

Konrad Lorenz 1956

Zur Entwicklungsgeschichte einer neueren Forschungsrichtung der Biologie

In: B. Rajewsky, G. Schreiber (Hrsg.) *Aus der deutschen Forschung der letzten Dezentennien*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag. pp. 208-214.

[OCR by *Konrad Lorenz Haus Altenberg* – <http://klha.at>]

Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

## Zur Entwicklungsgeschichte einer neueren Forschungsrichtung der Biologie

Dr. Ernst Telschow zum 65. Geburtstag gewidmet

31. Oktober 1954

Es ist eine reizvolle Aufgabe, die Entstehungsgeschichte jüngerer Zweige der Naturforschung zu verfolgen. Die gesetzmäßig aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien, die jede induktive Naturwissenschaft durchlaufen muß, bezeichnet WINDELBAND als das idiographische, das systematische und das nomothetische. Jede Naturwissenschaft beginnt mit der einfachen Beschreibung des So-Seins der untersuchten Erscheinungen, geht dann dazu über, eine systematische Ordnung in das Gefundene zu bringen und sucht schließlich die Gesetzmäßigkeiten zu abstrahieren, die diese Ordnung beherrschen. Bei den großen übergeordneten und alten Wissensgebieten reichen die Anfänge dieser Entwicklung in frühe Zeiten zurück und lassen sich heute oft nicht mehr mit völliger Klarheit herauschälen. Gerade deshalb reizt es mich, der Anregung Herrn Prof. Dr. SCHREIBERS zu folgen und den Versuch zu machen, für die vorliegende Festschrift die Wissenschaftsgeschichte einer jungen und sehr speziellen Forschungsrichtung der Biologie darzustellen, gewissermaßen als Modell der Entwicklung einer induktiven Naturwissenschaft schlechthin.

Dieser Forschungszweig ist die sogenannte Vergleichende Verhaltensforschung oder Ethologie. Wie so viele sich verselbständigende Teilwissenschaften der Biologie nahm sie ihren Anfang mit der Entdeckung eines besonderen und bis dahin unbekanntes Vorganges: Um die Jahrhundertwende entdeckten CHARLES OTIS WHITMAN und OSKAR HEINROTH unabhängig voneinander verschiedene Arten von Bewegungskoordinationen, die für Arten, Gattungen und selbst sehr viel größere taxonomische Kategorien ebenso bezeichnende Charaktere sind, wie nur irgendwelche morphologische Eigenschaften, Bewegungsweisen, die ein Tier einer bestimmten Gruppe einfach „hat“, ebenso wie es Zähne, Schuppen, Klauen usw. von bestimmter art- und gruppenbezeichnender Form besitzt. Diese Entdeckung, auf deren Tragweite wir alsbald zurückkommen werden, geschah nun interessanterweise nicht im Verlauf des Versuches, eine physiologisch kausale Analyse des tierischen Verhaltens durchzuführen, vielmehr waren die beiden Pioniere der vergleichenden Verhaltensforschung damit beschäftigt, die Stammesgeschichte einer bestimmten Tiergruppe mit besonderer Genauigkeit zu untersuchen; WHITMAN die Ordnung der Taubenvögel (Columbae), HEINROTH die der Entenvögel (Anatidae). Die Genauigkeit und Sicherheit der Ergebnisse jeder derartiger Untersuchungen

hängt von der Zahl der in Betracht gezogenen stammesgeschichtlich vergleichbaren Merkmale ab. Jeder vergleichende Morphologe weiß, wie daher die „Jagd nach Merkmalen“ sich auf immer mehr und immer feinere vergleichbare Charaktere erstreckt. WHITMAN und HEINROTH hatten nun vor der Mehrzahl der Systematiker das Eine voraus, daß sie die Tiere der untersuchten Gruppe nicht nur im toten Präparat, sondern auch im Leben und bis in alle feinsten Einzelheiten des Verhaltens kannten. Da konnte es nicht ausbleiben, daß beide die für die Verhaltensforschung wirklich Epoche machende Tatsache entdeckten, daß es Bewegungsweisen gibt, auf die der Homologiebegriff der morphologisch fundierten phylogenetischen Forschung voll anwendbar ist, und die sich daher genau im gleichen Sinne wie morphologische Merkmale bei einer Rekonstruktion stammesgeschichtlicher Zusammenhänge verwenden lassen.

Die letztgenannte Tatsache allein läßt gewisse Schlüsse betreffs der Natur dieser art- und gruppeneigenen Bewegungsweisen zu: der hohe Grad ihrer Starrheit und ihrer Unabhängigkeit von Umgebungsfaktoren, der selbstverständlich Voraussetzung für eine derartige taxonomische Verwendbarkeit ist, widersprach an sich schon schlagend den damals herrschenden Theorien über angeborenes Verhalten, über den sogenannten „Instinkt“. Zwei Schulmeinungen über instinktives Verhalten standen sich damals in scharfem Gegensatz gegenüber und tun dies zum Teil heute noch, wiewohl sie, genau genommen, beide seit 1898 durch die ersten diesbezüglichen Veröffentlichungen WHITMANS zwingend widerlegt sind. Die vitalistische Schule, zu der man, gerade was die Ansichten über den Instinkt anbelangt, auch die Schule der amerikanischen Purposive Psychology rechnen muß, sieht im „Instinkt“ einen entelechialen, richtunggebenden Faktor, der dem angeborenen Verhalten des Tieres ein festes Ziel setzt, das vom Tiere durch anpassungsfähige, plastisch veränderliche Verhaltensweisen angestrebt und schließlich erreicht wird. Die mechanistisch ausgerichtete Schule des amerikanischen Behaviorismus dagegen wurde schon durch ihre Gegnerschaft zur vitalistisch-purposivistischen Schulmeinung dazu gedrängt, die Existenz angeborener Verhaltensweisen rundweg zu leugnen und die Meinung zu vertreten, daß Lernvorgänge für die arterhaltende Zweckmäßigkeit jeglicher tierischen und menschlichen Verhaltensweisen verantwortlich sei.

Weder WHITMAN noch HEINROTH haben je irgendwelche Hypothesen über die Natur jener merkwürdigen neuentdeckten Bewegungsweisen geäußert. Beide beschränkten sich darauf, deren Ähnlichkeit und Unabhängigkeit bei verschiedenen und verschieden weiten Artengruppen zu untersuchen und genau zu beschreiben.

Sie betrieben gewissermaßen eine vergleichende Morphologie des Verhaltens, bei der sie genau nach den Gesichtspunkten und mit den Methoden der bewährten vergleichenden Morphologie körperlicher Strukturen vorgingen. Das reiche Material von Beobachtungstatsachen, das sie auf diese Weise zusammenbrachten, ließ jedoch gewisse gemeinsame Eigenschaften der beschriebenen Bewegungsweisen und gewisse sie alle beherrschende Gesetzmäßigkeiten so klar hervortreten, daß die Entwicklung ihrer Forschungsrichtung aus dem idiographischen und systematischen Stadium ins nomothetische unausbleiblich war.

WALLACE CRAIG, der Schüler WHITMANS und sein Nachfolger im Marine Biology Laboratory in Woodshole, bemerkte als erster eine merkwürdige Beziehung

zwischen den plastischen, durch Lernen variablen Verhaltensweisen höherer Tiere und jenen starren Bewegungskoordinationen, die WHITMAN und HEINROTH entdeckt hatten, und die man heute als Instinktbewegungen bezeichnet. In sehr vielen Fällen bildet die starre Bewegungskoordination den A b s c h l u ß einer längeren in sich variablen Verhaltenskette des Tieres. E. C. TOLMAN, einer der wichtigsten modernen Vertreter der Purposive Psychology, nennt jenes Verhalten „zweckgerichtet“, das unter Beibehaltung eines konstant bleibenden Endzieles eine Anpassung an die jeweilige Umgebung des Tieres zeigt und gerade durch diese die Erreichung des Endzieles sichert.

CRAIG zeigt an reichstem Tatsachenmaterial, daß die Instinktbewegung selbst keinerlei derartige Veränderlichkeit besitzt, also keineswegs als zweckgerichtetes Verhalten aufgefaßt werden kann, daß sie aber andererseits in einer Unzahl von Fällen das eigentliche Ziel zweckgerichtet-plastischer Verhaltensweisen darstellt. Es ist dies eine jener scheinbar selbstverständlichen Tatsachen, die so offen vor Augen liegen und so schwer zu sehen sind: Der biologische Enderfolg ist nicht das vom Organismus als Subjekt angestrebte Ziel, dieses wird vielmehr durch die befriedigende Ausführung jener zweckbildenden Instinktbewegung dargestellt, die W. CRAIG als „consummatory act“ bezeichnet hat. Einem Menschen, der gerne gut ißt, schwebt sicher nicht das Dickwerden als angestrebtes Ziel vor Augen, aber die triebbildende Endhandlung lockt auch dann, wenn das menschliche Subjekt mit großer Energie das Ziel des Schlankerwerdens verfolgt. CRAIG hat überzeugend dargetan, daß grundsätzlich jede Instinktbewegung in diesem Sinne das Ziel eines autonomen „Appetenzverhaltens“ darstellen kann. CRAIG sah jedoch noch eine andere, in physiologischer Hinsicht noch wichtigere Beziehung zwischen der Instinktbewegung und dem zu ihrer Auslösung hinführenden Appetenzverhalten: je länger eine bestimmte Bewegungsweise nicht ausgeführt wird, desto mehr wird sie zu einem Motiv im buchstäblichen Sinne dieses Wortes. Sie veranlaßt den Organismus als Ganzes sich in Bewegung zu setzen und nach der auslösenden Reizsituation zu suchen, und zwar um so intensiver, je längere Zeit seit ihrem letztmaligen Ablauf verstrichen ist.

Unabhängig von CRAIG fand LORENZ, ein Schüler HEINROTHS, eine andere Folgeerscheinung jeder längeren Ruhe einer Instinktbewegung: Je länger eine solche nicht ausgeführt wird, desto mehr erniedrigen sich die Schwellenwerte der sie auslösenden Reize, so daß objekt-gerichtete Bewegungsweisen schließlich an völlig inadäquaten Ersatzobjekten — im Grenzfall sogar ohne solche „im Leerlauf“ — ausgeführt werden.

Die besonderen Eigenschaften der Instinktbewegungen, die CRAIG und LORENZ, auf den Arbeiten ihrer Lehrer fußend, zutage förderten, standen in einer Übereinstimmung miteinander, die um so bemerkenswerter ist als HEINROTH und WHITMAN überhaupt nichts voneinander wußten und CRAIG und LORENZ sich erst durch die Publikation der skizzierten Ergebnisse kennenlernten. So restlos die Übereinstimmung dieser Ergebnisse war, so unversöhnlich scharf standen sie im Widerspruch zu den damals herrschenden Instinkttheorien: die absolute Starrheit der Instinktbewegung widersprach aufs schärfste den schon erwähnten Anschauungen der Purposivisten, ihre offensichtliche Unbeeinflußbarkeit durch Lernen aber derjenigen der

Behavioristen, während schließlich die Erscheinungen der Schwellenerniedrigung und des Appetenzverhaltens jegliche Einordnung der gefundenen Beobachtungstatsachen in die Reflexkettentheorie der PAWLOWSchen Schule unmöglich machte.

Die Spontaneität, die für alle Instinktbewegungen so charakteristisch ist, die den Schwellenwert einer nicht gebrauchten Instinktbewegung immer weiter absinken macht, den Organismus als Ganzes in Unruhe versetzt und die Bewegungsweise schließlich unabhängig von Reizen hervorbrechen läßt, zeigt merkwürdige Parallelen zu denjenigen solcher Verhaltensweisen, die vom Füllzustand von Hohlorganen abhängig und motiviert sind, sowie auch von solchen, die von Bedürfnissen der Körpergewebe (Hunger, Durst) abhängen. Schon in die unvoreingenommene Beschreibung der Beobachtungstatsachen schlichen sich Ausdrücke ein, die eine Arbeitshypothese in sich schließen: man sprach von einer „Stauung“ einer Instinktbewegung, von ihrem „Hervorbrechen“, ihrer „explosiven Entladung“ usw.

Nun wußte die Physiologie des Zentralnervensystems im Grunde genommen eigentlich schon seit SHERRINGTON, explicite aber erst seit den Arbeiten von E. v. HOLST, daß es wohlkoordinierte Bewegungsweisen gibt, die nicht von Außenreizen hervorgerufen werden, sondern von spontanen, im Zentralnervensystem selbst sich vollziehenden Vorgängen der Reizerzeugung abhängig sind, deren Impulse ebenfalls innerhalb des Zentralnervensystems, ohne Mitwirkung irgendwelcher afferenter Nerven zu wohlgeordneten Koordinationen zusammengefaßt werden (v. HOLST 1935, 36, 37, 38). HOLST konnte nachweisen, daß die zentrale Impulserzeugung derartiger Bewegungen auch dann weiterläuft, wenn der Organismus sich in Ruhe befindet, nur steht dann ihre periphere Auslösewirkung unter der Wirkung von Hemmungen, die von höheren Instanzen des Zentralnervensystems ausgeübt werden. Am Rückenmarkspräparat des Seepferdchens, an dem man die zentrale Hemmung der Flossenbewegungen durch einfache Reize ersetzen kann, hat HOLST in klarster Weise gezeigt, wie mit der Dauer der Zeit, während deren die Schwimmbewegungen gehemmt blieben, die Bereitschaft zu diesen Bewegungen und nach schließlicher Beseitigung der Hemmung die Intensität ihrer Ausführung kontinuierlich steigt. Auch v. HOLST und LORENZ haben, als sie die beschriebenen Vorgänge untersuchten, völlig unabhängig und ohne voneinander zu wissen, gearbeitet. Erst 1937 lernte jeder die Arbeiten des anderen kennen, und beide waren sofort überzeugt, Vorgänge untersucht zu haben, die physiologisch miteinander eng verwandt sind, wenn sie sich auch auf verschiedenen Ebenen des Zentralnervensystems abspielen.

Die von nun ab naheliegende Vorstellung, daß die Instinktbewegungen auf spontanen und zentral koordinierten Reizbildungsvorgängen im Zentralnervensystem beruhen, ließ den Vorgang ihrer Auslösung in ein neues Licht rücken. Solange man der Anschauung war, daß Reflexe für ihr Zustandekommen verantwortlich seien, erschien der Vorgang der Auslösung einfach als der erste in einer Reihe gleichartiger Vorgänge. Nun, da man sich darüber klargeworden war, daß die Auslösung einer Instinktbewegung die Beseitigung jener zentralen Hemmungen bedeutet, die im Ruhezustand ihre motorische Auswirkung verhindert, rückte ihre Auslösung als ein Vorgang sui generis in neues Licht. LORENZ hatte schon früher gezeigt, daß die Auslösung von Instinktbewegungen stets von Reizkombinationen abhängig sei, die trotz

außerordentlicher Einfachheit doch die biologisch für die betreffende Bewegungsweise adäquate Situation genügend eindeutig kennzeichnet, um ein funktionell „irrtümliches“ Ansprechen außerordentlich unwahrscheinlich zu machen, zumindest unter den Bedingungen des natürlichen Lebensraumes. Im Experiment jedoch läßt sich eine derartige Reaktion durch die Darbietung höchst einfacher Attrappen auslösen, an denen die betreffenden Schlüsselreize verwirklicht sind.

Hierin unterscheidet sich die durch einen angeborenen Auslösemechanismus verursachte Reaktion sehr scharf von jener, die auf eine Reizsituation anspricht, welche dem Tier in seinem individuellen Leben adressiert wurde. Hier ist es das gestaltete Gesamtbild der Situation, das wiedererkannt und beantwortet wird, aber nur dann, wenn es als Ganzes in allen seinen relevanten Einzelheiten verwirklicht ist. Auch heute noch besitzt die einfache Faustregel volle Gültigkeit, daß eine Reaktion, die durch einfache Attrappen auslösbar ist, durch einen angeborenen Auslösemechanismus in Gang gesetzt wird, jene aber, zu deren Auslösung die Gesamtsituation als Ganzes in allen ihren Einzelheiten geboten werden muß, auf erworbenen Gestaltwahrnehmungen beruht.

Es war N. TINBERGEN, der in ausgedehnten Attrappenversuchen an Stichlingen, Silbermöven und vielen anderen Tieren die Bedingungen des Ansprechens angeborener Auslösemechanismen untersuchte. 1941 untersuchte SEITZ, auf Arbeiten von TINBERGEN fußend, den angeborenen Auslösemechanismus, der bei dem Männchen des Maulbrüters *Astatotilapia strigigena* jenes Kampfverhalten auslöst, das normalerweise gegen den artgleichen Rivalen gerichtet ist. Er stellte fest, daß auch hier nur wenige für dieses Objekt kennzeichnende Merkmale auslösend wirken; so die blaue Farbe, gewisse markante Abzeichen, vor allem aber bestimmte Bewegungsmerkmale, wie das Darbieten der durch Spreizen der vertikalen Flossen verbreiterten Seitenflächen des Rumpfes, eine bestimmte Art des Schwanzschlages usw. Als SEITZ Attrappen verwendete, an denen nur eines dieser Merkmale verwirklicht war, gelangte er zu dem unerwarteten Ergebnis, daß jeder einzelne dieser sogenannten „Schlüsselreize“ für sich allein imstande ist, eine qualitativ gleiche Reaktion auszulösen wie durch die Darbietung des natürlichen Objektes. Nur sind die ausgelösten Instinktbewegungen dann schwächer als bei Darbietung einer „optimalen“ Attrappe, an der alle Schlüsselreize realisiert sind. Die Wirksamkeit jedes einzelnen Schlüsselreizes ist konstant, diejenige jeder Attrappe abhängig von der Summe der Schlüsselreize, die sie aussendet. Diese von SEITZ als „Reizsummenregel“ bezeichnete Gesetzlichkeit besitzt allgemeine Gültigkeit, wo immer tierisches Verhalten durch angeborene Auslösemechanismen in Gang gesetzt wird.

Die Summierbarkeit einzelner Schlüsselreize bringt es mit sich, daß sich unter Umständen Attrappen konstruieren lassen, die das biologisch adäquate Objekt einer Reaktion an Wirksamkeit um ein Vielfaches übertreffen. Auf Beobachtungen von O. KOEHLER weiterbauend, haben dies TINBERGEN und PERDECK in einer vorbildlich genau quantifizierenden Untersuchung der Bettelreaktion junger Silbermöven nachgewiesen. Die Möglichkeit derartig „übernormal“ wirkender Reizsituationen hat gewiß höchst interessante Konsequenzen für die selektionistische Erklärung von manchen körperlichen Strukturen, die dem Aussenden von Schlüsselreizen dienen (Auslöser). Das Zustandekommen vieler bizarrer Balzorgane, wie das Rad des

Pfaues und die Schwingen des Argusfasans, sind höchstwahrscheinlich durch die intraspezifische Selektion zu erklären, die durch entsprechende auslösende Mechanismen des Weibchens in der Richtung auf ein übernormales Objekt zu getrieben wird. Ebenso erklären sich die hochdifferenzierten Auslöser mancher sozialer Parasiten (Kuckuck, viele Termiten- und Ameisengäste), die imstande sind, Pflegereaktionen ihrer Wirte weit intensiver auszulösen als deren Artgenossen.

Das aus den Arbeiten von CRAIG und LORENZ sich ergebende Diagramm einer tierischen Handlung, die aus drei grundsätzlich verschiedenen Anteilen, dem Appetenzverhalten, dem Ansprechen eines angeborenen Auslösemechanismus und der ausgelösten Instinktbewegung (dem consummatory act CRAIGS) besteht, entspricht einem einfachsten Fall, welcher der Wirklichkeit in verhältnismäßig seltenen Einzelfällen voll entspricht. Immerhin aber gilt von diesem Simplizismus der Satz OTTO KOEHLERS voll und ganz, der besagt, daß die Wahrheit von heute in der induktiven Naturforschung nicht der Irrtum von morgen, sondern der Spezialfall von morgen sei. Wenn dieser Spezialfall nun tatsächlich immer die einfachst mögliche Realisation des betreffenden Prinzips ist, so entwickelt seine begriffliche Fassung einen erheblichen heuristischen Wert. Spätere Forschungen, die insbesondere BAERENDS (1941) und TINBERGEN angestellt haben, zeigen, daß die Struktur tierischer Verhaltensweisen in den meisten Fällen um sehr viel komplizierter ist. Das Appetenzverhalten hat zwar meist, ganz wie es dem CRAIG-LORENZschen Diagramm entspricht, die Aufgabe, eine ganz bestimmte Reizsituation herzustellen, auf die ein angeborener Auslösemechanismus anspricht. Dieser angeborene Auslösemechanismus löst aber nun keineswegs unmittelbar die zweckbildende Endhandlung aus, sondern leitet vielmehr zu einem anderen spezialisierten Appetenzverhalten über. Unter Umständen sind eine ganze Reihe derartiger Handlungsglieder hintereinandergeschaltet, bis schließlich das letzte von ihnen in einem zielbildenden „consummatory act“ sein Ende findet.

Ein einziges Beispiel mag diese „hierarchische Organisation“ instinktiver Verhaltensweisen illustrieren. Ein dreistachliger Stichling, bei dem im Frühling unter dem Einfluß der zunehmenden Tageslänge der Hormonspiegel anzusteigen beginnt, zeigt zunächst ein Appetenzverhalten nach einer Reizsituation, die durch flachen Wasserstand, Pflanzenreichtum und gewisse Beschaffenheiten des Bodengrundes charakterisiert ist. Mit dem Erreichen dieser Reizsituation erlischt der Wandertrieb des Stichlings, und es stellt sich neben physiologischen Veränderungen ein Appetenzverhalten anderer Art ein, der Stichling kommt nun in volle Brunst, nimmt das Hochzeitskleid an und beginnt innerhalb des erwählten Territoriums zu suchen. Trifft er nun auf ein artgleiches Weibchen, ein anderes Männchen oder auf Nestmaterial, so schaltet jede dieser Reizsituationen das Verhalten des Tieres wiederum auf eine noch speziellere Art des Appetenzverhaltens um, d. h. der Stichling beginnt, je nach der betreffenden Situation, zu balzen, kampfeinleitende Bewegungen auszuführen oder Nestmaterial zu sammeln. Erst wiederum eine Stufe tiefer findet jede dieser einzelnen Handlungsketten ihr Ende in einem „consummatory act“.

Der hohe Wert dieser und anderer Ergebnisse von TINBERGEN und BAERENDS und ihrer Schule liegt zweifellos darin, daß sie eine Brücke zur Physiologie des

Zentralnervensystems schlagen. Wenn TINBERGEN zur Erklärung der hierarchischen Organisation des Instinktverhaltens eine Anzahl von einander übergeordneten Zentren annimmt, so ist zwar dieser Begriff eines Zentrums nur funktionell bestimmt und soll keinerlei Aussagen über Lokalisation oder auch nur über Lokalisierbarkeit der betreffenden Funktionen machen, dennoch ist die Zahl der in Rede stehenden Instanzen des Zentralnervensystems klar bestimmbar, da die einzelnen auslösenden Reizsituationen den Experimenten zugänglich sind, durch die das Appetenzverhalten der einen Stufe in das speziellere der nächst unteren übergeführt werden. Die Vorstellung von einer autonomen Erzeugung von Reizen, die nach der Annahme TINBERGENS in den einzelnen Zentren stattfindet, entspricht völlig derjenigen, die E. v. HOLST und P. WEISS u. a. in ihren Arbeiten entwickelt haben. Die engere Zusammenarbeit der Autoren, die analoge Vorgänge auf verschiedenen Ebenen des Zentralnervensystems untersuchen, hat sich angebahnt. Wir dürfen daher mit Recht und nicht ganz ohne Stolz behaupten, daß sich die Grenze, durch die sich die vergleichende Verhaltensforschung nach unten hin gegen die Nervenphysiologie absetzt, heute schon in Auflösung begriffen ist. Es ist keine programmatische Utopie, wenn wir die Forschung, die wir treiben, als Physiologie des Verhaltens bezeichnen.