

Robert Meunier

Die Formierung der Verhaltensgenetik und ihr Begriff des Verhaltens. Der Ansatz von Jerry Hirsch, 1956–1967

Um 1960 formierte sich die Verhaltensgenetik in den USA als eigenständiges Forschungsfeld. Die mentalen Eigenschaften und Fähigkeiten des Menschen wurden spätestens seit den biometrischen Untersuchungen von Francis Galton in der zweiten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts aus der Perspektive der Vererbung betrachtet.¹ Die Entwicklung dieser Problemstellung, der Methoden, die an sie herangetragen wurden, sowie der Antworten auf diese Fragen waren stets von heftigen Kontroversen begleitet. Im Kontext der kritischen Bewertung der Eugenik nach dem Zweiten Weltkrieg kann man die Verhaltensgenetik als einen Versuch fassen, die Forschung zur Vererbung menschlichen Verhaltens von ihrem Stigma zu befreien.² Hierzu wurden zum einen die Anforderungen an die Methode im Sinne rigoroser statistischer Versuchsplanung und Datenanalyse in der Humangenetik verstärkt, zum anderen wurde ein neuer Schwerpunkt auf die Untersuchung genetischer Grundlagen *tierischen* Verhaltens gelegt. Zudem hatte sich aber auch die quantitative Genetik, die vornehmlich morphologische und physiologische Eigenschaften von Pflanzen und Tieren untersuchte, in den 1930er und 1940er Jahren in einer Art weiterentwickelt, die eine neue Methodologie für die Verhaltensgenetik überhaupt erst ermöglichte.³

Die amerikanische Verhaltensgenetik entstand aus einem Zusammenschluss der genetisch interessierten Humanpsychologie und Psychiatrie sowie der mit Tieren arbeitenden experimentellen Psychologie.⁴ Die beiden Forschungstraditionen waren sowohl in Hinblick auf ihre institutionelle Verankerung als auch bezüglich ihrer Forschungsansätze durchaus verschieden. Die Humangenetik konnte jedoch von der Auseinandersetzung mit den methodologisch rigoroseren Tierstudien profi-

1 Hans-Jörg Rheinberger und Staffan Müller-Wille: Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts. Frankfurt a. M. 2009.

2 Edmund Ramsden: Confronting the stigma of eugenics. *Genetics, demography and the problems of population*. In: *Social Studies of Science* 39 (2009), H. 6, S. 853–884.

3 William B. Provine: *The origins of theoretical population genetics*. Chicago 1971; Paolo Palladino: *People, institutions, and ideas. American and British geneticists at the Cold Spring Harbor symposium on quantitative biology, June 1955*. In: *History of Science* 34 (1996), H. 4, S. 411–450.

4 Stephen C. Maxson: *A history of behavior genetics*. In: *Neurobehavioral Genetics. Methods and Applications*. Hg. von Byron C. Jones und Pierre Mormède. Boca Raton 2007, S. 1–16.

tieren, und die verhaltensgenetische Tierforschung war bemüht, die Relevanz ihrer Ergebnisse für das Verständnis der menschlichen Psychologie hervorzuheben.

Stellvertretend für die Tradition der verhaltensgenetischen Tierforschung wird im Folgenden der zwischen Mitte der 1950er und Mitte der 1960er Jahre entwickelte und im Kontext der Entstehung der neuen, interdisziplinären Verhaltensgenetik stehende Forschungsansatz von Jerry Hirsch exemplarisch untersucht. Dabei wird es darum gehen, Motivation und Positionierung dieses Forschers, Herkunft und Zusammenwirken der Elemente seines Experimentalsystems sowie die für ihn relevanten Begriffe und Diskursfiguren herauszuarbeiten. Abschließend soll gefragt werden, welcher Begriff des Verhaltens sich aus Hirschs Ansatz ergibt und in welchem Verhältnis dieser Begriff zu Verhaltensbegriffen aus anderen Feldern und Disziplinen der Verhaltensbiologie steht.

Aufgrund ihrer kontroversen Aussagen über menschliche Fähigkeiten im Kontext sozialer Kategorisierungen und Problemstellungen und der Verbindung der Verhaltensgenetik zu Traditionslinien der Eugenik und Rassenforschung fokussiert ein Großteil der Historiografie auf die Genetik menschlichen Verhaltens oder der Psychopathologien; seltener wird der Beitrag der Tierforschung zur Verhaltensgenetik beleuchtet und hierbei steht in erster Linie die Forschung an Ratten, Mäusen oder Hunden im Vordergrund.⁵ Zudem liegt der Schwerpunkt der Studien zu dieser Disziplin häufig nicht auf der Entstehungsphase der amerikanischen Verhaltensgenetik. Insofern trägt das vorliegende Kapitel mit seinem Fokus auf Hirschs Arbeit zur verhaltensgenetischen Analyse der Fruchtfliege in der Gründungsphase der Verhaltensgenetik in doppelter Hinsicht zu einer erweiterten Historiografie der Disziplin bei.

Hirschs Positionierung im Feld der Verhaltensgenetik

Jerry Hirsch (1922–2008) studierte zunächst Psychologie an der University of California, Berkeley. Seine Lehrer, Edward C. Tolman (1886–1959), Robert C. Tryon (1901–1967) und Leo J. Postman (1918–2004), arbeiteten alle experimentell und in kritischer Auseinandersetzung mit dem klassischen Behaviorismus an Fragen des Lernens; Tol-

⁵ Siehe etwa: Aaron Panofsky: *Misbehaving Science. Controversy and the Development of Behavior Genetics*. Chicago 2014; Nancy K. Innis: Tolman and Tryon. Early research on the inheritance of the ability to learn. In: *American Psychologist* 47 (1992), H. 2, S. 190–197; Diane B. Paul: The Rockefeller Foundation and the origins of behavior genetics. In: *The Expansion of American Biology*. Hg. von Keith R. Benson, Jane Maienschein und Ronald Rainger. Ithaca 1991.

man und Tryon hauptsächlich mit Ratten, Postman mit menschlichen Subjekten. Kenntnisse in Genetik erwarb Hirsch bei Curt Stern (1902–1981), der sowohl zur Genetik der Fruchtfliege als auch der des Menschen forschte. Im Anschluss an seine Promotion 1955 erhielt Hirsch eine Assistenzprofessur in Psychologie an der Columbia University und war zugleich als *laboratory associate* in der Zoologie tätig, wo er mit den bedeutenden Genetikern Theodosius Dobzhansky (1900–1975), Leslie C. Dunn (1893–1974) und dem durch seine Beiträge zu statistischen Testverfahren bekannten Howard Levene (1914–2003) zusammenarbeitete. Von 1960 bis zu seiner Emeritierung 1993 lehrte Hirsch als Professor an der University of Illinois at Urbana-Champaign.⁶ In seiner von Postman betreuten Doktorarbeit beschäftigte sich Hirsch zunächst noch mit dem Lernen bei menschlichen Versuchssubjekten. Seit seiner Zeit an der Columbia University arbeitete er dann mit der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* und in den 1970er Jahren auch mit der Schmeißfliegenart *Phormia regina*.

Zu Beginn von Hirschs akademischer Karriere befand sich die amerikanische Verhaltensbiologie insgesamt – und vor allem die Verhaltensgenetik – in einer Konsolidierungsphase. Hirsch war in diesem Kontext aktiv an der Gründung der Behavior Genetics Association um 1970 beteiligt.⁷ Zudem war er in der Animal Behavior Society aktiv und fungierte 1975 bis 1976 als deren Präsident. Von 1968 bis 1972 war Hirsch Herausgeber der Zeitschrift *Animal Behaviour*. Er war außerdem – mit Benson Ginsburg (1918–2016) und Gerald E. McClearn (1927–2017) – Co-Organisator einer Konferenz, die aus zwei dreiwöchigen Treffen (1961 und 1962) am Center for Advanced Studies in the Behavioral Sciences der Stanford University bestand. Neben anderen Ereignissen waren diese Treffen enorm wichtig für die Formierung der Verhaltensgenetik: „These were attended by many leaders in the field and in many ways set the agendas for the next decade of behavior genetics research.“⁸ Hirsch fungierte auch als Herausgeber eines einschlägigen Sammelbandes, der aus der Konferenz hervorging, 1967 unter dem Titel *Behavior-Genetic Analysis* erschien und damit den von Hirsch so bezeichneten eigenen Ansatz innerhalb der Verhaltensgenetik propagierte.⁹

6 Zu den biografischen Angaben siehe Pierre L. Roubertoux: Jerry Hirsch (20 September 1922–3 May 2008). A tribute. In: *Behavior Genetics* 38 (2008), H. 6, S. 561–564.

7 Richard H. Osborne und Barbara T. Osborne: The founding of the behavior genetics association, 1966–1971. In: *Social Biology* 46 (1999), H. 3–4, S. 207 f.

8 Maxson: A history of behavior genetics, S. 6.

9 Jerry Hirsch (Hg.): *Behavior-Genetic Analysis*. New York 1967.

Hirsch definierte die Verhaltensgenetik allgemein als „the study of the relations between genotypic variations and variations in behavioral phenotypes“.¹⁰ Er identifizierte eine Frühphase der Verhaltensgenetik, der er unter anderem seine Lehrer Tolman und Tryon zuordnete und die er als „genetics of behavior“ charakterisierte, in dem Sinne, dass es hier in erster Linie um den Nachweis ging, dass Verhalten in der Tat eine erbliche Komponente hat.¹¹ Nach Hirsch war dieser Nachweis einer erblichen Verhaltenskomponente notwendig, da „[t]he ‚opinion leaders‘ of two generations“ – gemeint war hier vor allem der Behaviorismus – „literally excommunicated heredity from the behavioral sciences“.¹² Hirsch räumte durchaus ein, dass es gute Gründe für eine kritische Einstellung zur Frage nach der Vererbbarkeit von Verhaltensformen gab, darunter etwa die häufig unbegründete Kategorisierung von Verhaltensformen als Instinkte, die enge Verbindung zwischen Vererbungswissenschaft, Eugenik und Rassenlehre sowie die erstaunliche Effektivität von Konditionierungsversuchen. Nichtsdestotrotz sah er diese Einstellung und das sich in Reaktion darauf ergebende Programm des bloßen Nachweises erblicher Verhaltenskomponenten durch Selektionsexperimente, den Vergleich von Verhaltenseigenschaften zwischen Zuchtlinien (beim Tier) oder durch Familien- und Zwillingsstudien (beim Menschen) und ähnliche Verfahren als Hindernis für die Erforschung des Verhaltens:

Because of the stubborn and persistent opposition to the study of heredity and behavior, far too much effort has been spent proving the trivial points that this or that behavior shows a genetic component or a genotype-environment interaction, or in chasing single genes in order to have a more clear-cut case.¹³

In Bezug auf die Frage nach Anlage und Umwelt in der Genese des Verhaltens diagnostizierte Hirsch eine Verschiebung zugunsten der Erforschung und weiteren Differenzierung der Rolle der Vererbung und schrieb diese unter Hinweis auf Thomas Kuhn einem Generationenwechsel in der Verhaltensgenetik zu. Hirsch positionierte sich somit sowohl gegenüber der behavioristischen Fokussierung auf konditionierende Umweltfaktoren als Ursache für individuelle Unterschiede als auch gegenüber der Generation seiner Lehrer und der genetisch orientierten Humanpsychologie. Um den Unterschied zu den Letzteren zu markieren, bevor-

10 L. Erlenmeyer-Kimling, Jerry Hirsch und Jane M. Weiss: Studies in experimental behavior genetics. III. Selection and hybridization analyses of individual differences in the sign of geotaxis. In: *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 55 (1962), H. 5, S. 722–731, hier S. 722.

11 Jerry Hirsch: Behavior genetics and individuality understood. In: *Science* 142 (1963), H. 3598, S. 1436–1442, hier S. 1439. Zu den verhaltensgenetischen Arbeiten von Tolman und Tryon, siehe Innis: *Early research*.

12 Hirsch: *Behavior genetics*, S. 1439.

13 Jerry Hirsch: Behavior-genetic, or „experimental“ analysis. The challenge of science versus the lure of technology. In: *American Psychologist* 22 (1967), H. 2, S. 118–130, hier S. 118.

zugte er die Bezeichnung „behavior-genetic analysis“ gegenüber dem allgemeineren Ausdruck „behavior genetics“. In Bezug auf die Frühphase der Verhaltensgenetik stellte Hirsch fest:

It is a fallacy to ask the nature-nurture question for any behavior. The best we can do is to consider heritability, a concept which refers to the correlation between genotypic diversity and individual differences in behavior. Moreover, this correlation has no fixed value; for every behavior it must be measured in specific population under specific conditions, because it varies with both.¹⁴

Dagegen sah er die für die neuere Phase (oder neue Generation) der Verhaltensgenetik, in der Hirsch sich bereits als einer der zentralen Protagonisten etabliert hatte, ein Programm vor, das darauf abzielte, den Zusammenhang zwischen den jeweiligen Komponenten des Verhaltens herauszuarbeiten, also zwischen den physiologischen Systemen, auf denen es beruht, und dem genetischen Material:

We are now in a more fruitful period. Experimental analysis is yielding information about genes and chromosomes and how they act. The way is open to understanding molecular – ultimately submolecular – mechanisms and to following metabolic pathways between genes and phenotypes.¹⁵

Hirsch verwies hier implizit auf Entwicklungen in der biochemischen Genetik, distanzierte sich aber zugleich von der Annahme einer direkten oder konstanten Beziehung zwischen Genotyp und Phänotyp. Er betonte immer wieder, dass Genotypen mit der Umwelt interagieren, dass unterschiedliche Genotypen unterschiedlich auf die gleichen Umweltbedingungen reagieren, dass der gleiche Genotyp unterschiedlich unter unterschiedlichen Umweltbedingungen reagiert und dass die Wirkung eines Gens von dem jeweiligen genetischen Hintergrund abhängt.¹⁶ Zudem wies Hirsch darauf hin, dass der gleiche Verhaltensphänotyp nicht nur durch verschiedene Genotypen, sondern sogar durch unterschiedliche zugrunde liegende physiologische Systeme (die jeweils mit ganz unterschiedlichen Gruppen von Genen assoziiert sind) hervorgebracht werden kann.¹⁷

Vor allem aber argumentierte Hirsch in seinen programmatischen Texten durchgehend gegen eine Uniformitätsannahme oder, wie er sie mit Verweis auf Ernst Mayrs Unterscheidung von typologischem und Populationsdenken auch nannte, gegen „typologisches Denken“: „A uniformity of expression over individuals, and even across species, has too often been assumed for behaviors under

¹⁴ Jerry Hirsch: Breeding analysis of natural units in behavior genetics. In: American Zoologist 4 (1964), H. 2, S. 139–145, hier S. 144.

¹⁵ Hirsch: Behavior genetics, S. 1439.

¹⁶ Hirsch: „Experimental“ analysis, S. 121.

¹⁷ Hirsch: Behavior genetics, S. 1438.

study.¹⁸ Zwar wurde, wie Hirsch feststellte, in der experimentellen Psychologie und Ethologie zumindest in Bezug auf manche Verhaltenseigenschaften das Vorkommen von Variation anerkannt, jedoch nur im Sinne leichter Abweichungen von einem Normalwert:

In the study of behavior it is usually assumed that for a given species there is a characteristic way of responding which defines a behavioral process under analysis. Though individuals may differ somewhat in the way they respond, the assumption is made that individual differences represent minor variations around the normal.¹⁹

Dagegen nahm Hirsch an, dass nicht nur Verschiedenheit zwischen Individuen einer Art vorliegt und diese auch primär genetischer Natur ist, sondern dass „the materials on which a science of behavior must make its observations are intrinsically variable“.²⁰ Er begründete dies mit dem Verweis auf die Mechanismen der Mutation, Rekombination und Meiose (Kernteilung bei der Entstehung der Fortpflanzungszellen mehrzelliger Organismen, bei der der Chromosomensatz halbiert wird), die, wie er betonte, die genetische Einzigartigkeit jedes Individuums zur Folge haben. Mit dieser Hervorhebung der Variation innerhalb einer Art grenzte Hirsch sich explizit sowohl von der experimentellen Psychologie als auch von der Ethologie ab, in der die Annahme der Uniformität der Vertreter einer Art seiner Meinung nach vorherrschte.

Die Betonung genetischer Variation schloss für ihn jedoch nicht die Rolle der Umwelteinflüsse aus, sondern ermöglichte gerade die Erforschung der Modifikation der Wirkung von Umwelteinflüssen in der Individualentwicklung durch genetische Unterschiede:

Traditionally, many behavioral scientists have assumed that individuals start life uniformly alike, and that individual differences result only from differentiating experiences. [...] Recognition of the contradictory nature of this assumption does not make the role of experience in ontogeny any less important, but we now realize that the effects of experience are conditioned by the genotype.²¹

Darüber hinaus basierte Hirschs neuer Ansatz in der Verhaltensgenetik auf einer quantitativen Genetik, die alle Phänotypen als kontinuierlich variierend und von

18 Hirsch: Behavior genetics, S. 1436.

19 Jerry Hirsch und L. Erlenmeyer-Kimling: Sign of taxis as a property of the genotype. In: Science 134 (1961), H. 3482, S. 835–836, hier S. 835.

20 Jerry Hirsch: Genetics of mental disease. Symposium, 1960: 3. Discussion: The role of assumptions in the analysis and interpretation of data. In: American Journal of Orthopsychiatry 31, H. 3 (1961), S. 474–480, hier S. 478.

21 Hirsch: Behavior genetics, S. 1442.

einer großen Zahl von Genen beeinflusst auffasste.²² Ihm zufolge galt es, die genetische Struktur einer Population zu verstehen und die Gene zu identifizieren, die innerhalb der Population als verschiedene Varianten (Allele) repräsentiert sind und die einen Unterschied in einem beobachteten Verhalten hervorrufen können. Spezifischer bestimmte Hirsch demnach die Verhaltensgenetik als „the study of the relations between the genetic architecture of a taxon and the distributions of its behavioral phenotypes“.²³ Obwohl Hirsch selbst diesen Grad der Feinanalyse nicht erreichte, verwies er perspektivisch auf erste Studien, in denen es gelungen war, Gruppen von Genen zu kartieren, die einem quantitativen Merkmal zugrunde lagen (Polygenie).²⁴ Langfristig sah er das Ziel dann darin, die biochemischen Grundlagen der physiologischen Systeme zu rekonstruieren, an denen solche Gengruppen beteiligt waren. Die Mutagenese-basierte Suche nach *einzelnen* Genen, die bei der Entstehung eines Verhaltens eine Rolle spielen, lehnte er hingegen ab und charakterisiert den Ansatz als reduktionistisch und typologisch motiviert: „There are typologically conceived traits and typologically conceived genes, and wherever you can establish a correlation between the two you have a reductionistic causal explanation.“²⁵

Insbesondere in Bezug auf die Verhaltensgenetik des Menschen stellte Hirsch zudem fest, dass die Wahl der zu untersuchenden Merkmale durch die ihnen zugeschriebene soziale Signifikanz bestimmt ist. Dies führte aus Hirschs Perspektive nicht nur zur Annahme typischer Verhaltensformen oder eines Normalwerts, um den herum sich Abweichungen gruppieren, sondern auch dazu, dass mit Verhaltenskategorien wie etwa Intelligenz operiert wurde, die zu grob waren, um eine genetische Analyse durchzuführen. Die gemessenen Werte für eine solche Verhaltensvariable konnten nach Hirsch auf vielfache Weise realisiert werden und entsprechend konnten Verhaltensvariationen auf Unterschieden in ganz verschiedenen Gruppen von Genen basieren:

It is therefore very unlikely that we shall learn much about [the genes'] primary influences on behavior by omnibus tests of intelligence or personality. The trouble with broad spec-

22 Die Methoden der quantitativen Genetik fanden erst zu dieser Zeit eine größere Verbreitung. Wie andere Verhaltensgenetiker*innen orientierte sich Hirsch an den einschlägigen Lehrbüchern von Autoren wie I. Michael Lerner (1910–1977) und Kenneth Mather (1911–1990). Zu diesen siehe Palladino: People.

23 Hirsch: Behavior genetics, S. 1436.

24 Jerry Hirsch: Behavior-genetic analysis at the chromosome level of organization. In: Behavior-Genetic Analysis. Hg. von dems. New York 1967, S. 258–269. Relevant sind hier insbesondere die Arbeiten von John Thoday (1916–2008) und anderen, die später zu dem Begriff der ‚quantitative trait loci‘ führen sollten.

25 Hirsch: „Experimental“ analysis, S. 120.

trum tests is that they measure too much. [...] Since there are practically an unlimited number of ways of obtaining any score, lumping together all individuals who fall in the same category on cultural tests undoubtedly obscures many biological differences.²⁶

Es kam für Hirsch deshalb darauf an, auch das Verhalten selbst einer Analyse zu unterziehen und die Komponenten zu identifizieren, aus denen es sich zusammensetzt. Kategorien wie Intelligenz waren demnach in feinere Kategorien zu zerlegen, die spezifischere Fähigkeiten bestimmten.²⁷ Selbst bei relativ einfachen, nicht-konditionierten Reizantworten wie den Taxien, also der Ausrichtung bzw. Bewegung eines Organismus in Bezug auf einen Reiz (neben Licht und Gravitation auch Temperatur, chemische Gradienten usw.), galt es, die verschiedenen Modi und Phasen der Aufnahme des Reizes und der Reizantwort zu unterscheiden und die jeweiligen involvierten physiologischen Systeme und deren Komponenten zu bestimmen. Neben einer Verfeinerung der Messverfahren war es, wie Hirsch betonte, gerade die genetische Analyse, die es ermöglichte „natural units of biological organization“ zu entdecken, die dann unter Umständen auch als Gegenstand der evolutionären Selektion gelten konnten.²⁸ Die Analyse der Komponenten auf der Ebene des Verhaltens, der physiologischen Mechanismen und des genetischen Materials erfolgte also iterativ.

Hirsch bestimmte seinen Ansatz der verhaltensgenetischen Analyse demnach als

the experimental analysis of well-defined behaviors into their sensory and response components, the reliable and valid measurement of individual differences in the behaviors and in their component responses, *then* subsequent breeding analysis or, for man, pedigree analysis by the methods of genetics over a specified set of generations in the history of a given population under known ecological conditions.²⁹

26 Hirsch: „Experimental“ analysis, S. 127.

27 Eine neue Generation von Humanpsycholog*innen, die an genetischen Fragen interessiert war, setzte jedoch genau hier an und trieb die Differenzierung grober Verhaltenskategorien wie Persönlichkeit oder Intelligenz sowie der entsprechenden Messverfahren, die diese operationalisierten, voran. Steven Vandenberg (1915–1992) entwickelte beispielsweise ganze „Testbatterien“ zur Messung von Intelligenz in Zwillingsstudien; siehe John C. Loehlin: Steven G. Vandenberg (1915–1992). In: *Behavior Genetics* 23 (1993), H. 2, S. 113–115.

28 Hirsch: *Breeding Analysis*, S. 143.

29 Hirsch: „Experimental“ analysis, S. 121.

Im Folgenden werden die zentralen Elemente des Experimentalsystems aufgeführt, mit dem Hirsch sich seinen Gegenstand zugänglich machte und das zugleich bestimmte, in welchem Sinne der Gegenstand verstanden werden konnte.³⁰

Hirschs Experimentalsystem

In der ersten Phase seiner Karriere, die hier im Zentrum steht, forschte Hirsch in erster Linie zu geotaktischen (also relativ zur Gravitation ausgerichteten) Bewegungsreaktionen der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster*. William Castle (1867–1962) hatte die Fruchtfliege ursprünglich als Versuchstier eingeführt, um den Effekt von Inzucht über viele Generationen zu untersuchen. Durch diese Arbeiten wurde auch Thomas Hunt Morgan (1866–1945) auf die Fliege aufmerksam; er baute später sein erfolgreiches Programm der Chromosomen-genetik auf der Wahl dieses Organismus auf und verhalf der Fruchtfliege damit dazu, einer der am besten genetisch charakterisierten Organismen zu werden.³¹

Es hatte bereits verhaltensbiologische Studien an *Drosophila* gegeben. Frederic Carpenter, ein Student Castles, hatte bereits 1905 eine Versuchsreihe durchgeführt, bei der die Reaktionen der Fliege auf Licht, Gravitation und mechanische Reizung untersucht wurde. Die Frage nach den Taxien (zunächst noch als „Tropismen“ bezeichnet) war durch die Arbeiten von Jacques Loeb (1859–1924) prominent geworden.³² Carpenter war in seiner Arbeit zu dem Ergebnis gekommen, dass die Fruchtfliege – in Loeb's Terminologie – negativ geotropisch und positiv phototropisch ist. Darüber hinaus waren in der täglichen Arbeit mit den Fliegen im *flyroom* der Morgan-Gruppe und im Zuge der Bemühung, die Haltungs- und Fortpflanzungsbedingungen zu verbessern, etliche Beobachtungen zum Verhalten der Fliege gemacht worden, die zum Teil in das implizite Wissen der Drosophilis-

³⁰ Zu Experimentalsystemen und der Konstitution des Forschungsgegenstands („epistemisches Ding“), siehe Hans-Jörg Rheinberger: *Toward a History of Epistemic Things. Synthesizing Proteins in the Test Tube*. Stanford 1997.

³¹ Robert E. Kohler: *Lords of the Fly. Drosophila Genetics and the Experimental Life*. Chicago 1994.

³² Heiner Fangerau: *Tierforschung unter mechanistischen Vorzeichen. Jaques Loeb, Tropismen und das Vordenken des Behaviorismus*. In: *Philosophie der Tierforschung*. Bd. 1: *Methoden und Programme*. Hg. von Martin Böhnert, Kristian Köchy und Matthias Wunsch. Freiburg/München 2016, S. 183–207. Loeb's Gebrauch des Ausdrucks ‚Tropismus‘ entstand aus einer begrifflichen Übertragung aus dem Bereich der Bewegung der Pflanzen auf die Reaktionen von Tieren. Der Ausdruck ‚Taxis‘ für die Orientierung und Bewegung im Raum bei Mikroorganismen und Tieren setzte sich im Anschluss an die Arbeiten von Alfred Kühn (1885–1968) durch; siehe den Eintrag „Selbstbewegung“ in Georg Toepfer: *Historisches Wörterbuch der Biologie. Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe*. Bd. 3. Stuttgart/Weimar 2011, S. 231–245.

ten übergangen, zum Teil aber auch publiziert wurden. So lieferte Alfred Sturtevant (1891–1970) etwa eine frühe Studie zum Sexualverhalten der Fliege, die nicht nur den Ablauf und die Bedingungen des Werbungs- und Paarungsverhaltens beschrieb, sondern zudem untersuchte, inwiefern bekannte Mutationen das Verhalten beeinflussen. Robert McEwen, ein Student Morgans, nahm die Frage nach den Taxien wieder auf und untersuchte den Effekt einiger Mutationen auf die Licht- und Gravitationsreaktionen.³³

Untersuchungen zu Taxien wurden häufig an „kleinen“ oder „einfachen“ Organismen durchgeführt, etwa an Protozoen oder mikroskopischen Metazoen wie *Daphnia*. Das Verhaltensphänomen wurde in diesem Forschungszweig jedoch auf die ihm zugrunde liegenden physiologischen Reaktionen reduziert. Auch wenn der Anspruch erhoben wurde, tierische Instinkte zu erklären, so waren diese Arbeiten damit doch oft der Physiologie zuzuordnen und nicht der vergleichenden Psychologie oder Ethologie. Die Forschung in letzteren Traditionslinien interessierte sich hauptsächlich für die „höheren“ Fähigkeiten der Tiere. Es ging darum festzustellen, welche angeborenen Fähigkeiten bestimmte taxonomische Gruppen auszeichnen, ob Tiere intelligentes Verhalten an den Tag legen und inwieweit komplexes Verhalten erlernt ist.

In Anbetracht von Hirschs Hintergrund in Humanpsychologie und experimenteller Psychologie wäre die Wahl der Ratte als Versuchstier und ein Fokus auf Lernfähigkeit naheliegend gewesen. Ratten gehörten nicht nur in der experimentellen Psychologie und insbesondere in der behavioristischen Tradition zu den am meisten genutzten Labortieren (neben Tauben), sondern waren auch Gegenstand physiologischer (insbesondere endokrinologischer) und genetischer Studien (Letzteres etwa in Castles Labor). In der Tat hatten Hirschs Lehrer Tolman und Tryon bereits Versuche mit Ratten angestellt, um die Erbllichkeit individueller Unterschiede in der Fähigkeit, Labyrinth zu lösen, zu untersuchen. Tryon hatte die Leistung der Ratten im Kontext des Versuchsaufbaus quantifiziert und die Ratten mit den höchsten und niedrigsten Werten (*score*) jeweils nur untereinander verpaart. Auf diese Weise erhielt er nach wenigen Generationen zwei klar getrennte Populationen, eine mit gut lernenden (*maze-bright*) und eine mit schlecht lernenden (*maze-dull*) Ratten.³⁴

Diese frühen Arbeiten zur Genetik des Verhaltens und der kognitiven Fähigkeiten stellten den Ausgangspunkt für Hirschs Arbeit dar. Den ersten Beitrag zu der Fra-

³³ Zu diesen frühen Studien siehe Ralph J. Greenspan: The origins of behavioral genetics. In: *Current Biology* 18 (2008), H. 5, S. R192–R198.

³⁴ Innis: Early research.

gestellung verfasste er gemeinsam mit Tryon.³⁵ Tryon selbst muss die Grenzen seines Experimentalsystems gesehen haben. Zum einen hatten seine Versuche viele Jahre in Anspruch genommen, so dass es angebracht erschien, einen Organismus mit kürzerer Generationszeit zu wählen. Zum anderen waren seine genetischen Analysen in Form von Kreuzungsexperimenten zwischen den Populationen nahezu ergebnislos geblieben, was darauf zurückgeführt wurde, dass die durch Selektion entstandenen Populationen keine ausgeprägte Isogenie erreichten (d. h. Identität der Individuen bezüglich des Genotyps). Dies hatte unter anderem damit zu tun, dass Ratten eine relative hohe Anzahl von Chromosomenpaaren (21 im Vergleich zu vier bei *Drosophila*) aufweisen. Zudem waren die Zahlen der Individuen zu gering, um populationsgenetische Schlussfolgerungen ziehen zu können.³⁶ Es schien also geboten, einen aus genetischer Perspektive besser handhabbaren Organismus zu wählen. Hirsch und Tryon rechtfertigten diesen Schritt mit dem Verweis darauf, dass es bei dem Stand des Wissens ihrer Zeit in Bezug auf den genetischen Aspekt des Verhaltens ohnehin nur darum gehen konnte, basale Prinzipien zu verstehen, die sich auch in „niederen“ Organismen finden ließen. Wenn man bereit war, auf den Einsatz eines Säugetieres oder eines Wirbeltieres zu verzichten und damit auf phylogenetische Nähe zum Menschen, dann war klar, dass *Drosophila* die beste Wahl darstellte. Zum einen wies der Organismus Eigenschaften auf, die ihn für genetische Studien geeignet erscheinen ließen und die auch schon seine Etablierung als Modellorganismus der Chromosomen-genetik der Morgan-Schule und der daraus hervorgehenden Forschungstradition begünstigten (kurze Generationszeit, große Zahl von Individuen, einfache Haltung etc.). Zum anderen hatte sich in der *Drosophila*-Genetik ein enormer Bestand an Wissen über die Genetik und Morphologie, aber auch über die Haltungsbedingungen und Manipulierbarkeit des Organismus angesammelt. Darüber hinaus verfügte die Community der mit *Drosophila* arbeitenden Forscher*innen über eine umfangreiche Sammlung von Mutationslinien, insbesondere auch solcher mit speziellen Chromosomeneigenschaften (z. B. Inversionen ganzer Chromosomen-segmente). Diese konnten in verschiedener Weise als *trick systems* eingesetzt werden, um bestimmte Effekte zu erzielen oder Beobachtungen zuzulassen.³⁷ Dieser Umstand machte die Fruchtfliege geeigneter für genetische Forschungsprojekte als jeden anderen tierischen Organismus und sogar geeigneter als Tiere, die sich auf-

35 Jerry Hirsch und Robert C. Tryon: Mass screening and reliable individual measurement in the experimental behavior genetics of lower organisms. In: Psychological Bulletin 53 (1956), H. 5, S. 402–410.

36 Hirsch: „Experimental“ analysis.

37 Kohler spricht von „trick mutants“ (S. 132), „trick stocks“ (S. 147), „trick chromosomes“ (S. 173) und „trick systems“ (S. 175). Es handelt sich um Phänomene, die zunächst selbst einer Erklärung

grund ihrer natürlichen Eigenschaften zunächst für bestimmte Fragestellungen der Entwicklungs- oder Verhaltensbiologie anzubieten schienen.

Neben der Wahl des Versuchstiers ist die Wahl des untersuchten Phänomens ein zentraler Aspekt des Experimentalsystems. Wie Hirsch in Bezug auf die Verhaltensgenetik des Menschen festgestellt hatte, war bei dieser das zu untersuchende Phänomen häufig aufgrund seiner praktischen oder medizinischen Relevanz vorgegeben. In der Grundlagenforschung hingegen konnte ein Phänomen gewählt werden, das stellvertretend für eine umfangreichere Klasse von Phänomenen stehen sollte, in diesen Fall für Verhaltensformen in Hinsicht auf ihre genetische Basis. Solche stellvertretenden Phänomene können in Analogie zu Modellorganismen als „Modellphänomene“ bezeichnet werden. Ähnlich wie die Wahl eines Modellorganismus eine Forschungsrichtung maßgeblich beeinflussen kann, trifft dies auch auf die Wahl eines Modellphänomens zu.³⁸

Hirsch und Tryon hatten Geotaxis gewählt. In seinem nächsten Beitrag experimentierte Hirsch mit phototaktischen (also am Licht ausgerichteten) Reaktionen, um sich dann ab 1959 auf Geotaxis festzulegen.³⁹ In der Arbeit zur Phototaxis führten die Autoren das gewählte Modellverhalten wie folgt ein:

The behavior chosen for [behavior-genetic] analysis is the reaction to light, phototaxis – an apparently innate or unconditioned response. Taxes have the advantage of representing relatively constant [stimulus-response] relationships: the repeated presentation of a single stimulus value appears to elicit, depending on the method of measurement, either a characteristic response or a characteristic probability of response. Both the characteristics of the response

bedürften, aber dann eingesetzt wurden als „specialized tools for analyzing the mechanics of genetic transmission“ (S. 173) (Kohler: *Lords of the Fly*).

38 Zu den Kriterien und Konsequenzen der Wahl von Organismen im Kontext der Experimentalwissenschaft, siehe Richard M. Burian: How the choice of experimental organism matters. Epistemological reflections on an aspect of biological practice. In: *Journal of the History of Biology* 26 (1993), H. 2, S. 351–367.

39 Jerry Hirsch und James C. Boudreau: Studies in experimental behavior genetics. I. The heritability of phototaxis in a population of *Drosophila Melanogaster*. In: *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 51 (1958), H. 6, S. 647–651; Jerry Hirsch: Studies in experimental behavior genetics. II. Individual differences in geotaxis as a function of chromosome variations in synthesized *Drosophila* populations. In: *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 52 (1959), H. 3, S. 304–308. Geotaxis blieb das hauptsächliche Betätigungsfeld Hirschs bis Anfang der 1970er Jahre, als er begann, Konditionierung in *Drosophila* und *Phormia regina* zu untersuchen. Hirsch setzte die Geotaxis-Selektionsexperimente jedoch fort und etablierte damit eines der längsten wissenschaftlichen Experimente in künstlicher Selektion in Metazoen (mehr als 1.000 Generationen; siehe Roubertoux: Jerry Hirsch, S. 562).

and the probability of the response have been shown to vary as a function of two parameters, the value of the stimulus presented and the strain of organisms stimulated.⁴⁰

Wie angedeutet, gab es eine etablierte Praxis der Erforschung von Taxien. Nichtsdestotrotz ist die Wahl des Modellverhaltens bemerkenswert im Kontext von Tryons vorherigen Arbeiten zur Erbllichkeit kognitiver Fähigkeiten der Ratten und im Hinblick auf das angesprochene Publikum: Die Studien sprachen anders als viele frühere Arbeiten zu Taxien weder Forscher*innen in der Physiologie noch in der Genetik oder Entomologie an, sondern richteten sich an Psycholog*innen mit einem Fokus auf vergleichenden Fragestellungen. Die Fragen, für die sich dieses Publikum interessierte, betrafen Aspekte der Persönlichkeit, Intelligenzleistungen, Lernfähigkeit und andere komplexe mentale Phänomene, in denen Vererbung und Erworbenes in vielfältiger Weise zusammenspielen. Die Taxien erscheinen im Vergleich dazu als einfache, angeborene und in erster Linie physiologische Reaktionen. Allerdings war es gerade dieser Aspekt, der Taxisphänomene für eine verhaltensgenetische Analyse in Hirschs Sinne interessant machte. Tryon und Hirsch untersuchten individuelle Unterschiede, also Variation innerhalb einer Art oder einer gegebenen Population. Für Gegenstände einer differentiellen Psychologie wie Intelligenz und Lernfähigkeit war es selbstverständlich, solche Variation vorauszusetzen, wenn auch umstritten war, wo die Ursachen der Variabilität lagen. Wenn es sich aber zeigen ließe, dass selbst basale Reaktionen, die eindeutig als durch den Instinkt, also durch angeborene artspezifische Reiz-Reaktions-Muster bestimmt galten, ebenfalls individuelle Variation aufwiesen, so erschienen auch höhere kognitive Fähigkeiten in einem anderen Licht. Die Rechtfertigung der Wahl eines basalen Verhaltensphänomens ist somit ähnlich motiviert wie die der Wahl eines „niederen“ Organismus und hängt mit dieser zusammen, insofern vorausgesetzt wird, dass „höhere“ Organismen komplexes, d. h. aus basalen Verhaltensformen zusammengesetztes Verhalten aufweisen: „[The lower organisms'] reactions may be thought of as the emergent behavior which has developed through evolution into the complex behaviors of higher organisms.“⁴¹

In diesem Sinne sind Phototaxis und Geotaxis Modelle für basale Komponenten von komplexen Verhaltensformen. Die Erforschung der individuellen Variation bei diesen basalen Reizantworten konnte somit als Beitrag zur Untersuchung der höheren Fähigkeiten verstanden werden, die sich letzten Endes als komplexe Kombinationen von Reiz-Reaktions-Ketten rekonstruieren ließen, die dann allesamt als zu individueller Variation fähig erscheinen mussten. Wie oben erläutert, war die Zerlegung komplexer Verhaltensformen ein zentraler Aspekt von Hirschs Ansatz (sowie der entstehenden Verhaltensgenetik allgemein), und es lag nahe, deshalb

⁴⁰ Hirsch und Boudreau: *Experimental behavior genetics*, S. 647.

⁴¹ Hirsch und Tryon: *Mass screening*, S. 402.

mit einfachen Verhaltensformen zu beginnen. Es ging dann darum, einen neuen experimentellen und konzeptuellen Ansatz zu etablieren, der auch auf andere Organismen und andere (in Komponenten zerlegte) Verhaltensformen angewandt werden konnte: „Knowledge gained from such studies may provide conceptual models leading to an understanding of how hereditary and stimulus components interact in determining higher forms of behavior.“⁴²

Die Taxien wurden in der Regel als artspezifische Merkmale aufgefasst und seit Carpenters Studie wurde die Art *Drosophila melanogaster* als negativ geotaktisch und positiv phototaktisch angesehen. Wenn individuelle Variation in Betracht gezogen wurde, dann in Form von Mutationen, die einen qualitativen Unterschied bewirkten, etwa Fliegen, die sich nicht zum Licht bewegen, wobei die Ursache durchaus im Seh- oder Bewegungsapparat liegen konnte, oder in Form von verschieden starker Ausprägung des Merkmals als Abweichung von einem Normalwert. Gemäß letzterer Auffassung bewegen sich Individuen mehr oder weniger stark zum Licht oder entgegen der Gravitation, wobei ein Ausbleiben der Bewegung einen Grenzfall darstellt. Wie schon erwähnt, grenzte Hirsch sich von Sichtweisen ab, die ein arttypisches Verhalten mit allenfalls Abweichungen von einer Norm (also Uniformität) annahmen.

Es ging Hirsch von Beginn an darum, individuelle Unterschiede festzustellen. Die ursprüngliche Versuchsanordnung in den Experimenten, die er mit Tryon publizierte, war jedoch nur in der Lage festzustellen ob, wie stark und wie konsistent einzelne Fliegen sich entgegen der Gravitation bewegten. Die Fliegen wurden hier am Boden eines Reagenzglases gesammelt und ein zweites Reagenzglas mit der Öffnung nach unten auf das erste montiert, um dann zu registrieren, welche Fliegen nach 15 Sekunden bis in das obere Reagenzglas gelaufen waren (in der Enge eines Reagenzglases fliegen die Fruchtfliegen nicht). Ähnliche Vorrichtungen waren auch zuvor schon benutzt worden. Das Vorhandensein oder der Grad *positiv* geotaktischen Verhaltens konnte hier nicht gemessen werden. Die Annahme eines Normalverhaltens – in dem Fall negative Geotaxis – war dem Apparat somit eingeschrieben. Zudem konnte nicht zwischen Abweichungen in Bezug auf Taxis-relevante und andere Aspekte des Verhaltens (etwa Aktivitätsgrad der Fliegen) unterschieden werden: „In the test-tube apparatus a very active animal actually has little alternative to going up. Animals that received low scores may have received them for any one of a number of reasons.“⁴³

42 Hirsch und Tryon: Mass screening, S. 402.

43 Erlenmeyer-Kimling, Hirsch und Weiss: Experimental behavior genetics, S. 723.

Hirschs wichtigste Innovation bezüglich der materiellen Realisation seines Forschungsansatzes war ein Apparat, den er als „multiple-unit classification maze“ bezeichnete (siehe Abb. 1).

In the present study there are no restrictions on the sign of the taxis. Apparatus is used which affords objective and automatic measurement of both positive and negative geotactic behavior in populations under a single set of stimulus conditions as well as reliable mass-screening measurements of [individual differences] in the expression of each.⁴⁴

Die Fliegen, die einer heterogenen Population entstammten, wurden in Gruppen von mehreren Hundert Individuen in den Apparat geschleust (von der in Abb. 1 rechten Seite). Vom Licht und der Nahrung auf der anderen Seite des Apparates angelockt, gelangten sie an einen Kreuzungspunkt, an dem sie entweder in Rich-

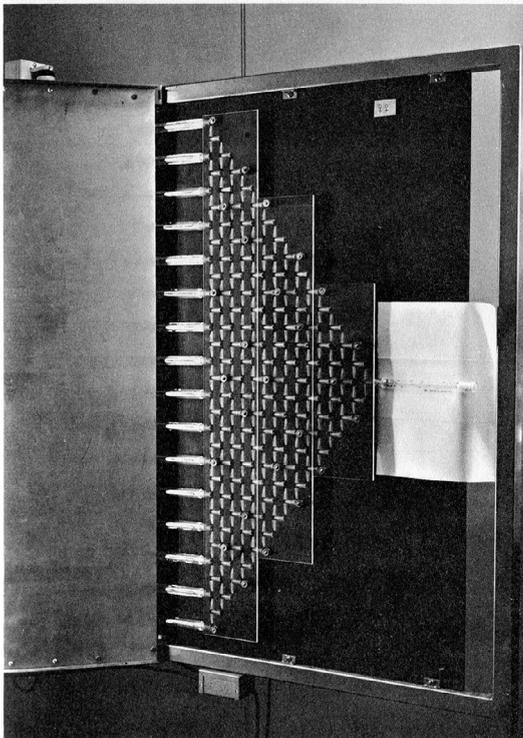


Abb. 1: Theodosius Dobzhansky: Hirsch's classification maze for geotaxis, 1968, © Rockefeller University Press.

⁴⁴ Erlenmeyer-Kimling, Hirsch und Weiss: Experimental behavior genetics, S. 723.

tung der Gravitation oder entgegen der Gravitation laufen konnten. In einem Durchlauf trafen die Fliegen auf 15 solcher Kreuzungspunkte. Entsprechend der Anzahl ihrer Auf- oder Abwärtsbewegungen landeten sie in einem von 16 Zielgefäßen und es konnte ihnen ein entsprechender Wert (*score*) zugewiesen werden.

Hirsch führte nun mithilfe dieses Apparates zur Messung des geotaktischen Verhaltens Selektionsexperimente durch, bei denen die Fliegen mit den höchsten und die mit den niedrigsten Werten jeweils untereinander verpaart wurden. Es gelang so, zwei klar getrennte Populationen zu erzeugen, deren Individuen positiv oder negativ geotaktisch waren. Durch zusätzliche reverse Selektion, d. h. Selektion für negative Geotaxis in Positiv-Linien und umgekehrt, sowie Kreuzungen zwischen den Linien und Vergleiche der genetischen Varianz in den ersten und zweiten Nachkommengenerationen ergaben sich folgende Resultate:

(a) the sign of the taxis [is] a property of the genotype; (b) additive polygenic determination; (c) autosome and X-chromosome involvement; (d) possible partial dominance of positive geotactic factors; (e) a sizeable residual genetic variance after prolonged selection.⁴⁵

Parallel zu diesen Versuchen führte Hirsch eine Reihe von Experimenten durch, die darauf abzielten, die zugrunde liegende genotypische Variation besser zu charakterisieren. Hierbei machte Hirsch von den Vorteilen des etablierten Versuchstiers und der bereits entwickelten *trick systems* Gebrauch. Insbesondere setzte er genetische Marker in Form von leicht beobachtbaren morphologischen Merkmalen ein, die mit Genvariationen an bekannten Chromosomenorten korrelierten, sowie Chromosomeninversionen, die *crossing-over* (den Austausch von Material zwischen Chromosomen) verhinderten, und sogenannte *balanced lethals*, die in Kombination mit den Inversionen genutzt wurden, um Chromosomen in einer Population zu fixieren (da diese letalen Mutationen dazu führten, dass sich Fliegen, die nicht die gewünschte Kombination von Chromosomen aufwiesen, nicht vermehrten):

The existence of these relationships [marker genes, inversions, balanced lethal systems] makes it possible through breeding procedures to synthesize populations having almost any desired genetic composition. It is in this way that the chromosome can be made the unit of analysis on the independent variable.⁴⁶

Linien mit derart synthetisierten Chromosomen wurden von Hirsch zunächst in dem Apparat getestet mit dem Ergebnis, dass Populationen mit zwei fixierten Chromosomen, die also in Bezug auf zwei Chromosomen Isogenie und damit weniger genetische Varianz aufwiesen als Populationen mit nur einem fixierten Chromosom, entsprechend auch weniger Varianz in Bezug auf den Phänotyp aufwiesen. In die-

⁴⁵ Erlenmeyer-Kimling, Hirsch und Weiss: *Experimental behavior genetics*, S. 731.

⁴⁶ Hirsch: *Studies*, S. 306.

sem Sinne bestätigten die Experimente den Anteil genetischer Variation an den individuellen Unterschieden bezüglich des geotaktischen Verhaltens. In weiteren Versuchen wurden die synthetisierten Populationen mit den positiven und negativen Selektionslinien gekreuzt. Die Resultate machten deutlich, dass es sich um multifaktorielle Vererbung handelte (Polygenie), bei der eine Gruppe von Genen, die auf allen drei untersuchten Chromosomen lokalisiert waren, involviert war.⁴⁷ Zudem ließen sich Unterschiede feststellen bezüglich des Beitrags der jeweiligen Chromosomen zur Variabilität des Verhaltens sowie bezüglich der Reaktion der Chromosomen auf Selektion. Obwohl diese Resultate es nicht erlaubten, involvierte Gene zu identifizieren, geschweige denn, ihre Rolle in den biochemisch-physiologischen Prozessen aufzuzeigen, so war dies doch die Vision, die den Ansatz anleitete:

Analysis of the role of the chromosomes in behavioral variation suggests that it is now possible to specify with greater precision than ever before the structural basis of behavior. In organisms whose chromosomes are well mapped against their morphology, the chromosome map will suggest what structures intervene between a given chromosome and the behaviors with which it correlates.⁴⁸

Obwohl die Leistungen des Experimentalsystems hinter den formulierten Zielen zurückblieben, gelang es Hirsch doch, einen Forschungsansatz zu etablieren, in dem die geotaktische Reaktion der Fruchtfliege als multifaktorial vererbtes Merkmal der Untersuchung zugänglich gemacht wurde. Somit konnten die genetischen und letztlich auch die molekularen Mechanismen in dieser Art und in Bezug auf dieses Merkmal stellvertretend für andere Organismen und (komplexere) Verhaltensformen erforscht werden.⁴⁹

⁴⁷ *Drosophila melanogaster* verfügt über vier Chromosomenpaare. Eines davon ist wesentlich kleiner als die anderen und wurde von Hirsch vernachlässigt.

⁴⁸ L. Erlenmeyer-Kimling und Jerry Hirsch: Measurement of the relations between chromosomes and behavior. In: *Science* 134 (1961), H. 3485, S. 1068–1069, hier S. 1069.

⁴⁹ Der auf einzelne Gene zielende Mutagenese-basierte Ansatz von Seymour Benzer (1921–2007) sollte sich jedoch als geeigneter herausstellen, um die molekularen Mechanismen zu untersuchen. Siehe Robert Meunier: Project knowledge and its resituation in the design of research projects. Seymour Benzer's behavioral genetics, 1965–1974. In: *Studies in History and Philosophy of Science Part A* 77 (2019), S. 39–53.

Hirschs Begriff des Verhaltens im Kontext der Verhaltensbiologie

Zum Schluss soll der Begriff des Verhaltens, der sich aus Hirschs Ansatz ergab und der in ähnlicher Weise der Verhaltensgenetik, der Hirsch sich zuordnete, zugrunde lag, noch einmal charakterisiert werden. Zu diesem Zweck ist es hilfreich, die Konzeptualisierung von Verhaltensmerkmalen in der Verhaltensgenetik mit jenen der experimentellen Psychologie behavioristischer Prägung und vor allem der Ethologie zu vergleichen und zu beobachten, wie Hirsch seine Sichtweise von diesen Strömungen abgrenzte. Hirsch bestimmte den Verhaltensbegriff der Verhaltensgenetik in der Tat im Kontrast zum Verhaltensbegriff anderer Forschungstraditionen. Seine Kritik an der Uniformitätsannahme diente ihm hier zur Unterscheidung von drei Ansätzen in der Verhaltensforschung:

*(a) The common properties of behavior are studied both among the individual members of a species and among the different species. (b) The similarities in behavior are studied among the individual members of a species while the characteristic differences are studied among species. (c) The similarities and differences in behavior are studied among individuals, populations, and species.*⁵⁰

Die Annahme einer Uniformität über Artgrenzen hinweg (a) lag nach Hirsch vielen physiologischen Studien zugrunde, die Organismen exemplarisch untersuchten, um Prinzipien oder Mechanismen zu bestimmen, von denen angenommen wurde, dass sie einer großen Klasse von Organismen eigen seien. Auch den Behaviorismus ordnete Hirsch dieser Sichtweise zu, insofern dieser auf der Annahme beruhte, dass jeder Organismus in gleicher Weise auf Reize konditioniert werden kann. In gewisser Weise reihte sich Hirsch in diese Tradition ein, da bei ihm die Fruchtfliege im Grunde stellvertretend für das gesamte Tierreich (und den Menschen) stand. Jedoch war die Eigenschaft, die er an ihr stellvertretend untersuchte, eben gerade die Variabilität der (basalen) Verhaltensformen.

Die Ethologie sah Hirsch durch die Annahme von Uniformität innerhalb einer Art gekennzeichnet (b). Nach Hirschs Lesart wurde Verhalten hier in derselben Weise wie morphologische Strukturen als taxonomisches Merkmal aufgefasst. Verhaltensformen verwandter Arten, ob sie offensichtliche Ähnlichkeiten aufweisen oder nicht, konnten so als Homologien identifiziert werden, also als Merkmale, die durch Abstammung mit Abwandlung aus den Verhaltensformen gemeinsamer Vorfahren hervorgegangen sind. Jede Art verfügt demnach über charakteristische an-

⁵⁰ Erlenmeyer-Kimling, Hirsch und Weiss: *Experimental behavior genetics*, S. 722; siehe auch Hirsch: *Behavior genetics*, S. 1436.

geborene Verhaltensmerkmale, die durch den Prozess der Evolution als Anpassung an die Umweltbedingungen entstanden sind. In Hirschs Darstellung der Auffassung der Ethologie geht Variation zwischen Individuen einer Art entweder auf Umwelteinflüsse zurück oder stellt lediglich Abweichungen vom normalen Typus der Art dar. Hirsch beschleunigte der Ethologie deshalb typologisches Denken im Sinne Mayrs.⁵¹ In der Tat war in der Ethologie ein Merkmalsbegriff vorherrschend, der Verhaltensformen im Kontext der biologischen Systematik (Taxonomie und phylogenetische Rekonstruktion) verortete. Dies kommt zum Beispiel in folgendem Zitat aus dem *Russischen Manuskript* von Konrad Lorenz (1903–1989), einem der einflussreichsten Ethologen, zum Ausdruck:

Die arteigene Verhaltensweise ist nicht etwas Variables, das die Tiere tun können oder nicht tun können, sondern ein Merkmal, das die betreffende systematische Gruppe *hat*, so wie sie Klauen, Schnäbel oder Flügel von bestimmter Form hat!⁵²

Lorenz behandelte Verhaltensmerkmale demnach begrifflich analog zu morphologischen Merkmalen. Auch Hirschs eigener Verhaltensbegriff, den er als zentral für die Verhaltensgenetik betrachtete, orientierte sich daran, wie morphologische Merkmale aufgefasst wurden. Bei ihm lag jedoch nicht eine systematisch-phylogenetische Sichtweise zugrunde, sondern eine genetische. In der Genetik hatten Merkmale eine erbliche Komponente, wenn sich Unterschiede zwischen Individuen auf genetische Unterschiede zurückführen ließen, etwa im Selektions- oder im Kreuzungsexperiment.

Solche auf Unterschiede abzielenden experimentellen Ansätze interessierten Ethologen wie Lorenz jedoch hauptsächlich in Bezug auf Unterschiede zwischen Arten. Jede der kontrastierten Merkmalsausprägungen wurde hier als vererbt innerhalb einer Art ausgewiesen. Der für Lorenz entscheidende experimentelle Ansatz war nicht das Selektions- oder Kreuzungsexperiment, sondern das Experiment mit Erfahrungsentzug. Hier wurden dem sich entwickelnden Tier genau jene Umweltfaktoren vorenthalten, die ein Lernen bestimmter Verhaltensformen ermöglichen konnten. Zeigte das Tier dennoch die entsprechende Verhaltensform, dann galt diese als angeboren und somit vererbt.⁵³ Obwohl das Tier auch in einem solchen Experiment immer noch vielen Umwelteinflüssen ausgesetzt war, die sich unter Umständen als notwendig für die Entwicklung des Verhaltens erweisen konnten, konnte nach Lorenz dennoch von angeborenem Verhalten gesprochen werden, wenn diese Umwelteinflüsse keine Information über den Umweltaspekt

51 Hirsch: Behavior genetics, S. 1436.

52 Konrad Lorenz: Die Naturwissenschaft vom Menschen. Eine Einführung in die vergleichende Verhaltensforschung. Das „Russische Manuskript“ (1944–1948). München 1992.

53 Konrad Lorenz: Evolution and Modification of Behavior. Chicago/London 1965, insbes. Kap. 7.

enthielten, auf den sich das Verhalten bezog.⁵⁴ Wie Lorenz im Hinblick auf ein Beispiel festhielt:

Whatever wonders epigenetical phenogeny may perform, for instance, in the ontogeny of a stickleback, it cannot possibly extract from the factors indispensable for healthy growth (light, oxygen, sufficient food etc.), the information that the rival who must be fought is red on the underside.⁵⁵

Verhaltensmerkmale wie die Bekämpfung von Rivalen sind arterhaltend – sie sind das Ergebnis phylogenetischer Anpassung. Hier zeigt sich, dass die Ethologie und die Verhaltensgenetik durch abweichende Interessen charakterisiert waren. Wie Lorenz deutlich macht:

As students of behavior, we are not interested in ascertaining at random the innumerable factors that might lead to minute, just bearable differences of behavior bordering on the pathological. What we want to elucidate are the amazing facts of adaptedness.⁵⁶

Aus dieser Perspektive waren individuelle Unterschiede innerhalb einer Art aus der Analyse ausgeschlossen, da diese nicht das Resultat phylogenetischer Anpassung sein konnten. Sie waren allenfalls als Variationen innerhalb der einer Art eigenen Variationsbreite aufzufassen, welche für die Arterhaltung noch toleriert werden kann. Andernfalls mussten die Variationen, auf denen sie beruhten, wenn sie sich als erblich erwiesen, als pathologisch gelten.

Hirsch und der Verhaltensgenetik insgesamt ging es, wie gesagt, anders als den Ethologen gerade um diese individuellen Unterschiede innerhalb einer Art (der Ansatz (c) in Hirschs Kategorisierung). Die Verhaltensgenetik sollte die genetischen Korrelate von Verhaltensmerkmalen identifizieren und diese von Umweltfaktoren trennen. Selbst wenn die Verhaltensgenetik in diesem Sinne keine Entwicklungsprozesse analysierte, so leistete sie damit doch einen Beitrag zur Beantwortung der Frage nach der Ontogenese der Verhaltensmerkmale im Sinne von Nikolaas Tinbergens (1907–1988) Unterscheidung der verschiedenen Ziele der Verhaltensforschung im weiten Sinne.⁵⁷ Der Ethologie, wie sie von Lorenz vertreten wurde, ging es hingegen in erster Linie um Fragen nach der Evolution und

54 Zu Lorenz' Position und der Kritik daran, siehe Matthias Wunsch: Instinktverhalten bei Tieren. Die Debatte zwischen Konrad Lorenz und Daniel Lehrman. In: Philosophie der Tierforschung. Bd. 1: Methoden und Programme. Hg. von Martin Böhnert, Kristian Köchy und Matthias Wunsch. Freiburg/München 2016, S. 277–339.

55 Lorenz: Evolution, S. 106.

56 Lorenz: Evolution, S. 32.

57 Nikolaas Tinbergen: On aims and methods of ethology. In: Zeitschrift für Tierpsychologie 20 (1963), S. 410–433. Tinbergen unterschied Fragen nach der Funktion, Evolution, Verursachung und Ontogenese von Verhalten.

dem arterhaltenden Wert eines Merkmals. Die Frage nach der Ontogenese war aus dieser Perspektive sekundär, insofern sie nur dort interessant war, wo ein Merkmal bereits als Anpassung ausgewiesen war.

Aus Hirschs Perspektive konnte die Frage nach den kausalen Faktoren hingegen für jedes Merkmal gestellt werden, in Bezug auf welches sich individuelle Unterschiede feststellen ließen, und diese waren aus seiner Sicht keineswegs nur evolutionär insignifikante Merkmale. Geotaxis etwa schien ein fundamentales Verhaltensmerkmal mit weitreichenden Konsequenzen für die Arterhaltung darzustellen. Dennoch zeigten Hirschs Untersuchungen, dass Populationen eine große Variationsbreite aufweisen, die nicht nur durch ein Mehr oder Weniger, sondern durch die Koexistenz diametral entgegengesetzter Ausprägungen des Verhaltensmerkmals gekennzeichnet ist (positiv versus negativ geotaktisch). Dies warf ein anderes Licht auf die Frage nach der Evolution. Gerade in Bezug auf Verhaltensmerkmale schien die Fixierung einer Merkmalsausprägung in einer Population eher die Ausnahme als die Regel darzustellen. Im Rahmen des dem typologischen Denken gegenübergestellten Populationsdenkens wurde Evolution dann auch entsprechend als variationserhaltend aufgefasst. Selektionsexperimente konnten nach Hirsch Aufschluss darüber geben, unter welchen Bedingungen und durch welche genetischen Mechanismen Merkmale fixiert werden im Sinne einer stark limitierten Variationsbreite in der Verhaltensausprägung.⁵⁸

Hirschs Kritik an der Ethologie in Bezug auf die Vernachlässigung der individuellen Variation steht allerdings auch die reziproke Kritik der Ethologie an der Verhaltensgenetik gegenüber. So schrieb Daniel Freedman (1927–2008), der sich als Humanethologe begriff:

The fields of animal and human behavior-genetics are characterized by what seem to be arbitrary interests in a variety of phenotypes. [...] What is needed is a theoretical guideline capable of specifying which phenotypes are of fundamental importance and which are not.⁵⁹

58 Jeffrey P. Ricker und Jerry Hirsch: Evolution of instinct under long-term divergent selection for geotaxis in domesticated populations of *Drosophila melanogaster*. In: Journal of Comparative Psychology 99 (1985), H. 4, S. 380–390.

59 Daniel Freedman: An ethological approach to the genetical study of human behavior. In: Methods and Goals in Human Behavior Genetics. Hg. von Steven G. Vandenberg. New York/London 1965, S. 141–161, hier S. 141. Ein ähnlicher Schwerpunkt auf der Rolle der Evolution und der Signifikanz von Merkmalen als Anpassungen findet sich in einer Übersichtsdarstellung zur Verhaltensgenetik in einem Handbuch zur Tierpsychologie: Jakob Parzefall: Vererbung und Verhalten. In: Tierpsychologie. Die biologische Erforschung tierischen und menschlichen Verhaltens. Hg. von Roger Alfred Stamm. Weinheim/Basel 1984 (1978), S. 216–228.

Freedman selbst untersuchte die genetischen Grundlagen der Variation in Verhaltensmerkmalen innerhalb einer Art (hier Mensch), betonte jedoch, dass es sich hierbei um Aspekte des Verhaltens von Kleinkindern handelt, „which seem to have strong evolutionary significance: Smiling and the fear of strangers.“⁶⁰ Die evolutionstheoretische Bewertung eines Merkmals sollte also einer genetischen Analyse vorausgehen.

Die Verhaltensgenetik, wie sie von Hirsch vertreten wurde, so lässt sich zusammenfassend feststellen, zielte mit ihrem experimentellen Ansatz auf individuelle, also artinterne Unterschiede ab, um die kausalen Faktoren der Vererbung und Entwicklung näher zu bestimmen. Während es dem Behaviorismus darum ging, Konditionierung als universales Prinzip des Erwerbs von Verhaltensmustern zu etablieren, war die Ethologie in erster Linie an angeborenen, artspezifischen Merkmalen im Sinne phylogenetischer Anpassungen interessiert.

Danksagung

Die Arbeit an diesem Beitrag wurde gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) – Projektnummer 362545428. Ich danke den Teilnehmenden des Oberseminars „Perspektiven der Wissenschaftsgeschichte“ am Lehrstuhl Wissenschaftsgeschichte, Historisches Seminar der LMU München, für die Diskussion einer frühen Version dieses Textes.

Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1** Theodosius Dobzhansky: Hirsch's classification maze for geotaxis. Aus: Theodosius Dobzhansky: *Genetics and the social sciences*. In: *Genetics. Proceedings of a Conference under the Auspices of the Russell Sage Foundation, the Social Science Research Council, and the Rockefeller University. Second of a Series on Biology and Behavior*. Hg. von David C. Glass. New York 1968, S. 129–142, hier S. 135, mit freundlicher Genehmigung der Rockefeller University Press.

⁶⁰ Freedman: *Ethological approach*, S. 143.