gehören Chilopoden ebenso wie Coleopteren. Nach EWERT, J.-P. (1972) Naturwiss. Rdsch. 25: 1-11

tativen Reiz-Reaktionsbeziehungen wird deutlich, daß Beuteduft bei dufterfahrenen Kröten die figurale Unterscheidungsfähigkeit von Beuteattrappen einschränkt (Abb. 3). Ihr AAM scheint als Folge der Selbstdressur (auf Beuteduft) erweitert worden zu sein. Bei Abwesenheit von bekanntem Mehlwurmduft ist die Wurm/Antiwurm-(W/A)-Unterscheidung normal. Sie gleicht dann derjenigen im Freiland gefangener Kröten (Mehlkäfer kommen im Biotop der Erdkröte nicht vor).



**Kreis-Durchmesser (grad)    Antiwurmlänge (grad)**

$2^0 = 2,5\text{mm}$

Abb. 3. Einfluß von bekanntem Beuteduft auf die Reizwirksamkeit verschiedener Beuteattrappen (A und B) für den Beutefang der Erdkröte. Die schwarzen Reizmuster wurden mit 20 grad/s vor weißem Hintergrund bewegt. Die offenen Symbole geben die Beutefangaktivität bei Abwesenheit von Beuteduft und die gefüllten Symbole bei Anwesenheit von bekanntem Beuteduft (Mehlwurmkot) wieder. Mittelwerte von Versuchen mit 15 verschiedenen Erdkröten (Versuchsordnung s. Abb. 1). (Beutefangaktivität: Wendereaktionen pro min). Nach EWERT, J.-P. (1968) Z. vgl. Physiol. 61: 41-70

**Handdressur**

Wenn man die Hand auf eine Kröte zu bewegt, an ihr vorbei oder über sie hinwegführt, dann reagiert sie meistens mit Fluchtverhalten. Die Geschwindigkeit der Handbewegung spielt hierbei eine zusätzliche Rolle. Man kann Kröten daran gewöhnen, Mehlwürmer aus der langsam bewegten Hand zu fressen. Nach etwa 14tägiger Fütterung assoziieren sie die Hand mit dem Futter; schließlich löst die allein bewegte Hand Beutefang aus (vgl. BRZOSKA, J., SCHNEIDER, H. (1978). Behav. Processes 3: 125-136). Diese Reaktion ist jedoch nicht handspezifisch; die beutefangauslösende Merkmalskombination heißt: „Große Fläche und Bewegungsreiz“. Bei quantitativer Analyse der Reiz-Reaktionsbeziehungen wird deutlich, daß die figurale Selektivität des angeborenen Auslösemechanismus als Folge der Handdressur wesentlich verschlechtert worden ist (Abb. 4). Kröten beziehen jetzt auch relativ große Quadrate und quer zur Bewegungsrichtung orientierte Streifen in ihr Beuteschema ein, die vor der Dressur Fluchtverhalten ausgelöst hatten oder überhaupt nicht beachtet worden waren. Wenn die Handfütterung unterbleibt, kann sich das figurale Unterscheidungsvermögen im Laufe von Monaten wieder langsam normalisieren. In

allen diesen Versuchen waren jedoch wurmförmig bewegte Attrappen – gegenüber Antiwurm- und Quadratmustern gleicher Kantenlänge – stets optimale Auslöser. Selbst wenn man Kröten über längere Zeit hinweg die Mehlwürmer ausschließlich mit einer antiwurmformig bewegten Halterung anbietet (was nach einer Eingewöhnungszeit möglich ist), sinkt zwar die Schärfe der W/A-Bevorzugung, sie scheint sich jedoch nicht in eine A/W-Bevorzugung umkehren zu lassen.

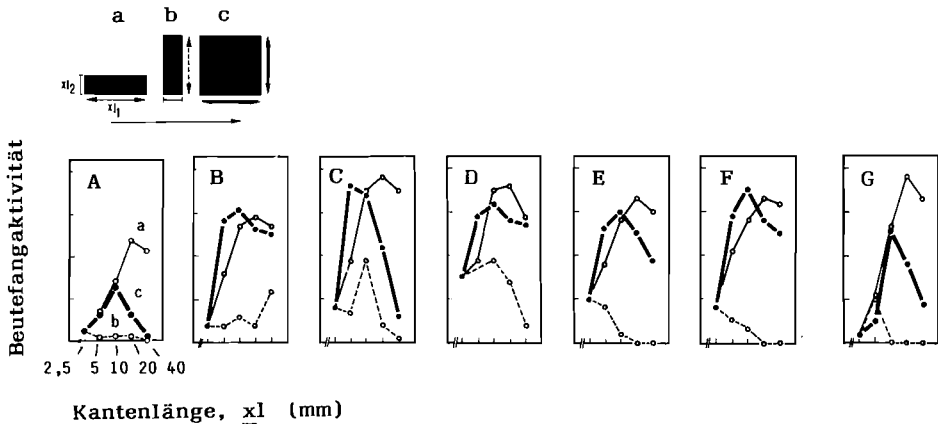
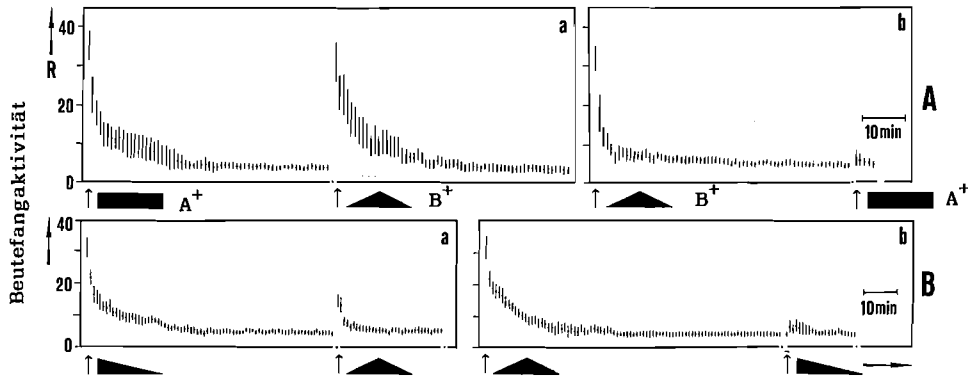


Abb. 4A–G. Einfluß von Handdressur auf das figurale Beuteerkennen der Erdkröte. Repräsentatives Beispiel. A: Beutefangaktivität (Wendereaktionen pro 30 s) einer Kröte vor der Dressur auf wurmförmige (a), antiwurmformige (b) und quadratische (c) Attrappen verschiedener Kantenlänge. Die schwarzen Attrappen wurden mit 15 grad/s vor weißem Hintergrund bewegt (Versuchsanordnung s. Abb. 1). B–F: Beutefangaktivität zu verschiedenen Zeiten nach Handfütterung mit Mehlkäferlarven. G: Beutefangaktivität auf die Attrappen a–c, nachdem die Handfütterung 4 Monate lang ausgesetzt worden war. Nach BURGHAGEN, H. in EWERT, J.-P. (1981) In: Brain mechanisms of behaviour in lower vertebrates (P. R. Laming, ed.) Cambridge Univ. Press: Cambridge 1981

### Reizspezifische Gewöhnung

Wenn man um die Kröte eine Beuteattrappe mit konstanter Winkelgeschwindigkeit auf einer Kreisbahn herumbewegt (Abb. 1), dann folgt sie ihr durch aufeinanderfolgende Wendebewegungen von Kopf und Körper (vgl. auch Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte I: Angeborenes Beuteerkennen. Film C 1430 des IWF, Göttingen 1982). In einer langfristigen Reizserie sinkt die Beutefangaktivität der Kröte ab (Abb. 5); schließlich hat sie sich an den Beutereiz gewöhnt. Wenn man bestimmte figurale Merkmale einer Attrappe  $A^+$  – an die sich die Kröte gewöhnt hat – verändert, so läßt sich die Beutefangreaktion auf die neue Attrappe  $B^+$  sofort wieder auslösen. Wir können aus diesen Ergebnissen schließen, daß die Kröte während der Reizgewöhnung die Merkmale der Attrappe  $A^+$  speichert und bei der Konfrontation mit der Attrappe  $B^+$  das neue „Bild“ mit dem „Erinnerungsbild“ vergleicht. Das Phänomen der reizspezifischen Gewöhnung kann als Methode verwendet werden, um die figurale Unterscheidungsfähigkeit der Erdkröte – entsprechend der individuellen Erfahrung – quantitativ zu untersuchen (vgl. BIRUKOW, G., MENG, M. (1955)





Reizserien

Abb. 5A und B. Reizspezifische Gewöhnung der Beutefangwendeaktivität (Wendereaktionen pro min) auf unterschiedliche Konfigurationen bewegter Beuteattrappen. Die schwarzen Attrappen wurden mit 20 grad/s vor weißem Hintergrund in der Versuchsanordnung von Abb. 1 bewegt. A a (links): Absinken der Beutefangaktivität (Wendereaktionen pro min) bei Dauerdarbietung der Attrappe A<sup>+</sup>; a (rechts): Anstieg der Beutefangaktivität bei Darbietung der Attrappe B<sup>+</sup> und erneutes Absinken bei Dauerreizung. A b (links, rechts): Verhalten der Kröten bei umgekehrter Reizfolge. B a, b: anderes Versuchsprogramm. Mittelwerte von 15 verschiedenen Erdkröten. Nach EWERT, J.-P., KEHL, W. (1978) J. Comp. Physiol. 126: 105-114

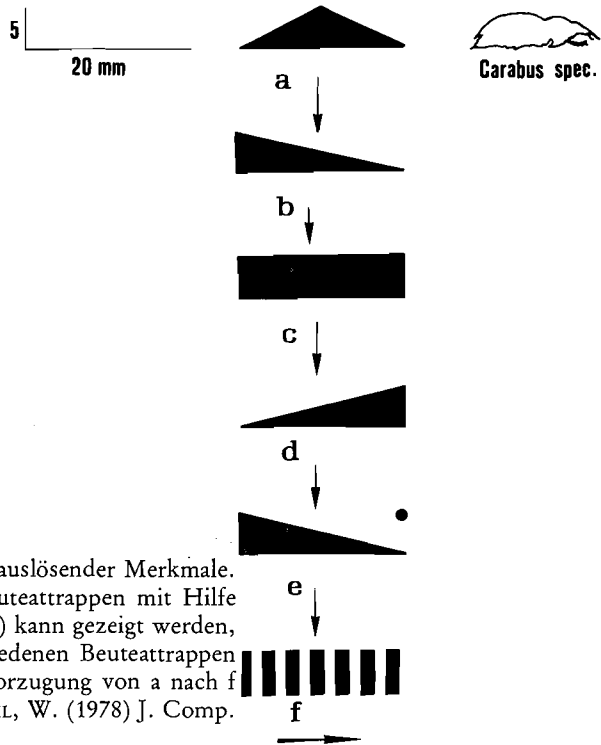


Abb. 6A-E. Hierarchie beutefangauslösender Merkmale. Durch paarweises Testen von Beuteattrappen mit Hilfe der Gewöhnungsmethode (Abb. 5) kann gezeigt werden, daß Erdkröten die figural verschiedenen Beuteattrappen a-f unterscheiden, wobei die Bevorzugung von a nach f abnimmt. Nach EWERT, J.-P., KEHL, W. (1978) J. Comp. Physiol. 126: 105-114

Naturwiss. 42: 652–653). Wenn eine Kröte nach Gewöhnung an eine Attrappe A<sup>+</sup> unmittelbar danach auf Attrappe B<sup>+</sup> wieder reagiert, können wir daraus schließen, daß sie beide voneinander unterschieden hat. Wenn die Kröte – bei umgekehrter Reihenfolge – nach Gewöhnung an B<sup>+</sup> danach auf A<sup>+</sup> nicht reagiert, kann man daraus schließen, daß sie B<sup>+</sup> gegenüber A<sup>+</sup> bevorzugt. Durch paarweises Testen von verschiedenen figürlichen Attrappen läßt sich eine Art Hierarchie beutefangauslösender figuraler Merkmale aufstellen (Abb. 6). – Der biologische Sinn reizspezifischer Gewöhnungen besteht vermutlich in einem Schutz des angeborenen Auslösemechanismus vor sinnlosen Reaktionen bei ständig sich wiederholenden gleichen Reizsituationen. Der Auslösemechanismus selbst (Motorik) bleibt hierdurch unbeeinflusst; in einer neuen Reizsituation ist er wieder voll aktivierbar (EIKMANN, K.-H. (1955) Z. Tierpsychol. 12: 229–253; KUCZKA, H. (1956) Z. Tierpsychol. 13: 185–207).

#### Zusammenfassung

Die Ergebnisse zeigen, daß Erdkröten beim Beuteerkennen eine angeborene Fähigkeit zur Gestaltwahrnehmung besitzen, und daß diese durch Erfahrung modifiziert oder – in Grenzen – erweitert, d. h. ausgebaut werden kann.

#### Erläuterungen zum Film

##### Wortlaut des gesprochenen Kommentars

1. Erdkröten sind in der Natur typische Einzelgänger. Lediglich in der Paarungszeit finden sich die Partner. Im Labor fressen Kröten aus einem mit Mehlkäferlarven gefüllten Napf. Dabei beachten sie sich gegenseitig kaum. Der Beutereiz führt sie zusammen.
2. Es soll jetzt gezeigt werden, daß die Kröten auch den Duft des Mehlwurmkotes wahrnehmen und mit den Beutetieren assoziieren. Feinkörniger Mehlwurmkot wird in das linke Terrarium geblasen. Die Kröten werden unruhig. Sie verbinden jetzt den Futterduft mit jedem beliebigen Bewegungsreiz und wenden sich nun auch einem sich bewegenden Nachbarn zu und schnappen sogar nach ihm. Die Tiere im rechten Aquarium, in das kein Kot geblasen wurde, bleiben ruhig. Frisch im Freiland gefangene Kröten kennen Mehlkäferlarven als Beutetiere nicht und reagieren daher auch nicht auf Mehlwurmduft. Die Laborkröten haben Mehlkäferlarven als Futtertiere kennengelernt und assoziieren also deren Duft mit der Beute. Man kann hier von einer Art Selbstdressur sprechen. Die Triebstärke wird bei Kröten durch bekannten Beuteduft soweit erhöht, daß auch solche Reizobjekte Beutefang auslösen, deren Konfiguration nicht in das angeborene Beuteschema paßt. Bekannter Futterduft und Bewegungsreiz genügen dann als Auslöser für den Beutefang.
3. Der angeborene Auslösemechanismus der Kröte kann sehr fein zwischen beuteähnlichen und beuteunähnlichen Konfigurationen unterscheiden, wie in einem anderen Film näher erläutert wird (C 1430).
4. Ein horizontal angeordneter bewegter Streifen wirkt wie ein Wurm und löst Beutefangreaktionen aus. Auf einen senkrecht angeordneten Streifen, den sogenannten Antiwurm, erfolgt keine Reaktion. Zur Kontrolle wieder der Wurm.

5. Bläst man nun einer dufterfahrenen Kröte Mehlwurmkot in die Arena, dann schließt sie sogar einen großen Antiwurm in ihr Beuteschema ein und schnappt nach ihm.
6. Ohne Duftreiz würde dieselbe Kröte ihrem angeborenen Schema entsprechend auf einen Wurm reagieren und den Antiwurm meiden. Die Filtereigenschaften des angeborenen Auslösemechanismus lassen sich also durch Erfahrung verändern.
7. Hierzu ein anderes Beispiel: Normalerweise reagieren Kröten auf große bewegte Objekte mit Fluchtverhalten, vor allem dann, wenn sie im oberen Gesichtsfeld erscheinen und somit einen Luftfeind simulieren. Durch Handfütterung kann man Kröten dazu bringen, auf solche Feindattrappen mit Beutefang zu reagieren.
8. Die wenig erfahrene Kröte zögert noch, ein Beutetier aus der bewegten Hand des Experimentators zu fressen.
9. Von Tag zu Tag wird die Handfütterung wiederholt. Das Tier wird zutraulicher und nimmt Beute schneller an.
10. Nach 14 Tagen ist die Kröte handzahn. Sie wendet sich jetzt nicht nur dem Wurm zu, sondern verfolgt auch bewegte Finger der Hand und schließt diese in das Beuteschema mit ein, hier z. B. den Knöchel des Daumens. Die bewegte Hand löst jetzt kein Fluchtverhalten mehr aus.
11. Schon auf größere Entfernung wendet sich jetzt die Kröte der Hand zu und fixiert dann speziell den Wurm.
12. Aber auch auf die Hand allein reagiert sie mit Beutefanghandlungen, ohne den Duftreiz von Mehlkäferlarven.
13. Selbst die schnell bewegte Hand, die einen Luftfeind simuliert, löst keine Flucht mehr aus.
14. Hier läßt sich leicht unterscheiden, welche von den beiden Kröten dressiert ist und welche nicht. Durch Dressur, d. h. durch Lernen, ist der angeborene Auslösemechanismus für den Beutefang modifiziert worden; er schließt jetzt auch solche Objekte in das Beuteschema ein, die zuvor keine Reaktion oder Flucht auslösten.
15. In Attrappenversuchen soll nun geprüft werden, ob diese Dressur handspezifisch ist. Die dressierte Kröte reagiert auch auf ein großes schwarzes bewegtes Quadrat mit Beutefang. Selbst wenn es noch größer ist, wendet sie sich dem Quadrat zu und schnappt nach ihm. Das dressierte Tier reagiert sogar auf einen Antiwurm mit Beutefang. Wir können daraus schließen, daß der angeborene Auslösemechanismus durch Lernen unspezifisch geworden ist. Er hat seine Filtereigenschaften eingebüßt. Dressierte Kröten wären im Freiland sehr gefährdet.
16. Nun zur Frage, ob Kröten innerhalb des angeborenen Wurmschemas feinere figurale Merkmale unterscheiden können. Zwei kongruente Dreiecke werden nacheinander in gleicher Richtung bewegt. Das erste mit der flachen Seite voran, das zweite Dreieck spiegelbildlich mit der Spitze in Bewegungsrichtung.
17. Die Unterscheidungsfähigkeit der Kröte wird mit Hilfe der Gewöhnungsmethode getestet. Wir lassen zunächst die erste Attrappe um das Tier kreisen. Es reagiert anfangs mit intensivem Beutefangverhalten.

18. Im Laufe der Zeit sinkt die Beutefangaktivität ab. Nach 10 Minuten Darbietungszeit hat die Reizwirkung der Attrappe beträchtlich nachgelassen.

19. Nach 30 Minuten reagiert die Kröte nicht mehr. Jetzt wird durch Attrappenwechsel das Spiegelbild des Dreiecks gezeigt. Die Kröte wendet sich, zeigt stärkere Aufmerksamkeit und folgt der Attrappe wieder mit voller Beutefangaktivität. Wir können aus diesem Versuch schließen, daß sich die Kröte an den ersten Reiz gewöhnt und sein Bild gemerkt hat. Danach erweist sich, daß sie das Spiegelbild vom Erinnerungsbild unterscheiden kann. Mit der Gewöhnungsmethode kann auch gezeigt werden, daß das angeborene Beuteschema die Kröte befähigt, noch feinere Unterschiede zu erkennen. Der biologische Sinn der reizspezifischen Gewöhnung besteht darin, den angeborenen Auslösemechanismus vor sinnloser Daueraktivierung zu schützen und für neue Reize wachzuhalten.

### **English Version of the Spoken Commentary**

1. Toads in their natural habitats are typical loners. They only become sociable during the mating season. In the laboratory, toads are eating from a dish filled with mealworms. They hardly take any notice of one another. Visual prey stimuli have brought them together.

2. The aim is now to demonstrate that toads actually smell the odour of mealworms and associate it with the prey. Finely ground mealworm dung is blown into the left terrarium. The toads become restless. They associate the smell of food with every conceivable movement stimulus and so they now turn towards moving conspecifics and even snap at them. The animals in the right terrarium which received no dung remain inactive. Toads previously caught in the field are not familiar with mealworms as prey and, therefore, show no response to mealworm odour. In the laboratory toads become acquainted with mealworms as food and, therefore, associate their smell with prey. One might call it a sort of selfconditioning.

The prey-catching motivation in toads is intensified by the smell of the prey to such an extent that even objects not conforming to the prey schema elicit predation. The combination of a known food smell and an unspecific movement stimulus are sufficient to release prey-catching.

3. The innate releasing mechanism of the toad can distinguish precisely between prey-like and non-prey-like configurations, as a companion film innate prey-recognition has already explained in detail (C 1430).

4. A stripe moving in the direction of its long axis is taken for a worm and releases prey-catching responses. The same stripe oriented perpendicular to the direction of movement – a so-called antiworm configuration – is ignored. Here, again, the worm configuration.

5. If mealworm dung is blown onto the test arena of a toad familiar with the smell, it even includes a large antiworm in its prey schema and snaps at it.

6. Without the olfactory stimulus, the same toad would obey its innate prey schema by catching the worm and avoiding the antiworm. Hence, the filter properties of the innate releasing mechanism can be modified by experience.

7. Another example of this: toads normally react to large moving objects with escape behaviour, especially when these appear in the upper part of the visual field suggesting an airborne predator. By handfeeding toads can, however, be taught to respond to such predator models with prey-catching.
8. A less experienced toad hesitates before accepting a prey animal from the experimenter's moving hand.
9. Hand-feeding is repeated daily until the animal gains confidence and accepts the prey more readily.
10. After a fortnight, the toad is tame enough to take from the hand. It is not only attracted by the worm but follows the moving fingers, including them too in its prey schema – like the thumb joint, for example. The moving hand no longer releases avoidance responses.
11. Even from quite a distance, the toad turns towards the hand, specifically fixating the worm.
12. However, also the moving hand alone elicits prey capture – without the smell of mealworms being present.
13. Even a fast-moving hand, suggestive of an airborne predator, no longer releases avoidance reactions.
14. It is easy to tell here which toad is trained and which is not. The innate releasing mechanism of prey-catching has been modified by conditioning. It now includes prey objects in its prey schema which had previously elicited either escape or no response at all.
15. Experiments using dummies now aim to prove whether this conditioning is hand-specific. The conditioned toad also responds to a large black square with prey-catching behaviour. It still turns towards an even bigger square and snaps at it. The conditioned animal even predated an antiworm. We can infer from this that the innate releasing mechanism has become unspecific through learning. The IRM has lost its filtering capacity. Conditioned toads would be greatly at risk in their biotope.
16. Now to the question whether toads can differentiate finer configurations within the innate worm schema. Here, two congruent triangles are moved in the same direction, the first with the flat side foremost, the second, in mirror symmetry.
17. The toad's discrimination ability is tested by the habituation method. Initially, we allow the first prey dummy to circle the toad. It elicits at first intensive prey-catching activity.
18. In the course of time, the orienting frequency decreases. After ten minutes' presentation the efficacy of the dummy has worn off considerably.
19. Following 30 minutes, the toad no longer shows any prey-catching responses. By changing the dummy we present its mirror image. The toad now turns towards it, shows more interest and trains its full predatory attention on the new triangle. We can infer from this experiment that the toad has habituated the first stimulus and has stored its shape. This proves that it is able to differentiate the mirror image from its memory image. By the habituation method we can also show that the innate prey schema enables the toad to distinguish even finer differences. The biological

significance of stimulus habituation is that it preserves the innate releasing mechanism from fruitless repetitive activation, thus keeping it alert for new stimuli.

### **Literatur**

- [1] EWERT, J.-P.: The neural basis of visually guided behavior. In: "Recent progress in perception", (R. HELD, ed.) pp. 96–104, Readings in Scientific American, San Francisco 1974.
- [2] EWERT, J.-P.: Neuro-Ethologie. Einführung in die neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens. Heidelberger Taschenbücher 181; Springer: Berlin, Heidelberg, New York 1976. – English Edition by Springer: Berlin, Heidelberg, New York 1980. – Japanese Edition by Baifukan: Tokyo 1982.
- [3] EWERT, J.-P.: Neural mechanisms underlying prey-catching and avoidance behavior in toads. In: "Neurology of the optic tectum" (H. VANEGAS, ed.), Plenum Press: New York, London 1983.
- [4] EWERT, J.-P., und S. B. EWERT: Wahrnehmung. Biologische Arbeitsbücher 35, Quelle Meyer: Heidelberg 1981.
- [5] EWERT, J.-P., R. R. CAPRANICA, and D. J. INGLE (eds.): Advances in vertebrate neuroethology. Plenum Press: London, New York 1982.
- [6] EWERT, J.-P., H. BURGHAGEN, and E. SCHÜRG-PFEIFFER: Neuroethological analysis of the innate releasing mechanism for prey-catching behavior in toads. In: "Advances in vertebrate neuroethology" (J.-P. EWERT, R. R. CAPRANICA, and D. J. INGLE, eds.), Plenum Press: London, New York 1982.
- [7] SCHLEIDT, W.: Die historische Entwicklung der Begriffe ‚Angeborenes auslösendes Schema‘ und ‚Angeborener Auslösemechanismus‘ in der Ethologie. Z. Tierpsychol. 19, 697–722.