

Fritz Knoll als vergleichender Verhaltensforscher

(Zum 90. Geburtstag von Prof. Dr. Fritz Knoll)

Von Konrad Lorenz

Es mag verwunderlich erscheinen, wenn sich bei der Geburtstagsfeier eines großen Botanikers ein Zoologe zu Wort meldet — und noch dazu ein Verhaltensforscher. Zwar sind die höheren Pflanzen und die höheren Tiere weit näher verwandt als sie bei oberflächlicher Betrachtung scheinen. In bezug auf wesentliche Grundstrukturen, z. B. der des Zellkerns, unterscheiden sie sich nur wenig und demgemäß sind auch die Vorgänge der Vererbung im Tier- und Pflanzenreich nahezu die gleichen. Die Entdeckungen Gregor Mendels gelten für beide Reiche.

Im Verhalten aber unterscheiden sich höhere Pflanzen und höhere Tiere am meisten von einander. Die Photosynthese enthebt alle jene, die ihrer teilhaftig sind, des traurigen Zwanges, andere Lebewesen umzubringen und aufzufressen. Ich erinnere mich noch genau des schmerzlichen Jugenderlebnisses, das mir die Erkenntnis bereitete, daß die Tierwelt im Grunde genommen nur als Parasit der Pflanzenwelt existenzfähig ist. Die Pflanzen sind wiederum auf das Reich der Pilze angewiesen, die Leichen verwesen lassen und deren Baustoffe erneut dem Leben zugänglich machen.

Dem umfassenden Blick des wahrhaft Naturverständigen offenbart sich glücklicher Weise die Tatsache, daß das Verhältnis zwischen Tier und Pflanze nicht nur auf ein ödes Fressen und Gefressenwerden beschränkt ist, sondern daß vielmehr alle Lebewesen eines Lebensraumes sich zu einem System höherer Ordnung zusammenfügen, in dem alles mit allem zusammenhängt und in dem ungemein oft scheinbare Feinde ebenso sehr auf einander angewiesen sind wie offensichtliche Freunde oder Interessenpartner.

Die Ökologie, die Lehre von den Wechselbeziehungen zwischen den verschiedenen Lebewesen eines Lebensraumes, ist eine Wissenschaft, die heute aus allbekannten Gründen im Vordergrund des wissenschaftlichen wie des öffentlichen Interesses steht. Die ganzheitliche, systemgerechte Betrachtungsweise, die alle ökologische Forschung kennzeichnet, ist uns allen selbstverständlich geworden. Vor 50 Jahren war sie das keineswegs. Damals waren es nur recht wenige Biologen, die, ihrer Zeit vorausseilend, den Systemcharakter der Lebensgemeinschaften, der Biozönosen, erkannten. Dazu gehört jener umfassende Blick des wahrhaft Naturverständigen, von dem ich eben sprach. Eine der ersten ökologischen Wechselbeziehungen, die das Interesse derartiger Forscher erregten, war die Symbiose zwischen Pflanze und Tier, und einer der ersten, die sie ernstlich untersuchten, war Fritz Knoll. Michael Proctor und Peter Yeo sagen in ihrem zusammenfassenden Werk über die Biologie der Bestäubung, daß Fritz Knoll die Brücke geschlagen hat zwischen

der spekulativen Naturbetrachtung der Darwin'schen Ära und der Periode moderner biologischer Experimentalforschung.

Es war die Wechselbeziehung zwischen den blühenden Pflanzen und den blütensuchenden Insekten, denen er 1921 sein Interesse zuwandte. Dabei stieß der große Botaniker auf die Ergebnisse eines großen Zoologen: Karl von Frisch hatte eben nachgewiesen, daß die Honigbiene, entgegen den Behauptungen des damals als große Autorität geltenden Physiologen C. von Heß, durchaus nicht farbenblind ist, sondern eine Farbwahrnehmung besitzt, die der des Menschen in allen wesentlichen Punkten ähnelt. Fritz Knoll erbrachte den Nachweis für die gleiche Fähigkeit bei dem Tagschwärmer, *Macroglossum stellatarum*, und einer blütenbesuchenden Fliege, dem Wollschweber, *Bombylius fuliginosus*. Dies erforderte eine Untersuchung mit den Methoden einer systemgerechten experimentellen Verhaltensforschung.

Wenn man sich heute in der modernsten Literatur der Verhaltensforschung umsieht, könnte man beinahe den Eindruck bekommen, daß die Attribute „systemgerecht“ und „experimentell“ einander widersprechen und kaum je gleichzeitig auf eine Untersuchung angewandt werden können. Allzu viele experimentelle Verhaltensforscher, die ausschließlich im Labor arbeiten, wie ein großer Teil der amerikanischen Psychologen es tut, sind zwar experimentell hochbegabt, oft aber mit biologischer und ökologischer Ahnungslosigkeit geschlagen, während umgekehrt manche gut biologisch und ökologisch denkenden Verhaltensforscher sich nur der Freilandbeobachtung widmen und vom Experiment, vor allem unter Laborbedingungen, nicht viel wissen wollen. Angesichts dieses bedauerlichen aber unbezweifelbaren Tatbestandes möchte man wünschen, daß die gesamte moderne Verhaltensforschung sich folgende Sätze zu Herzen nehmen möge, die unser Jubilar vor 52 Jahren geschrieben hat: „Um den Tierversuch in den Dienst der Blütenökologie stellen zu können, muß sich der Experimentator zuerst gründliche Kenntnisse über die allgemeinen Lebensgewohnheiten der zu prüfenden Tiere aneignen. Dies kann nur durch langandauernde scharfe Beobachtung in der natürlichen Umwelt der Blüten und der dazugehörigen Tiere erzielt werden. Erst nach einer solchen Schulung soll man an die Ausführung eines Versuches schreiten. Zunächst wird man gut tun, die geplanten Versuche so weit wie möglich am natürlichen Standorte der studierten Blumen und der dazugehörigen Insekten anzustellen. Bestimmte Versuche, zu denen sich die ursprüngliche Umwelt nicht eignet, wird man an anderen, der Absicht besser entsprechenden Plätzen im Freien durchführen. Schließlich wird man für solche Versuche, die unter ganz besonders eingeeengten Bedingungen gemacht werden sollen, das Laboratorium und seine Behelfe heranziehen. Sinngemäße und mit aller notwendigen Kritik angestellte Laboratoriumsversuche gestatten uns oft, noch die letzten Feinheiten einer Erscheinung zu ermitteln, die in der allzu reich gegliederten natürlichen Umwelt sich der klaren Erfassung entzogen haben“.

Diese Sätze gelten keineswegs nur für die Verhaltensweisen, mittels derer Insekten mit den ihnen besuchten Blüten in Wechselwirkung treten. Sie gelten uneingeschränkt für die Erforschung des Verhaltens schlechthin. Es gibt keine wie immer geartete Verhaltensweise eines wie immer gearteten tierischen Lebewesen, die anders als im Zusammenhang mit der Ökologie der betreffen-

den Tierart verstanden werden könnte. Diese Sätze gelten sogar für die Pathologie des Verhaltens: es kann ja bekanntlich das Pathologische nur unter Heranziehung ökologischer Begriffe definiert werden.

Ein hoher Ehrenplatz würde Fritz Knoll in der Geschichte der Verhaltensforschung zustehen, wenn er zu dieser Disziplin nichts anderes beigetragen hätte, als die eben zitierten methodologischen Prinzipien. Er hat sie aber in eigener spezieller Forschung höchst erfolgreich in die Tat umgesetzt. Da ich selbst aus Überzeugung begeisterter Beobachter bin, begeistere mich an seinen Arbeiten immer der Umstand, wie unglaublich weit er seine Analyse aufgrund reiner Beobachtung vorzutreiben vermochte, ehe er überhaupt zum ersten behutsamen und wohlbedachten Experiment schritt. Er wußte aus reiner Freilandbeobachtung, daß es unter den Insekten „Fühlertiere“ und „Augentiere“ gibt, d. h. solche, die sich in erster Linie geruchlich und solche, die sich optisch orientieren. Er wußte aber auch schon vor einem halben Jahrhundert, daß Insekten, die in optischer Fernorientierung eine Blüte ansteuern, eine geruchliche Kontrolle durchführen, ehe sie sich auf ihr niederlassen. Er erkannte auch sehr früh, daß Angeborenes und Erworbenes zusammenwirken und gemeinsam die Blütenwahl des Insekts bestimmen.

Schon 1919, als er am *Macroglossum* Farbschen nachwies, stellte er gezielte Versuche mit erfahrungslosen Faltern an. 1926 schrieb er: „Leider sind unsere Kenntnisse über das Benehmen noch unerfahrener Blüteninsekten bis jetzt noch recht gering.“ Dieser Ausspruch ist allzu bescheiden, Fritz Knoll wußte zu jener Zeit schon eine ganze Menge sehr wesentlicher Tatsachen. Er wußte nicht nur, daß unerfahrene Falter eine „angeborene Vorliebe“, wie er es nennt, für farbige Objekte haben, die bewirkt, „daß sie nach Verlassen der Puppenhülle verhältnismäßig rasch zu ihrer in den Blüten dargebotenen Nahrung kommen können“. Er wußte auch schon, daß grüne Farbtöne sie ebensowenig anlocken wie Grautöne. Er wußte von seinen am genauesten untersuchten Versuchstieren, dem Taubenschwanz und dem Wollschweber, daß sie „im Wettbewerbe gesättigter und weniger gesättigter Farben desselben Farbtons unter sonst gleichen Umständen die gesättigteren bevorzugen“. Auf diesen Satz folgt ein anderer, in dem ein noch tieferes intuitives Wissen enthalten ist: „Dies hindert aber nicht, daß auch Blumen mit weniger gesättigter Farbe bei ausreichender Helligkeit des von ihnen zurückgeworfenen Lichtes, also solche mit etwas ‚getöntem‘ Weiß, noch leicht Insektenbesuch erhalten und damit zu ihrer Bestäubung kommen können“. Die Erkenntnis, daß zwei unabhängig von einander variable Parameter der auslösenden Reize zusammen und additiv wirken, ist für das Verständnis der angeborenen auslösenden Mechanismen von grundlegender Bedeutung. Alfred Seitz hat diese Tatsache zu Anfang der vierziger Jahre an Cichliden (Fischen) experimentell nachgewiesen und als die sogenannte Reiz-Summen-Regel formuliert, die neuerdings in einem gänzlich andersartigen Verfahren von D. Leong und W. Heiligenberg in unserem Seewiesner Institut voll, auch mathematisch bestätigt wurde.

Fritz Knoll hat nicht nur über Wesen und Leistung der angeborenen Auslösemechanismen wegberaubende Erkenntnisse gewonnen, er hat zu einem ebenso frühen Zeitpunkt die Beziehungen richtig gesehen, die zwischen diesen und

Lernvorgängen bestehen. Auch hier greift sein Genius weit in die Zukunft und er vermeidet mit wahrhaft erleuchteter Intuition jenen Irrtum, der sich sehr viel später dem Fortschritt der Verhaltensforschung als hartnäckiges Hemmnis entgegenstellen sollte. Dieser Irrtum besteht in der disjunktiven Begriffsbildung, die „das Angeborene“ als konträren Begriff „dem Erlernten“ gegenüberstellt. Fritz Knoll vermeidet die Wörter „Lernen“ und „Erlerntes“, er spricht von einer „Bindung“ des Insekts an bestimmte Blüten, die durch Futtererfahrung hergestellt wird. Nur in einer Klammer deutet er an, daß diese Bindung, wenn in gezielten Versuchen künstlich hergestellt, „auch als ‚Dressur‘ bezeichnet wird. Obwohl er es nirgends expressis verbis formuliert, steckt in seiner ganzen Darstellung implicite die grundlegende Erkenntnis, daß der Lernvorgang auf einer Einengung von mehreren potentiell, d. h. angeborenermassen gegebenen Möglichkeiten beruht und hierin dem Vorgang der entwicklungsmechanischen Induktion nahe verwandt ist. Der erfahrungslose Taubenschwanz fliegt verschiedene Spektralfarben an und bevorzugt dabei erheblich gesättigte Farbtöne und, weniger betont, solche des Blaubereiches. Nach günstigen Futtererfahrungen mit einer bestimmten Art gelber Blüten, fliegt er jedoch nur noch diese an, mit Ausnahme von „Irrtümern“, die darin bestehen, daß er andersartige aber genau gleichfarbige Blüten anfliegt und sich erst nach größerer Annäherung und geruchlicher Kontrolle von ihnen abwendet.

Diese Beispiele genügen wohl, um zu zeigen, wieviele grundlegende Erkenntnisse der Ethologie Fritz Knoll schon vor einem halben Jahrhundert vorweggenommen hat und vor allem, wieviele ebenso grundlegende und heute noch verbreitete Irrtümer der Verhaltensforschung er nicht begangen hat.

Ich muß betonen, daß ich mich in Obigem in möglichster Kürze auf die Verdienste beschränkt habe, die unser Jubilar auf meinem eigenen engsten Gebiet, dem der Ethologie, errungen hat. Ich habe also keineswegs all das gewürdigt, was die allgemeine Zoologie und Tierökologie ihm verdankt.

Erlauben Sie mir, bitte, diese ethologische Laudatio mit einer Reminiscenz zu schließen, die Ihnen, lieber und verehrter Jubilar, sagen soll, was ich persönlich Ihnen herzlich danke. Es war im Jahre 1937, als ich mich für „Zoologie mit besonderer Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie und Tierpsychologie“ habilitierte. Bei meinem Habilitationskolloquium war Fritz Knoll der Vorsitzende der Kommission. Diese bestand aus lauter sehr wohlwollenden Herren, aber das Gespräch verlief, soweit es sich nicht auf die vergleichende Anatomie bezog, gelinde gesagt schleppend, da keiner der Prüfer mit den Fragestellungen der Ethologie genügend vertraut war, um eine anregende Prüfungsfrage zu stellen. Als aber die Rede auf die Funktion angeborener Auslösemechanismen kam, wurde unser Jubilar, der bis dahin beinahe gelangweilt dagebengessen war, plötzlich lebendig. Er stellte sofort eine Reihe wirklich tiefeschürfender Fragen, die sich im Wesentlichen auf die Probleme bezogen, die ich hier in meiner Laudatio gestreift habe. Es entwickelte sich ein wirkliches Colloquium und man kann sich leicht vorstellen, welch ungeheure Ermutigung das verständnisvolle Interesse des verehrten Lehrers für mich jungen Menschen bedeutete.