

Konrad Lorenz 1957

Methoden der Verhaltensforschung

In: J.-G. Helmcke, H. v. Lengerken, D. Starck (Hrsg.) Handbuch der Zoologie, 8. Band.
Berlin: Walter de Gruyter. pp. 1-22.

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

Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

Methoden der Verhaltensforschung

1. Das widerspruchsfreie Schachtelsystem der Naturwissenschaften

Die Methode aller echten Naturforschung ist die **I n d u k t i o n**. So bezeichnet man jenes Vorgehen, das, von der Beobachtung und Beschreibung des konkreten Einzelfalles ausgehend, über die systematische Ordnung aller einzelnen Feststellungen zur Abstraktion der in ihnen obwaltenden Naturgesetzlichkeit fortschreitet. Der **D e d u k t i o n**, d.h. der Ableitung des speziellen Falles aus der allgemeinen Gesetzlichkeit, kommt in der reinen Forschung nur die eine wichtige Rolle zu, die Richtigkeit des induktiv Abstrahierten nachzuprüfen: Man sagt deduktiv den Verlauf eines bestimmten Vorgangs voraus, den man experimentell ablaufen lassen kann und vergleicht die neue Beobachtung mit der Voraussage. Induktion der Gesetzlichkeit und ihre Verifikation durch das Experiment kennzeichnen alle Naturwissenschaft.

Dieses Verfahren kann auf beliebige Phänomene des Universums angewandt werden. Für seine Legitimität und Exaktheit ist es grundsätzlich unwesentlich, ob man mit ihm die Wirksamkeit eines neuen Reklame-Verfahrens, oder die Gesetze des freien Falles untersucht. Der für Chemie und Physik übliche Terminus, die »exakten« Naturwissenschaften, ist völlig irreführend. Das Verhältnis zwischen den allgemeinsten und den spezielleren Naturwissenschaften ist nicht darin begründet, daß die ersteren »exakter« vorgehen, sondern darin, daß sie Gesetze von weiterem Geltungsbereich untersuchen, die auch in den komplexesten und speziellsten Naturvorgängen keine Ausnahme erfahren, auch wenn in diesen zusätzlich sehr komplexe Gesetzlichkeiten besonderer Art obwalten.

Nun hat sich im Laufe der wenigen Jahrhunderte, in denen die Menschheit methodisch induktive Naturforschung treibt, immer wieder herausgestellt, daß sich spezielle Gesetzlichkeiten auf allgemeinere zurückführen lassen, wenn man die Struktur, d. h. die räumlich-zeitliche Verteilung von Energie und Materie kennt, in der sich der speziell-gesetzmäßige Vorgang abspielt. Die Gesetzmäßigkeit, gemäß der an der Uhr der kleine Zeiger zwölf mal langsamer rotiert als der große, kann auf einfache Gesetze der Mechanik zurückgeführt werden, wenn man die speziellen Strukturen der Zahnräder und die Verhältniszahlen ineinandergreifender Zähne kennt.

Die aller echten Naturforschung gemeinsame basale Arbeitshypothese liegt in der schlichten Annahme, daß es ein einziger Satz einander einschließender Naturgesetze sei, der die Vorgänge im ganzen Universum beherrscht. Mit anderen Worten, jedes speziellere, nur in komplexeren Strukturen herrschende Naturgesetz ist aus diesen Strukturen und allgemeineren Naturgesetzen grundsätzlich erklärbar.

Diese Grundannahme macht es dem Naturforscher zur methodischen Pflicht, »die Kette der natürlichen Verursachung, so lange sie aneinanderhängt, zu verfolgen« (Kant). Wenn ein Forscher, um nochmals das oben gebrauchte Gleichnis zu verwenden, an den Umdrehungsgeschwindigkeiten der Zeiger ein regelmäßiges Verhältnis vorfindet, so ist er gezwungen, nach Strukturen und allgemeineren Gesetzlichkeiten zu suchen, in denen dies begründet liegt; es ist ihm grundsätzlich verwehrt, eine Struktur-unabhängige Eigenexistenz des speziellen Gesetzes anzunehmen, etwa eine im Verhältnis 1 zu 12 »prästabilisierte Harmonie« der Zeiger. Alle Forschung wird ihres Sinnes beraubt, wenn man auch nur eine einzige Ausnahme von dieser Regel zuläßt und etwas anderes als spezielle Struktur und allgemeineres Naturgesetz als Erklärung

gelten läßt. »Der Wahn von Tausenden drängt durch diese Lücke nach«, wie Kant so drastisch gesagt hat.

Mit dem Fortschreiten der Einsicht in spezielle Strukturen und der Zurückführung der in ihnen obwaltenden Gesetzmäßigkeiten auf die des nächst-allgemeineren Zweiges löst sich die speziellere Wissenschaft gewissermaßen in der allgemeineren auf, wenigstens bei wirklichem Gelingen der Analyse. Dies bedeutet jedoch keineswegs, daß dadurch die Eigenständigkeit des spezielleren Gebiets und seiner Gesetze verschwindet. Die chemischen Gesetze, nach denen die Elemente sich miteinander verbinden, sind immer noch echte Naturgesetze, obwohl man weiß, wie sie atomphysikalisch zu erklären sind; das MENDELSche Gesetz ist nach wie vor ein Gesetz, obwohl es restlos aus den Vorgängen und Strukturen erklärt ist, die bei der Reifungsteilung und Befruchtung eine Rolle spielen.

Aus der tatsächlichen Gesamtstruktur des Universums ergibt sich ein widerspruchsfreies Schachtelsystem der Wissensgebiete. Jedes von ihnen ist bei dem Versuch, die Gesetzmäßigkeiten seines eigenen Gegenstandes auf natürlichem Wege zu erklären, auf das nächst-allgemeinere Gebiet angewiesen. Zum Verständnis der MENDELSchen Gesetze hätte eine noch so genaue Kenntnis der Feinstrukturen der Chromosomen zunächst nichts beitragen können, denn was man dazu unmittelbar benötigte, war die Einsicht in die gröberen Vorgänge der Teilung und Wiedervereinigung der Chromosomen bei Reifungsteilung und Befruchtung. Diese hinwiederum werden sicherlich, wenn auch vielleicht nur mittelbar, ihre Erklärung in feinsten Strukturen der Zelle und der Chromosomen finden.

Die allgemeinsten aller Naturgesetze sind die der Physik. Durch lange Zeit hat die Meinung vorgeherrscht, daß bei völliger Einsicht in alle speziellen Strukturen die Erklärungen sämtlicher Naturvorgänge ihre letzte und endgültige Grundlage in den Gesetzen der klassischen Mechanik finden würden. Die Illusion, daß diese Gesetze keiner weiteren Erklärung bedürftig seien, beruht jedoch ausschließlich darauf, daß der Mensch über gewisse angeborene Formen des Denkens, der Anschauung und der Erfahrung verfügt, die sie als »selbstverständlich« erscheinen lassen. Die moderne Physik hat längst erkannt, daß diese »apriorischen« Evidenzen der menschlichen Vernunft durchaus keine absolute physikalische Gültigkeit haben, und daß auch die Gesetze der klassischen Mechanik einer natürlichen Erklärung bedürfen, wobei man sich allerdings über die Grenzen des Anschaulichen hinauswagen und von gewissen Denk- und Anschauungsformen, wie Kausalität und Substantialität, absehen muß. Diese werden wie nicht mehr passende Arbeitshypothesen zur Seite gestellt und durch Wahrscheinlichkeitsberechnung und Statistik ersetzt. Diese Operationen vermögen Tatbestände zu erfassen, denen die vorerwähnten Formen des Denkens und der Anschauung nicht mehr gerecht werden.

Bedeutende Vertreter der modernen Physik haben selbst darauf hingewiesen, daß das Geschehen, wie es sich diesen neuen Gesichtspunkten darbietet, den Grundvorgängen des Lebens weniger fremd und unvermittelt gegenübersteht als dieses vom alten, mechanistischen Standpunkt aus schien. Die Anschauung der Naturwissenschaft, daß alle natürlichen Erklärungen letzten Endes auf physikalischen Erklärungen gegründet sind, ist heute gefestigter als je zuvor. Aber wie die Physik, hat die gesamte Naturwissenschaft mit ihrem Glauben an die Apriorität der klassischen Mechanik auch ihren naiven Realismus verloren. Niemand weiß besser als die modernen Physiker, wie wichtig es ist, die der menschlichen Erkenntnis gezogenen Schranken zu kennen, d. h. die physiologisch begründeten Eigenschaften des organischen Apparates zu untersuchen, der uns Erfahrungen vermittelt. Denn gerade dort, wo man an die Leistungsgrenzen dieser Organisation gerät, besteht die Gefahr, daß man dasjenige für Eigenschaften der außersubjektiven Realität hält, was in Wirklichkeit durch die Organisation des sie erlebenden Subjektes bedingt ist. Diese Organisation zu untersuchen und damit einen Beitrag zur

Klärung des Verhältnisses zwischen realer und phänomenaler Welt zu liefern, ist nun aber gerade das ehrgeizige und höchste Anliegen der speziellsten aller induktiven Naturwissenschaften: der vergleichenden Verhaltensforschung. Und so schließt sich das Schachtelsystem der induktiven Naturwissenschaften zum Kreis: Denn das Maß aller Dinge ist der Mensch.

2. Verhaltensforschung als induktive Naturwissenschaft

Aus dem Abhängigkeitsverhältnis, in dem jedes Feld induktiver Forschung zum nächst-allgemeineren Zweig steht, ergibt sich die Folgerung, daß das speziellere Wissensgebiet nur dann zum vollen Erfolge seiner Analyse gelangen kann, wenn ihm das allgemeinere Gebiet eine Grundlage in Form bekannter Gesetzmäßigkeiten bietet. In der Geschichte der Naturwissenschaften ist dies glücklicherweise sehr oft, ja meist, der Fall gewesen; denn die Physik darf als die älteste der induktiven Wissenschaften gelten. So ergab sich ein wohl fundierter und ziemlich gut organisierter Aufbau der gesamten Naturforschung.

Die Erforschung des tierischen und menschlichen Verhaltens aber war aus diesem grandiosen Kollektiv-Unternehmen der denkenden Menschheit zunächst durch ihre Herkunft ausgeschlossen: Sie entwickelte sich nämlich nicht aus der Biologie, die seit jeher eine echte induktive Naturwissenschaft gewesen war, sondern aus der Philosophie, bzw. aus einem ihrer speziellen Zweige, der Psychologie. Psychologie im engsten Sinne, das heißt die Erforschung der subjektiven Erlebnisse des Menschen, kann zwar grundsätzlich mit exakt induktiver Methode, durch Beobachtung und Beschreibung der Erscheinungen und durch Abstraktion der sie beherrschenden Gesetzmäßigkeiten, betrieben werden. Doch ist es ein grundsätzlicher Irrtum zu glauben, das subjektive Erleben könne je aus »zugrundeliegenden« physiologischen Vorgängen »erklärt« werden. Diese physiologischen Vorgänge liegen nämlich dem subjektiven Erleben nicht »zugrunde«, sondern gehen ihm in völlig eigenartiger und für unser Denken nicht erfassbarer Weise parallel. Das Verhältnis zwischen den nebeneinander herlaufenden psychischen und physiologischen Vorgängen ist a-logisch, wie MAX HARTMANN es ausdrückt. Selbst die Utopie eines restlosen Enderfolges psychologischer Forschung auf der einen, und neurophysiologischer Untersuchungen auf der anderen Seite würde uns der Lösung des Leib-Seele-Problems um kein Jota näher bringen und uns zu keiner anderen Aussage berechtigen, als zu derjenigen, daß der psychophysische Parallelismus in der Tat höchst parallel sei.

Trotz dieser erkenntnistheoretisch unbezweifelbaren Tatsache werden wir nie aufhören, über das Leib-Seele-Problem nachzudenken und den Psychophysischen Parallelismus durch gleichzeitige Untersuchung desselben Vorgangs von der erlebnispsychologischen und von der objektivphysiologischen Seite her in die Zange zu nehmen. Nur darf demjenigen, der in dieser Weise Psychologe und Verhaltensforscher zugleich sein will, nie eine Verwechslung und Vermischung dieser beiden Seiten der Lebensvorgänge unterlaufen, ein Fehler, der sich bei Tierpsychologen häufig findet, und zwar auch bei guten; denn diese sind es, die das Objekt ihrer Forschung lieben, und deshalb nicht glauben können, daß es unmöglich ist, die Seele, das subjektive Erleben der Tiere zu erforschen. Und doch ist dies der induktiven Naturwissenschaft grundsätzlich verwehrt.

Was mit den Methoden der Induktion faßbar ist, sind nur die objektiv beobachtbaren Verhaltensweisen und die Gesetze, die diese beherrschen. Gleichzeitig aber verlockt, ja zwingt eine genaue Kenntnis des Verhaltens höherer Tiere auch den unvoreingenommenen und erkenntnistheoretisch disziplinierten Forscher, ihnen ein subjektives »Erleben« zuzuschreiben, das ihren Verhaltensweisen parallel geht. Niemand kann sich dieser Art von »Einfühlung« entziehen. Wohl jeder Wissenschaftler wird überzeugt sein, daß höheren Lebewesen z. B. ein dem des Menschen analoges Schmerz- und Unlust-Erleben zu eigen ist. Diese Überzeugung ist jedoch

nicht rationaler Natur, d. h. sie entspringt nicht dem an sich nur bedingt tragfähigen Analogieschluß vom Menschen auf das Tier. Vielmehr ist sie von gleicher Art wie unser unmittelbares und durch keinerlei rationale Erwägung zu unterdrückendes Wissen um die Existenz und das subjektive Erleben unserer Mitmenschen. Die »Du-Evidenz« erzwingt bekanntlich die Annahme von Mit-Subjekten, denen ein gleichartiges Erleben zukommt wie dem Denker; dies gilt auch von solchen Philosophen, die nach ihrer festen, rational-erkenntnistheoretischen Überzeugung kein wie immer geartetes Gewicht auf das Zeugnis ihrer Sinnesorgane legen dürften, durch das allein sie doch von der Existenz ihrer Mitmenschen in Kenntnis gesetzt werden.

Eine analoge »Einführung« in ein höheres Tier ist, wenn man die betreffende Art wirklich gut kennt, methodologisch nicht nur geboten, sondern für den objektiv forschenden Beobachter eine große Hilfe. Nur darf man sich keiner *μετάβασις εις ἄλλο γένος* schuldig machen und glauben, man habe irgendeinen Vorgang wissenschaftlich analysiert, wenn man ein Tier subjektiv zu »verstehen« glaubt. Zwar »weiß« ich, daß die mich begleitende, befreundete Wildgans »erschrocken« ist, wenn sie das Gefieder knapp anlegt, einen langen Hals macht und dazu einen leise schnarchenden Ton äußert. Doch ist es nicht die Einfühlung in das subjektive Erleben des Tieres, die mir etwas über dieses Verhalten aussagt, sondern es hat sich ein genau umgekehrter Vorgang abgespielt. Ich habe buchstäblich tausende von Malen erfahren, daß mit diesen Verhaltensweisen eine erhöhte Fluchtbereitschaft, eine Senkung des Schwellenwertes für alle flucht-auslösenden Reize einhergeht.

Die »Intuition«, die mir mit scheinbarer Unmittelbarkeit mitteilt, daß die Gans »erschrocken« sei, ist alles andere als eine übernatürliche Einwirkung von Seele zu Seele; sie ist vielmehr eine heute schon sehr solide erforschte Leistung unserer Gestaltwahrnehmung, die aus einer Unzahl einzelner, in die Erfahrung eingegangener Sinnesdaten die in ihnen allen obwaltenden Gesetzmäßigkeiten »errechnet«, und zwar nach Prinzipien, die denen moderner Rechenmaschinen auf das nächste verwandt sind. Obwohl die Gestaltwahrnehmung der Selbstbeobachtung nur zum allergeringsten Teile zugänglich ist, funktioniert sie sehr ähnlich wie unsere bewußte und rational kontrollierte Induktion. Wie diese bedarf sie einer breiten Grundlage von beobachteten Einzeltatsachen, und wie diese liefert sie um so verlässlichere Ergebnisse, je breiter diese Basis ist.

Wenn ich also »intuitiv« empfinde, daß meine Graugans soeben »erschrocken« ist, so ist dies nicht die Voraussetzung für meine Aussage, daß der Vogel nunmehr davonfliegen wird, sondern ganz im Gegenteil! Sie ist die Folge der unzähligen Male wiederholten Erfahrung, dass der Vogel dies unmittelbar nach den beschriebenen Verhaltensweisen so gut wie immer tut. Meine unverhohlene Meinung, daß die Gans dabei etwas unserem Erschrecken weitgehend Vergleichbares erlebt, hat mit Wissenschaft nichts zu tun. Wissenschaftlich hingegen ist meine Voraussage, daß die Gans jetzt auffliegen wird. Denn Wissenschaft ist, was immer Vorgänge voraussagbar macht.

Am weitaus häufigsten findet sich in der Verhaltens-Literatur der Fehler der *μετάβασις* vom Psychischen ins Physiologische in der Form, daß eine subjektive Ursache mit einer objektiven Wirkung verknüpft wird. Zu diesem Irrtum verleitet uns nämlich die Selbstbeobachtung, der notwendigerweise immer nur die subjektive Seite unseres eigenen Lebensgeschehens zugänglich ist, und die uns daher glauben machen muß, unser eigenes objektiv feststellbares Verhalten sei durch unsere subjektiven Erlebnisse verursacht oder doch zumindest durch unser »Vorwissen« von Motiven und Zielen gesteuert. Wenn wir etwa sagen, ein Organismus jage, weil er hungrig ist, so liegt die gefährliche Zweideutigkeit schon im Worte »Hunger«, denn dieses Wort bezeichnet doch schon im gewöhnlichen Sprachgebrauch zwei getrennte Begriffe: den des subjektiven Erlebnisses sowie den des objektiven Zustands. Nur der objektive

Zustand aber ist die Ursache aller jener Wirkungen, die im objektiven Verhalten des hungrigen Tieres auftreten. Die subjektive Erscheinung »Hunger« ist nicht der Anlaß der ihr parallel gehenden objektiven Vorgänge, noch sind diese die Ursache des Erlebens. Eines kann schon deshalb nicht die Ursache des anderen sein, weil es dieses andere in gewissem Sinne selbst ist, nur von einem anderen, unvergleichbaren Standpunkte aus gefaßt.

Die undurchdringliche Wand, die für unsere Erkenntnis zwischen die subjektiven und die objektiven Erscheinungsformen der Lebensvorgänge gesetzt ist, stellt keineswegs eine sozusagen waagerechte Trennungsebene dar, die ein unter ihr liegendes Einfacheres und Primitiveres von einem darüberliegenden Komplexeren und Höheren scheidet, wie dies schon die Stufentheorie des Aristoteles nahelegt und wie es implicite in so manchen Ausdrücken der Tierpsychologen und Verhaltensforscher vorausgesetzt wird, die von psychischer »Ebene« (englisch: mental level), von »noch«, oder »bloß« Physiologischem im Gegensatz zum »höheren« Psychischen reden usw. In Wirklichkeit zieht sich diese rätselvolle Scheidewand der Länge nach durch die Lebensvorgänge hindurch und hat mit tief und hoch, mit einfach und komplex gar nichts zu tun. Es gibt einfachste Vorgänge, selbst solche des vegetativen Nervensystems, die mit intensivstem Erleben einhergehen, wie Seekrankheit oder Ejakulation; und es gibt hochkomplizierte Leistungen des Gehirns, die ohne jede beobachtbare Erlebniskomponente ablaufen, wie zum Beispiel die der »Verrechnungsmaschine« unserer Gestaltwahrnehmung.

Aus diesen Gründen schließt sich die Psychologie im engen Sinne, als Lehre von den subjektiven Erscheinungen, nicht als speziellere Naturwissenschaft an die physiologische Verhaltenslehre als nächst-allgemeineres Gebiet an, sondern geht ihr von unten bis oben hin parallel. Obwohl die Psychologie ganz wie die Naturforschung die Methode der Induktion, Beobachtung und Verifikation durch das Experiment anwendet, gliedert sie sich somit nicht in das widerspruchsfreie Schachtelsystem der Naturwissenschaft ein, sondern steht in gleich eigenartiger Unabhängigkeit neben ihm, wie eben das psychische Phänomen neben dem parallelgehenden physiologischen Vorgang steht. Selbstverständlich forscht jeder Psychologe von echtem Schrot und Korn auf beiden Seiten der Lebensvorgänge, weil er nämlich in unbelehrbarem Optimismus an der harten Speise des Leib-Seele-Problems kaut. Aber er muß sich dann stets bewußt bleiben, daß er in zwei Sätteln reitet.

Aus dieser völlig unbestreitbaren und unbestrittenen epistemologischen Sachlage ergibt sich nun eine äußerst verzwickte Situation für die Verhaltensforschung als induktive Naturwissenschaft. Sie hat sich mit Vorgängen zu befassen, die ganz unzweifelhaft zum großen Teil mit subjektiven Phänomenen parallel gehen. Kein noch so objektivistischer Forscher wird dies leugnen, er sei denn durch erkenntnistheoretische Erwägungen in seinen gesunden Gefühlen und im Gebrauch einfachen Menschenverstandes unheilbar gestört. Dazu kommt noch, daß die Verhaltensforschung nicht nur historisch aus der Psychologie entstanden ist, sondern daß auch das Interesse für sie bei jedem einzelnen Forscher aus sehr ähnlichen Quellen entspringt, wie das für die Psychologie. Die Freude am Tier und die Liebe zu ihm, ohne die ein guter Verhaltensforscher undenkbar ist, kommt sicher stets aus dem eingestandenem oder uneingestandenem Gefühl dafür, daß die höheren Organismen beseelte Wesen und uns selbst auf das nächste stammesverwandt sind. Daneben spielt meist auch die Hoffnung mit, auf dem Umwege über das einfachere und leichter analysierbare Tier dem Verständnis des Menschen näherzukommen. Es ist also eigentlich das Tier als Subjekt, dem wir näher zu kommen trachten, dem alten γυνῶθι σεαυτόν des Sokrates gehorchend.

Dieser Versuch aber stößt auf die undurchdringliche Schranke des Leib-Seele-Problems. An dieser Scheidewand zwischen dem Psychischen und dem Physiologischen scheiden sich nun

auch die Geister; Die subjektivistischen Tierpsychologen wenden sich meist dem Zweckstreben des Tieres zu, als dem ihres Erachtens am eindeutigsten subjekt-bezogenen und dabei doch objektiv definierbaren Vorgang des Verhaltens. Daß sie sich für seine physiologisch kausale Erklärbarkeit nicht interessieren, ist eine an sich richtige Konsequenz ihrer Gegenstandswahl. Die Behavioristen auf der anderen Seite durchhauen den gordischen Knoten des Leib-Seele-Problems, indem sie das subjektive Phänomen einfach ignorieren und ihre Arbeit ausschließlich der objektiven, kausal erforschbaren Seite des Verhaltens widmen. Zwischen beiden Schulen aber steht, in stolzer Unabhängigkeit, JAKOB VON UEXKÜLLS Umweltlehre, die, grundsätzlich objektivistisch und kausalanalytisch vorgehend, Subjektives und Physiologisches reinlich scheidet, die subjektiven Inhalte der Tierseele aber als die eigentliche Realität behandelt. Besondere Würdigung gebührt dem Lebenswerk von H. S. JENNINGS; er ist der erste, der, ohne von vitalistischen Grundvorstellungen auszugehen, das Verhalten einer Tierart als ein System behandelte und einer ganzheitsbezogenen Analyse unterwarf. Seiner Methode verwandt ist die der Ethologie, oder vergleichenden Verhaltensforschung, die im übrigen durch die Betonung der phylogenetischen Fragestellung gekennzeichnet ist. Im Folgenden soll nun die Methodik jeder dieser Richtungen der Verhaltensforschung erörtert werden. Wenn dabei die unumgängliche Kritik gewisser Irrtümer schärfer hervortreten sollte, als die gebührende Würdigung unsterblicher Verdienste, so sei dies der gebotenen Kürze der Darstellung zugute gehalten.

3. Subjektivistische Tierpsychologie und Zweckpsychologie (Purposive Psychology)

Diese, durch WILLIAM MCDOUGALL, E. C. TOLMAN, E. S. RUSSEL, BIERENS DE HAAN u. a. vertretene Richtung ist vor allem bestrebt, die Zielstrebigkeit tierischen und menschlichen Verhaltens zu studieren. Ein »Ziel« oder »Zweck« ist nach der — durchaus objektivistischen — Definition TOLMANS immer dann vorhanden, wenn der Organismus zwischen verschiedenen Verhaltensweisen wechselt, bis ein konstanter Enderfolg erreicht ist. Wenn ein Hund, um ein schwer erreichbares Futter zu erlangen, zuerst ein Hindernis zu überspringen, es dann mit Zähnen und Klauen zu zerstören trachtet, um schließlich durch einen selbstgegrabenen Gang unter ihm hindurchzugelangen, so ist die Nahrungsaufnahme Ziel und Zweck dieser variablen Teilhandlungen.

Es erübrigt sich, die große Häufigkeit derartiger Vorgänge, ihre biologische Wichtigkeit und damit das unsterbliche Verdienst zu betonen, das ihre Entdecker um die Wissenschaft vom tierischen und menschlichen Verhalten erworben haben. Um ihn voll zu würdigen, muß man sich bewußt sein, wie völlig die behavioristischen Meinungsgegner MCDOUGALLS diese und andere Regulationsvorgänge im tierischen Verhalten sowie die Frage nach deren arterhaltender Zweckmäßigkeit vernachlässigten. Es ist eine unbestrittene Tatsache, daß Lebensvorgänge im Allgemeinen und auch im Verhalten im Besonderen sehr oft eine bestimmte Richtung einhalten, indem regulative Vorgänge jede durch äußere Einwirkungen verursachte Abweichung korrigieren. Da der Nachweis einer derartigen Zielstrebigkeit stets die Entdeckung eines besonderen physiologischen Regulations-Mechanismus bedeutet, ist er ausnahmslos von großer Wichtigkeit, und zwar auch für den kausalanalytischen Forscher. Für diesen ist er allerdings nur die Auffindung, nicht auch schon die Lösung eines Problems.

Neben der Gegnerschaft zu den Behavioristen, die rein kausal dachten und das Vorhandensein regulativer Zweckhaftigkeit völlig vernachlässigten, war es wohl auch der Einfluß der aristotelischen Vorstellungen von der Entelechie, der die meisten Zweckpsychologen dazu veranlaßte, alle ursächlichen Erklärungen für überflüssig zu halten und sich mit dem Auffinden

der Zweckmäßigkeit allein zu begnügen: »Wir betrachten den Instinkt, aber wir erklären ihn nicht« sagt z. B. BIERENS DE HAAN (1940) ganz ausdrücklich.

Das Verfahren der Zweckpsychologen, die Frage »warum?« ganz einfach mit einem »damit« zu beantworten, ist aber logisch unzulässig und gefährlich für den Fortschritt der Erkenntnis. Jene unersättliche Gier nach ursächlichem Verstehen, die sich schon im ewigen »warum?« gescheiter Kinder ausdrückt, ist eine konstitutive Eigenschaft des Menschen und nicht zuletzt diejenige, die ihm die Herrschaft über die Erde verlieh. Gewiß ist es legitim und auch dem Naturforscher erlaubt, sich in ehrfürchtige Betrachtung der großen Zielstrebigkeiten der organischen Natur zu versenken; es gibt wohl keinen, der das nicht täte. Aber große wie kleine Zielstrebigkeiten können leider an Hindernisse geraten, an denen ihre Regulationsfähigkeit scheitert. Ich kann, während ich mit meinem Wagen über Land fahre, bewundernde Meditationen über die Zweckmäßigkeit seiner Konstruktion anstellen; wenn aber ein Tropfen Wasser in die Düse gerät, werde ich schmerzvoll inne werden, daß es nicht die Finalität ist, die das Vehikel fahren macht, und ich werde gut tun, mich ausschließlich auf die Kausalität der Störung zu konzentrieren, wenn ich das Ziel meiner Fahrt erreichen will. Die Königin der angewandten Wissenschaften, die Medizin, ist dauernd in genau derselben Lage: Keine Finalität, kein »ganzmachender Faktor« hilft dem Menschen, in dessen Wurmfortsatz ein Kirschkern steckengeblieben ist, wohl aber kann die kausale Einsicht in die Ursache seiner Erkrankung helfen. Das Beispiel der Medizin liefert dem Naturforscher auch die beste Antwort auf den immer wiederkehrenden Vorwurf, daß sein ausschließliches und unermüdliches Streben nach ursächlichem Verstehen der Ausdruck seiner »materialistischen Blindheit« für die große Zielgerichtetheit der organischen Natur sei. Finale und kausale Naturbetrachtung sind nicht nur nicht unvereinbar, sondern überhaupt nur miteinander von Wert. Die Meditation darüber, welche Richtung eine Kette von Ereignissen nehmen sollte, ist gewiß oft nötig; leider aber verleiht sie allein uns noch nicht die Fähigkeit, ein Geschehen zu dem als Ziel erkannten Enderfolg hinzulenken. Diese Macht gibt uns ausschließlich die Einsicht in die kausalen Zusammenhänge. Wohl wäre ursächliches Verständnis des Verhaltens ohne Berücksichtigung seiner Zielgerichtetheit sinnlos; finale Betrachtung ohne kausale Einsicht jedoch ist machtlos.

Wie mancher Genius, dessen Stärke im Erfassen großer Zusammenhänge liegt, war MCDUGALL wenig interessiert an der Existenz und Sondergesetzlichkeit der Bausteine, die in eine solche Ganzheit eingehen. Daß die bedingte Reaktion, die I. P. PAWLOW und die Behavioristen untersuchten, ein solches Element des tierischen und menschlichen Verhaltens sein könnte, leugnet er betont, auch dort, wo er selbst Beispiele bietet, in denen ganz offensichtlich bedingte Reaktionen die Hauptrolle spielen. Diese Annahme widerlegt er dann dadurch, daß er die subjektiven Erscheinungen, insbesondere die Zweckvorstellungen, die beim Menschen derartige Lernvorgänge begleiten, sehr richtig und genau beschreibt und ganz einfach als Ursache der betreffenden Verhaltensweise hinstellt. Daß diese »Erklärung« mit derjenigen der Behavioristen in keiner Weise unvereinbar sei, sondern ganz einfach die Beschreibung desselben, nur von einer anderen Seite her betrachteten Tatbestandes sein könnte, kommt ihm ebensowenig in den Sinn, wie überhaupt die Möglichkeit, daß ein und derselbe Vorgang gleichzeitig im subjektiven Erleben aufscheinen und physiologisch determiniert sein kann. Wie für viele vom Idealismus beeinflusste Denker ist für ihn die Scheidewand zwischen psychischem und physiologischem Geschehen eine Horizontalschranke, unter der alles Physiologische und über der alles Psychische sich abspielt (S. 3).

Sehr große Verdienste hat MCDUGALL um die Untersuchung des *I n s t i n k t v e r h a l t e n s*, das einen Kernpunkt seines Interesses bildet, erworben. Doch zeigt sich gerade bei diesen schönen Studien besonders schmerzlich jene böse, alle weitere Fragestellung hemmende Wirkung

der finalistischen Pseudo-Erklärung. Den Begriff der angeborenen, arteigenen Bewegungskoordination hat er zwar klar gefaßt, aber immer nur als den eines Werkzeugs, dessen sich »der Instinkt«, d. h. ein entelechialer Faktor, zur Erreichung seiner Ziele bedient. Auch die rezeptorische Seite der angeborenen Reaktion hat MCDOUGALL als erster ganz ausgezeichnet gesehen; vergleicht er doch die vom Objekt ausgehenden Reize, die eine solche Antwort hervorrufen, mit einem Schlüssel: Aber er vermeidet geflissentlich jeden Versuch zu einer physiologischen Erklärung des Auslösungs-Vorganges und beschränkt sich auf die negative Feststellung, daß das selektive Ansprechen der angeborenen Verhaltensweise auf ihr adäquates Objekt auf einer Wahrnehmung beruhe, keineswegs aber auf Grund reflektorischer Vorgänge zu erklären sei.

Daß für MCDOUGALL die finale und die kausale Naturbetrachtung einander ausschließen, läßt sich besonders klar daran zeigen, wie er die arterhaltende Zweckmäßigkeit des Instinktverhaltens behandelt. Er weist sie an vielen guten Beispielen wunderschön nach, erwähnt aber nirgends, daß in unzähligen Fällen angeborene Bewegungsweisen ablaufen, ohne ihre arterhaltende Funktion zu erfüllen, und daß ebensooft angeborene Auslösemechanismen «irrtümlich» auf Reizsituationen ansprechen, die rein zufällig der adäquaten, im Dienste der Arterhaltung »richtigen«, in einzelnen Punkten ähnlich sind. Gerade diese Fehlleistungen des motorischen und rezeptorischen Sektors sind es aber, denen wir fast alle unsere Kenntnisse über die Physiologie der Instinktbeziehung und der Auslösemechanismen verdanken. JAKOB V. UEXKÜLL war wohl der erste, der sie experimentell untersuchte. Für MCDOUGALL aber ist die Fehlleistung einer Verhaltensweise folgerichtigerweise der Beweis, daß diese nicht durch den »Richtungsfaktor« Instinkt gesteuert sei. In »Outline of Psychology« (S. 64) beschreibt er das Verhalten von Insekten, die ins brennende Licht fliegen und zieht zur Erklärung einen Phototropismus im Sinne von JAKUES LOEB heran; es ist dies der einzige mir bekannte Fall, in dem MCDOUGALL expressis verbis eine physiologisch-kausale Erklärung gibt. Hätte er die gleiche Orientierungsreaktion in einem Fall beobachtet, in dem sie die Tiere aus einer dunklen Höhle in zweckmäßiger Weise ins Freie leitete, so hätte er wahrscheinlich einen »Instinkt« dafür verantwortlich gemacht.

Die einseitige Einstellung zu den Problemen von Seele und Leib und von Finalität und Kausalität hinderte die Zweckpsychologen daran, nach natürlichen Ursachen zu forschen. Sie hinderte sie jedoch nicht daran, tierisches Verhalten unvoreingenommen zu beobachten. Im Gegensatz zu seinen mechanistischen Meinungsgegnern hatte MCDOUGALL ein wundervoll scharfes Auge für den Systemcharakter, für die »Ganzheitlichkeit« des Organismus und seines Verhaltens, ebenso für seine Spontanität. Während diese von den Behavioristen dogmatisch geleugnet, oder zumindest völlig ignoriert wird, war sie für MCDOUGALL das erste der »Kriterien des Verhaltens«. MCDOUGALL kannte Tiere. Er hatte jene Liebe zum Objekt und jene Freude am Beobachten um des Beobachtens willen, die so vielen mechanistischen Erforschern tierischen Verhaltens völlig mangelt. Vor allem aber war er sich darüber klar, daß das System der Verhaltensweisen einer Tierart aus sehr verschieden organisierten Gliedern zusammengesetzt ist, nicht anders als ihr Körper, während seine Gegner starr an ihrem Dogma festhalten, daß ein einziger Elementarvorgang zur Erklärung ausreiche. MCDOUGALL hat klar gesehen, daß der »Appetit« — das, was wir heute als »Appetenzverhalten« bezeichnen — und die Instinktbeziehung auf zwei verschiedenen Organisationen beruhen. Auch hat MCDOUGALL klar erkannt, daß jener rezeptorische Apparat, der selektives Ansprechen angeborenen Verhaltens auf ganz bestimmte Reizsituationen bewirkt, das »innate perceptual pattern«, ebenfalls einer autonomen »Organisation« entspricht. Ebenso hatte er völlig richtige und heute noch anerkannte Vorstellungen davon, wie die angeborene Strukturierung des Verhaltens mit Lernen

und Einsicht zusammenwirkt. Seine Interpretation der subjektiven Erscheinungen, die beim Menschen als Erlebniskorrelat instinktiven Verhaltens auftreten, besitzen überzeugende Anschaulichkeit; sein kühner Satz, daß Zahl und Art der qualitativ unverwechselbaren menschlichen Gefühle und Affekte der Zahl und Art der Instinkte des Menschen entspreche, ist die Offenbarung eines Genies.

4. Die Reflextheorie und der Behaviorismus

In schärfster Gegnerschaft steht der subjektivistischen Zweck-Psychologie die Schule des Behaviorismus gegenüber. Als neue Richtung experimenteller Forschung gründet sie sich im Wesentlichen auf die Ergebnisse und Entdeckungen von THORNDIKE und I. P. PAWLOW; doch reichen ihre philosophisch-ideologischen Wurzeln weiter zurück: Hat bei der Zweckpsychologie ARISTOTELES Pate gestanden, so ist der Behaviorismus das geistige Kind von DESCARTES. Dieser hat in klarer Weise das Prinzip des Reflexes formuliert, lange bevor durch BELL, MAGENDY und andere das anatomische Substrat des Reflexbogens zutage gefördert und seine Funktion physiologisch untersucht worden war. Wie viele große Entdecker eines neuen Erklärungsprinzips glaubt DESCARTES an dessen universelle Anwendbarkeit; er sprach explicite die Ansicht aus, daß schlechterdings alles tierische Verhalten auf Reflexen beruhe. *Animal non agit, agitur!*

Der Reflexbegriff entwickelte in der experimentellen Forschung einen kaum zu überschätzenden heuristischen Wert, der durch die gewaltige Lebensarbeit vieler großer Forscher erwiesen ist, von denen nur SHERRINGTON genannt sei. Die Erforschung des Reflexvorgangs war auch die Voraussetzung für PAWLOWS epochemachende Entdeckung des bedingten Reflexes. Ein solcher entsteht, ganz kurz gesagt, in folgender Weise: Wird vor der Auslösung eines bei der betreffenden Tierart ererbtermaßen vorhandenen, »unbedingten Reflexes« mehrere Male hintereinander ein primär nicht reaktions-auslösender Reiz geboten, so erwirbt dieser Reiz durch einen Vorgang, der den sogenannten Assoziationsgesetzen gehorcht, jene auslösende Funktion, die vorher allein dem spezifischen, den unbedingten Reflex in Gang setzenden Reiz zukam (Reiz-Ersatz, bzw. Reiz-Auswahl). Ein zweiter Typus des bedingten Reflexes beruht darauf, daß durch einen analogen Vorgang ein schon vorher reaktionsauslösender Reiz mit einer anderen als der primär ausgelösten Bewegungsfolge gekoppelt wird (Reaktions-Auswahl).

Durch die Entdeckungen dieser Vorgänge, zu denen sich das von THORNDIKE gefundene Prinzip von Versuch und Irrtum gesellte, wurde der Vorgang des Lernens, der bei höheren Säugetieren und beim Menschen eine so überragend wichtige Rolle spielt, einer exakten experimentellen Forschung zugänglich gemacht. Die sehr handfesten Ergebnisse dieser Forschung füllen ganze Bibliotheken und bilden die Lebensarbeit vieler großer Forscher wie WATSON, YERKES, LASHLEY und vieler anderer.

Die Bedeutung des Behaviorismus liegt jedoch keineswegs nur in dem heuristischen Wert, den seine Erklärungsprinzipien in der Praxis der Verhaltensforschung entwickelten. Fast noch wichtiger ist seine Auswirkung in theoretischer Hinsicht; denn seine radikale Selbstbeschränkung auf die objektiv faßbaren Vorgänge des Verhaltens und auf deren kausale Erforschung beendete ein für alle Mal das Durcheinanderwerfen von Psychischem und Physiologischem, von Finalität und Kausalität. Allerdings mußte der gewaltige hierdurch errungene Fortschritt durch zwei schwere Wissensverzichte erkauft werden: Erstens kann die Selbstbeobachtung bei epistemologisch disziplinierter Verwertung der Ergebnisse auch dem kausal-

analytischen Physiologen wertvollste Hinweise geben; zweitens fiel mit dem völligen Absehen von jeglicher Finalität auch die Berücksichtigung der schlichten Tatsachen arterhaltender Anpassung und damit die Erforschung des natürlichen Selektionswertes arteigener Verhaltensweisen weg — ein im Zeitalter DARWINS eigentlich erstaunlicher Verzicht. Doch wurde durch diese Opfer zum ersten Male eine reinliche Trennung des Studiums subjektiver und objektiver Vorgänge erzwungen und damit die Verhaltensforschung zu einer induktiven Naturwissenschaft gemacht.

Es ist, wie schon erwähnt, das Vorrecht des Entdeckergenies, den Geltungsbereich des neu entdeckten Erklärungsprinzips und den Bereich der Anwendbarkeit der neuen Methoden zu überschätzen. Es schadet heuristisch nichts, wenn der Entdecker samt seinem Gefolge von ebenso oder noch mehr begeisterten Schülern schlechthin alles mit ihm zu erklären versucht. Der Einfluß der weniger fruchtbaren, aber kritischeren Fachgenossen läßt das Pendel der allgemeinen wissenschaftlichen Meinung zurückschwingen und nach längerem Hin und Her unfehlbar am richtigen Orte zur Ruhe kommen.

Die Erklärung tierischer Reaktionen durch den Reflex ist in der Tat außerordentlich einleuchtend. Jeder, der als Lernender das klassische Schema des Reflexbogens, im speziellen des Muskel-Eigenreflexes, auf einer Wandtafel gesehen und die Überzeugungskraft der Übereinstimmung von Funktion und anatomischem Substrat auf sich einwirken ließ, hat sicherlich ein geradezu ergreifendes »Aha-Erlebnis« empfunden und wird in Zukunft nur sehr schwer davon zu überzeugen sein, daß die Reflexhypothese nicht überall stimmt. Als nun gar PAWLOWS Entdeckung des bedingten Reflexes und damit eine einleuchtende Erklärung alles plastisch-anpassungsfähigen Verhaltens von Mensch und Tier hinzukam, war die Annahme allzu verlockend, daß mit Reflex und bedingter Reaktion schlechterdings alle Vorgänge des Verhaltens erklärt werden könnten.

Nun ist aber jeder Organismus ein System, in dem sehr verschiedene Teile und Arten von Teilen miteinander in Wechselwirkung stehen. Der Umstand, daß der Versuch exakter Herausgliederung bei einer ganz bestimmten Sorte von Bausteinen zuerst gelang, berechtigt keineswegs zu der Annahme, daß keine anderen Elemente am Aufbau des Systems beteiligt seien.

Wie naiv diese Annahme im Grunde genommen ist, sei an einem Gleichnis illustriert: Nehmen wir an, Naturforscher vom Mars hätten ein Auto aus unserer Welt gefunden und versuchten nun, dieses Gebilde zu »verstehen«. In Parenthese, und in Rückblick auf die oben erörterte Frage nach arterhaltender Zweckmäßigkeit, sei darauf hingewiesen, daß diese Forscher wenig Aussichten auf ursächliches Verständnis des vorgefundenen Gebildes haben, ehe sie dahinter gekommen sind, daß sie es mit einem Lokomotionsorgan von *Homo sapiens L.* zu tun haben. Weiterhin ist es aber grundsätzlich unmöglich, die Funktion eines Teiles für sich zu verstehen: Um Einsicht in die ursächlichen Zusammenhänge des Apparates zu gewinnen, muß man alle seine Teile gleichzeitig begreifen. Diese Notwendigkeit kommt in der didaktischen Darstellung ebenso zum Ausdruck wie bei der originalen Forschung. Wenn man etwa einem alles Vorwissen entbehrenden Hörer den Benzinmotor erklären will, muß man notwendigerweise »irgendwo« beginnen, obwohl dies methodisch eigentlich gar nicht möglich ist. Man beginnt dann etwa bei irgendwelchen gröberen Strukturen, bei Kurbelwelle, Pleuelstange und Kolben, obwohl der Schüler noch gar nicht verstehen kann, wieso sich die Maschine dreht; man geht dann dazu über, zu erklären, daß der Kolben aus dem Vergaser Gemisch saugt, wiewohl der Belehrtete noch gar nicht wissen kann, was diese Worte bedeuten, usw. usw.

Man hofft bei jedem Schritte dieser Erklärung, ihr Empfänger werde sich unter jedem der genannten Worte etwas ungefähr Richtiges vorstellen, oder werde wenigstens in seiner noch nebelhaften diagrammatischen Vorstellung des ganzen Systems einen freien Platz für jedes dieser noch unverstandenen Glieder offenhalten. Dieses »Offenhalten« aber ist bei der originalen Untersuchung eines Systems eine der wichtigsten und vielleicht die am schwersten zu erfüllende Pflicht des Forschenden: Denn übersieht man das Vorhandensein, bzw. die Möglichkeit des Vorhandenseins, auch nur eines einzigen Gliedes des Systems, so ist der Weg zu dessen ursächlichem Verständnis verlegt.

Es sind also höchst hausbackene und mechanistische Gründe, die es bei der Untersuchung eines Systems zur Pflicht machen, mit einer Inventarisierung sämtlicher an ihm beteiligten Bestandteile zu beginnen. Wie der ganze Organismus, so besteht auch sein Verhalten aus Bestandteilen, deren Struktur und Funktion in ebenso grundsätzlicher Weise, und aus den gleichen Gründen, voneinander verschieden sind, wie Kurbelwelle und Vergaser des Benzinmotors. Es ist ein völlig hoffnungsloser Versuch, einen Teil, der sich leicht isolieren läßt, herauszuschälen und für sich allein »verstehen« zu wollen. Noch hoffnungsloser aber ist das Beginnen, aus einem solchen willkürlich abgetrennten Teil die Ganzheit re-synthetisieren zu wollen, z. B., um bei unserem Gleichnis zu bleiben, von dem vorgefundenen Auto die Zündkerze und den Vergaser abzumontieren, nach Hause ins Labor zu nehmen um aus der genauen Untersuchung beider ein ursächliches Verständnis für die Funktion des Ganzen zu gewinnen. Den methodologischen Fehler, der in diesen stets vergeblichen Versuchen liegt, bezeichnet man meist als »Erklärungsmonismus«.

Legitim ist der Erklärungsmonismus nur dann, wenn man bei der Wahl der zum alleinigen Erklärungsprinzip erhobenen Struktur bzw. Funktion so tief ins Atomare hinabgreift, daß auch die auf höheren Integrationsebenen liegenden Glieder des Systems letzten Endes sicher aus jenem Elementar-Prinzip erklärbar sind. Wenn man etwa sagt, das System »Automobil« sei prinzipiell aus den atomphysikalischen Vorgängen in seinen Baumaterialien und Betriebsstoffen erklärbar, so ist die Richtigkeit dieser Behauptung dadurch bewiesen, daß es ja genialen Erfindern gelungen ist, das Fahrzeug aus diesen Elementen entstehen und funktionieren zu lassen. Das Unternehmen, die Ganzheit eines organischen Systems aus ebenso klein gewählten Teilen zu synthetisieren, ohne die größeren, aus diesen Elementen aufgebauten und auf höheren Integrations-Ebenen liegenden Bestandteile untersucht zu haben, kommt selbstverständlich an Naivität dem Versuche gleich, jenes System zu erfinden. Den methodischen Fehler dieses Versuches nennt man meist »Atomismus«.

Weder der Reflexlehre in der Physiologie, noch dem Behaviorismus in der Verhaltensforschung kann der Vorwurf erspart werden, sich beider Fehler, des Erklärungsmonismus wie des Atomismus, schuldig gemacht zu haben. Beide vernachlässigten völlig die Möglichkeit, daß die untersuchten Systeme noch andere als die zum Erklärungsprinzip erhobenen Bestandteile enthalten könnten. Die böseste Folge dieses Vorgehens war, daß beide nur solche Experimente anstellten, die grundsätzlich nicht zur Entdeckung aller vernachlässigten Elemente des Verhaltens führen konnten. Die Reflexphysiologen brachten den Organismus, oder einen Teil seines Nervensystems, unter konstante, kontrollierbare Bedingungen; sie setzten dann eine Zustands-Änderung und registrierten die Reaktion, mit der das System auf sie antwortete. Bei dieser Versuchsanordnung mußte die Anschauung entstehen oder bekräftigt werden, daß das Beantworten von Reizen die einzige wesentliche Funktion des Nervensystems sei. Dieses bekam ja gar keine Gelegenheit, auch andere Leistungen beobachten zu lassen. Mutatis mutandis, wenn auch sicher in weniger krasser Weise, gilt ähnliches auch für einen Großteil der von der Lerntheorie der Behavioristen diktierten Versuche.

5. Die Umweltlehre

Wenn irgendwo in der Geschichte menschlicher Erkenntnis der Satz HEGELS gilt, daß jede These nur im Verein mit ihrer Antithese Wahrheit ergibt, so ist dies bei den Lehrmeinungen der bisher besprochenen Schulen der Verhaltensforschung, der Zweckpsychologie und des Behaviorismus, der Fall. Nur durch ihre Gegnerschaft wurden beide in immer extremere Positionen gedrängt, die keine von ihnen je eingenommen haben würde, hätte sie nicht um die Einstellung der anderen zu den betreffenden Problemen gewußt. War die Finalität für die Einen Auswirkung eines außernatürlichen Faktors, so vernachlässigten die Anderen das wichtige Problem arterhaltender Anpassung. Betrachteten die Einen die Systemganzheit der Organismen als ein Wunder, so verfielen die Anderen in Erklärungsmonismus, Atomismus usw.

So selbstverständlich es an sich ist, daß finale und kausale Naturbetrachtung keineswegs unvereinbar und daß ganzheitliche Systeme einem natürlichen Verständnis nicht unzugänglich sind, bedurfte es doch eines großen Geistes, um den Ausweg aus diesen scheinbaren Aporien zu finden und, unbeeinflußt von irgendwelchen Schulmeinungen, an die Erscheinungen des tierischen Verhaltens so vorurteilslos heranzutreten wie die Marsbewohner unseres Gleichnisses an das irdische Kraftfahrzeug. Es war JAKOB V. UEXKÜLL, der die in jener Parabel skizzierte Methode der ganzheitsbezogenen Analyse in die Verhaltensforschung eingeführt hat. Ausgangspunkt seiner Untersuchung ist stets ein komplexer Sachverhalt, ein Systemganzes, in dem der Organismus und sein Lebensraum in vielfältiger Wechselwirkung stehen. Die Analyse beginnt mit der Frage: Welche Gegebenheiten der Umgebung es sind, die einerseits reaktions-auslösend auf das Tier wirken, andererseits aber durch seine so ausgelöste Aktivität so verändert werden, daß diese Wirkung von ihm rück-rezipiert wird? Alle Gegebenheiten, die in dieser Weise auslösende Reize zu den Rezeptoren senden und gleichzeitig Angriffsmöglichkeiten für die Effektoren bieten, bezeichnet UEXKÜLL als *Umwelt-Dinge*. Das Funktions-System, in dem ein Organismus durch Rezeptor und Effektor mit einer solchen äußeren Gegebenheit in Wechselwirkung steht, ist ein *Funktionskreis*. (Schema von Abb. 3, S. 45 in »Umwelt und Innenwelt der Tiere«). Diese doppelte Beziehung, die Rezeptor und Effektor zwischen Tier und Umgebung herstellen, ergibt eine Einteilung seiner »Umwelt« in zwei Sektoren, in die »*Merkwelt*«, die alle aus der Umgebung rezipierten Reize umfaßt, und in die »*Wirkwelt*«; diese besteht aus den Angriffsflächen, die von der Umgebung den Effektoren des Tieres geboten werden.

In diesem einfachen Diagramm liegt ein gewaltiges Forschungsvorhaben beschlossen. Die Untersuchung einer Tierart und ihres Verhaltens muß notwendigerweise damit beginnen, Zahl und Art der ihr eigenen Funktionskreise festzustellen, ein Inventar der an ihnen beteiligten Rezeptoren und Effektoren aufzunehmen und deren Funktion in ihrer Wechselwirkung mit dem außer-subjektiven »Gegengefüge« der Umgebung zu studieren. Die *Innenwelt*, die das gesamte Körpergefüge des Organismus umfaßt, stößt auf der einen Seite an die *Merkwelt*, die ihr durch die Bauart der Rezeptoren zugewiesen ist. Die Aufgabe der Rezeptoren, die nicht nur aus Sinnesorganen, sondern auch aus dem ganzen zentralwärts leitenden Apparat des Zentralnervensystems bestehen, liegt nicht nur in der Aufnahme bestimmter Reize, sondern auch darin, alle übrigen abzublenden. Alle vom Merkmale stammenden Reize werden zunächst in Erregungen verschiedener Nerven verwandelt, die im Zentrum in einem nervösen »*Merknetz*« zusammenfinden und dadurch die Einheit des Merkmals schaffen. Jedem *Merknetz* entspricht bei höheren Tieren ein ebenfalls nervöses »*Wirknetz*«, von dem die Bahnen ausgehen, welche bestimmte Muskelgruppen zu einer einheitlichen Handlung zusammenfassen. Die Aufgabe der Erforschung der speziellen Biologie eines Tieres kann erst dann als beendet gelten, wenn alle Funktionskreise umschritten sind und wir eine volle Anschauung davon gewonnen haben, mit

welchen Bändern der Körper ringsum in seiner Umwelt aufgehängt erscheint. Die Bänder sind, wie wir wissen, Wirkungsketten, die mit Fugen und Zapfen ineinander greifen. Überall sind es mechanische Probleme, die der Lösung harren.

Wie wenig vitalistisch klingen diese Sätze, die fast wörtlich UEXKÜLLS Hauptwerk entnommen sind, und welches methodisch saubere Forschungsprogramm ist in ihnen enthalten. UEXKÜLL hat es keineswegs bei der Aufstellung dieses Programms bewenden lassen, sondern hat an einer großen Zahl wirbelloser Tierarten Analysen ihres Gesamtverhaltens durchgeführt, die in umsichtiger Methode und genialer experimentaler Technik von moderner Verhaltensphysiologie durchaus nicht übertroffen sind. Die Tatsache, daß er die Anpassung nicht als Folge des Evolutionsvorganges, sondern als die des »Bauplanes«, also gewissermaßen einer Art von prästabiler Harmonie auffaßte, hinderte UEXKÜLL durchaus nicht, ihren physiologischen Mechanismus zu untersuchen. Er sagte zwar: »Merkmalträger und Wirkmalträger fallen immer zusammen, so läßt sich die wunderbare Tatsache, daß alle Tiere in die Objekte ihrer Umwelt eingepaßt sind, kurz ausdrücken«. Aber gewissermaßen im selben Atem trennt er im Experiment den Merkmalträger vom Wirkmalträger: Er stellt fest, daß die Zecke, *Ixodes rhizinus* L., deren normale Wirtstiere Säuger sind, in alle Objekte sticht, die nach Buttersäure riechen und eine Temperatur von 37° C aufweisen, auch wenn sie im höchst buchstäblichen Sinne keine Angriffsflächen für die Effektoren des Tieres bieten. Dieser Versuch wurde wegweisend für die Methode, mit der die heutige Verhaltensphysiologie jene Organisationen von Sinnesorganen und afferenten Strukturen des Zentralnervensystems untersucht, die sie angeborene Auslösemechanismen nennt, ein Begriff, der weitgehend mit dem des UEXKÜLLSchen Rezeptors identisch ist.

Obwohl das Forschungsinteresse UEXKÜLLS ausgesprochen subjektbezogen ist, bleiben seine wissenschaftlichen Aussagen durchaus auf das objektiv Erfassbare beschränkt. Nirgends stellte er Behauptungen über tierische Erlebnisqualitäten auf, vielmehr schuf er, zusammen mit BEER und BETHE, eine neue Nomenklatur zur Beschreibung tierischen Verhaltens, die alle aus der Erlebniswelt des Menschen stammende Ausdrücke vermeidet und sich nur auf die objektiv am Tiere beobachtbaren Vorgänge stützt. Nur in seinen philosophischen Anschauungen ist UEXKÜLL Mystiker, mehr noch als MCDOUGALL. Die Existenz einer außersubjektiven Realität leugnet er emphatisch und erkennt in seiner stark an die LEIBNITZsche Monadenlehre erinnernden Weltauffassung nur den Einzel-Umwelten der unzähligen tierischen und menschlichen Subjekte Wirklichkeitscharakter zu.

Zum größten Glück für den Fortschritt der Verhaltensforschung verhinderte die seherische Naturverbundenheit UEXKÜLLS, daß er seiner erkenntnistheoretischen Überzeugung von der Unwirklichkeit der Natur in seiner praktisch-forschenden Auseinandersetzung mit ihrer Wirklichkeit konsequent treu blieb. Sein »Gegengefüge«, das nach dem klassischen Diagramm des Funktionskreises höchst realiter auf die Innenwelt des Organismus zurückwirkt, dürfte für ihn folgerichtigerweise keinen Wirklichkeitscharakter besitzen, oder doch zumindest keine Wirksamkeit auf das Verhalten des tierischen Subjektes ausüben, da es doch nicht in der Umwelt der betreffenden Tierart, sondern nur in der des menschlichen Untersuchers existiert.

Nur in seiner Auseinandersetzung mit den Problemen der Phylogenese ist UEXKÜLL durch die entelechiale Natur seines Begriffs vom »Bauplan« merklich behindert. Schon auf der ersten Seite seines klassischen Werkes »Umwelt und Innenwelt der Tiere« sagt er: »In der Biologie stehen wir noch unter dem frischen Eindruck, den der Sturz des Darwinismus in uns allen hervorgerufen hat«. UEXKÜLLS unbestreitbar voreingenommene Einstellung zu der historischen Tatsache der Evolution ist sicher eine Konsequenz seiner Lehre, die besagt, daß der

immaterielle Bauplan, nicht nur einer Tierart, sondern des Universums schlechthin, präexistent und ewig unveränderlich sei. »Die Pläne aber, die Erzeuger der werdenden Welten, haben sich nicht geändert, sie sind das dauernde Sein.« (Die Lebenslehre, 1930, MÜLLER und KIEPENHEUER.) Folgerichtig leugnet UEXKÜLL auch die Existenz vestigialer Organe, und erst recht diejenige vestigialer Verhaltensweisen, die eine so wichtige Wissensquelle der stammesgeschichtlich vergleichenden Verhaltensforschung sind.

Obwohl UEXKÜLL somit gerade jene Fragestellungen und Methoden ablehnt, die den Wesenskern der vergleichenden Verhaltensforschung oder Ethologie ausmachen, hat er gerade diesem jüngeren Wissenszweige wertvollstes Gut vererbt! Die gleichzeitige Berücksichtigung der arterhaltenden Zweckmäßigkeit und ihres ursächlichen Zustandekommens, sowie die Erfassung von Systemganzen ohne Verzicht auf ursächliche Analyse ihrer Teile, ferner die gleichzeitige Betrachtung subjektiver und objektiver Lebenserscheinungen ohne Verwechslung und Vermischung der Aspekte, und schließlich eine Unzahl reinlicher und wirklichen natürlichen Einheiten entsprechender Begriffsbildungen sind der modernen vergleichenden Physiologie des Verhaltens selbstverständlich geworden; viele auf diesem Gebiet Forschende haben vergessen, daß wir all dies JAKOB VON UEXKÜLL verdanken.

6. H. S. JENNINGS

In einer noch so kurzen Darstellung der unabhängig voneinander entwickelten Schulen der Verhaltensforschung muß jenes Mannes gedacht werden, der völlig unabhängig von UEXKÜLL fast gleichzeitig mit ihm jenen entscheidenden methodologischen Schritt tat, der darin liegt, tierisches Verhalten als System einer ganzheits-bezogenen Analyse zu unterwerfen: H. S. JENNINGS, der in seinem klassischen Werk »The Behaviour of Lower Organisms« den so wichtigen Begriff des Aktions-Systems als erster klar erfaßte. Eine grundsätzliche Verwandtschaft zu HEINROTH und WHITMAN, den Pionieren der vergleichenden Verhaltensforschung, liegt darin, daß JENNINGS davon ausging, Bewegungsweisen zu beschreiben und zu inventarisieren. Man kann sich keinen stärkeren Beweis für den Wert der liebevollen, dabei unvoreingenommenen, das Ganze erfassenden, aber die Einzelheit nicht verachtenden Beobachtung am gesunden Organismus in möglichst natürlichem Lebensraum denken, als die erstaunliche Übereinstimmung in Methoden und Ergebnissen, die JENNINGS einerseits mit UEXKÜLL und andererseits mit HEINROTH und WHITMAN verbindet.

Man kann seine Forschung durch die Aussage kennzeichnen, daß er der erste unter den nicht-vitalistischen Untersuchern tierischen Verhaltens sei, der nicht in den bereits diskutierten methodischen Fehler des Atomismus (S. 11) verfallen ist. Von der anderen Seite her betrachtend, kann man sagen, er sei der erste gewesen, der die Ganzheit des Organismus und seines Verhaltens sah, ohne außernatürliche »Faktoren« für das Zustandekommen beider verantwortlich zu machen. Seine schlichte Größe liegt darin, daß er von keiner philosophischen Denkrichtung beeinflusst war: Weder von der Entelechie-Vorstellung des ARISTOTELES, noch vom Atomismus des DESCARTES. Er war der erste Verhaltensforscher, von dem dies gesagt werden kann.

7. Die vergleichende Verhaltensforschung oder Ethologie

Wie viele andere selbständige Forschungsrichtungen nahm die vergleichende Verhaltensforschung ihren Anfang mit einer Entdeckung: CHARLES OTIS WHITMAN und OSKAR HEINROTH entdeckten im Jahrzehnt um die Jahrhundertwende unabhängig voneinander, daß es bestimmte Bewegungsweisen gibt, die für Arten, Gattungen, Ordnungen, ja selbst für die

größten taxonomischen Kategorien ebenso bezeichnend sind, wie irgendwelche morphologischen Merkmale¹). Solche Bewegungsweisen hat ein Tier in der für seine Gruppe kennzeichnenden Form, ganz ebenso wie es z. B. Knochen, Zähne oder Klauen in der für diese taxonomische Einheit charakteristischen Ausbildung besitzt.

Diese im wahrsten Sinne des Wortes epochemachende Entdeckung geschah bezeichnenderweise nicht im Verlaufe einer Untersuchung, die auf eine physiologische Kausalanalyse des Verhaltens abzielte. Beide Pioniere der vergleichenden Verhaltensforschung waren vielmehr ausschließlich damit beschäftigt, die Stammesgeschichte einer bestimmten Tiergruppe mit möglichster Genauigkeit zu ermitteln: WHITMAN bei der Ordnung der Taubenvögel (*Columbae*) HEINROTH bei derjenigen der Entenvögel (*Anatidae*). Wie jeder vergleichende Morphologe weiß, steht die Genauigkeit bzw. Sicherheit, mit der die Rekonstruktion der Phylogenese aus dem Vergleich von Ähnlichkeit und Unähnlichkeit homologer Merkmale gelingt, in unmittelbarem geraden Verhältnisse zu der Zahl der vergleichbaren Merkmale, die in die Untersuchung einbezogen werden können. Deshalb ist der vergleichend arbeitende Phylogenetiker stets auf der Jagd nach homologen Merkmalen, die sich auf immer zahlreichere und immer feinere vergleichbare Charaktere erstreckt. WHITMAN sowohl als HEINROTH hatten nun vor den meisten älteren Systematikern einen Vorsprung: Beide kannten das Verhalten der untersuchten Gruppe bis in seine kleinsten und feinsten Einzelheiten aus jahrelanger, eigener, liebevoller Beobachtung. Ein Naturforscher, der sowohl über Fragestellung und Methodik vergleichender Morphologie, als auch über die Feinheiten des Verhaltens einer Tiergruppe einigermaßen ausreichende Kenntnisse besitzt, kann aber die Tatsache nicht übersehen, daß der Homologiebegriff der morphologischen Phylogenetik auf bestimmte Verhaltensweisen anwendbar ist, die sich daher genau so gut wie morphologische Merkmale zur Rekonstruktion stammesgeschichtlicher Zusammenhänge verwenden lassen.

Weder WHITMAN noch HEINROTH haben je irgendwelche Hypothesen über die Natur der neuentdeckten, homologisierbaren Bewegungskoordinationen geäußert. Sie beschränkten sich darauf, sie genau zu beschreiben und Ähnlichkeit und Unähnlichkeit bei verschiedenen Arten, Gattungen und Familien zu studieren. Aber das reiche Beobachtungsmaterial, das sie zum Zwecke dieser »Vergleichenden Morphologie des Verhaltens« zusammentrugen, ließ an den untersuchten Bewegungsweisen gewisse gemeinsame Eigenschaften klar hervortreten, die durchaus nicht zu den Lehrmeinungen der herrschenden Schulen der Verhaltensforschung passen wollten. Nach der Anschauung der Zweckpsychologie mußte alles instinktive Verhalten zielgerichtet und plastisch in dem früher (S. 6) dargestellten Sinne sein. Nach der Kettenreflextheorie PAWLOWS sollte es absolut starr und von bestimmten Außenreizen abhängig sein. Nach behavioristischem Dogma schließlich durfte es längere vererbte Bewegungskoordinationen überhaupt nicht geben. Die letztgenannte Schulmeinung bekam durch die neue Entdeckung den schwersten Schlag, denn unzweifelhaft waren die neuentdeckten Bewegungskoordinationen im gleichen Sinne ererbend wie alle morphologischen Artcharaktere auch. Bei oberflächlicher Betrachtung schien es, als ob die Kettenreflextheorie der Reflexologenschule bestätigt würde, denn die in Rede stehenden Bewegungsweisen zeigten nicht die Spur einer zweckgerichteten Plastizität, wie sie nach den Lehren der Zweckpsychologen zu fordern gewesen wäre (S. 6). Aber bei aller Starrheit bewiesen die Bewegungsformen eine höchst eigenartige Spontaneität, die in einer besonderen und unerwarteten Beziehung zu den Erscheinungen des zweckgerichteten Verhaltens steht.

¹ Genau genommen kommt die Priorität für diese Entdeckung DOUGLAS A. SPALDING [72] (1879) zu, dessen bedeutende Ergebnisse jedoch völlig in Vergessenheit geraten waren, bis sie durch J. B. S. HALDANE [25] (1954) der Wissenschaft erneut zugänglich gemacht wurden.

Wie WHITMANS Schüler WALLACE CRAIG an einem reichen Beobachtungsmaterial zeigte, bildet eine starre, artbezeichnende Bewegungskoordination, die er »consummatory act« nannte, in sehr vielen Fällen das letzte und völlig konstante Glied einer längeren Kette von Verhaltensweisen, die sich in ihrer anpassungsfähigen Veränderlichkeit durchaus der Tolmanschen Definition des zweckgerichteten Verhaltens fügen (S. 6). Die in artbezeichnender Weise koordinierte Endhandlung jedoch entbehrt diese Veränderlichkeit, sie läuft blind und starr ab, auch wenn sie die arterhaltende Leistung, in deren Dienst sie ganz offensichtlich herausdifferenziert wurde, verfehlt. Sie ist also selbst nicht zweckgerichtet, sondern vielmehr das Ziel eines zweckgerichteten Verhaltens, das CRAIG als *Appetenzverhalten* (appetitive behaviour) bezeichnet.

Die Klarstellung der wahren Beziehungen zwischen Appetenzverhalten und zielbildender Bewegungsweise beseitigte eine Begriffsverwirrung, die Jahrzehnte hindurch ein Hindernis für das Verständnis des zweckgerichteten Verhaltens gewesen war: Die allgemein übliche Verwechslung von angestrebtem Zweck und arterhaltender Funktion. Einfachste Selbstbeobachtung hätte jedem Verhaltensforscher sagen müssen, daß der vom Subjekt angestrebte Zweck nicht identisch mit dem biologischen Endeffekt einer Verhaltensweise ist. Ein Mensch, der gern gut ißt, verfolgt sicher nicht das Dickwerden als Ziel. Er mag sogar das Dünnerwerden mit großer Energie als Ziel ins Auge fassen, trotzdem treibt ihn der uralte Mechanismus des zweckgerichteten Verhaltens, das nach dem Essen um des Essens willen strebt, mit Macht in umgekehrter Richtung. CRAIG hat überzeugend dargetan, daß grundsätzlich jede arteigene Erbkoordination zum Ziel eines autonomen Appetenzverhaltens werden kann. Je länger eine bestimmte zielbildende Bewegungsweise nicht ausgelöst wurde, desto stärker wird sie als Motiv im buchstäblichen Sinne des Wortes, indem sie den Organismus als Ganzes in Unruhe versetzt und ihn veranlaßt, aktiv nach der Reizsituation zu »suchen«, in der die betreffende Bewegungsweise ausgelöst wird. Im einfachsten Falle besteht dieses Appetenzverhalten in einer ungerichteten Zunahme der Lokomotion (Kinesis), durch die das Eintreten der auslösenden Situation wahrscheinlicher gemacht wird. Im komplexesten Verhalten kann es alle höchsten Leistungen des *Lernens* und der *Einsicht* umfassen. Schon CRAIG wies darauf hin, daß bedingte Reaktionen immer nur im Rahmen eines Appetenzverhaltens entstehen, allerdings nicht nur eines solchen, das nach der Auslösung von Erbkoordinationen zielt.

Unabhängig von CRAIG fand HEINROTHS Schüler LORENZ einen anderen Effekt, der durch jede längere Ruhe einer *Erbkoordination* bewirkt wird: Je länger die Erbkoordination nicht ausgeführt wird, desto mehr erniedrigt sich der Schwellenwert der sie auslösenden Reize. Diese *Schwellenerniedrigung* hat zur Folge, daß Bewegungsweisen, die normalerweise durch ganz bestimmte Umweltobjekte ausgelöst werden, auch an weitgehend inadäquaten Ersatzobjekten ausgeführt werden können, im Grenzfalle sogar ohne nachweisbare auslösenden Reize »auf Leerlauf«.

CRAIG und LORENZ waren unabhängig voneinander zu ihren Ergebnissen gelangt; deren Übereinstimmung sprach daher umso stärker dafür, daß ein und dasselbe physiologische Geschehen die gemeinsame Ursache sowohl für das Auftreten von Appetenzverhalten wie für die Schwellenerniedrigung der auslösenden Reize sei. Die Art, in der Appetenzverhalten und Endhandlung im äußeren Verhalten des Tieres wiederkehrten, erinnerte zwingend an solche Verhaltensweisen, die durch Füllungszustände von Hohlorganen (Harndrang, »Deturgeszenztrieb«) oder durch Bedürfnisse der Körpergewebe (Hunger, Durst) verursacht werden: Zunehmende Unruhe und Absinken der Schwellenwerte vor Ablauf der Bewegungsweise wechseln hier wie dort rhythmisch mit jener Ruhe des gesamten Organismus und jenem Ansteigen der Schwellenwerte ab, die nach Vollzug der befriedigenden Endhandlung eintreten.

Durch diese Analogie wurde die Hypothese nahegelegt, daß irgend ein erregungs-erzeugendes Agens während der Ruhe produziert und durch den Ablauf der Endhandlung verbraucht werde. Schon in die einfache Beschreibung der Beobachtungstatsachen schlichen sich Ausdrücke ein, die eine solche Annahme implicite enthielten: Man sprach von einer »Stauung« bestimmter Verhaltensweisen, von ihrem »Hervorbrechen«, von »explosiver Entladung« usw.

Da nun alle periodisch wiederkehrenden Bewegungsweisen, die von Gewebebedürfnissen und von Füllungszuständen gesteuert sind, durch das Ansprechen von Propriozeptoren in Gang gesetzt werden, also als »Reflexe« erklärt werden können, sah LORENZ in der Analogie zwischen ihrer Rhythmik und derjenigen der spontan auftretenden Erbkoordinationen zunächst ein Argument zur Stützung der alten Reflekkettentheorie. Er glaubte, diese aufrecht erhalten zu können, indem er die Kumulation eines spezifische Erregung produzierenden Agens als Zusatzhypothese annahm.

Als jedoch mit dem Zunehmen des Einzelwissens über die Eigenschaften erbkoordinierter Bewegungsweisen auch der Kontakt mit der Nervenphysiologie zunahm, verlor die Reflekkettentheorie alle Wahrscheinlichkeit. Gerade die wesentlichsten Eigenheiten der Instinktbewegung lassen sich durchaus nicht aus solchen des Reflexvorganges erklären, sondern deuten auf engste Verwandtschaft zu jenen Prozessen endogener Reizproduktion und zentraler Koordination der Impulse, die schon seit SHERRINGTON und GRAHAM BROWN bekannt sind, in ihrer Bedeutung aber erst in neuerer Zeit durch ERICH VON HOLST, PAUL WEISS, ROEDER und andere gewürdigt wurden.

Mit diesen Erkenntnissen wurde der Vorgang, durch den erbkoordinierte Bewegungsweisen in Gang gebracht werden, in ein neues Licht gerückt. Solange man diese für einen Kettenreflex hielt, erschien ihre Auslösung einfach als der erste in einer Reihe gleichartiger Vorgänge. Nach der neuen Auffassung aber bedeutet die Auslösung einer Erbkoordination die Beseitigung einer zentralen Hemmung, die einen auch während der Ruhe ständig tätigen Vorgang der Reizerzeugung an seiner äußeren Auswirkung verhindert. Damit erscheint der ganze Vorgang als ein Mechanismus sui generis. Dieser sog. angeborene Auslösemechanismus ist durch eine Reihe von Forschern, wie TINBERGEN, LORENZ, SEITZ u. a. näher untersucht worden.

Das aus den Arbeiten von CRAIG und LORENZ sich ergebende Diagramm einer Handlung ist aus drei verschiedenen, organisierten Anteilen zusammengesetzt; dem Appetenzverhalten (S. 16), dem Ansprechen des angeborenen Auslösemechanismus und dem Ablauen der zielbildenden Erbkoordination (dem »consummatory act« CRAIGS). Dies Diagramm entspricht einem in der Wirklichkeit sehr seltenen Spezialfall. Meist sind diese Bestandteile zu Gebilden von ungleich höherer Komplikation gefügt, deren Aufbau genau jener hierarchischen Organisation einander übergeordneter Integrationsmechanismen entspricht, wie sie PAUL WEISS als allgemeines Strukturprinzip zentralnervöser Leistungen nachgewiesen hat. Es waren G. P. BAERENDS und N. TINBERGEN, die in ebenso exakten wie geistvollen Untersuchungen diese Parallelen zwischen den Gesetzmäßigkeiten des Verhaltens intakter höherer Organismen und denjenigen des neurophysiologischen Geschehens niederer Ordnung herausarbeiteten; damit stellten sie den Anschluß an die Neurophysiologie, vor allem an die Ergebnisse von P. WEISS und V. HOLST her. Es ist heute keine programmatische Utopie mehr, die Vergleichende Verhaltensforschung als Physiologie des Verhaltens zu bezeichnen.

In den Grundzügen ihrer Fragestellung und Methode war die Vergleichende Verhaltensforschung niemals von anderen biologischen Disziplinen verschieden gewesen. Sie wurde daher,

in dem Maße, in dem sie über die Erfüllung der ersten deskriptiven und systematischen Aufgaben hinausgelangte und zum Forschen nach Gesetzmäßigkeiten und Ursachen vorrückte, ganz von selbst und zwangsläufig zur Physiologie. Von der Zweckpsychologie (S. 6) und vom Behaviorismus (S. 9) unterscheidet sie sich dadurch, daß sie so wenig wie irgendein anderer biologischer Wissenszweig durch den Streit zwischen der vitalistischen und der atomistischen Ideologie behindert wurde und daß sie vielmehr voraussetzungslos den altbewährten und längst nicht mehr umstrittenen methodologischen Spielregeln induktiver Forschung folgte.

Von der Schule H. S. JENNINGS' unterscheidet sich die vergleichende Verhaltensphysiologie methodisch nur durch die Betonung phylogenetischer Fragestellungen; von der Umweltlehre UEXKÜLLS aber durch eine scharf umschriebene Art und Weise, sich mit den Problemen arterhaltender Zweckmäßigkeit auseinanderzusetzen. Obwohl auch die Behandlung dieser Frage durchaus identisch mit derjenigen ist, die sie seitens aller anderen Zweige biologischer Forschung erfährt, sei sie hier näher erörtert, weil sie erfahrungsgemäß den anderen Schulen der Verhaltensforschung unbekannt ist und daher öfter mißverstanden wird.

Die Tatsache, daß die organische Welt, wie wir sie heute kennen, durch einen Entwicklungsvorgang entstanden ist, der — wenigstens grundsätzlich — auf natürlichem Wege erklärt werden kann, hat eine ganz bestimmte Fassung des Begriffs der arterhaltenden Zweckmäßigkeit zur Folge. Dieser Begriff der Zweckmäßigkeit hat mit der Annahme entelechialer Faktoren, insbesondere mit der eines präexistenten Bauplanes nicht das Geringste zu tun. Ein höherer Organismus macht nämlich in dem wundervoll angepaßten Zusammenspiel seiner Glieder nur solange den Eindruck des Planvollen, als man sich nicht mit der historischen Entstehung seines So-und-nicht-anders-Seins befaßt. Tut man dies jedoch ohne von den Lehren des platonischen Idealismus voreingenommen zu sein, so merkt man sehr bald, daß man dasjenige vorher für das Ergebnis voraussehender Planung hielt, was in Wirklichkeit durch rein empirische Bewährung zustande kam. Ein höherer Organismus gleicht niemals, wie dies nach UEXKÜLLS Lehre von der prästabilisierten Harmonie der Baupläne zu fordern wäre, dem eines Bauwerks, das ein weit vorausschauender Architekt zum Zwecke einer ganz bestimmten Funktion zuerst wohl durchdacht und geplant und sodann in einer einzigen Bau-Etappe verwirklicht hat. Vielmehr sind alle Tiere und Pflanzen nach genau demselben Prinzip gebaut, wie eines von jenen Bauernhäusern, von denen der erste Ansiedler zunächst nur einen einzigen Raum schuf, zu dem er dann später, als sein Wohlstand und seine Familie anwachsen, stückweise neue Gebäudeteile hinzufügte, so wie es jeweils das Bedürfnis der Gegenwart erforderte. In einem solchen Bauwerke werden viele Teile ihre Funktion völlig ändern: Die gute Stube kann zum Stall werden, ja zur Rumpelkammer, es wird unfehlbar Notlösungen von zweifelhafter Zweckmäßigkeit geben und viele Einzelheiten, die sich aus dem historischen Werdegang ergaben, werden auch dann weiter mitgeschleppt werden, wenn sie unnützlich oder sogar eindeutig störend sind, und zwar gerade deshalb, weil das Haus als funktionelle Ganzheit dauernd benutzt werden muß und daher niemals niedergerissen und von Grund auf neu geplant werden kann.

In analoger Weise sind Bau und Struktur aller Lebewesen entstanden. Wären sie das nicht, so wüßten wir noch viel weniger über den Verlauf ihrer Stammesgeschichte, als es tatsächlich der Fall ist. Eine Diskussion über die uneingeschränkte, der Sicherheit gleichzusetzende Wahrscheinlichkeit der Evolutionslehre erübrigt sich in einem modernen Handbuch wie dem vorliegenden. Wir wissen heute, daß jedes organische System, die Art wie das Individuum, etwas historisch Gewordenes ist, das sich durch gewaltige geologische Epochen hindurch entwickelt hat. GOETHE hat Entwicklung als Differenzierung und Subordination der Teile definiert. Das Immer-verschiedener-Werden der Teile und ihre Unterordnung unter das Systemganze, bzw. ihr Abhängigwerden von ihm, sind eigentlich nur ein einheitlicher Vorgang: Je

schärfer ausgeprägt die Arbeitsteilung zwischen den Organen wird, desto unentbehrlicher, gleichzeitig auch um so unselbständiger, wird jedes einzelne. Von einer Hydra ist jedes winzigste Stückchen, das Ektoderm und Entoderm enthält, zum Weiterleben befähigt; bei einem Ringelwurm müssen dazu schon einige Segmente in ihrem Zusammenhang intakt geblieben sein; ein Wirbeltier verträgt nicht einmal, daß man es der Quere nach entzweischneidet.

Sowohl in der Ontogenese wie in der Phylogenese gibt es Differenzierung und Subordination der Teile. Doch vollzieht sich die Ontogenese in einer Folge von Geschehnissen, die weitgehend durch die Erbanlage vorherbestimmt ist. Diese läßt zwar Umwelteinflüssen und epigenetischen Vorgängen einen gewissen Spielraum, bedingt aber doch ausnahmslos einen Enderfolg der Entwicklung, der den Organismus eindeutig als Mitglied einer Art kennzeichnet. Die Phylogenese jedoch verläuft im wahrsten Sinne des Wortes planlos. Der stammesgeschichtliche Vorgang, der zur Festlegung des art-kennzeichnenden Erbgutes und damit zu derjenigen des Individual-»Bauplans« führt, enthält zwar noch genug der Rätsel, doch darf man heute schon mit Sicherheit behaupten, daß in ihm Mutation und Selektion eine wichtige, ja die Hauptrolle gespielt haben, so, wie CHARLES DARWINS weit vorausschauender Genius angenommen hatte.

Jedem mit den hier skizzierten Tatsachen der phyletischen Entwicklung Vertrauten muß es selbstverständlich sein, daß es in der Organisation jeglicher Tierart neben zweckmäßigen Struktur-Einzelheiten auch solche geben kann und muß, die nicht dermaßen unzweckmäßig sind, daß sie zur Ausmerzungen der betreffenden Lebensform führen. Ja, der Begriff der arterhaltenden Zweckmäßigkeit läßt sich überhaupt nur dann ohne Heranziehung außernatürlicher Faktoren formulieren, wenn man die Tatsache der Stammesentwicklung und die Existenz des Unzweckmäßigen mit in Betracht zieht, die sich aus der Versuchs- und Irrtumsmethode der Phylogenese nun einmal ergibt.

Die Frage nach dem Zweck, die Frage »wozu«, kann auf Organstrukturen wie auf arteigene Verhaltensweisen überhaupt nur dort angewendet werden, wo eine Entwicklung (d. h. Differenzierung und Subordination der Teile) im Dienste einer arterhaltenden Funktion stattgefunden hat. Für den historisch und kausalanalytisch denkenden Naturforscher bedeutet die Frage »wozu hat die Katze spitze, krumme Krallen?« nichts anders als: »Welche Funktion ist es, deren arterhaltender Wert jenen Selektions-Druck erzeugte, der zur Herauszüchtung dieser Merkmale geführt hat?« Wenn wir auf dieselbe Frage antworten: »Damit sie Mäuse fangen kann«, so meinen wir mit dieser abgekürzten und nicht ganz exakten Ausdrucksweise genau dasselbe. Der Phylogenetiker ist der letzte unter allen Naturwissenschaftlern, der je vergißt, daß die sogenannte Finalität nur ein Richtungspfeil ist, den wir post festum über den Geschehnissen der Stammesgeschichte angebracht haben. Jedes heute lebende Wesen ist eben eine hinreichend zweckmäßige Konstruktion des Artenwandels, sonst lebte es nicht mehr. Weil sie nur die erfolgreichen Ergebnisse der mit Versuch und Irrtum arbeitenden Phylogenese zu sehen bekommen, vergessen viele Naturbetrachter allzuleicht die ungleich zahlreicheren Versager; sie denken, es hätte sie nie gegeben, ja, es könne sie gar nicht geben.

Immer wenn wir ein komplexes organisches System, sei es nun eine körperliche Struktur oder einen Komplex von Verhaltensweisen, vor uns haben, dessen zufälliges Zustandekommen mit genügender Wahrscheinlichkeit auszuschließen ist, wird die Fragestellung »wozu?« nicht nur legitim, sondern sogar obligat. Es hat keinen Sinn, zu fragen, wozu manche Eichhörnchen rotbraun und manche schwarz gefärbt sind, man hätte denn zuvor untersucht, ob dieser Zweifarbigkeit ein arterhaltender Wert zukomme. Nehmen wir aber dagegen an, wir hätten als erste nach Südamerika vorgedrungene Zoologen einen Ameisenbären geschossen und

untersuchten nun anatomisch die bizarren Strukturen der Kiefer und der Zunge dieses Tieres, dann wüßten wir sofort mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit, daß ein rein zufälliges Zustandekommen dieses von den homologen Organen anderer Säuger so radikal abweichenden Apparates ausgeschlossen ist und daß es eine ganz bestimmte, für die Arterhaltung der untersuchten Tiere ausschlaggebende Funktion gewesen sein muß, deren gewaltiger Selektionsdruck zur Entwicklung dieser hochspezialisierten Anpassung geführt hat. Die Frage »wozu?« ist also für das kausale Verständnis unerlässlich, da wir vor ihrer Beantwortung nichts über die selektierenden Faktoren aussagen können.

Allerdings muß der notwendigerweise vorher zu beantwortenden Frage, ob einer bestimmten Organisations-Einzelheit überhaupt eine arterhaltende Funktion zukomme, bei der Erforschung des Verhaltens noch mehr Aufmerksamkeit zugewendet werden als bei der von morphologischen Strukturen; denn im Verhalten einer Tierart gibt es häufig noch mehr historische Reste und zufällige Nebenprodukte als in seinem Körperbau. Offenbar wirkt ein vestigialer kleiner Buckel oder Blindsack an einem körperlichen Organ weit eher störend und setzt damit eine Gegenselektion in Gang, als die Ausführung so mancher arterhaltend wirkungslosen Bewegungsweisen, die denn auch, zur Freude des Phylogenetikers, oft mit erstaunlicher Konservativität erhalten bleiben.

Die eben gekennzeichnete Behandlungsweise der arterhaltenden Zweckmäßigkeit ist, um dies nochmals zu betonen, durchaus keine Besonderheit der Vergleichenden Verhaltensforschung oder Ethologie; sie ist vielmehr für alle phylogenetisch arbeitenden Zweige der Biologie eine Selbstverständlichkeit. Gegen die anderen hier besprochenen Schulen der Verhaltensforschung allerdings setzt sie die Ethologie genügend scharf ab, um zu ihrer Definition auszureichen.

Literatur

Gekürzte Titel sind in runde Klammern gesetzt (Die Literatur wurde berücksichtigt bis Januar 1956)

Bemerkung: Selbstverständlich kann das nachfolgende Verzeichnis nur wenige, besonders markante Vertreter der besprochenen Schulen der Verhaltensforschung herausgreifen. Zur Orientierung zu der in neuester Zeit sich anbahnenden Auseinandersetzung zwischen den Schulen sei besonders hingewiesen auf *Group Processes, Transactions of the first Conference*, Josiah Macy Jr. Foundation, New York 1954 und auf das „Colloque sur l'instinct“, Fondation Singer-Polignac, Paris, 1954.

1. BAERENDS, G. P.: (Fortpflanzungsverhalten u. Orientierung der Grabwespe) *Tijdschr. Entomol.* 84 (1941).
2. BAERENDS, G. P. und J. M. BAERENDS: (Ethology of Cichlid Fishes) *Behaviour Suppl. I.* (1948).
3. BAERENDS, G. P.: (Organs and Movements with a releasing function) *Physiol. Mechanism in Animal Behaviour*. Cambridge 1950.
4. BEACH, F. A.: Ontogeny and living systems. *Group processes I*, Josiah Macy Foundation, New York 1954.
5. BEER, Th., BETHE, A. und J. v. UEXKÜLL: (Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur) *Biol. Zentralbl.* 19(1899).
6. BIERENS DE HAAN, J. A.: Die tierpsychologische Forschung, ihre Ziele und Wege. Leipzig 1935.
7. BIERENS DE HAAN, J. A.: (Begriff des Instinktes) *Folia Biotheoretica* 2 (1937).
8. BIERENS DE HAAN, J. A.: Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung. Einführung in die allg. Tierpsych. Leiden 1940.
9. BIERENS DE HAAN, J. A.: (Animal psychology and animal behaviour) *Behaviour, I* (1947).
10. BROCK, F.: (Typusbegriff in Eigenweltforsch.) *Stud. Gen. Heidelberg* 1952.
11. CARMICHAEL, L.: (Development of behaviour in Vertebrates) *Psychol. Rev.* 33 (1926).
12. CRAIG, W.: (Oviposition induced by the male) *J. Morphol.* 22 (1911).
13. CRAIG, W.: (Doves learning to drink) *Journ. Animal Behav.*, 4 (1912).
14. CRAIG, W.: (Male doves reared in Isolation) *Jour. Animal Behav.* 2 (1914).
15. CRAIG, W.: (Appetites and aversions as constituents of instincts) *Biol. Bull.* 34 (1918).
16. CREED, R.S., D DENNY-BROWN, J ECCLES, E. LIDDEL and C.S SHERRINGTON: *Reflex Activity of the Spinal Chord*, Oxford 1932.
17. DARWIN, C.: *Der Ausdruck der Gemütsbewegungen* (deutsche Übers.) Stuttgart 1847.
18. DARWIN, C.: *The Origin of Species*, London 1859—1872.
19. DARWIN, C.: *Variations of animals and plants under domestication*, London 1868.
20. DELACOUR, J. and E. MAYR: (Family Anatidae) *Wilson Bull.*, 57 (1945).
21. DESCARTES, R.: *Philosophische Schriften*. Berlin-Wien 1924.
22. DRIESCH, H.: *Philosophie des Organischen*. Leipzig 1928.
23. EIBL-EIBESFELDT, I.v.: Angeborenes und Erworbenes im Nestbauverhalten der Wanderratte. *Naturwiss.* 42 (1955).
24. GRAHAM BROWN, T.: (Rhythmic activity of the nervous system) *Proc. Roy. Soc. London, B* 85 (1912).
25. HALDANE, J. B. S.: (Introducing Douglas Spalding) *Brit. Journ. Animal Behav.* 2 (1954).
26. HEBB, D.O.: (Heredity and Environment in Mammalian Behaviour) *Brit. Journ. Animal Behav.* 1 (1953).
27. HEINROTH, O.: (Psychologie und Ethologie der Anatiden) *Verh. V. Intern. Ornith. Kongress*, Berlin 1911.
28. HEINROTH, O. und HEINROTH, M.: *Die Vögel Mitteleuropas*. Berlin 1928.
29. HEINROTH, O.: (Bewegungsweisen der Wirbeltiere) *Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin* (1930).
30. HESS, C. VON: (Farbensinn der Bienen) *Zool. Jahrb.* 34 (1913).
31. HESS, W. R.: (Motorik als Organisationsproblem) *Biol. Zb* 61 (1941).
32. HESS, W. R.: (Zwischenhirn als Koordinationsorgan) *Helv. Physiol. Acta* 1 (1943).
33. HESS, W. R.: *Das Zwischenhirn, Syndrome, Lokalisationen, Funktionen*, Basel 1949.
34. HOLST, E. v.: (Reflexe und Rhythmen beim Goldfisch) *Zeitschr. vergl. Physiol.* 20 (1934).
35. HOLST, E. v.: (Erregungsbildung und Erregungsleitung) *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 235 (1935).
36. HOLST, E. v.: (Alles oder Nichts, Block, Alternans) *Pflüg. ges. Physiol.* 236 (1935).
37. HOLST, E. v.: (Zentralnervöse Koordination) *Pflüg. Arch. d. ges. Physiol.* 236 (1935).
38. HOLST, E. v.: (Dualismus der motorischen und der automatisch-rhythmischen Funktion) *Pflüg. Arch. d. ges. Physiol.* 237 (1936).
39. HOLST, E. v.: (Relative Koordination) *Pflüg. Arch. d. ges. Physiol.* 237 (1936).
40. HOLST, E. v.: (Relative Koordination) *Erg. d. Physiol.*, 42 (1939).
41. HOLST, E. v.: (Lokomotorische Periodenbildung) *Zeitschr. vergl. Physiol.* 26 (1941).
42. H. S. JENNINGS: *Behaviour of lower organisms*.
- 42a. KENNEDY, J. S.: Is Modern Ethology Objective? *Brit. Jour. Animal Behav.* 2 (1954).
43. KOEHLER, O.: Die Analyse der Taxisanteile instinktartigen Verhaltens. *Physiol. Mechanisms in Animal Behaviour*, Cambridge 1950.
44. KONORSKI, J.: *Conditioned reflexes and neuron organisation*. Cambridge 1948.
45. KONORSKI, J.: *Mechanism of learning. Physiol. Mechanisms of animal Behaviour*. Cambridge 1950.
46. LASHLEY, K. S.: (Cerebral function in learning) *Jour. Comp. Psychol.* 1 (1921).
47. LASHLEY, K. S.: *Brain mechanism and intelligence*. Chicago 1929.
48. LASHLEY, K. S.: (Instinctive behaviour) *Psychol. Rev* 45 (1938).
49. LASHLEY, K. S.: In search of the engram. *Physiological mechanism in animal behaviour*. Cambridge 1950.
50. LEHRMAN, D. S.: (A critique of Konrad Lorenz's theory) *Quart. Rev. Biol.* 28 (1953).
51. LEHRMAN, D. S.: The perception of animal behaviour. *Group processes I*. Josiah Macy Foundation, New York 1954.
52. LOEB, J.: *Tropismen*. Hdb. d. vgl. Physiol. Bd. 4 Jena 1913.
53. LOEB, J.: *Forced movements, tropisms and animal conduct*. London 1918.
54. LORENZ, K.: (Der Kumpan) *J. Ornithol.* 83 (1935).
55. LORENZ, K.: (Bildung des Instinktbegriffes) *Naturwissensch.* 25 (1937).
56. LORENZ, K.: (Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen) *J. Ornithol.* 89 (1941).
57. LORENZ, K.: Angeborene Formen möglicher Erfahrung. *Z. Tierpsych.* 5 (1943).
58. LORENZ, K.: (Innate behaviour patterns) *Physiological mechanisms in animal behaviour*. Cambridge 1950.
59. LORENZ, K.: (Morphology and behaviour patterns) *Group processes I*, Josiah Macy Foundation, New York 1954.

60. LORENZ, K.: La theorie objectiviste de l'instinct. Colloque Singer-Polignac, Paris (1954).
61. W. MACDOUGALL: Outline of Psychology.
- 61a. PAWLOW, I.P.: Conditioned Reflexes. Oxford 1927.
62. PAWLOW, I. P.: Lectures on conditioned reflexes. London 1941.
63. PLANCK, M.: Sinn und Grenzen der exakten Wissenschaft. Naturwissensch. 30 (1942).
64. ROEDER, K. D.: (Spontaneous activity and behaviour) The Scientific Monthly 80 (1955).
65. RUSSEL, E. S.: The behaviour of animals. London 1934.
66. RUSSEL, E. S.: The Directiveness of Organic Activities. Cambridge 1945.
67. SCHNERLA, T. C.: Integration des comportements innés et acquis. Colloque Singer Polignac, Paris (1954).
68. SEITZ, A.: (Paarbildung bei einigen Cichliden) Z. Tierpsych. 4 (1940), 5 (1942).
69. SHERRINGTON, C. S. A.: (Zusammenwirken der Rückenmarksreflexe) Ergeb. Physiol. 4 (1905).
70. SHERRINGTON, C. S. A.: The integrative action of the nervous System. Yale Univ. Press 1906.
71. SKINNER, B. F.: The Behaviour of Organisms. New York 1938.
72. SPALDING, D. A.: (Instinct) McMillan's Magazine 27 (1873).
73. THORNDIKE, E. L.: (Animal Intelligence) Psychological Monographs 2 (1898).
74. THORNDIKE, E. L.: The original nature of man. Educational Psychology 1, New York 1913.
75. THORPE, W. H.: (Learning in insects) Brit. J. Psychol. 33, 34 (1943/44).
76. THORPE, W. H.: Some Problems of animal learning. Proc. Linn. Soc. London (1944).
77. THORPE, W. H.: (Modern concept of instinct) Bull. Anim-Behav. (1948).
78. TINBERGEN, N.: An objectivistic Study of the Innate Behaviour. Leiden 1942.
79. TINBERGEN, N.: Instinktlehre (Dtsch. Übers. v. O. KOEHLER) Berlin 1952.
80. TINBERGEN, N.: Social Behaviour of Animals. London 1953.
81. TINBERGEN, N.: The Herring-Gulls World. London 1953.
82. TINBERGEN, N.: Psychology and Ethology. Group processes 1 Josiah Macy Foundation, New York 1954.
83. TOLMAN, E. C.: Purposive behaviour in animals and men. New York, London 1932.
84. UEXKÜLL, J. v.: (Vergleichende Physiologie und Tierseele) Biol. Zentralbl. 27 (1900).
85. UEXKÜLL, J. v.: Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin 1921.
86. UEXKÜLL, J. v.: Definition des Lebens und des Organismus. Hdb. d. Physiol. Berlin, Springer 1927.
87. UEXKÜLL, J. v.: Theoretische Biologie. Berlin 1928.
88. UEXKÜLL, J. v.: (Tier und Umwelt) Zeitschr. f. Tierpsych. 3 (1938).
89. UEXKÜLL, J. v. und G. Kriszat: Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Rowohls Dt. Enzyklopädie, Hamburg 1956.
90. UEXKÜLL, J. v.: Bedeutungslehre. Rowohls Dt. Enzyklopädie, Hamburg 1956.
91. WATSON, J. B. and W. MACDOUGALL: The Battle of Behaviourism New York 1929.
92. WATSON, J. B.: Der Behaviourismus. Stuttgart 1930.
93. WEISS, P.: (Autonomous versus reflexogenous activity). Proc. Amer. Phiios. Soc. 84 (1941).
94. WEISS, P.: Self-differentiation of the basis patterns of coordination. Comp. Psychol. Monogr. 17 (1941).
95. WHITMAN, C. O.: Animal Behaviour. Biol. Lectures Marine Biol. Lab. Wood's Hole Boston 1899.
96. YERKES, R. M.: Chimpanzees. Yale Univ. Press. 1943.