

Ethologie

Tierisches und menschliches Verhalten

1. Angeborene Verhaltensteile bei Tier und Mensch

1. Reflexe

Unbedingter Reflex (siehe Lernverhalten: bedingter Reflex)

Definition:

Reaktion bei der ein Reiz ohne weitere Bedingungen eine bestimmte Reaktion hervorruft. Die Reaktion erfolgt in immer gleicher starrer Weise; einfach Reiz-Reaktions-Verknüpfung

z.B. Liedschlussreflex } Schutzreflex
Kniesehnenreflex }

Auslösbarkeit: überschwelliger Reiz,
Alles-oder-Nichts-Reaktion

Adäquater Reiz: derjenige Reiz, für den ein Rezeptor die größte Empfindlichkeit besitzt (Licht für die Photorezeptoren im Auge, Temperatur für Thermorezeptoren)

Inadäquater Reiz: er nicht oder nur bei sehr hohen Intensitäten erregungsauslösend wirkt (z.B. "Sterne sehen" bei hohen Druckbelastungen des Auges). Sinnesorgane. (S. 208)

Reflexbogen:

Afferenzen
= sensible
Neuronen



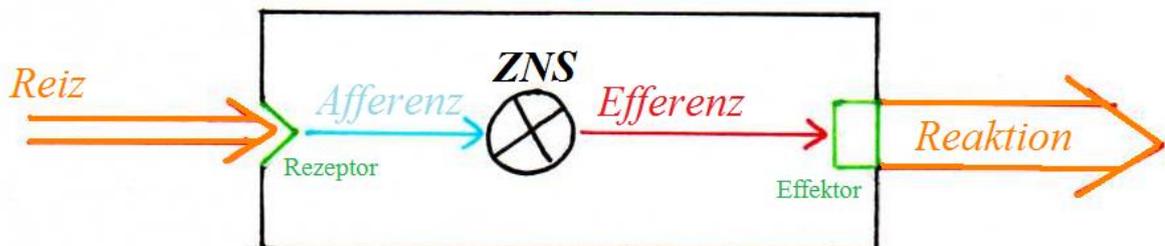
ZNS

Efferenzen
= motorische
Neuronen



Blockschaltbild = Black-Box-Modell

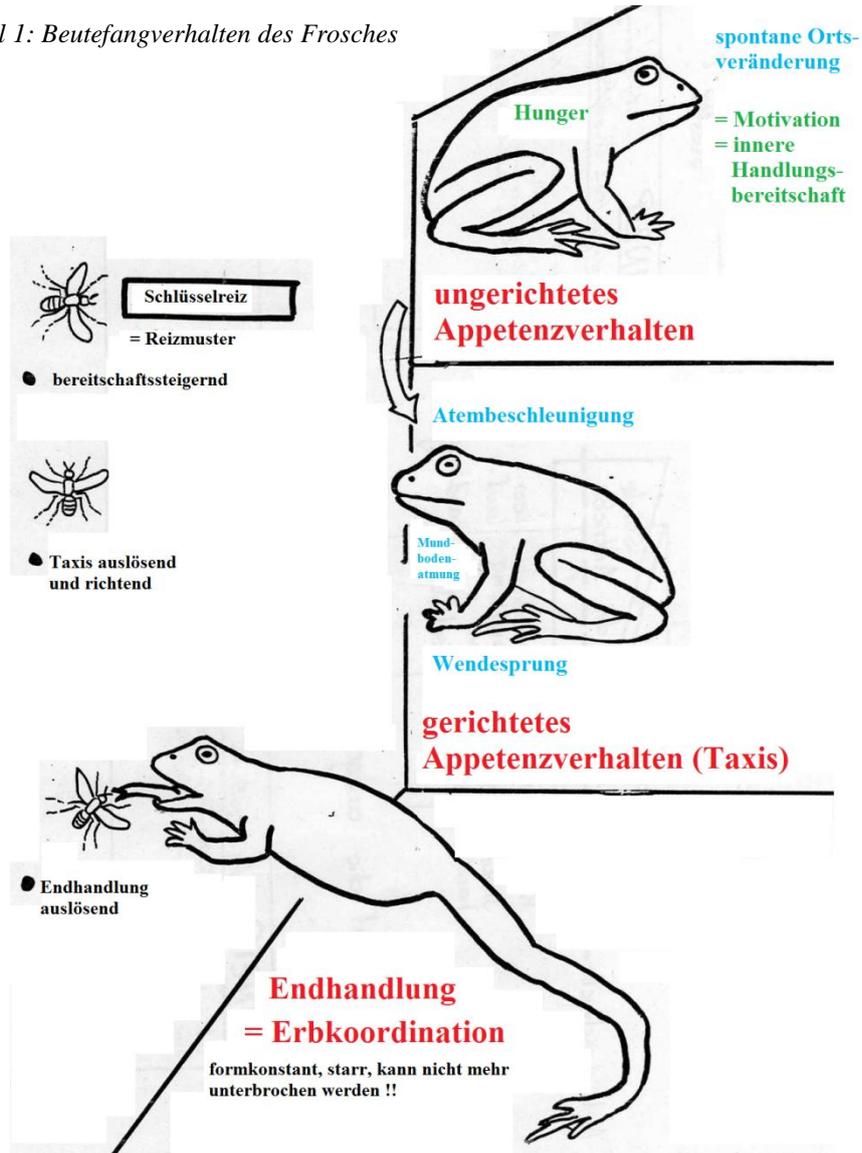
Box = Lebewesen



2. Instinktverhalten

Instinkthandlungen laufen nach bestimmten Schemata ab, die Komplizierter sind als Reflexe, diese aber als Teilvorgänge enthalten könne.

Beispiel 1: Beutefangverhalten des Frosches



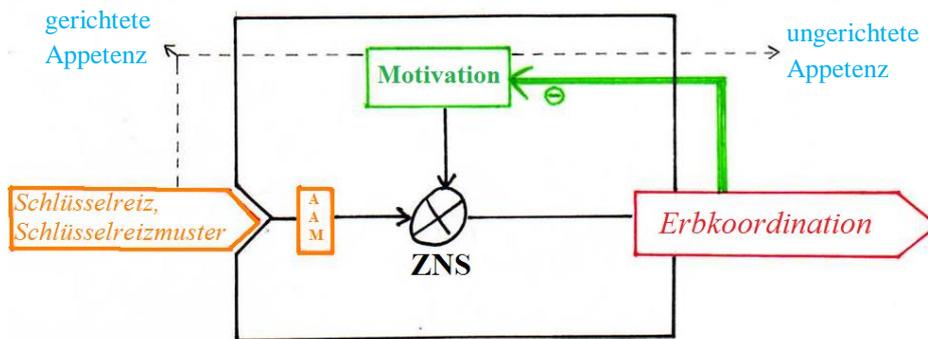
Typisches Instinktverhalten setzt sich zusammen aus:

- ungerichtetem Appetenzverhalten
 - gerichtetem Appetenzverhalten (Taxis)
 - Erbkoordination = Endhandlung
- variabel (Taxien = gerichtete Bewegung)
starr

Auslösbarkeit einer Instinkthandlung

- innere Bedingung = Motivation
- äußere Bedingung = Schlüsselreiz

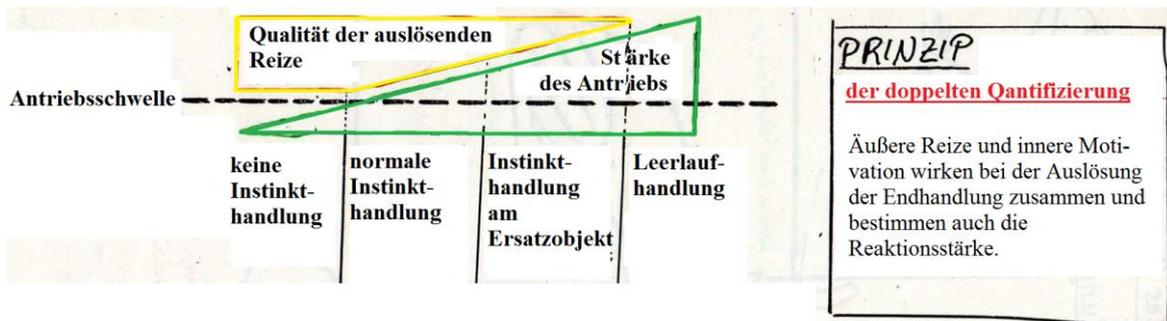
Idealisiertes Blockschaltbild einer Instinkthandlung



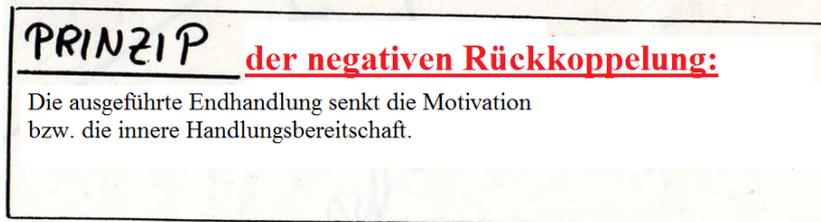
AAM = Angeborener-Auslöse-Mechanismus

Ist ein neurosensorischer Filtermechanismus, der die Umweltinformation analysiert und dann zugeordnete Verhaltensprogramme auslöst.

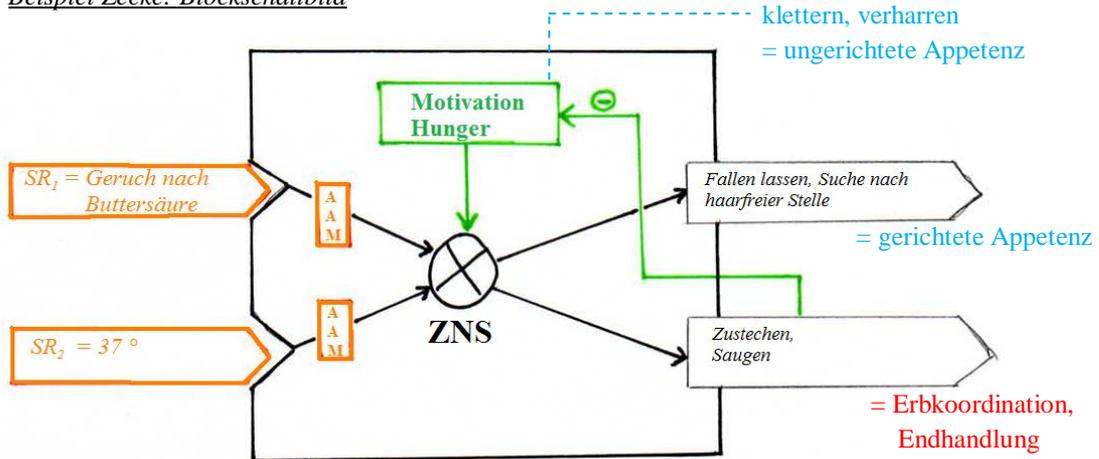
Wie bestimmen äußere Reize und innere Bereitschaft die Reaktionsstärke?



Wie wirkt die ausgeführte Instinkthandlung auf die Motivation zurück?



Beispiel Zecke: Blockschaltbild



Schlüsselreiz (SR):

Diejenigen Reize, die ein Lebewesen als bedeutungstragende Signale erkennt und mit bestimmten angepassten Verhaltensweisen antwortet, bezeichnet man als Schlüsselreiz. Die Bedeutung dieser Reize wird angeborenermaßen erkannt. Sie stellen eine Auswahl aus vielen Reizen dar und diese Auswahl ist für das Tier unverwechselbar.

Attrappenversuche

Prinzip der Reizsummutation und Prinzip der Gestaltwahrnehmung

Attrappenversuche zum Beutefangverhalten des Frosches:

- kleine, bewegte Papierschnetzel + , unbewegt -
- unbewegte, naturgetreue Fliegenattrappe -
- bewegte weiße Attrappe vor weißem Hintergrund -
- bewegte weiße Attrappe vor schwarzem Hintergrund +
- große bewegte dunkle Attrappe - , löst Flucht aus

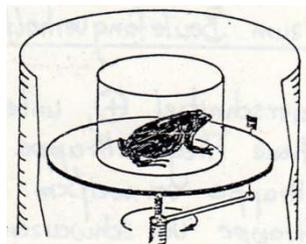
+ = Beutefangverhalten wird erfolgreich ausgelöst

- = Beutefangverhalten wird nicht ausgelöst

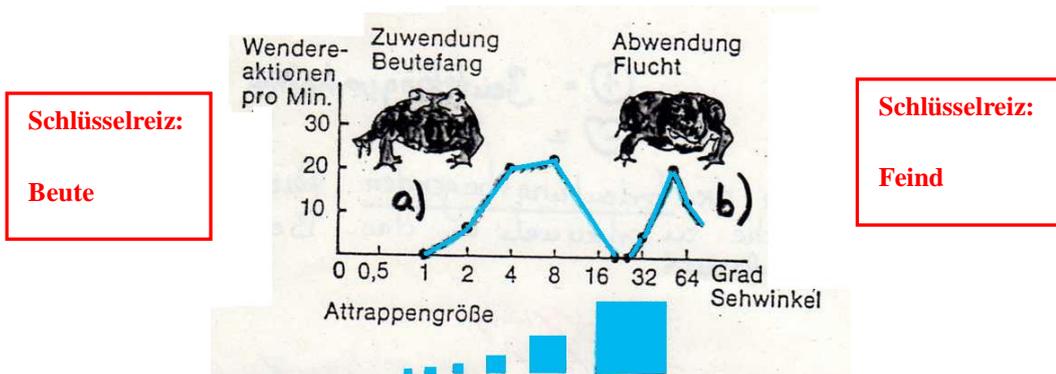
Welche sind nun die bedeutungstragenden Reize um die Beute als solche zu erkennen und das Beutefangverhalten auszulösen?

- **Bewegung**
- **Kontrast** (zum Hintergrund)
- **Größe** (Kleinheit)

Versuchsaufbau



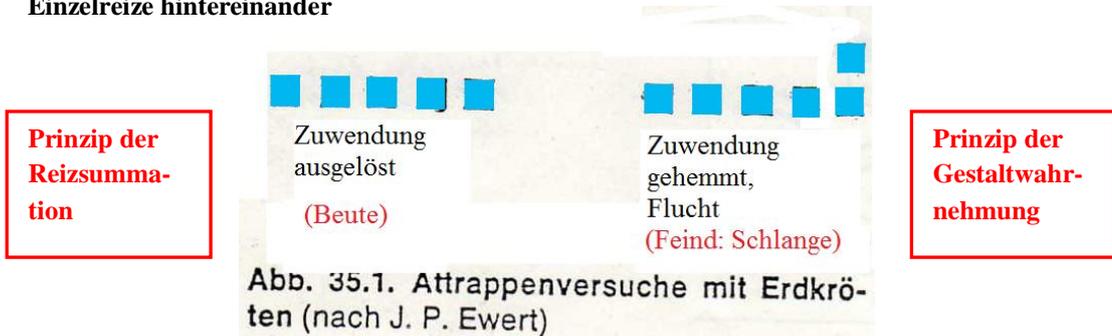
1. Attrappengröße



2. Stellung der Attrappe zur Bewegungsrichtung



3. Einzelreize hintereinander

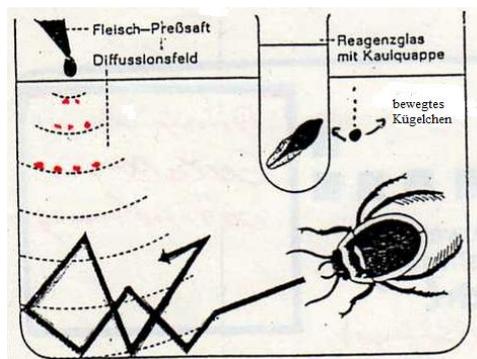


Die Ergebnisse verdeutlichen zwei Prinzipien:

- Ein Schlüsselreizmuster, das aus einer Reihe einzelner Signale besteht, addiert sich in der Wirkung = Prinzip der Reizsummation
- Ein Schlüsselreizmuster kann auch auf Grund der räumlichen Anordnung der Merkmale als Gestalt wahrgenommen werden, d.h. die Einzelreize werden zu einer Gestalt zusammengefasst. = Prinzip der Gestaltwahrnehmung

Beuteverhalten des Gelbrandkäfers

- Chemischer Reiz:
Löst gerichtete Appetenz aus
- Mechanischer Reiz:
Löst Endhandlung aus
(bewegtes Kügelchen)



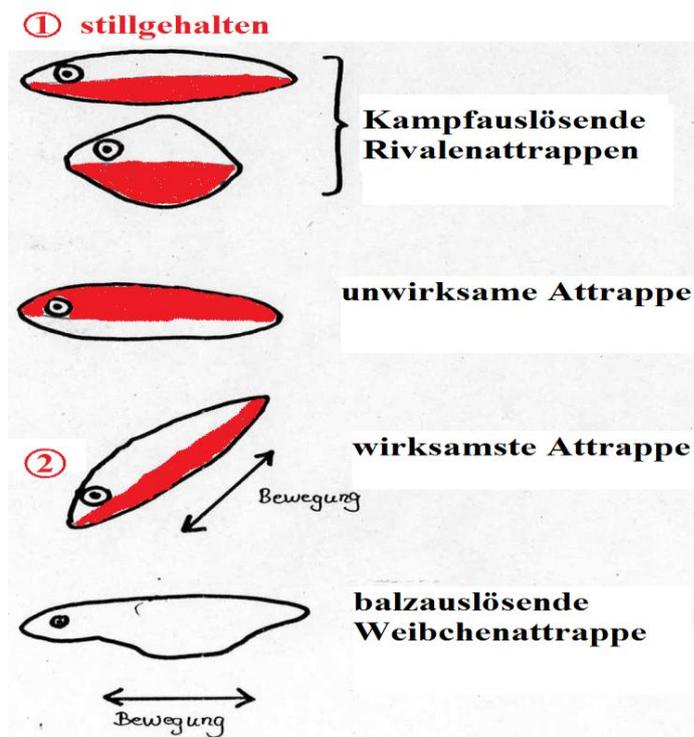
Auslöser (Kommunikation durch Signale)

Sind Schlüsselreize, die von Artgenossen oder Sozialpartnern ausgehen und der gegenseitigen Verständigung dienen. Sie sollen beim Artgenossen oder Sozialpartner eine Antwort auslösen.

Optischer Auslöser:

Beispiel 1: Auslöser im Fortpflanzungsverhalten des dreistachligen Stichling

Attrappenversuch



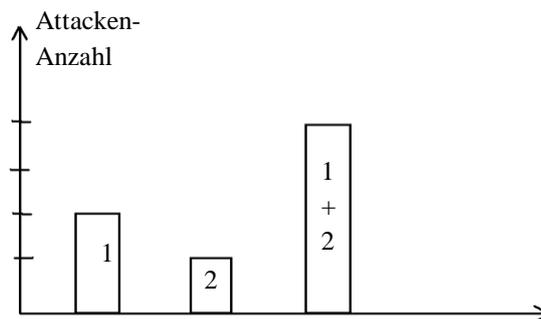
Optische Auslöser (Schlüsselreize) für das Stichlingsmännchen im Revier:

notwendiger Auslöser: Bauchbeschaffenheit	wirkungserhöhend: charakteristische Stellung & Bewegung	AAM erkennt dies als:	Ausgelöst wird:
rot	schräg auf & ab (männchen)	♂ Rivale →	Droh- oder Kampfverhalten
dick	horizontal hin & her (weibchen)	♀ leicht bereit →	Balzverhalten

Reizsummation

Reizsummation messbar:

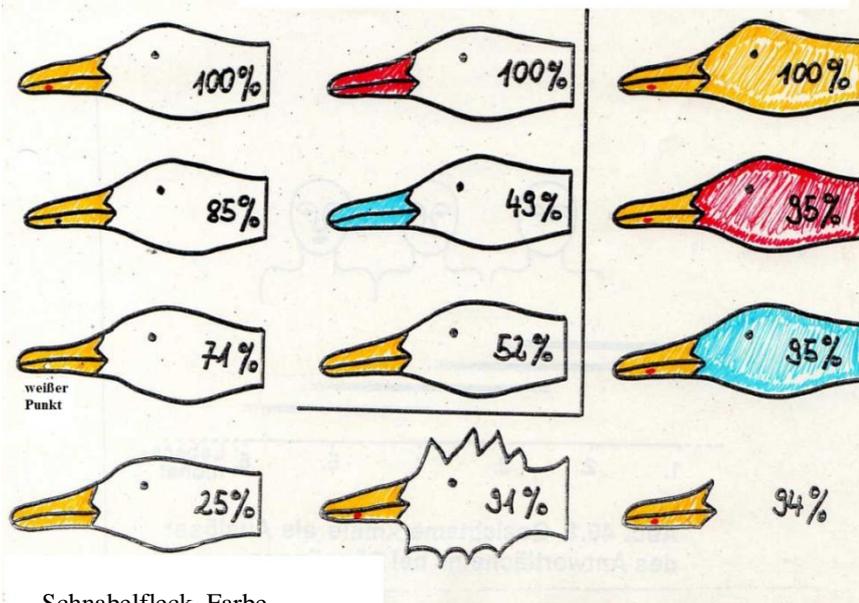
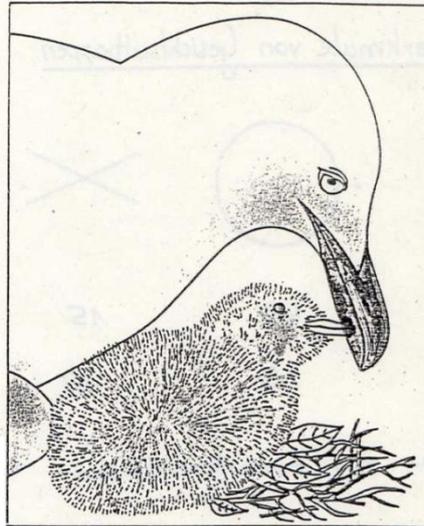
- 1 = Attrappe mit rotem Bauch
- 2 = Weiße Attrappe
- 1 + 2



Beispiel 2: Auslöser der Futterbettelbewegung bei der Silbermöwe

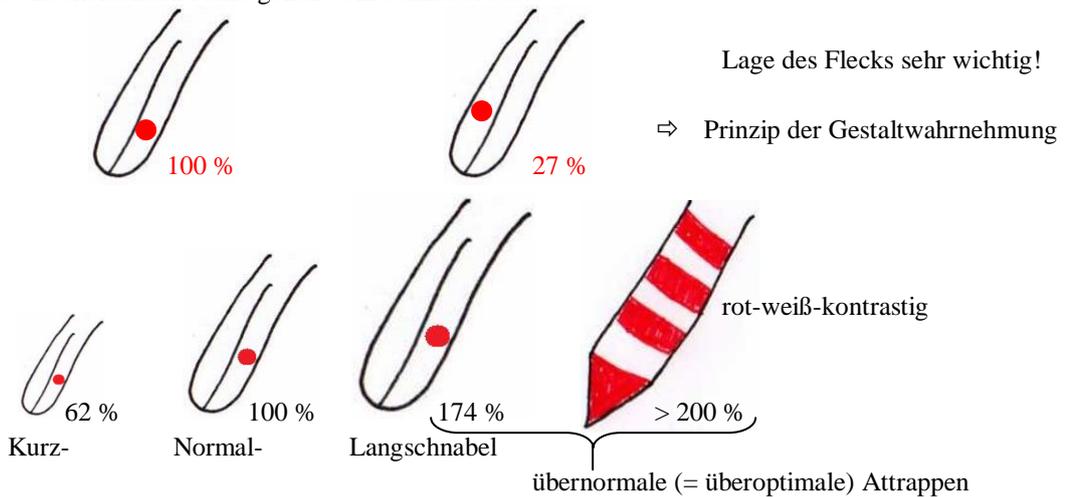
Kickbewegung der Küken pro 30 Sek.

Die Attrappe, die am besten wirkt, wird jeweils als 100 % gesetzt.



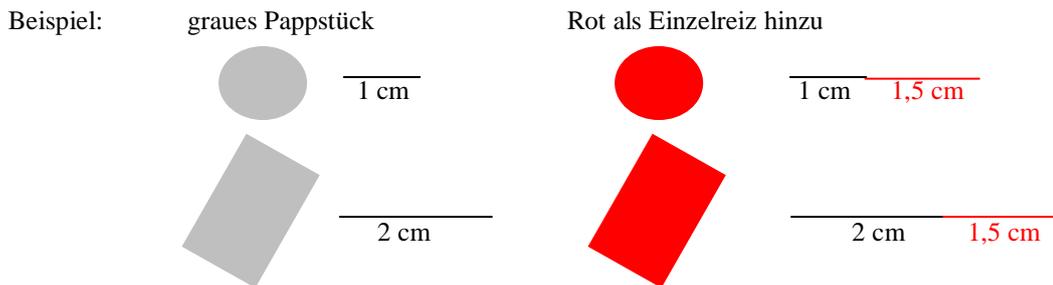
Schnabelfleck, Farbe & Kontrast liese sich vermuten

Die entscheidenden Reize gehen vom Schnabel aus:



Übernormale Attrappen: die oft besser auslösen, als das natürliche Vorbild, aber für andere Zwecke oft ungeeignet wären.

Prinzip der Reizsummation



Der Schlüsselreiz ist eine Reizsumme aus dem ihn zusammensetzenden Einzelreizen.

Anmerkung:

Allgemein sollte eine Attrappe einfach sein, überschaubar sein und nicht zu viele Einzelreize gleichzeitig aufweisen.

Akustische Auslöser

- z.B. Reviergrenze markieren durch Gesänge bei Vögel (Territorialverhalten)
- Grillen – Gezirpe (Balzverhalten)
- Hühnerküken – Angstrufe (Brutpflegeverhalten)
- Hilfeschreie – im Bereich von Kinderstimmen auch bei Erwachsenen („Zuwendeverhalten“)

Chemische Auslöser

- z.B. Pheromone – Sexuallockstoffe
- Territorialverhalten – Reviermarkierung „chemische Hausschilder“
- Verteidigungsverhalten (Stinktief)

		<u>Einzelmerkmale von Gesichtsattrappen</u>			Summe
Säuglingsalter					
2 Mon	15		40	15	~ 69
5 Mon	16		23	10	< 106

gemessen an Zuwendreaktionen

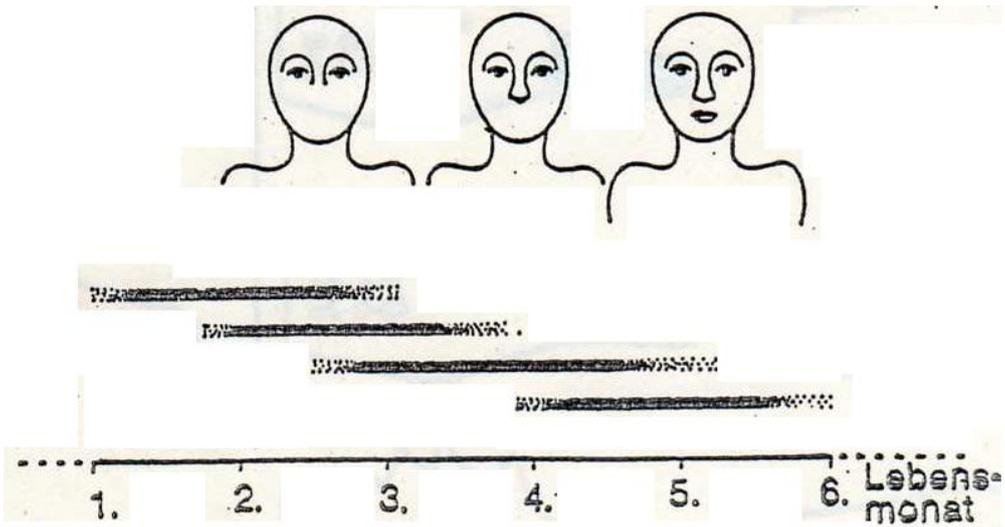
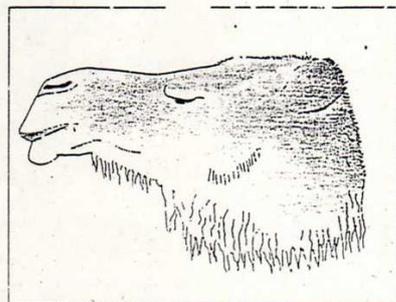
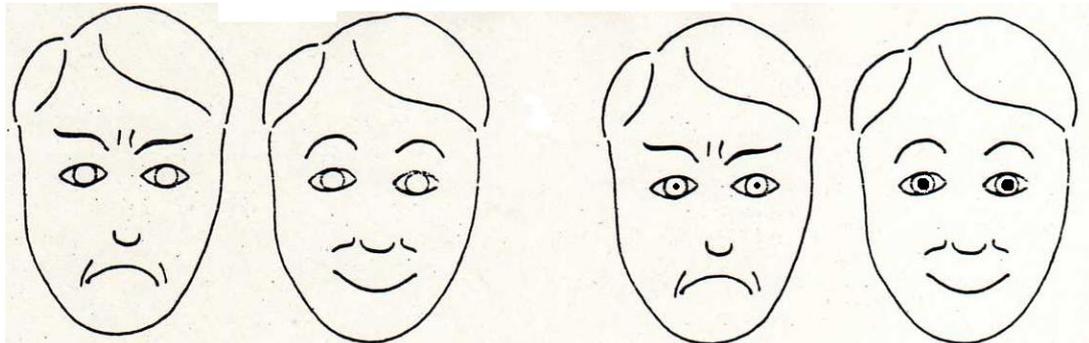
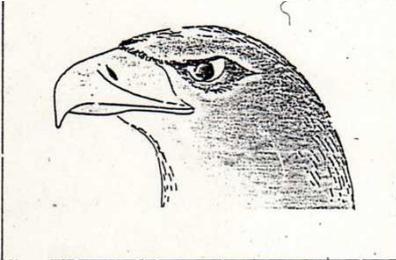


Abb. 40.1. Gesichtsmerkmale als Auslöser des Antwortlächelns bei Säuglingen

Auslöser beim Menschen



Vermenschlichung: das „Kamel“

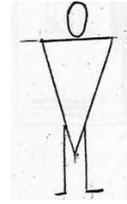


Vermenschlichung: der „Kotter“ Adler



Angeborene Auslöser beim Menschen

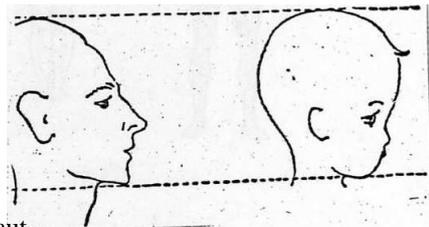
Mann-Schema eckig, hart, markante Gesichtszüge,
breite Schultern, schmale Hüften,
Bart, Körperbehaarung,
ausgeprägtes Muskelrelief;
Deutlich aggressive Signale zum Drohen und Imponieren.



Frau-Schema rund, weich, schmale Schultern,
breite Hüften
wenig/kleine Körperbehaarung,
lange, schmale Beine



Kind-Schema relativ großer, runder Kopf
vorgewölbte Stirn
Pausbacken
Große, unter der Kopfmittle
liegende Augen
kurze, dicke Arme und Beine
rundliche Körperformen, weiche, samtige Haut



Erbbedingte Verhaltensweisen beim Menschen

1. Beobachtung von Neugeborenen
(Schreien, Weinen, Saugen, Greifreflex)
2. Beobachtung von blind geborenen Kindern
(folgen z.B. mit den Augen klappernden Gegenständen, zeigen die typische Mimik bei Lob und Tadel)
3. Beobachtung von taubblinden Kindern
(Lächeln, Zornfalten, Aufstampfen mit Fuß)
4. Homologe Verhaltensweisen verschiedener Kulturen
(Augengruß, Flirtverhalten, Arme hochreißen bei Triumph, Stampfen bei Zorn, ...)
5. AAM beim Menschen
(Streichelgehege mit Jungtieren im Zoo, Kindchenschema, Mann-Frau-Schema, ...)

Hinweise auf Angeborene Verhaltensanteile

1. Beobachtung einzelner Lebewesen unter natürlichen Bedingungen
 - Verhaltensweisen, die unmittelbar nach der Geburt ausgeführt werden, sind angeboren
Bsp. Greifreflex bei menschlichen Säuglingen
Bsp. Frisch geschlüpftes Silbermövenküken pickt nach rotem Schnabelfleck des Elternvogels
 - Verhaltensweisen, die im Leben nur ein einziges Mal oder beim ersten Mal bereits vollendet und perfekt ablaufen, sind angeboren
Bsp. Eine ausgewachsene Seidenspinnenraupe baut 1 mal in ihrem Leben aus einem 3 km langen Faden den Kokon mit sehr komplizierten Bewegungen
Bsp. Junge Kreuzspinne webt ihr erstes Radnetz so perfekt wie alle späteren
 - Verhaltensweisen, die zu einer Zeit ausgeführt werden, zu der die körperlichen Voraussetzungen für einen Erfolg noch fehlen, sind angeboren

Bsp. Grillenlarven führen Bewegungen der Flügelmuskulatur aus – im Rhythmus der Gesänge der Erwachsenen – obwohl die leinen Flügel noch keinen Ton erzeugen können.

2. Kaspar-Hauser-Versuche als Hinweise auf angeborene Verhaltensweisen
Aufzucht unter spezifischem Erfahrungsentzug
 - a) Tiere: z.B. Flugversuche bei Jungtauben
Eine Tiergruppe in engem Käfig gehalten, keine Flügelbewegungen möglich.
Kontrollgruppe normal aufgewachsen.
Ergebnis: Beide Gruppen starten genauso perfekt den Flugversuch
 - b) Mensch: zeigt z.B. Reaktion auf Kindchenschema
Reaktion auf Mann/Frau Schema
Säugling lächelt Gesichtsattrappen an

Untersuchungen hierzu wurden z.B. bei taubblind geborenen Kindern angestellt. Sie zeigen ein Lächeln und den Augengruß.

Sonderformen angeborener Verhaltensweisen

(Bei 1. & 2.: Gleich starke Aktivierung verschiedener Verhaltensweisen, z.B. Kampf- & Fluchttenenz)

1. Umorientierte Handlung

als Konfliktbewältigung

Beispiel: Hahnenkampf

Zwei Hähne kämpfen miteinander. Plötzlich fährt einer der kämpfenden Hähne auf eine vorbeikommende Henne los!

Anstelle den Angriff auf den Gegner zu richten, wird der Angriff **auf ein Ersatzziel gelenkt (umorientiert)**, bei dem die **Angriffstendenz weniger gehemmt ist** als dem Rivalen gegenüber.

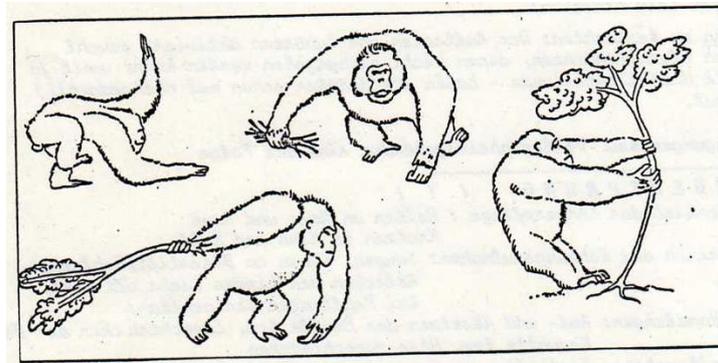
Es wird mit weniger **Aggression** gerechnet.

Typische „Radfahrerreaktion“!

bzw. Motto: „Nach oben buckeln, nach unten treten“!

Beispiel: Schimpansen

Das Ersatzziel des Angriffs sind z.B. Gegenstände:



In besonderen Fällen sogar Umorientierung auf den eigenen Körper möglich:

- hungrige Affen-Babies saugen an ihren Fingern
- verärgerte Affen-Babies beißen sich in ihrem Arm

Umorientierte Handlung beim Menschen:

z. B. mit der Faust auf den Tisch schlagen oder Faustdrohen, weil ein direkter Angriff auf den Gegner nicht möglich ist (z.B. wegen gesellschaftlicher Normen nicht möglich).

2. Übersprunghandlung als Konfliktbewältigung

Beispiel: Hahnenkampf

Zwei kämpfende Hähne beginnen mitten im unentschiedenen Kampf (= Konflikt-Angriff-Flucht) auf den Boden zu picken, obwohl keine Körner da sind.

= Auftreten einer völlig situationsfremden Verhaltensweise !!!

Beurteilungskriterien:

- meist unvollständige Handlungen, also Teile einer anderen Instinkthandlung
- formstarr, artspezifisch
- kein Appetenzverhalten geht voraus (hier z.B. keine Futtersuche)

Enthemmungshypothese

Die beiden Verhaltenstendenzen (Angriffsbereitschaft und Fluchtbereitschaft) sind gleich stark, sie hemmen sich gegenseitig total.

Als Folge üben sie auch keine Hemmwirkung mehr auf weitere Verhaltenstendenzen aus → die drittstärkste aktivierte Verhaltenstendenz setzt sich durch, sie **wird enthemmt** (ohne Schlüsselreiz) !!!

Außer beim Rivalenkampf kommt Übersprunghandlungen auch in der Balz und bei der Brutpflege vor. Meist sind es Verhaltensweisen der Körperpflege.

Übersprunghandlungen beim Menschen:

Häufig bei Rednern zu beobachten: Das Auftreten vor Zuhörern aktiviert sowohl Angriffs- als auch Fluchttendenzen, denen nicht nachgegeben werden kann, weil ja die Rede (oder die Unterrichtsstunde – haben sie darüber schon mal nachgedacht?) gehalten werden muss.

➔ **Konfliktbewegungen bzw. Verlegenheitsgebärden sind die Folge**

ÜBERSPRUNG !!

- aus dem Bereich der Körperpflege: Reiben an Nase und Kinn
Kratzen an Kinn und Kopf
- aus dem Bereich der Nahrungsaufnahme: Saugen, Kauen am Bleistift, Schlucken, Ablecken der Lippen (sehr oft auch bei Prüflingen beobachtbar)
- erworbene Handlungen: Auf- und Absetzen der Brille bzw. Zurechtrücken der Brille
Krawatte bzw. Hose zurechtrücken
- Schutz-, Haltsuchen: Festhalten an Gegenständen (Pult, Zeigestock, Schlüssel, Bleistift, Handgelenk)
Hände in Hosentasche

3. Leerlaufhandlung

Ohne einen erkennbaren äußeren Reiz findet eine Instinkthandlung statt.

Ursache: sehr stark angestaute **aktionsspezifische Energie**

z.B. Balz eines Tieres ohne erkennbaren Partner!

Die Mutter-Kind-Bindung als prägungsähnliche Fixierung

Eine Prägung im Sinn der Nachfolgeprägung bei Tieren mit einer kurzen sensiblen Phase gibt es beim Menschen nicht. Doch im Laufe der Evolution wurde gerade beim Menschen der Freiraum für Lernprozesse immer größer. Viele dieser Lernprozesse zeigen prägungsähnliche Tendenzen, z. B. im Bereich der

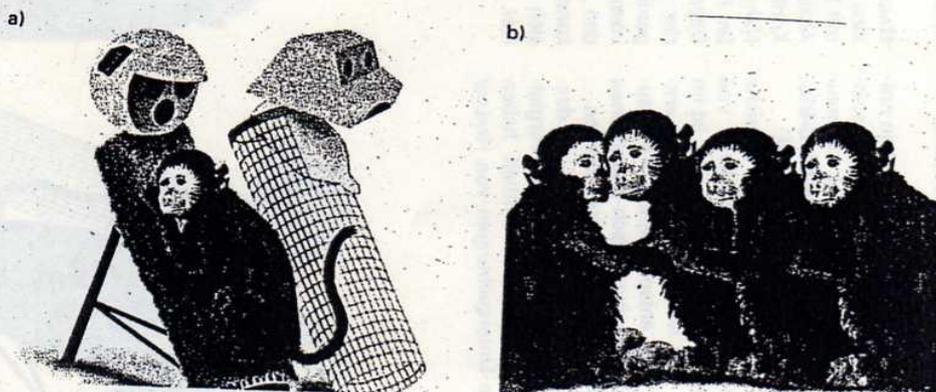
Sexualität: Fetischismus (d. h. Empfinden von sexueller Erregung beim Anblick oder der Berührung eines bestimmten Gegenstands) wird von Verhaltensforschern (z. B. HASSENSTEIN) als sexuelle Fehlprägung gedeutet. Wahrscheinlich tauchte die erste sexuelle Erregung im Zusammenhang mit diesem Gegenstand auf und der Gegenstand bekam somit eine Auslösefunktion für sexuelle Erregbarkeit.

Der Mensch durchläuft vor allem im Säuglingsalter Phasen der Entwicklung, die denen der Säugetiere, vor allem der Primaten, sehr ähnlich sind. Allerdings entwickeln sich Primaten in den ersten Monaten schneller als Menschenbabies. Beide brauchen in der ersten Phase nach der Geburt Zuwendung und Schutz, so daß ein Gefühl der Geborgenheit aufkommt und ein Angebot an Entwicklungsreizen sowie eine Bindung an eine bestimmte Bezugsperson, meist die Mutter. Menschenbabies reagieren ab dem zweiten Monat auf alle Personen mit einem Lächeln. Später (mit etwa 6 Monaten) wird dieses Lächeln nur bei den eigenen Eltern eingesetzt. Gegenüber anderen Personen beginnen sie zu "fremdeln".

Kann eine personale Bindung in Form der Mutter-Kind-Beziehung nicht aufgebaut werden, so kommt es sowohl bei Primaten als auch beim Menschen zu Störungen in der Entwicklung und der Reifung. JANE VAN LAWICK-GOODALL berichtet in ihrem Buch "Wilde Schimpansen" von einem Schimpansenbaby, dessen Mutter getötet wurde und das daraufhin aus Kummer starb.

Das Forscherehepaar HARLOW experimentierte mit Rhesusaffen, die ohne Mutter oder nur mit Ersatzmüttern aus Drahtgestellen aufwuchsen. In beiden Fällen traten bei den untersuchten Tieren schwerwiegende Verhaltensstörungen auf: Sie betrieben kaum soziale Hautpflege und waren später sexuell gehemmt. Ähnliches gilt für Menschenbabies, die ohne feste Bezugspersonen, z. B. in Waisenhäusern aufwachsen. Sie verkümmern trotz ausreichender Verpflegung und guter hygienischer Verhältnisse. Der Grund ist in einer mangelnden Mutter-Kind-Bindung zu suchen, die in einem Waisenhaus wegen des dauernden Personalwechsels kaum aufgebaut werden kann. RENE SPITZ hat darüber zahlreiche Untersuchungen durchgeführt und deren Ergebnisse veröffentlicht: Im Waisenhaus aufgewachsene Kinder zeigen apathisches Verhalten oder oft eintönige, immer wiederkehrende Bewegungen. Sie haben teilweise Schlaf- und Verdauungsstörungen, sind geistig zurückgeblieben und in ihrer gesamten körperlichen Entwicklung retardiert. Die fehlende Mutter-Kind-Beziehung führt häufig auch zu Angstzuständen, Gewichtsverlust und mangelnder Kontaktfähigkeit.

Derartige, aufgrund der fehlenden Mutter-Kind-Bindung auftretende Verhaltensstörungen bezeichnet man als Hospitalismus.



HARLOW-Versuche; a) junger Rhesusaffe mit Mutter-Attrappen;
b) mutterlos aufgewachsene Rhesusaffen; Erklärungen im Text

Prägungsähnliches Lernen im Bereich des Sozialverhaltens

Daß auch im menschlichen Verhalten prägungsähnliche Prozesse eine Rolle spielen, legen die Ergebnisse der Untersuchungen zur frühen **Mutter-Kind-Bindung** nahe (vgl. Kap. D.2 und D.3.4). In welchem Maße auch andere Bereiche des menschlichen Sozialverhaltens von solchen Prozessen mitbedingt sind, ist im konkreten Fall nur sehr schwer zu entscheiden, da entsprechende Untersuchungstechniken den ethisch-moralischen Rahmen deutlich überschreiten würden. Ansätze zum Verständnis liefern uns deshalb hauptsächlich Tier-Mensch-Vergleiche. Eher traurige Berühmtheit haben hierbei die Untersuchungen von HARLOW

und seinen Mitarbeitern in den Jahren 1958–1966 an Rhesusaffen erlangt:

HARLOW-Versuche. Zunächst untersuchte eine Forschungsgruppe um H. F. HARLOW mit Hilfe von Isolationsexperimenten und Attrappenversuchen die Dominanz des Kontakt-Bedürfnisses gegenüber dem Nahrungs-Bedürfnis bei jungen Rhesusaffen (vgl. Abb. 103a).

Dabei stellte sich heraus, daß die Affenkinder die „weichen“ Stoff-Attrappen gegenüber Draht-Attrappen auch dann bevorzugten, wenn sie ausschließlich bei den „Draht-Müttern“ Nahrung bekommen konnten. Selbst beim Trinken hielten sie sich oft an der „Stoff-Mutter“ zusätzlich fest.

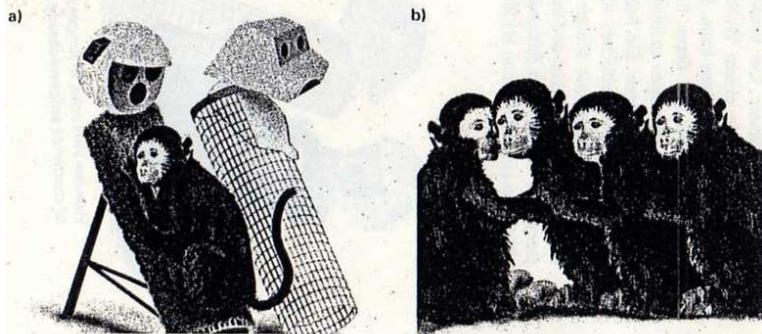


Abb. 103 HARLOW-Versuche; a) junger Rhesusaffe mit Mutter-Attrappen; b) mutterlos aufgewachsene Rhesusaffen; Erklärungen im Text

Bei den isoliert aufgezogenen Tieren stellen sich im weiteren Entwicklungsverlauf schwere Entwicklungsschäden ein; sie werden insgesamt als **Deprivationssyndrome*** bezeichnet:

Häufig sind stereotype Bewegungsabläufe, eine allgemeine Bewegungsunruhe, höhere Aggressionsbereitschaft, Apathie* und individuell-spezifische Verhaltensweisen (z. B. Haarausreißen) zu beobachten.

Viele der isoliert aufgezogenen Tiere waren später paarungsunfähig; Weibchen, die trotzdem Junge hatten, waren nicht in der Lage, ihre Jungtiere zu versorgen.

Auch das Erkundungs- und Spielverhalten (vgl. Kap. F.3) und die Lernleistungen waren gegenüber Jungtieren, die in einem normalen sozialen Verband aufgewachsen waren, deutlich gestört.

Eine normale Mutter-Kind-Bindung scheint notwendige Voraussetzung für den Sozialisierungsprozeß zu sein. Fehlt diese Bindung, kommt es zu Störungen, die sich auf nahezu alle Verhaltensbereiche auswirken.

Die Schäden waren um so schwerer, je

länger die Trennung von der Mutter (die Isolation) andauerte und je früher die Trennung vollzogen wurde.

Betrag die Trennungsdauer bei den Rhesusaffen mehr als sechs Monate, waren die auftretenden Störungen irreversibel. Für andere Säugetierarten liegen mittlerweile ähnliche Befunde vor.

Parallel zu den oben besprochenen Prägungsprozessen scheint es also auch für die Sozialisierungsfähigkeit sozial lebender Säugetiere eine sensible Periode zu geben. Fehlen in der frühen Entwicklungsphase bestimmte soziale Reize, kommt es zu Entwicklungsstörungen und Verhaltensabnormitäten. Diese Störungen erweisen sich als ausgesprochen dauerhaft und irreversibel, was ebenfalls auf prägungsähnliche Prozesse hindeutet.

Untersuchungen an Heimkindern scheinen ebenfalls nahezu legen, daß eine frühe und intensive Mutter-Kind-Bindung auch bei menschlichen Säuglingen eine notwendige Voraussetzung für eine störungsfreie Sozialisation darstellt (vgl. Tab. 5).

Säuglingsalter	Entwicklungsrückstand
bis zu 3 Monate	1/2 Monat
3 bis 6 Monate	1 Monat
6 bis 9 Monate	1 1/2 Monate
9 bis 12 Monate	2 1/2 Monate
12 bis 18 Monate	5 1/2 Monate
18 bis 24 Monate	6 Monate

Tab. 5 Durchschnittliche Entwicklungsrückstände von Heimkindern im Vergleich zu „Familienkindern“

Innere Bedingung - Motivation

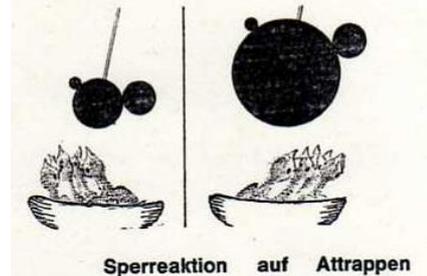
Eine komplexere Verhaltensweise kann nicht jederzeit mit derselben Sicherheit ausgelöst werden wie der Reflex, weil sie von inneren Bedingungen wie AAM und Motivation abhängig ist!
Oft fällt ein Tier im Versuch „aus der Reihe“, meist sind dann aber mögliche Ursachen zu erkennen.

1. Reizspezifische Gewöhnung (Änderungen im Bereich des AAM)

Beispiel: Singvögel und Eulenattrappe
Ausgestopfte Eule auf Baum löst nur anfangs viele Warnrufe aus, nach einer Weile wird die Attrappe nicht mehr beachtet, eine echte Eule aber schon!
(Vogelscheuchenproblem !!!)

Beispiel: Amseljunge und Elternvogelattrappe
Amseljunge „sperren“ auf Elternvogelattrappe, wenn die Konturen stimmen, werden sie oft hintereinander mit derselben Attrappe konfrontiert, reagieren sie gar nicht mehr! Ursache?
Was blieb immer gleich? **Auslöser mit Schlüsselreizqualitäten**
Was hat sich geändert? a) Motivation b) AAM
c) Ermüdung der Sensorik? d) Ermüdung der Motrik?

Beweis: Die Nestlinge sperren sofort wieder, wenn man das Nest erschüttert oder eine geänderte Attrappe nimmt!



Der neurosensorische Auslösemechanismus merkt also, dass auf einen bekannten Reiz hin „nichts passiert“ und löst daher das zugehörige Verhalten nicht mehr aus; die Gewöhnung kann aber wieder verschwinden, wenn das Reizmuster lange nicht geboten wird.

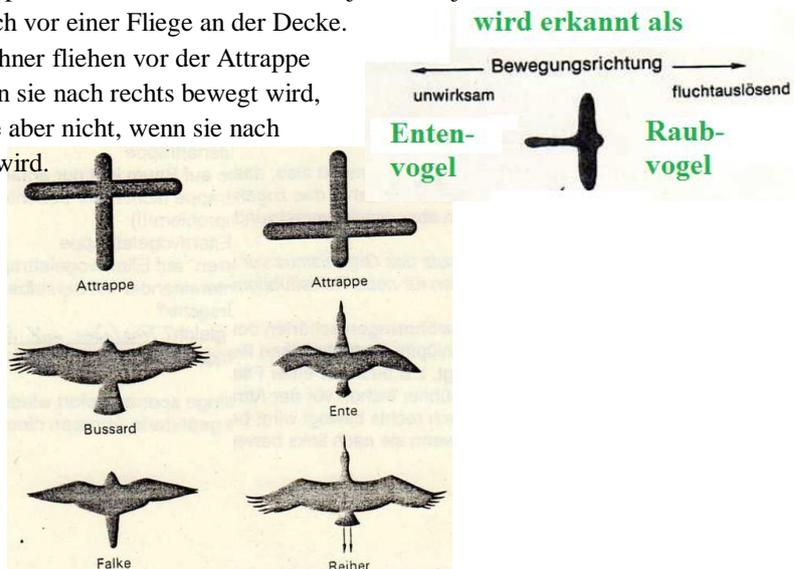
Biologischer Sinn:

Schutz des Organismus vor sinnlosen Reaktionen und Wachhalten für neue Reizsituationen!

Langfristige Gewöhnungen schärfen den AAM. Selektivität wird erhöht!

Beispiel: Frisch geschlüpfte Truthahnküken fliehen vor jedem Objekt, das sich über ihnen bewegt, z.B. auch vor einer Fliege an der Decke.

Ältere Truthühner fliehen vor der Attrappe (s. Abb), wenn sie nach rechts bewegt wird, beachteten sie aber nicht, wenn sie nach links bewegt wird.
Erklärung?



Langfristige Gewöhnungen stellen bereits einen einfachen **Lernvorgang** dar!

2. Änderung der handlungsbereitschaft

Unter *Handlungsbereitschaft* oder *Motivation*¹ versteht man die Bereitschaft eines Tieres, ein bestimmtes Verhalten auszuführen, und zwar als Antwort auf eine bestimmte auslösende Reizsituation oder spontan. Man spricht z. B. von Schlafbereitschaft, Fluchtbereitschaft, Freßbereitschaft, Balzbereitschaft, Kampfbereitschaft, Brutpflegebereitschaft . . . und meint damit die sich verändernden physiologischen inneren Bedingungen im ZNS und Hormonsystem, die dafür verantwortlich sind, daß Tiere und Menschen zu verschiedenen Zeiten gleiche Reizmuster verschieden beantworten (bzw. überhaupt nicht beantworten).

Ob eine bestimmte Handlungsbereitschaft vorhanden ist, kann somit nicht direkt, sondern nur am Auftreten einer bestimmten Verhaltensweise erkannt werden.

Als mögliche Ursachen für Veränderungen einer bestimmten Handlungsbereitschaft sind festgestellt worden:

1. Reifebedingte, irreversible Veränderungen im Körper

Z. B. sperren junge Singvögel nur in den ersten 2 Lebensmonaten, dann nicht mehr. Libellenlarven stellen einige Tage, ehe sie zur Verwandlung das Wasser verlassen, den Beutefang ein.

2. Jahresperiodische Vorgänge im Körper

Sie werden häufig von Außenreizen über die Produktion bestimmter Hormone gesteuert, z. B. Brunftzyklen (S. 133); Wanderungszyklen, wie etwa der Vogelzug; Zyklen in der Vorratshaltung, wie etwa das Nüssevergraben durch Eichhörnchen im Herbst.

3. Tagesperiodische Vorgänge im Körper

Sie werden von einer inneren Uhr gesteuert, die ihrerseits durch Außenreize justiert wird, z. B. Schlaf- und Aktivitätsperioden (Abb. 27.2.).

4. Motivierende Reize

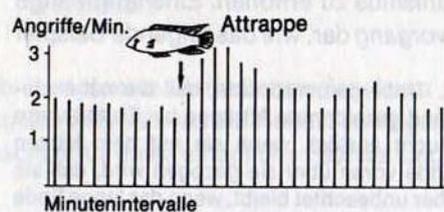


Abb. 42.1. Veränderung der Kampfbereitschaft (nach W. Heiligenberg)

Der Anblick eines Rivalen erhöht die Kampfbereitschaft.

Ein in einem Aquarium zusammen mit Jungfischen lebender Buntbarsch greift diese mäßig oft an.

Die Abbildung zeigt die vorübergehende Zunahme der mittleren Zahl der Angriffe/Min. auf die Jungfische, nachdem ihm 30 s lang eine Artgenossenattrappe gezeigt wurde. Die Zahl der Angriffe pro Min. kann als Maß der Kampfbereitschaft angesehen werden. Dann ergibt sich:

5. Versorgungszustand mit Nahrung oder Flüssigkeit

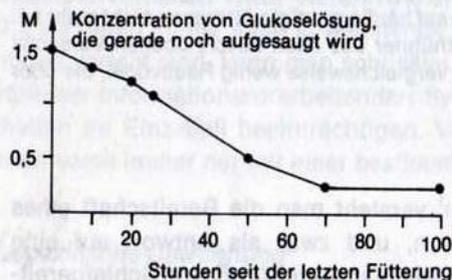


Abb. 42.2. Veränderung der Saugbereitschaft (nach R. Evans et al.)

Die Bereitschaft zur Nahrungsaufnahme ist umso kleiner, je besser der Versorgungszustand, und umso größer, je schlechter er ist.

Die Abbildung zeigt den Zusammenhang zwischen der Zeit, die seit der letzten Fütterung von Fliegen verstrichen ist, und der Konzentration der Glukoselösung, die gerade noch aufgesaugt wird.

Man sieht, daß umso schwächer konzentrierte Lösungen aufgenommen werden, je länger die Fliegen Nahrung entbehrt haben. Die Aufnahme stärker verdünnter Zuckerlösungen kann als Ausdruck höherer Saugbereitschaft aufgefaßt werden.

6. Vorausgegangenes Verhalten

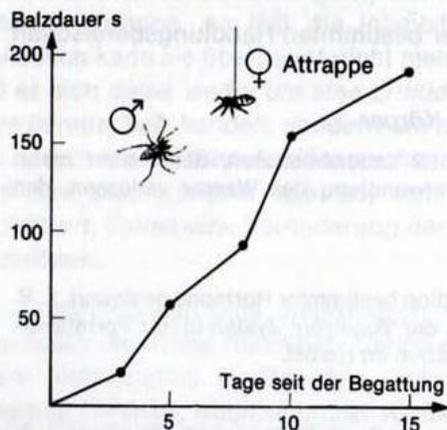


Abb. 42.3. Veränderung der Balzbereitschaft (nach O. Drees)

Die Bereitschaft zur Balz sinkt nach der Paarung und steigt dann wieder an.

Spinnwebmännchen führen bei der Balz vor Weibchen bestimmte Balzbewegungen aus. Der Balztanz lässt sich auch durch Attrappen der Weibchen auslösen. Nach einiger Zeit bricht das Männchen aber seinen Tanz vor der Attrappe ab.

Die Abbildung zeigt den Zusammenhang zwischen der Balzdauer und der Anzahl von Tagen, die seit der letzten Begattung verstrichen sind. Man erkennt: Das Männchen tanzt umso länger vor der Attrappe, je länger es nicht begattet hat.

Interpretiert man die unterschiedliche Balzdauer als Ausdruck unterschiedlicher Balzbereitschaft, so ergibt sich:

Die unmittelbar die Freßbereitschaft senkende Wirkung der Kau- und Schluckbewegungen bei der Nahrungsaufnahme zeigen die Versuche *I. Pawlows*:

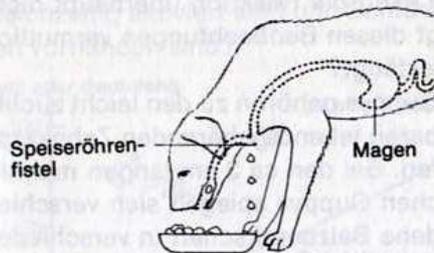


Abb. 43.1. Senkung der Freßbereitschaft (nach Pawlow)

Hunden war die Speiseröhre durchtrennt und so am Hals vernäht worden, daß nichts von dem, was sie selbst fraßen, in den Magen gelangte. Sie konnten direkt durch die Speiseröhrenöffnung am Hals künstlich ernährt werden.

Derart operierte Hunde fraßen bei reichlichem Futterangebot nicht länger als Kontrollhunde, bei denen die Nahrung in den Magen gelangte.

Aus den Beobachtungen und Versuchen 1–6 geht hervor: Die Intensität, mit der eine Instinkthandlung ausgeführt wird, hängt sowohl von inneren Bedingungen, der spezifischen Handlungsbereitschaft, als auch von äußeren Bedingungen, der Wirksamkeit des Schlüsselreizmusters, ab. Diesen Zusammenhang bezeichnet man als Prinzip der doppelten Quantifizierung von Verhalten.

Insbesondere für das Freß- und Balzverhalten gilt: Die Ausführung der Endhandlung senkt die spezifische Handlungsbereitschaft. Darin äußert sich das Prinzip der negativen Rückkoppelung. Die Handlungsbereitschaft steigt „von selbst“ wieder an.

Handlungsketten

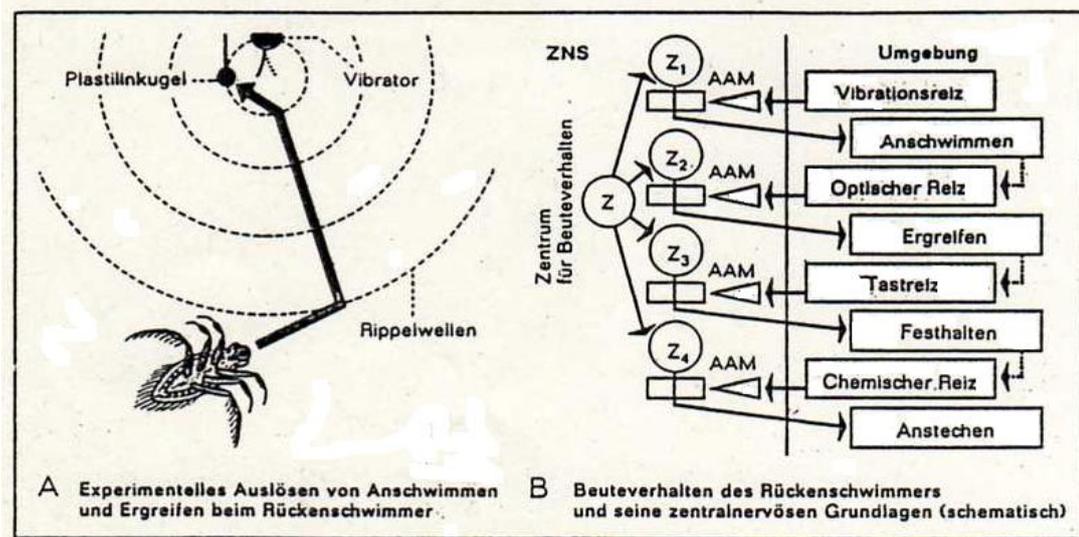
Definition:

Einheitlich wirkende Instinktätigkeit, die tatsächlich aus einer Kette einzelner Instinkthandlungen besteht und an der jedes Glied durch spezifische Reize ausgelöst wird.

Eine Handlungskette ist eine sinnvolle Aufeinanderfolge von Instinkthandlungen, wobei durch den Ablauf einer Instinkthandlung eine Situation entsteht, die den Schlüsselreiz (oder Auslöser) für die nächste Instinkthandlung liefert.

Attrappenversuch mit Rückenschwimmer

- Versuch 1: Ein vibrierender Draht löst das Anschwimmen aus, dann bricht der Rückenschwimmer die Handlung ab.
- Versuch 2: Eine ruhende, runde Plastilinkugel (Ø 1 cm), die etwa 2 cm über dem Vibrator geboten wird, löst das Ergreifen des Beuteobjekts aus, der weiter vibrierende Draht bleibt unbeachtet.
- Versuch 3: Nur ein weiches Watteblällchen wird tatsächlich Festgehalten, aber nicht angestochen.
- Versuch 4: Nur eine mit Fleischsaft getränkte Attrappe wird angestochen.

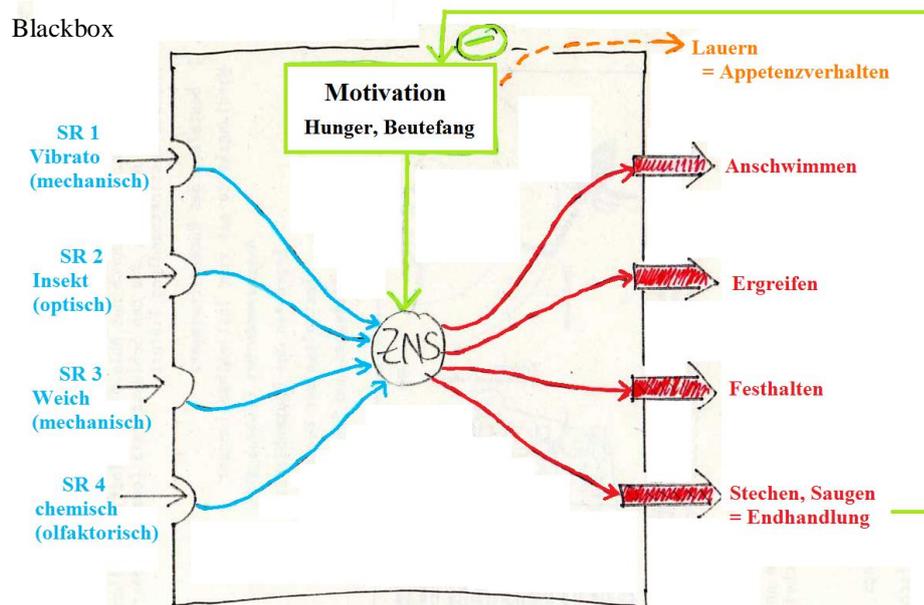


Beispiel 1: Beutefang des Rückenschwimmers

Handlungskette aus vier Instinkthandlungen:

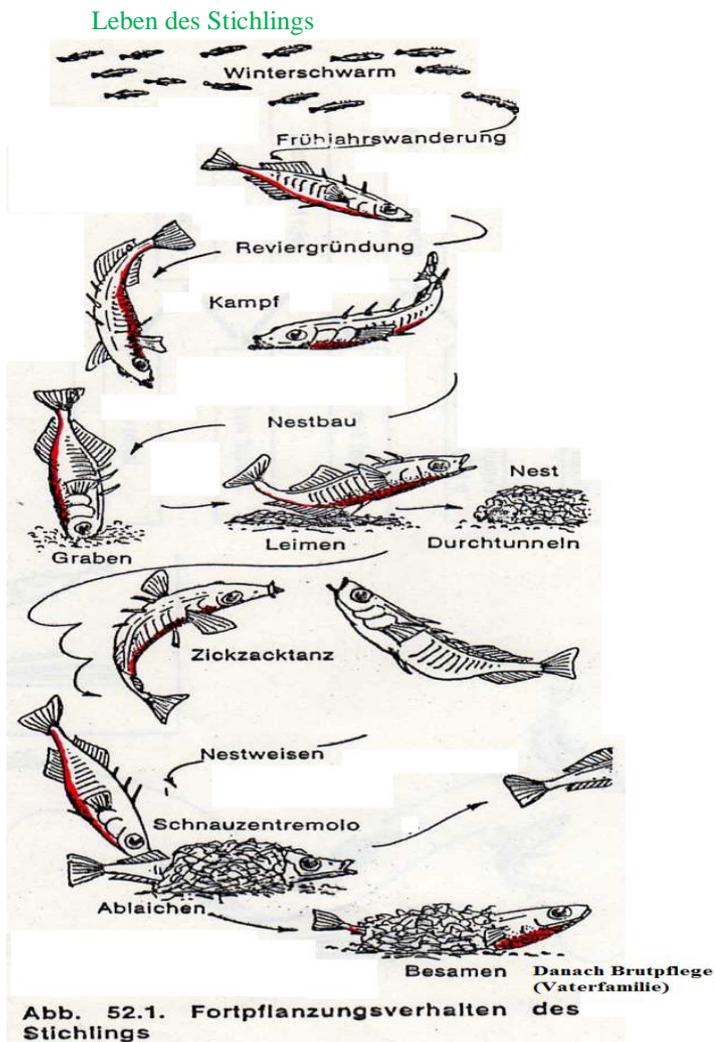
- Anschwimmen des Beuteobjekts
- Ergreifen des Beuteobjekts
- Festhalten der Beute
- Anstechen und Saugen

Jedes Kettenglied wird hier durch eine andere Reizqualität ausgelöst. Das ist in viele Fällen so. Da in jeder Phase alle anderen Eigenschaften der Beute unbeachtet bleiben, folgt daraus, dass der Rückenschwimmer sie nacheinander als Objekt mit verschiedenen Eigenschaften wahrnimmt.

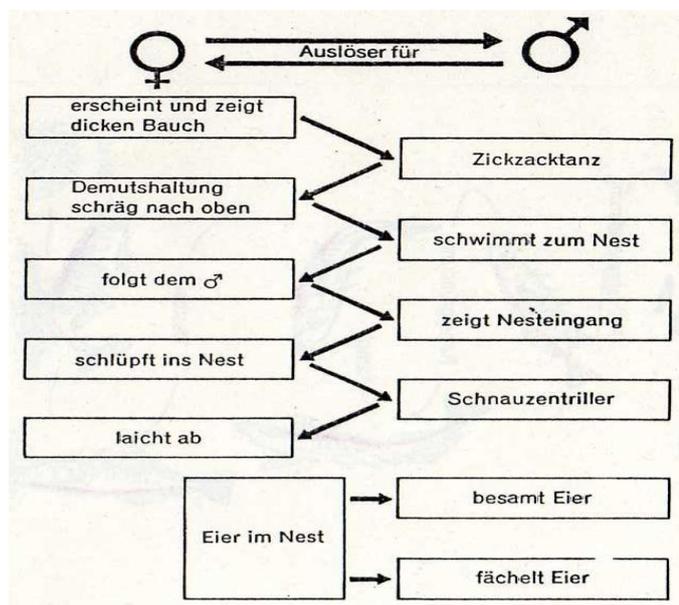


Beispiel 2: Fortpflanzungsverhalten des dreistachligen Stichlings

Handlungskette aus mehreren Instinkthandlungen zwischen Artgenossen



(nur zum anschauen!)



(nur zum lesen!)

Schlüsselreize im Zwielficht

Kritik an Instinktlehre und Verhaltenskunde / Befunde von Lorenz und Tinbergen angezweifelt

Wohl kaum einem Schüler blieb seit den sechziger Jahren eine Klassenarbeit über das Verhalten von Stichlings-Männchen erspart. Deren roten Bauch hatte Niko Tinbergen in seiner „Instinktlehre“ (1952) beispielhaft als Auslöser für Kampfverhalten geschildert. Ähnlich berühmt wurden seine Silbermöwen: Den roten Fleck an ihrem Unterschnabel beschrieb er 1951 als Auslöser, der Küken veranlasse, gegen den Schnabel ihrer Eltern zu picken und so um Futter zu betteln. Dank anschaulicher Fachausdrücke wie Schlüsselreiz, Prägung oder Leerlaufhandlung, aber auch dank der vor allem von Konrad Lorenz unermüdlich vorgetragenen Anekdoten aus dem Leben seiner Haustiere ging die vergleichende Verhaltensforschung schneller als andere Wissenschaften in Allgemeinwissen und Schulbücher ein. In den dreißiger Jahren wurde sie als „Tierpsychologie“ begründet, heute heißt sie meist „klassische Ethologie“.

An Schulen und Hochschulen wird die klassische Ethologie noch gelehrt. In der aktuellen Forschung hingegen wurde sie durch Neurobiologie, Hormonforschung und Verhaltensökologie, einen Abkömmling der Soziobiologie, verdrängt. Selbst der Lorenz-Schüler Wolfgang Wickler verwarf 1990 das Triebenergie-Konzept seines Ziehvaters als „modernes Phlogiston“ und dessen Theorie der Instinktbeugungen pauschal als „untauglich“. Eingehend begründen mochte Wickler seine Kritik freilich nicht. Dies hat nun Hanna-Maria Zippelius nachgeholt, die seit kurzem emeritierte Leiterin der ethologischen Arbeitsgruppe der Universität Bonn. Ihre kritische Auseinandersetzung mit der Instinkttheorie von Konrad Lorenz geht zugleich mit den verhaltenskundlichen Forschungen seiner Anhänger ins Gericht: „Die vermessene Theorie“ lautet doppelstimmig der Titel ihres Buches (Vieweg-Verlag, 1992).

Geradezu populär wurde Lorenz' Instinkttheorie wegen seines eingängigen

psychohydraulischen Modells, das Kritiker allerdings seit jeher als „WC-Modell“ verspotteten. In dieser Theorie wird jeder angeborenen Bewegung eines Tieres, jeder sogenannten Erbkoordination, eine spezifische zentralnervöse Erregung zugeordnet. Die innere Erregung könne sich stauen wie Wasser in einem Spülkasten. Sobald genug Erregung aufgestaut sei, könne ein äußerer Auslöser – ein Schlüsselreiz – gleichsam ein Ventil öffnen. Die Erregung laufe ab und mit ihr eine Erbkoordination. Nach der Lorenz'schen Lehre können schon einfache Farb- oder Formmerkmale „sehr spezifisch wirkende Schlüssel zu bestimmten Reaktionen“ sein – jedoch nur dann, wenn ein Tier diese potentiellen Auslöser für Triebhandlungen wahrnimmt. Lorenz ordnet daher jeder Erbkoordination einen angeborenen Auslösemechanismus zu, „der dem Tier das ‚angeborene Erkennen‘ einer biologisch relevanten Umweltsituation vermittelt“.

Gegen alle Kritik verteidigte Lorenz bis zu seinem Tode dieses psychohydraulische Modell. Auch in den gängigen Lehrbüchern der Verhaltensforschung wird die Instinkttheorie unverändert dargeboten. Gleichwohl wurden bis heute keine Neuronen oder Neuronenverbände gefunden, denen Verhaltensweisen unmittelbar zugeordnet werden können.

Einige der bekanntesten Experimente zu Schlüsselreizen hat Hanna-Maria Zippelius in den vergangenen Jahren mit ihrer Arbeitsgruppe überprüft. Den in Schulbüchern beliebten Versuch zum Bettelverhalten junger Silbermöwen etwa wiederholte Ursula Eypasch in ihrer Doktorarbeit. Dabei zeigte sich, daß die Küken eine grün, gelb, blau und weiß gepunktete Kopffatratte und selbst eine blau-weiß bemalte Kugel im Wahlversuch häufiger als „Eltern-tier“ anbettelten als die naturgetreue weiß-gelbe Kopffatratte mit dem angeblich so wichtigen roten Fleck an der Schnabelspitze. Attrappen mit und ohne roten Fleck wurden annähernd gleich häufig

angebittelt. Ein Schlüsselreiz im Lorenz'schen Sinne war nicht nachweisbar.

Man werfe ihr vor, daß sie so alte Arbeiten analysiert habe, berichtet Frau Zippelius. Um die Lorenz'sche Theorie zu überprüfen, müsse sie jedoch die Stützen dieser Theorie analysieren – und das seien nun einmal die alten Arbeiten über die Silbermöwe oder den Stichling. Sie sieht darin auch ein Beispiel für die wundersame Verwandlung einer präzisen Verhaltensbeobachtung in fehlerhaftes Lehrbuchwissen. Niko Tinbergen schrieb 1937 nach Laborstudien an Stichlingen, daß eine weibchengemäß bewegte Attrappe beim Stichling-Männchen Balz auslöse. Werde die gleiche Attrappe männchenartig bewegt, löse sie Kampfverhalten aus, ganz unabhängig von ihrer Farbe und Form: In einer späteren Arbeit (1948) hebe Tinbergen wieder die Bedeutung spezifischer Bewegungen für das Auslösen von Kampf- und Balzverhalten hervor. Eher beiläufig erwähne er, Attrappen mit roter Unterseite seien intensiver angegriffen worden als andersfarbige. Tinbergen teile jedoch nicht mit, ob und wie diese Attrappen bewegt wurden, obwohl doch diese Bewegung eine solche Bedeutung für die Auslösung der Verhaltensweise habe. Trotzdem stütze er sich vier Jahre später in seiner „Instinktlehre“ auf diese Veröffentlichung und behaupte zudem, der roten Bauchfarbe komme die entscheidende Bedeutung für das Auslösen von Kampfverhalten zu. Die Sicherheit, mit der diese Aussagen von Tinbergen durch Lehrbücher weiter vermittelt werden, ist nach den Worten von Frau Zippelius um so erstaunlicher, als seine Angaben aufgrund methodischer Schwächen seiner Arbeiten empirisch nicht abgesichert seien.

Alle Ethologen hätten das Lorenz'sche Instinktmodell schon ihrer Versuchsplanung zugrunde gelegt, kritisiert die Forscherin. In der Erwartung, Schlüsselreize zu entdecken, habe man andere Erklärun-

Fortsetzung auf der folgenden Seite

gen für die beobachteten Verhaltensweisen gar nicht erwogen. So habe Tinbergen die Deutung seiner Beobachtungen den Annahmen des Instinkt-Modells angepaßt, je mehr dieses an Akzeptanz gewann. Aus seinen Versuchsanordnungen sei ersichtlich, daß er das Lernvermögen der Silbermöwen-Küken unterschätzte, denn er bot jedem Versuchstier mehrere Attrappen in kurzer zeitlicher Folge dar. Angeborenes Verhalten könne man aber nur bei unerfahrenen Tieren zweifelsfrei testen. Ursula Eypasch bot daher jedem Küken nur einmal Attrappen dar, jedoch stets zwei verschiedene gleichzeitig. In einem derartigen Wahlversuch werde sich das Küken – so die Annahme – dem stärkeren Reiz zuwenden. Bei diesen Experimenten zeigte sich, daß junge Silbermöwen kein angeborenes Bild ihres Futterspenders haben, sondern alle auffällig konturierten Gegenstände anbetteln.

Als unhaltbar erwies sich in Bonner Untersuchungen auch Tinbergens vielzitierte Behauptung, Silbermöwen bevorzugten übergroße Ei-Attrappen. In den neuen Experimenten zogen die Tiere normalgroße Attrappen den doppelt so großen eindeutig vor. Wich die Größen weniger stark vom normalen Möwenei ab, war keine Präferenz nachweisbar. Zu vergleichbaren Befunden kamen Frankfurter Forscher

die das Verhalten weiblicher Hausmäuse untersuchten. Die Ultraschallrufe ihrer aus dem Nest geratenen Jungen deutete zum Beispiel Eibl-Eibesfeldt im Handbuch der Zoologie als „Rufe des Verlassenseins“, die Mäusemütter in „Jungenbergstimmung“ versetzten. In allen Fällen werde die Mutter „augenblicklich“ auf das Fehlen von Jungen aufmerksam, verlasse das Nest und begeben sich auf die Suche. Mehr als 150 junge Hausmausmütter wurden in Frankfurt in Wahlversuchen getestet. Die in Lehrbüchern unterstellte zweckmäßige Koppelung von Schlüsselreiz und angeborenem Auslösemechanismus, von Hilferuf und Hilfeleistung war dabei nicht nachweisbar.

Seit Jahrzehnten als gesichert betrachtete Schulweisheiten der Nobelpreisträger Lorenz und Tinbergen sind nach den Worten von Hanna-Maria Zippelius somit als Forschungsartefakte auszusondern. Ihre Kritik an den Ergebnissen der Schlüsselreiz-Forschung zerschlägt überdies die wichtigste empirische Stütze der Lorenz'schen Instinkttheorie. Die Reaktionen aus dem Kreis der Fachkollegen sind unterschiedlich – sie reichen von Anerkennung und Lob bis zum Vorwurf der Häresie. Der Disput über eine besonders populäre Disziplin der Biologie hat aufs neue begonnen. KARI HEINZ WETTMANN

2. Erworbene Verhaltensanteile bei Tier und Mensch

1. Verschränkung angeborener und erworbener Verhaltensanteile

(Instinkt – Dressur – Verschränkung)

Angeborene und erlernte Komponenten werden zu einem einheitlichen Verhalten kombiniert.

REIFUNG

Unter Reifung versteht man allgemein die Vervollkommnung einer Verhaltensweise ohne Übung.

Hühnerbrillenversuch: Um herauszufinden, ob bei Hühnerküken die Verbesserung der Treffersicherheit beim Picken von Körnern auf einen Lernvorgang oder auf einen Reifungsprozess des Zielmechanismus zurückzuführen ist, wurde folgender Versuch durchgeführt:

Versuch: Um jegliche optische Erfahrung auszuschließen, wurden die Küken nach dem Schlüpfen im Dunkeln gehalten. Diesen Küken wurden Kopfhauben übergestülpt

- Kontrollgruppe: mit normalen Gläsern vor den Augen
- Versuchsgruppe: mit Prismen vor den Augen, welche den Blick um 7° nach einer Seite ablenken.

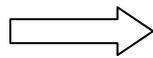
- Bot man den Küken beider Gruppen einen Nagelkopf in einer Plastillinfläche, so pickten sie danach.

Nagelkopf = Kornattrappe = Schlüsselreiz, spricht AM an, und zwar AAM

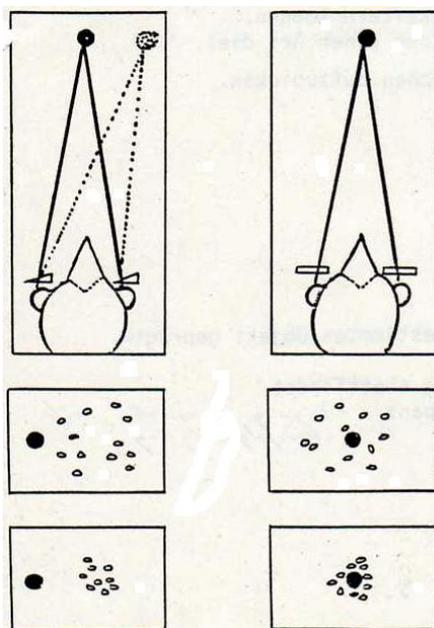
(zielgerichtete Pickbewegung werden ausgelöst)

Die Pickspuren zeigen aber **in beiden Fällen** eine große **Streuung**.

- Danach erhalten die Küken echte Futterkörner. Die Kontrollgruppe kann nun das Zielen üben und Erfahrung sammeln, die Versuchstiere dagegen nicht, da sie zwangsläufig daneben picken.
- Die **Wiederholung der Nagelprobe** nach einigen Tagen ergab folgendes Ergebnis:
Bei beiden Gruppen hatte sich die Streuung der Pickspuren gleichmäßig und somit **unabhängig vom Erfolg** verringert.



Die Verbesserung des Zielmechanismus beruht somit auf einem **REIFUNGSVORGANG** (belohnungsunabhängig)



Die Selektivität des AAM für das Picken nimmt dagegen durch Erfahrung zu:

erste Lebensstage: Picken nach allen möglichen Gegenständen (Körner, Nagelköpfe, einige Zehen)

später: Durch Erfahrung wird gelernt, Genießbares von Ungenießbarem zu unterscheiden.

Man spricht von einem durch **Erfahrungsergänzendem angeborenem Auslösemechanismus = EAAM**

Beispiel Eichhörnchen:

Wissen Eichhörnchen, was Nüsse sind und wie man sie öffnet (oder vergräbt)?

Ergebnisse:

Jedes greifbare und benagbare Objekt wird benagt = wenig spezifischer AAM für Futter

Greif- und Nagebewegungen sind angeboren = Erbkoordination

Was Steine, was Nüsse sind wird erlernt = EAAM

Spezielle Griffe, wie man Nüsse halt und am geschicktesten öffnet, werden durch Erfahrung vervollkommen = durch Erfahrung modifizierte Erbkoordination

Zusammenfassung:

**Angeborene Schemata (AAM) sind meist unscharf.
Sie werden durch ERFAHRUNG verfeinert (EAAM)**

Beispiel 1	Kanarienvögel: alle für Nestbau erforderlichen Einzelbewegungen sind angeboren; Anwendung der Bewegungen in einer sinnvollen Reihenfolge wird erlernt.	} <u>Durch Erfahrung modifizierte Erbkoordination</u>
Beispiel 2	Kohlmeisen: haben in England gelernt, Milchflaschen zu öffnen. Die Verwendung der angeborenen Pickhandlung wird neu kombiniert	} <u>Lernen eines neuen Reizes für Pickhandlung</u> → <u>EAM</u>
Beispiel 3	Hühnerküken: picken nach kleinen Gegenständen wie Steinen, Zehen, Körner, Nagelköpfe, später nur noch nach Körnern	} <u>AAM</u> ↓ <u>EAAM</u>
Beispiel 4	Hund: Futterschüssel und ihre Lage wird erlernt.	} <u>EAM</u>

1 und 2 Durch Lernvorgänge entstehen neue motorische Einheiten

2 und 3 und 4 Durch Lernvorgänge gehen Änderungen am AM vor (wird EAAM, EAM)

2. Obligatorisches und fakultatives Lernen

Obligatorisches Lernen:

Alle Lernvorgänge, die für ein Tier notwendig sind, damit die angeborenen Verhaltensweisen sinnvoll ablaufen können.

Jedes Mitglied einer Art muss dies lernen.

Beispiel:

Das Eichhörnchen muss lernen, wie man die einzelnen, angeborenen Handlungen zum Nussvergraben sinnvoll kombiniert, sonst verhungert es im Winter.

Fakultatives Lernen:

Lernvorgänge, die über die Ergänzung von Instinkthandlungen hinausgehen, also nicht unbedingt lebensnotwendig sind, die aber das lebens- und arterhaltende Verhalten eines Lebewesens erweitern können.

Oft lernen nicht alle Mitglieder einer Art dies.

Beispiel:

Nur einige Meisen lernen, Milchflaschen aufzupicken.

3. Prägung

Gehört zum obligatorischen Lernen

Merkmale:

- an sensible Phase gebunden
- irreversibel
- eine bestimmte Reaktion wird auf ein bestimmtes Objekt geprägt = Objektprägung
- Verhaltensstörungen, wenn keine Prägung stattfindet
- sexuelle Prägung mit zeitlicher Diskrepanz = Prägung vor sexueller Reife (Nachfolgeprägung)
- aus AAM wird EAM

4. Lernen eines bedingten Reflexes (Konditionierung)

Beispiel: unbedingter Reflex: Lidschlussreflex

unbedingter Reiz \longrightarrow unbedingte Reaktion = unbedingter Reflex
Luftstrahl Lidschluss Lidschlussreflex

Beispiel: bedingter Reflex: Lidschlussreflex

Ein ursprünglich neutraler Reiz, der öfters kurz vor (oder gleichzeitig) einem unbedingten Reiz geboten wird, wird zum bedingten Reiz und wird damit reflexauslösend.

bedingter Reiz \longrightarrow bedingte Reaktion = bedingter Reflex
Summton Lidschluss Lidschlussreflex

Biologischer Sinn:

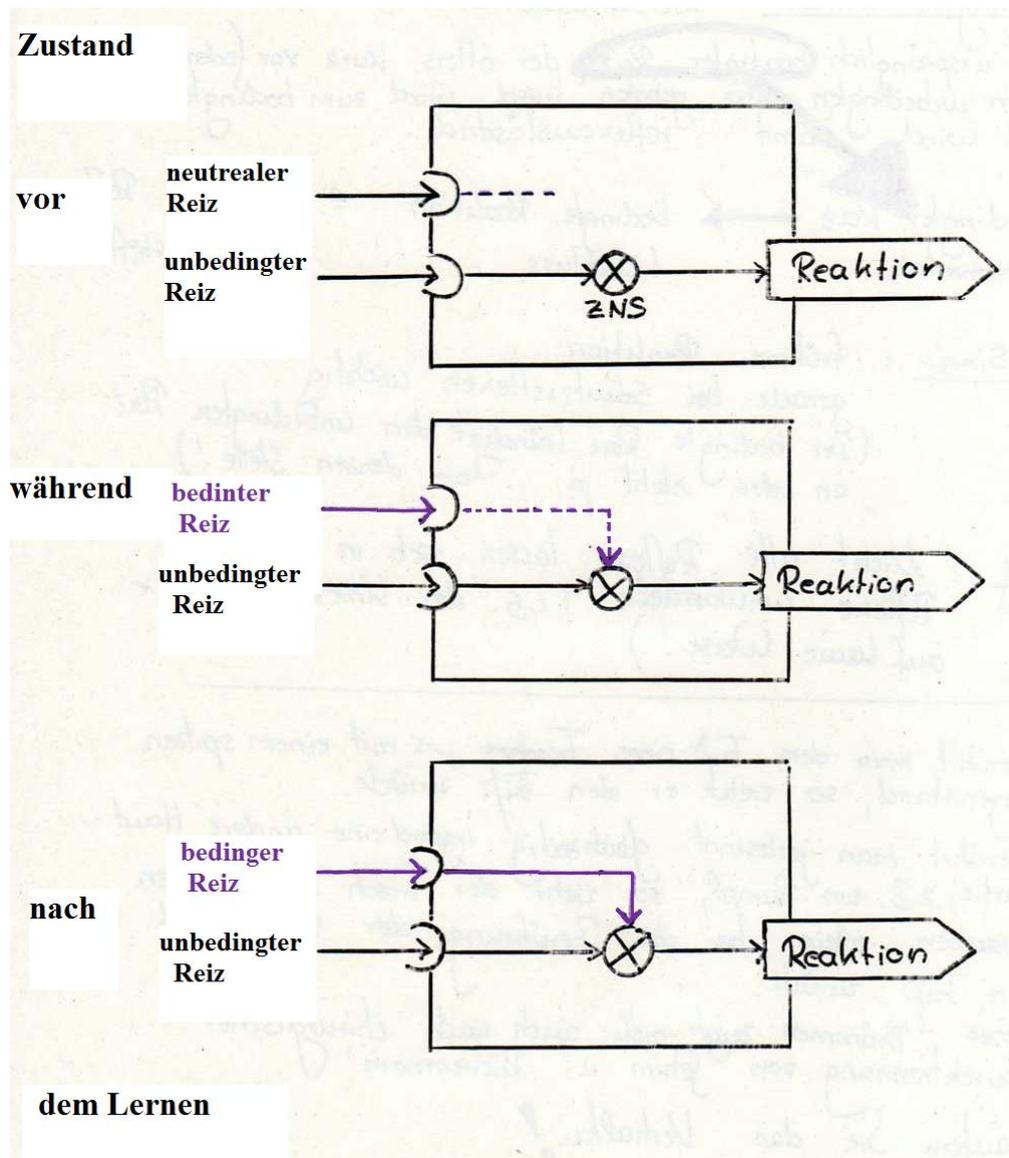
Frühere Reaktion, gerade bei Schutzreflexen wichtig (Der bedingte Reiz kündigt den unbedingten Reiz an oder steht ja an dessen Stelle!)

Achtung:

Nicht alle Reflexe lassen sich in bedingte Reflexe umwandeln (z.B. der Kniesehenreflex auf keine Weise!)

Beispiel: Berührt man den Fuß eines Frosches mit einem spitzen Gegenstand, so zieht er den Fuß Zurück.
 Berührt man jedesmal gleichzeitig irgendeine andere Hautpartie, z.B. am Rumpf, so zieht der Frosch nach einigen Versuchen allein bei der Berührung der Rumpfhaut den Fuß zurück.
 Dieses Phänomen zeigt sich auch nach chirurgischer Durchtrennung von Gehirn und Rückenmark!

Idealisiertes, stark vereinfachtes Funktionsschaltbild zur Entstehung eines bedingten Reflexes



Lernen durch gute Erfahrung

Bedingte Appetenz (klassische Konditionierung, Signallernen)

Hunger = innere Bereitschaft; Wurm = **unbedingter** Schlüsselreiz (AAM)

Hinschwimmen = unbedingte (gerichtete) Appetenz; Fressen = instinktive Endhandlung

Hütchen = **neutraler Reiz**, hat vor dem Lernprozess noch keine Bedeutung.

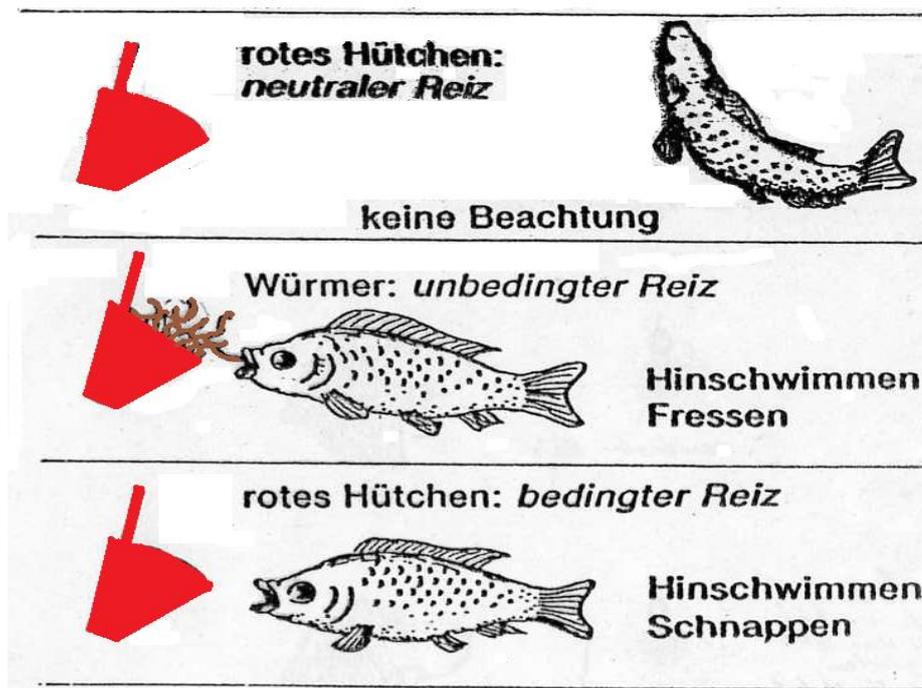
Lernprozess =

**Futter im Hütchen
= Gute Erfahrung**

Neutraler Reiz wird gleichzeitig mit unbedingten Schlüsselreiz geboten.

Hütchen ohne Würmer **bedingter** Reiz (EAM)

Hinschwimmen bedingte Appetenz



Das „Fressen“ wird höchstens als „Schnappen“ angedeutet

Eine bisher neutrale Reizsituation ist verhaltensauslösend geworden: unbedingte → bedingte Appetenz
d.h. gelernt wird: die neue, auslösende Reizsituation bzw. ein neues Signal = Signallernen.

AAM muss das neue Reizmuster erfassen können = **EAM** (erworbener Auslösemechanismus)

Allgemein:

Spricht man bei Lernvorgängen, bei denen ein ursprünglich neutraler Reiz zum neuen Auslöser einer Verhaltensweise wird von KLASSISCHER KONDITIONIERUNG (oder Dressur auf ein Reizmuster)

Klassische Konditionierung: Pawlowscher Hund

vor dem Lernen:

Fleischduft



unbedingter Schlüsselreiz
→ **unbedingte Appetenz**



neutraler Reiz



Lernphase:
neutraler + unbedingter Reiz gleichzeitig geboten, wiederholte Male!



Nach dem Lernen:

Licht = bedingter Reiz



→ **bedingte Appetenz**
→ **allgemein reaktionsauslösend**



Bedingte Appetenz: Unterschiede zum bedingten Reflex

1. Der Lernvorgang ist von **Belohnung** abhängig.
2. Der Lernvorgang tritt nur ein, wenn Motivation (innere Bereitschaft) da ist.
3. Die erlernte Handlung erfolgt auch nur, wenn Motivation da ist.
4. Orientierungskomponente (Reflex ungerichtet, Appetenz kann gerichtet sein!)

Bedingte Aktion
(instrumentelle oder operante Konditionierung: Verstärkerlernen)

Hamsterbeispiel:

Ein Hamster rüttelt gerade zufällig, spontan (Verhaltenselement aus dem Jungtierverhalten) am Käfiggitter, daraufhin wird er herausgelassen. Wiederholt sich das, kann es sein, dass das Tier nun rüttelt, um herausgelassen zu werden!

Die ursprünglich zufällige Aktion „Rütteln“ (Motivation Spieltrieb) führt zur Befriedigung des Bedürfnisses nach Auslauf → „Rüttelaktion“ wird jetzt durch das Bedürfnis nach Auslauf bedingt!

Dackelbeispiel:

Ein Dackel legt sich in spielerischer Weise auf den Rücken, das Herrchen findet dies drollig und belohnt den Hund mit einem begehrten Bissen!

Was wird der Hund wahrscheinlich lernen?

Lerntyp bedingte Aktion

Gelernt wird, dass auf eine spontane, *zufällige Aktion* hin, die zu einem anderen Verhaltenskreis gehört, eine *sofortige Belohnung* erfolgt. Mit dem ursprünglichen *inneren Antrieb* (z.B. Motivation zum Spielen) werden *andere Verhaltensweisen* verknüpft. Dieses Lernverfahren bezeichnet man als bedingte Aktion.

Unterschiede zur bedingten Appetenz:

1. Zunächst ist kein Reiz da.
2. Ein zufälliges Verhalten wird belohnt.
3. Gelernt wird eine neue Handlungsweise = Aktion, Adressur neuer Bewegungen.

Auch hier spielt der zeitliche Zusammenhang von Handlung und Belohnung eine wesentliche Rolle!

Allgemein spricht man bei Lernvorgängen, bei denen Aktionen durch Belohnung verstärkt werden, von **operanter** oder **instrumentaler Konditionierung** (oder **Verstärkerlernen**).

Nach dem Prinzip der instrumentellen Konditionierung kann man Tiere zu vielfältigen Verhaltensweisen abrichten

- Hunde zum Pfötchen geben
- Delphine zum Stehen im Wasser ...

Entscheidend ist nur, dass das Tier sofort belohnt wird, wenn es aus irgendeinem Grund das gewünschte Verhalten zeigt.

Beispiel Eichhörnchen:

In der Natur lernt das Eichhörnchen individuelle Techniken beim Nüsse öffnen und bekommt als sofortige Belohnung die feine Nuss!

5. Lernen am Erfolg

In natürlichen Lernsituationen sind **bedingte Appetenz** und **bedingte Aktion** oft gekoppelt. Man spricht vom Lernen am Erfolg.

Hamsterbeispiel:

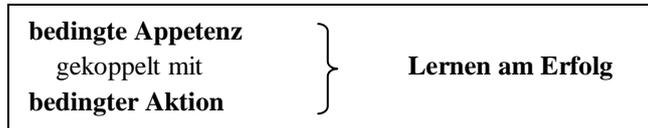
Ein Hamster wird zu einer Zeit, in der er normalerweise Auslauf hat, in einem verschlossenen Kasten gesetzt, er zeigt motorische Unruhe (Appetenzverhalten). Der Kasten hat eine kleine Tür, die

sich durch Druck von innen öffnen lässt. Stößt der Hamster nun zufällig heftig genug gegen die Tür, öffnet sie sich. Das Tier hat einen Ausweg entdeckt. Es lernt bei Wiederholung bald, sich der Tür zuzuwenden und sie durch Druck zu öffnen.

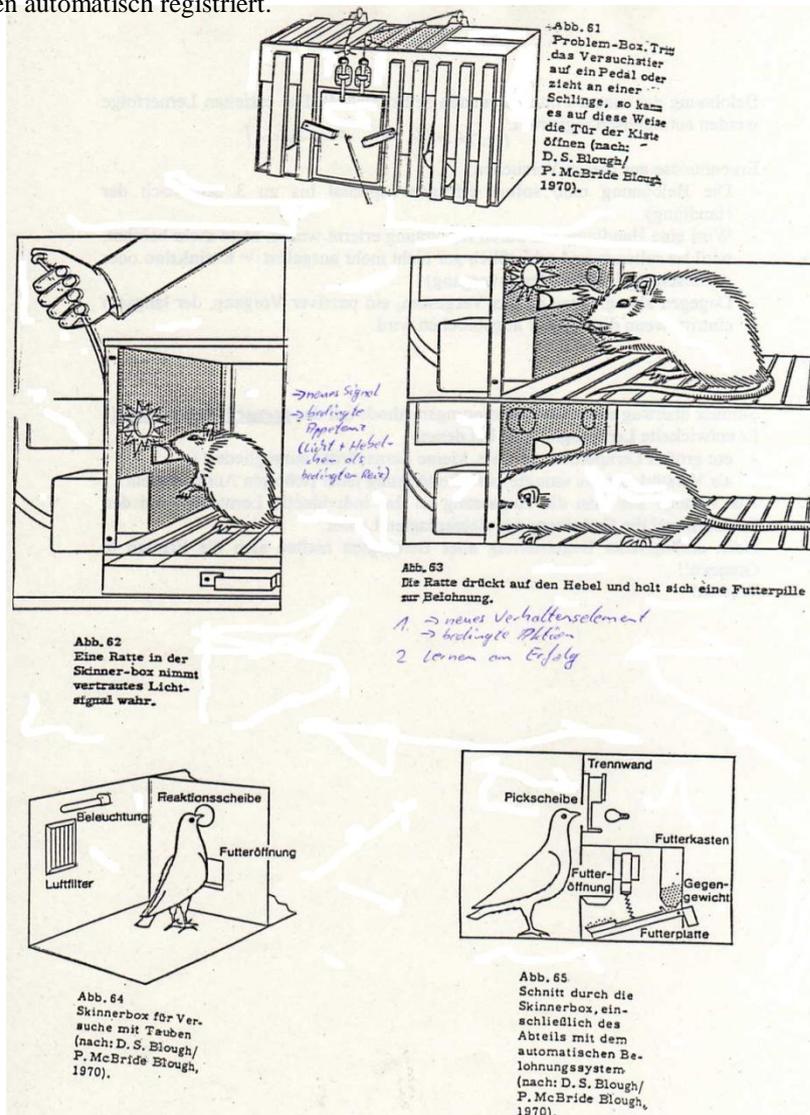
Was hat der Hamster gelernt?

1. Bedeutung des Reizmusters (Tür)
2. Neues Verhaltenselement (Öffnen der Tür)

Neutrales Reizmuster Tür → bedingter Reiz → bedingte Appetenz (Hinwenden)
 Zufällige Bewegung → Verknüpfung mit Antrieb → bedingte Aktion (Tür öffnen)



Die speziellen Bedingungen für das Lernen am Erfolg wurden vor allem in Amerika von B.F. Skinner eingehend untersucht. Nach ihm sind die Skinnerboxen benannt, Käfige, in denen ein Tier z.B. durch Drücken eines Hebels die Belohnung aus einem Futterautomaten selbst auslöst. Die erzielten Lernerfolge werden automatisch registriert.



Erkenntnis aus diesen Versuchen:

- Die Belohnung muss **sofort** erfolgen (optimal bis zu 3 sec. Nach der Handlung)
- Wird eine Handlung, die durch Belohnung erlernt wurde, nicht mehr belohnt, wird sie seltener und schließlich gar nicht mehr ausgelöst = **Extinktion** oder Auslöschung (aktiver Hemmvorgang)
- Dagegen abzugrenzen ist das Vergessen, ein passiver Vorgang, der langsam eintritt, wenn die Dressur abgebrochen wird.

Skinner übertrug seine Konditionierungsmethode auf das **menschliche Lernen!**

Er entwickelte Lernprogramme, bei denen

- Ein großes Lernpensum in viele, kleine Lernschritte aufgegliedert ist
- Als Verstärkung die unmittelbare Bestätigung jeder richtigen Antwort dient

Als Vorteile sah man die Anpassung an das individuelle Lerntempo bei den Schülern und die Entlastung der vielgeplagten Lehrer.

Nach anfänglicher Begeisterung aller Beteiligten hielten sich die Erfolge in Grenzen!!

Warum?

6. Lernen durch schlechte Erfahrung

1. **Bedingte Aversion**

Beispiel:

Hat ein Pferd bei einem Ausritt an irgendeiner Stelle des Weges, z.B. an einer Kreuzung, einen Schreck bekommen, so scheut es beim nächsten Mal an derselben Stelle, auch wenn die Ursache der Störung (ein heranrasendes Auto) gar nicht das ist.

Welcher Lernvorgang hat hier stattgefunden? Signallernen, schlechte Erfahrung

Unbedingter Reiz = heranrasendes Auto

unbedingte Aversion = Scheuen

Neutraler Reiz = Kreuzung

Lerntyp = bedingte Aversion

Bedingter Reiz = Kreuzung

bedingte Aversion = Scheuen

Ergebnis:

Erfolgt in einer *ursprünglich neutralen Reizsituation* eine unangenehme Erfahrung, so wird diese Reizsituation künftig gemieden, d.h. die neutrale Reizsituation ist mit der negativen Erfahrung gekoppelt. Lerntyp der *klassischen Konditionierung!*

An welches bisher besprochene Lernverhalten erinnert Sie dieses? Bedingte Appetenz

Kennen Sie ähnliches Verhalten beim Menschen?

- „gebranntes Kind scheut das Feuer“
- Kinder plärren beim Anblick eines weißen Kittels, auch ohne dass ein Arzt darin steckt
- Sirenengeheul → Herzrasen bei Menschen, die Krieg erlebt haben, auch ohne Bomben

2. **Bedingte Hemmung**

Hat jemand von Ihnen einen Hund, und weiß, wie man ihm das Zerren an der Leine abgewöhnen kann?

z.B. Stachelhalsband, das jedes Zerren automatisch mit einem Schmerzreiz bestarft.

Was hat der Hund gelernt?

Auf eine bestimmte Verhaltensweise erfolgt eine Bestrafung bzw. eine schlechte Erfahrung – das Verhalten des Hundes wird gehemmt, d.h. er gewöhnt sich das Zerren ab.

Ergebnis:

Erfolgt auf ein ausgeführtes Verhalten hin eine unangenehme Erfahrung, so wird dieses Verhalten gehemmt.

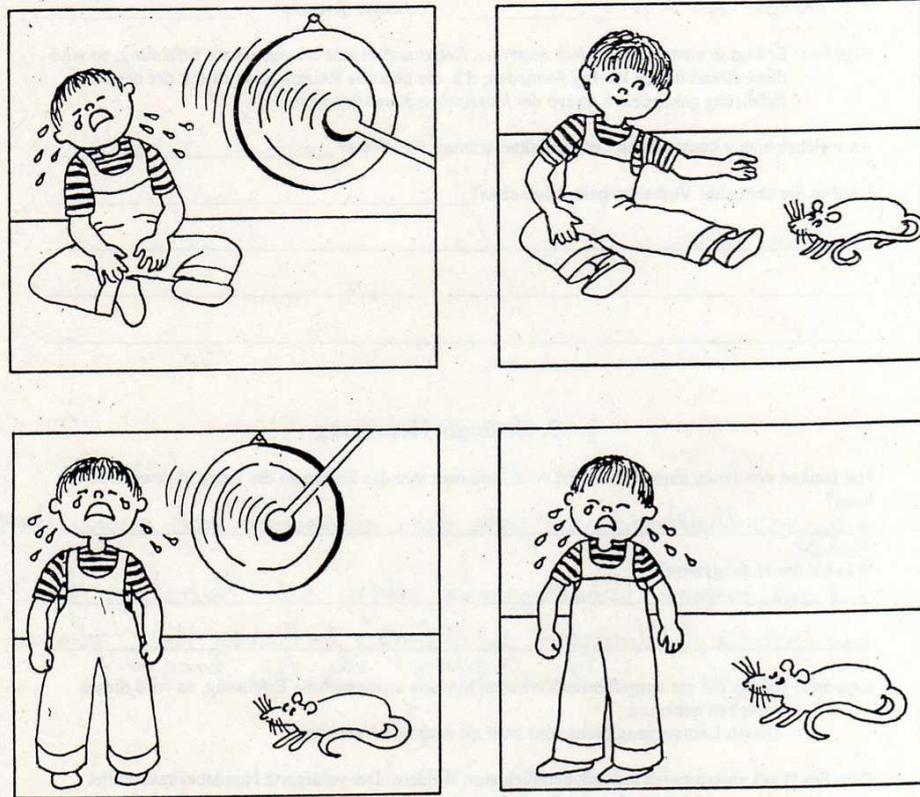
Diesen Lernvorgang bezeichnet man als *bedingte Hemmung!*

Beispiel:

Ein Hund verkrümelt sich allabendlich zum Wildern. Der verärgerte Hundebesitzer wartet stundenlang auf den Sünder, um ihm bei seiner Rückkehr eine gehörige Tracht Prügel zu verpassen!

Beim Hund wird die Rückkehr gehemmt weil die Strafe nach der Rückkehr erfolgt!
Zeitlicher Zusammenhang!

Im Jahr 1920 führten WATSON, der Begründer des sog. Behaviorismus, und sein Mitarbeiter RAYNER ein Experiment mit dem 11 Monate alten Albert durch, der damals in der Kinderklinik untergebracht war.



Zusammenfassung

Art der Erfahrung \ Erlernt	Auslösende Reizsituation (= Signal)	Verhaltenselement (= Handlungsweise)
Belohnung	bedingte Appetenz	bedingte Aktion
Strafe	bedingte Aversion	bedingte Hemmung

Klassische Konditionierung

instrumentelle (= operante) Konditionierung (= verstärktes Lernen)

Werden bedingte Aktion und bedingte Hemmung kombiniert, spricht man von **Differenzdressur**.

Beispiel:

Eine Ratte soll lernen, bei einer Gabelung im Labyrinth jeweils die rechte Abzweigung zu wählen. Wählt sie die Linke, so erhält sie einen schwachen Stromstoß, während sich im rechten Gang Futter befindet (Rechtsabbiegen wird gefördert, d.h. belohnt, Linksabbiegen gehemmt, d.h. bestraft).

Beispiel für die Kombination von bedingter Aversion und bedingter Appetenz:

Eine Ratte befindet sich in einem Versuchskäfig, dessen eine Hälfte in bestimmten Zeitabständen einige Sekunden unter Strom steht. In dieser Hälfte des Käfigs befindet sich auch das Futter. Die Stromstöße werden durch Aufleuchten einer Lampe vorher angekündigt. Die Ratte lernt bei Aufleuchten des Lichts für einige Zeit in die andere Hälfte des Käfigs zu fliehen, um anschließend wieder an die Futterstelle zurückzukehren.

7. Lernen durch Einsicht

- = einsichtiges Verhalten
- = Problemlösungsverhalten

Definition:

Einsichtiges Verhalten ist Problemlösungsverhalten, das auf einer zielorientierten Neukombination von Erfahrungen beruht.

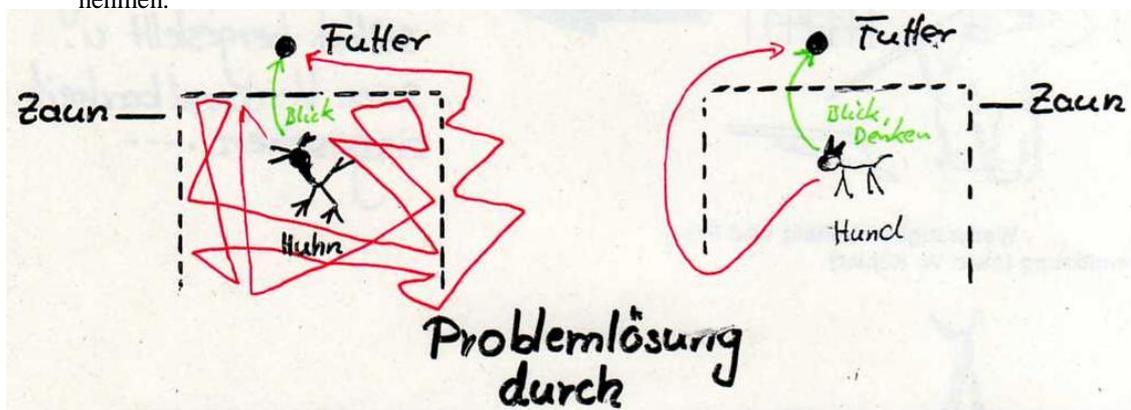
Voraussetzung: entsprechende Strukturen im Zentralen Nervensystem

Ob nun Problemlösung durch „Versuch und Irrtum“ oder durch „einsichtiges Verhalten vorliegt“, kann z.B. durch sog. „Umwegversuche“ untersucht werden:

Verhalten bei Umwegversuchen

Beispiel:

Den Versuchstieren ist der direkte Weg zum Futter durch einen Zaun versperrt, sie können das Futter aber sehen bzw. riechen. Um das Futter zu erreichen, müssen die Tiere einen Umweg inkaufnehmen.



**Versuch und Irrtum
= Ausprobieren**

**Einsichtiges Verhalten:
Einsicht in die räumliche Situation;
Tier erreicht das Ziel auf nächstem
Umweg!**

Kriterien für einsichtiges Verhalten:

1. Vor dem Handeln liegt (oft) eine bestimmte Denkzeit
2. Nachdem der Lösungsweg innerlich durchgespielt ist, wird er ohne Unterbrechung und zielstrebig verwirklicht!
3. Kein Ausprobieren! Auf Antrieb gleich richtige Lösung!

Die Versuchsordnung muss Voraussetzungen erfüllen, damit überhaupt einsichtiges Verhalten untersucht werden kann:



Einsicht in den räumlichen Zusammenhang zwischen sich und Banane



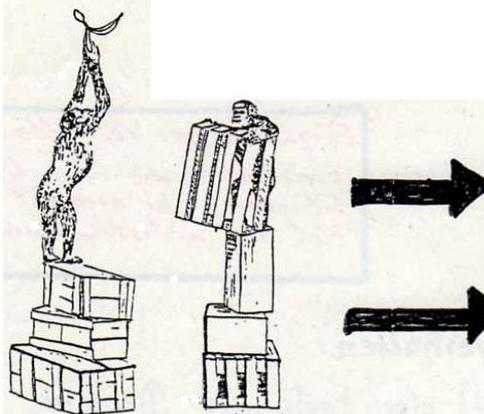
Einsicht in die Verwendbarkeit des Stockes als Werkzeug zur Vergrößerung der Reichweite

Werkzeuggebrauch zur Problemlösung (nach W. Köhler)



... einfaches Werkzeug selbst hergestellt und seine Verwendbarkeit eingesehen ...

Werkzeugherstellung und Problemlösung (nach W. Köhler)



... Einsicht in den räumlichen Zusammenhang



... Einsicht in die Verwendbarkeit von Kisten ...

Umweg und Materialbenutzung zur Problemlösung (nach W. Köhler)

Sehen Sie hier auch Grenzen des einsichtigen Verhaltens? ...

3. Sozialverhalten

Verständigung durch Signale und ritualisierte Verhaltensweisen (Schwerpunkt Fortpflanzungsverhalten)

In Gemeinschaften (Rudel, Familien, Ehepartner, Eltern/Junge...) müssen Sender und Empfänger über einen Vorrat gemeinsamer Signale verfügen (Auslöser!!).

- Optische Signale (Auslöser): Körperfärbung – Stichlinge
Schnabelpunkt – Silbermöven
Kindchenschema – Mensch
Grelle Färbung z.B. gelb-schwarz oder rot-schwarz bei Wespen und Marienkäfern
- Akustische Signale (Auslöser): Zirpen und Schnarren – Grillen
- Chemische Signale (Auslöser): Pheromone – Schmetterlingen
Kot und Urin – Füchse, Nashörner, Katzenartige, Hundartige
- Mechanische Signale (Auslöser): Schnauzentriller – Stichlinge

Auch Bewegungen, wie von der Stichlingsbalz bekannt oder die Mimik bei Affen sind Signale, die der Kommunikation dienen. Ganz allgemein müssen die Signale auffällig, einfach und unverwechselbar sein.

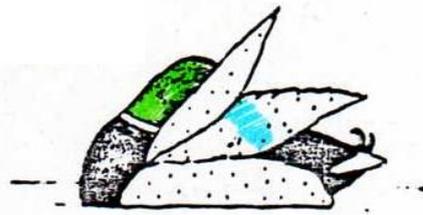
Eine Sonderform stellen die **RITUALISIERTEN VERHALTENSWEISEN** dar.

Entenbalz: vom Übersprungputzen zum Scheinputzen



Der **Branderpel** bearbeitet das gesamte Gefieder.

Übersprungverhalten



Der **Stockerpel** streicht mit dem Schnabel über die Innenseite des dem Weibchen zugewandten Flügels und rattert dabei über die Federkiele.

Scheinputzen (umgewandeltes Putzen) → Signal



Der **Knäkerpel** putzt an der Flügelaußenseite.

Scheinputzen → Signal



Der **Mandarinerpel** berührt eine orangerote Feder.

RITUALISIERUNG

Der Erpel zeigt ein Erkennungsmerkmal bzw. ein Signal

Definition:

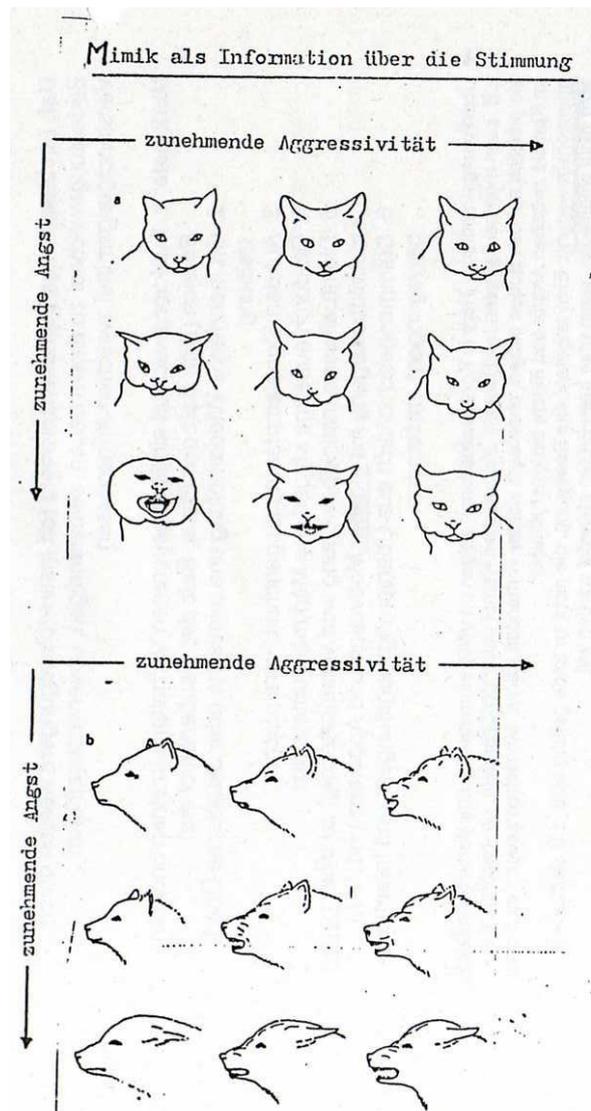
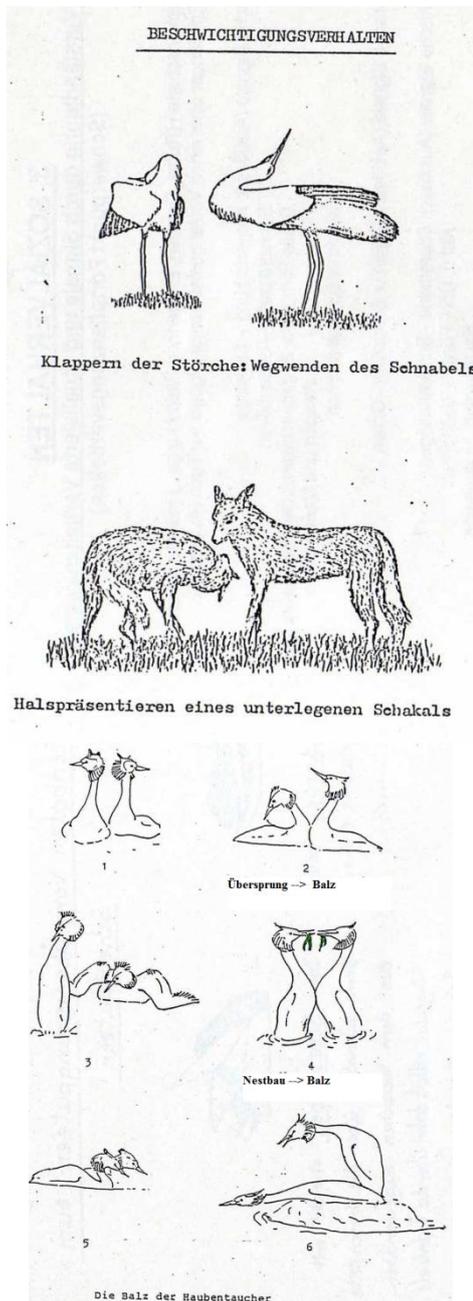
Ein bestimmtes Verhaltensmerkmal (oft Instinktverhalten) wird durch Bedeutungswechsel zu einem neuen, selbständigen, unverwechselbaren Verständigungsmittel zwischen Artgenossen.

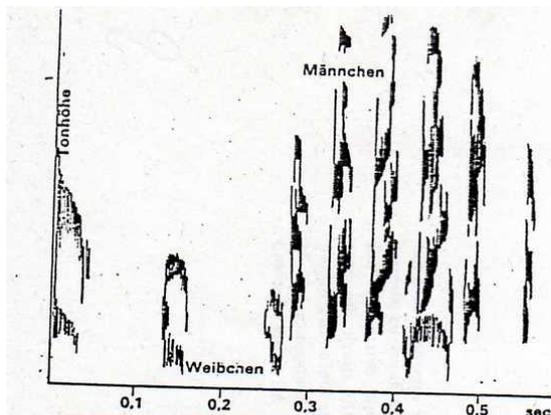
Merkmale:

1. Funktionswechsel eines angeborenen Verhaltens in einen anderen Bereich (Bild: Balz des Pfaus, Balz des Haubentauchers)
2. Oft mehrfache Wiederholung und mimische oder akustische Übertreibung
3. Auf den Signalempfänger zu gerichtet, vereinfacht
4. Oft durch auffällige körperliche Merkmale unterstützt
5. Die ritualisierte Instinktbewegung wird verselbstständigt zu einer neuen Instinktbewegung mit eigener Motivation und Appetenz und AAM
6. Stammesgeschichtlich aus Übersprungshandlungen und Intentionsbewegungen entstanden.

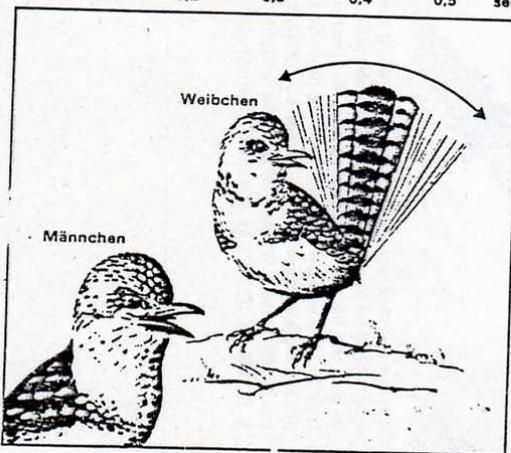
Übersprungshandlung: Tiere in Konfliktsituationen zeigen oft völlig situationsfremde Verhaltensweisen, z.B. kann man bei kämpfenden Hähnen, die zwischen Kampf und Flucht pendeln, beobachten, dass im Konflikt zwischen Angriff und Flucht bei einer Klausur.

Intentionsbewegung: Eine angefangene Bewegung, die nicht zu Ende geführt wird, z.B. Aufplattern, aber nicht wegfliegen, wenn man beim Brüten abgelöst werden will.

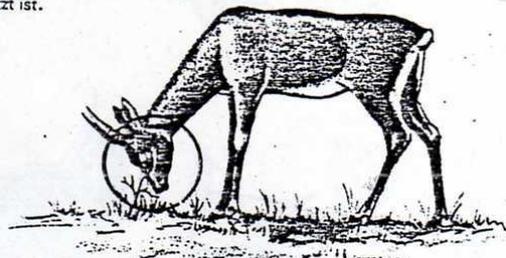




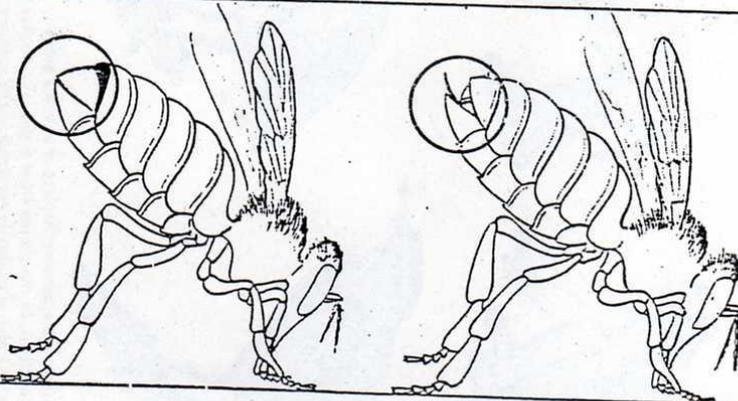
Akustische Verständigung. Buchfinkengesang meldet die Anwesenheit eines aggressiven oder paarungsbereiten Revierbesitzers. Warnrufe werden durch den Anblick von Feinden ausgelöst und erzeugen beim Empfänger Fluchtreaktionen oder Aufmerksamkeit für Feinde. — Bei manchen dauerehigen Singvögeln singen beide Partner eines Paares als Begrüßung eine Strophe, zu der jeder einen bestimmten Teil beiträgt; sie singen im **Duett**. Beim afrikanischen **Bartvogel** (*Trachyphonus darnaudii*) begleitet eine Begrüßungszeremonie (unten) das Duett (oben). Die Lautäußerungen sind hier in Form eines Klangspektrogramms wiedergegeben, in dem sämtliche Frequenzen der Laute über einer Zeitachse aufgetragen sind.



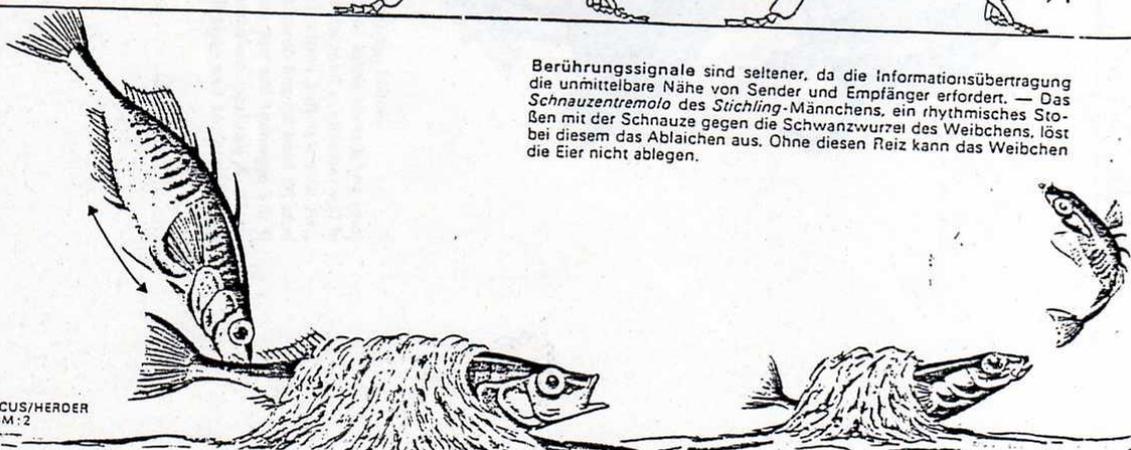
Chemische Signale. Gerüche dienen oft dem individuellen Erkennen des Partners. Sie können aber auch überindividuelle Informationen übermitteln. Zur **Reviermarkierung** streicht das Männchen des afrikanischen **Bleichbocks** (*Ourebia*) das duftende Sekret seiner Voraugendrüse an Grashalme in seinem Revier. Der Duft meldet anderen Männchen, daß das Gebiet bereits besetzt ist.



Sterzelnde Honigbienen (*Apis mellifica*) an einem guten Futterplatz oder vor dem Stockeingang halten den Hinterleib steil in die Höhe, stülpen zwischen dem letzten und dem vorletzten Segment ein Duftorgan aus und verbreiten den Geruch durch Schwirren mit den Flügeln in der Luft (links). Dieser chemische Reiz lockt Artgenossen herbei. Anders ist das **Giftsterzeln**, bei dem die beunruhigte Biene am Hinterleibsende ein Polster an der Stachelbasis freilegt, von dem aus ein Alarmstoff in die Luft abgegeben wird (rechts). Bienen, die diesen Duft wahrnehmen, werden zum Angriff gereizt.



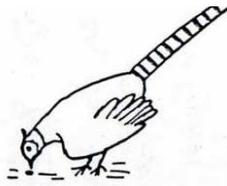
Berührungssignale sind seltener, da die Informationsübertragung die unmittelbare Nähe von Sender und Empfänger erfordert. — Das **Schnauzentremolo** des **Stichling**-Männchens, ein rhythmisches Stoßen mit der Schnauze gegen die Schwanzwurzel des Weibchens, löst bei diesem das Ablaichen aus. Ohne diesen Reiz kann das Weibchen die Eier nicht ablegen.



FOCUS/HERDER
11-M:2



Haushahn



Jagdfasan



Glanzfasan

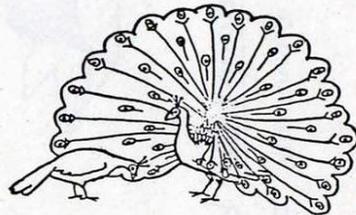


Pfaufasan

Balz verschiedener
Hühnervögel

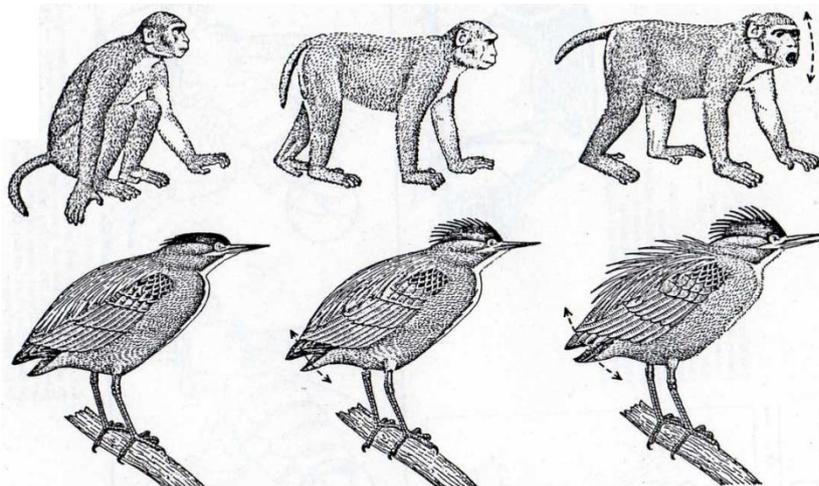
Futterlocken --> Balz

Die Balz des Pfaus.



♂ : wippt mit dem gefächerten Schwanz nach vorne und zeigt mit dem Schnabel nach unten

Gestufte Signale, die Aggressivität wiedergeben



Sozialbindende Mechanismen beim Menschen

Die kindliche Entwicklungsphase beim Menschen dauert im Vergleich zu Tieren sehr lange. Da Babies und Kinder nicht allein aufwachsen können, ist es nötig, sie in einer „sozialen Gruppe“ aufzuziehen. Schon vor Tausenden von Jahren haben sich Menschen zu Gruppen vereint, um zusammen zu jagen, sich gemeinsam vor Feinden zu schützen und den Nachwuchs aufzuziehen. Daraus ist schließlich der individualisierte Verband der Familie als am besten geeigneter Sozialverband für den Menschen hervorgegangen. In ihm finden die Kinder Schutz, Wärme, Zuneigung und Liebe, alles notwendige Voraussetzungen für eine ungestörte Entwicklung. Umarmung, Trösten und Streicheln sind z.B. starke sozialbindende Verhaltensweisen beim Menschen.

Wie wichtig die Einbindung von Kindern in die sozialen Formen des Zusammenlebens beim Menschen sind, ergibt sich schon aus der Tatsache der gestörten Kinder, die in Waisenhäusern aufwachsen (Hospitalismus). Ihnen fehlt vor allem die Zuwendung und der Hautkontakt einer festen Bezugsperson.

Aus Sicht der Evolution gesehen ist der Mensch ein sog. Tragling. Menschenbabies besitzen zwar noch den Klammerreflex, sind aber nicht mehr in der Lage, sich nach der Geburt für längere Zeit festzuklammern und ihr Gewicht selbst zu tragen. Und es gibt auch kein Fell mehr, woran sie sich festhalten können. Sie sind aber immer noch auf den Hautkontakt zur Mutter angewiesen. Bei Naturvölkern ist das Tragen von Säuglingen auf dem Rücken oder an der Brust noch viel weiter verbreitet als bei uns. Diese Form des Tragens bietet dem Baby gleichzeitig viele zusätzliche Umweltreize, die für seine gesunde Entwicklung ebenfalls sehr wichtig sind. Außerdem entwickelt sich beim Kind das sog. „Urvertrauen“ gegenüber der Mutter oder der festen Bezugsperson, das auch für sein späteres Leben als Erwachsener große Bedeutung hat.

Selbst gemeinsames, aggressives Verhalten einer Gruppe dient der Stabilisierung der Gemeinschaft. Zwar gibt es in jeder Gruppe zwischen den Mitgliedern ab und zu Streit, wird jedoch ein gemeinsamer Gruppenfeind ausgemacht, so sind die Streiterein der Gruppenmitglieder untereinander schnell vergessen und die Aggression richtet sich gemeinsam gegen den Gruppenfeind. Besonders deutlich wird dieses Verhalten bei den Fanclubs von Fußballvereinen. Gemeinsame Clubfarben, Abzeichen, Schlachtrufe u. ä. stärken das Zusammengehörigkeitsgefühl der Fans.

Speziell beim Menschen kommt noch ein weiteres sozialbindenden Element dazu, nämlich das Gespräch. Dabei geht es oft gar nicht um den Inhalt, sondern um die Kontaktpflege.

Zusammenfassung

- Gruppe als Familie und Zweckvereinigung
- Umarmen, Streicheln, Trösten
- Hautkontakt, sexueller Kontakt bei Paaren
- Gespräch (!!)
- Auch gemeinsames Feindbild: Eigene Ideale werden gemeinsam verteidigt (siehe Aggressionsverhalten)

Aggressionsverhalten bei Tier und Mensch

In der menschlichen Psychologie wird der Begriff „Aggression“ im Sinne einer auf Zerstörung gerichteten Feindseligkeit gebraucht.

In der Ethologie versteht man unter Aggression **jede feindlich getönte Auseinandersetzung mit anderen Lebewesen.**

Definitionsmöglichkeiten für „Aggressionsverhalten“:

1. Angriffsverhalten
2. Verhaltensweisen, die zu physischer oder psychischer Schädigung des Artgenossen führen (Eibl)
3. Verhaltensweisen, die zum Flüchten, Ausweichen oder zur Unterordnung, mitunter auch zur physischen Schädigung des Artgenossen führen (Eigl).
4. Aktion, die gegen einen anderen Organismus schädliche Reize aussendet.

Zwischenartliche (interspezifische) Aggression Aggressivität gegen Artfremde

1. Beutefang (Beuteaggression)

Beutefang spielt im Kreislauf des Fressens und Gefressenwerdens die entscheidende Rolle. Raubtiere (Jäger) mit bestimmten Beutefangtechniken (Hetz-, Schleichjäger, Fallensteller) Beutetiere mit bestimmten Techniken der Feindvermeidung (Flucht, Trar-, Warnfarben)

2. Gegenangriff (Aggression im Dienste der Feindabwehr = Selbstverteidigung)

Viele Beutetiere wehren sich mit einem Gegenangriff, wenn sie auf der Flucht eingeholt oder in die Enge getrieben werden. Dann schlägt Angst in Aggressivität um → „Mut der Verzweiflung“!!!

3. Kollektivverteidigung (Aggression im Dienst der Gruppenverteidigung)

In Gruppen lebende Tiere greifen z.B. auf den Notschrei eines Artgenossen in einer kollektiven Aktion den Feind an. Auch Tiere, die den Angstschrei nicht gehört haben, werden aufgrund der aggressiven Grundstimmung der Gruppe zum Angriff aktiviert
→ Gruppenaggression wirkt stimulierend und ansteckend auf die Artgenossen der gleichen Gruppe
Beispiel: Möven, Schimpansen

Innerartliche (intraspezifische) Aggression Aggressivität gegen Artgenossen

→ Sicherung von Nahrung, Lebensraum, Geschlechtspartner und Sicherung des Genbestandes

→ in der Konkurrenz um diese Güter liegt die wesentliche Motivation für innerartliche Aggression.

1. Aggression gegen den Gruppenaußenseiter

Aggression gegen Gruppenmitglieder, die aufgrund von Krankheit, Schwäche, im Verhalten oder Aussehen von der Norm abweichen.

→ Diese Selektion bewirkt eine Stabilisierung der Angepasstheit und des Genbestandes einer Art.

2. Kampfspiele

Auch hier zeigt sich Aggression. Spielerisch lernen Jungtiere Verhaltensweisen des Kampfes.

Beispiel:

Spielerisch erlernt der Iltis den Nackenbiss und wendet ihn später beim Beutefang an.

3. Aggression durch Frustration

Durch Nichterfüllung von Bedürfnissen werden Tier und Mensch frustriert und reagieren dann häufig aggressiv!

(Auch gegen Artfremde)

4. Balzkampf – Rivalenkampf

Nur die stärksten und gesündesten Tiere gelangen zur Fortpflanzung! Nachteilig wären hierbei Verletzungen und Tod (Gefährdung der Arterhaltung)

→ deshalb Aggressionskontrolle notwendig (Kommentkämpfe)

5. Territorialverhalten

Definition:

Reviere oder Territorien sind Gebiete, die von einem Tier oder einer Tiergruppe bewohnt und gegen andere Artgenossen verteidigt werden

Methoden der Reviermarkierung

- Duftmarken (chemische „Hausschilder“)
- Akustische Signale
- Optische Signale

Beispiel:

Reviermarkierung beim Stichling:

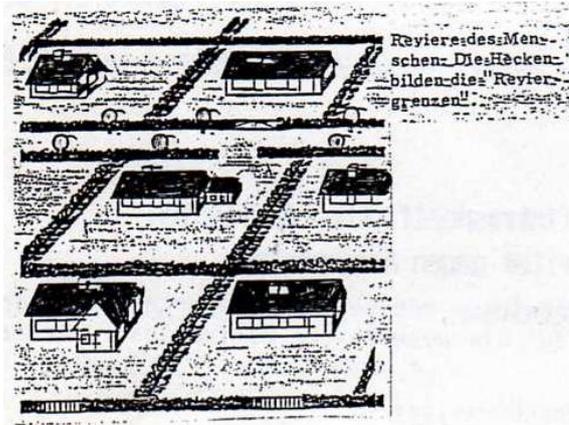
- roter Bauch
- Revier abschwimmen

Revierteidigung: einzeln, paarweise, in Gruppen

Biologischer Sinn: Sicherung der Lebensgrundbedürfnisse

- ausreichender Lebensraum und Zufluchtsstätten
- gleichmäßige Verteilung und Dichte einer Population wird geregelt
- keine Überausbeutung des Lebensraumes

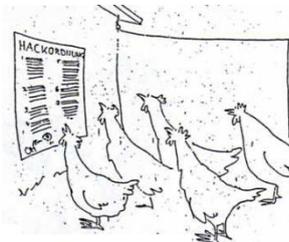
Aggressive Kämpfe treten hauptsächlich bei der Reviergründung zwischen Reviernachbarn auf, diese respektieren danach die Grenzen weitgehend. Abermals zum Kampf kommt es, wenn ein fremdes Tier eindringt.



Rangordnung

Voraussetzungen für die Festlegung einer Rangordnung:

- Positionsstreben
- Aggressivität
- Persönliches Kennen

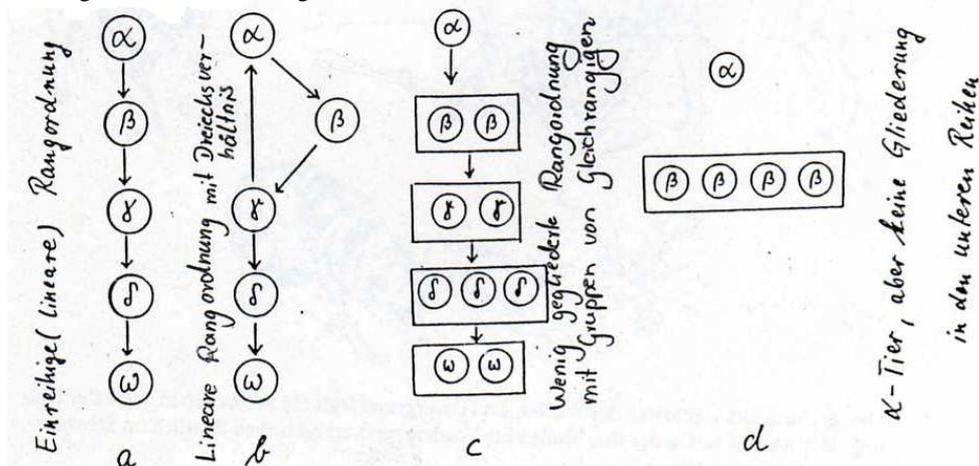


Erhalten bleibt die Rangordnung nur, wenn niedrigere Ränge hingenommen werden und bei Rangniederen Gehorsam herrscht.

Bedeutung der Rangordnung:

- Stabilisierung einer Gruppe, Sozialstruktur
- Aggressions-Entschärfungs-Mechanismus (Kontaktkämpfe)
Streit wird eingeschränkt, Aufmerksamkeit erhöht
- Ranghohe haben Führungs- und Fortpflanzungsaufgaben

Rangordnungen sind selten streng linear



Bekannt sind Hackordnungen bei Hühnern und Rangordnungen bei Säugern, z.B. im Wolfsrudel. Dort wird die Rangposition erkenntlich an Körperhaltung und Bewegung.

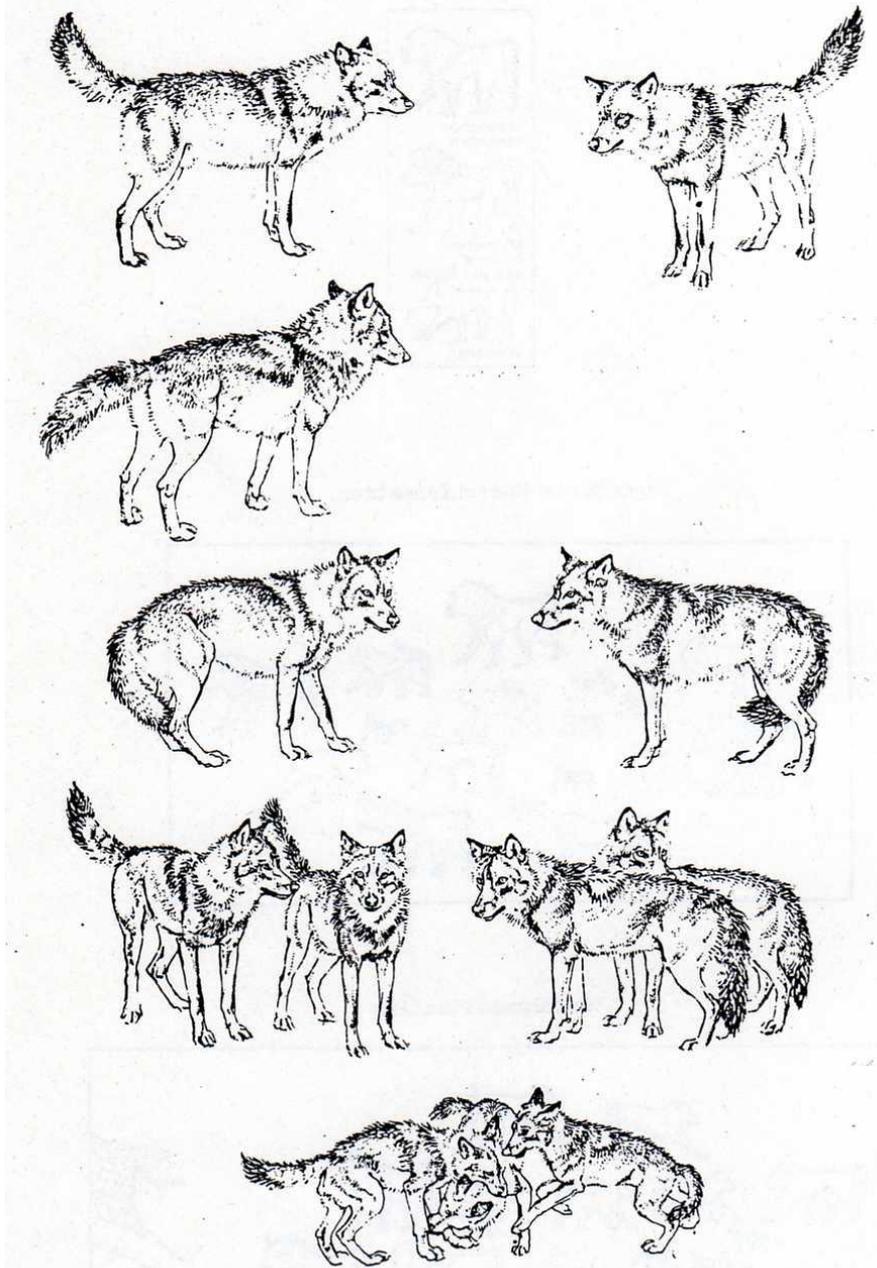


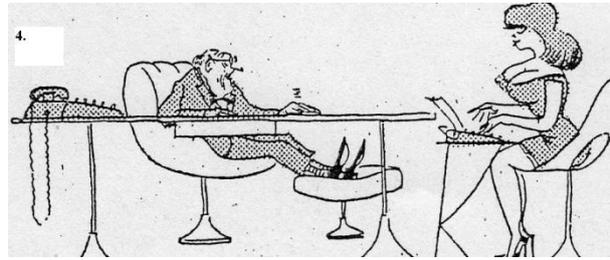
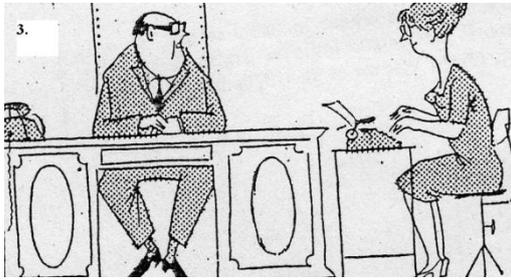
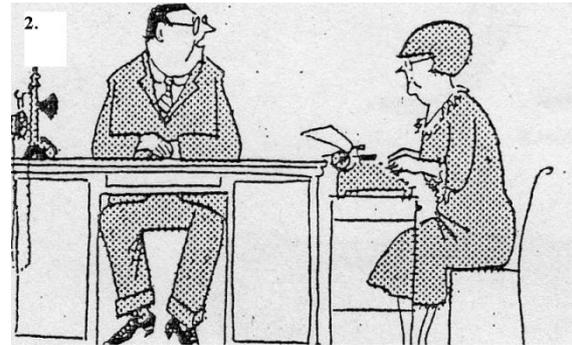
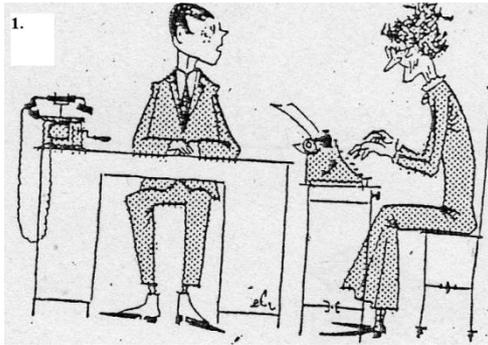
Abb. 11: Die soziale Rangordnung im Wolfsrudel. Oben stehen die beiden Ranghöchsten (1.1♂ und 1.1♀, häufig in dieser Gruppe auch der 1.2♂). Darunter eine Gruppe jüngerer Subdominanter (1.3♂ und 1.2♀). In der Gruppe der Juvenilen verhalten sich einige wie »Klein-Alphas«. Ganz unten in der Rangordnung: die Welpen.

Die Ranghohen haben **Vortritt** (Futter, Wasser, Schlafplatz, Paarung), aber auch **Pflichten** (Führungsaufgaben wie Nahrungssuche und Geländeerkundung, Wächterfunktion zur Reviersicherung, Verteidigung von Revier und Rudel, Stabilisierung der Gruppe)

Auch beim Menschen kennen wir Rangordnungsstreben, ableitbar aus dem Streben nach Anerkennung. Die Rangposition wird oft **nicht aggressiv** erlangt, sondern durch positive soziale Fähigkeiten, z.B. bei Ghandi.

Aggressive Eroberung erfolgt oft ritualisiert:

- Imponieren mit materiellen Gütern (Prunksucht bei Fürstenempfängen, wo die Mittel einzig zum Zwecke des Rangimponierens verpulvert werden)
- Statussymbole demonstrieren statt Fell und Federn den Rang



Besorgniserregend waren die Versuchsergebnisse von Horkenson und Skelter, welche die Bereitschaft zu „blindem Gehorsam“ und Einfluss Ranghoher diesbezüglich untersuchten. Die Anwesenheit ranghoher Personen oder deren Anweisungen führten in vielen Fällen tatsächlich zu verantwortungslosem, blindem Gehorsam!

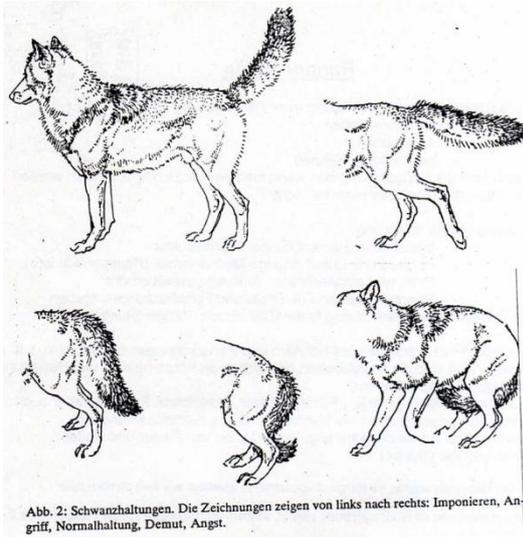


Abb. 2: Schwanzhaltungen. Die Zeichnungen zeigen von links nach rechts: Imponieren, Angriff, Normalhaltung, Demut, Angst.

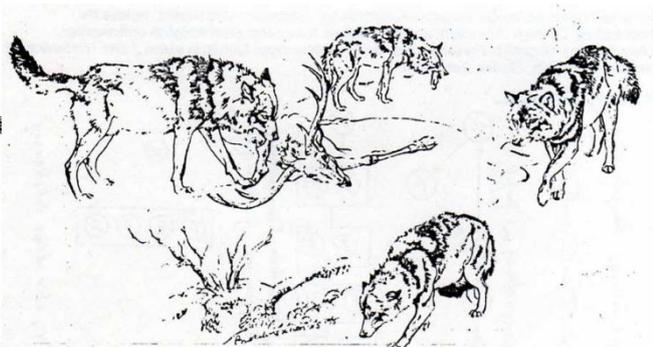
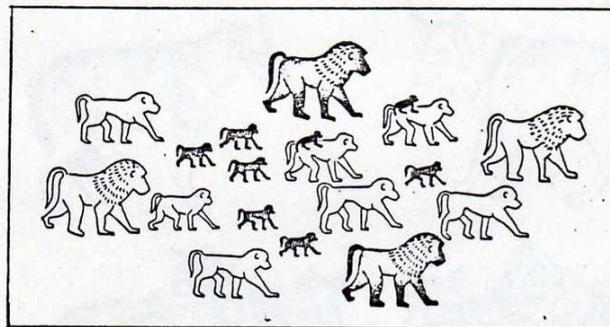


Abb. 8: Ausdrucksverhalten des Wolfes. Im Hintergrund frisst ein Weibchen in normaler Haltung. Die Rangordnung der drei Rüden im Vordergrund erkennt man deutlich an Schwanz-, Kopf- und Körperhaltung.

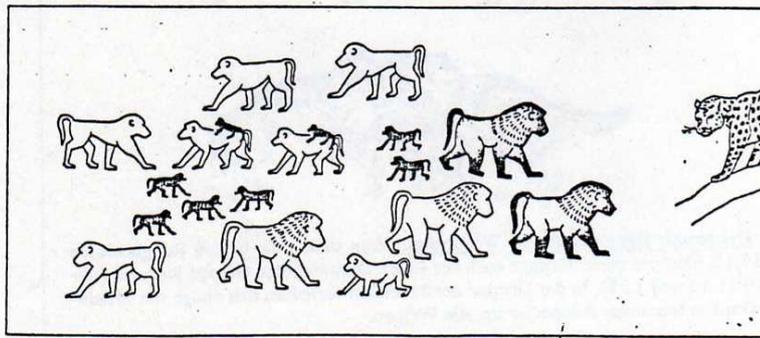
Individualisierte Verbände - Rangordnung



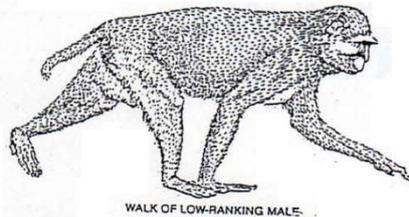
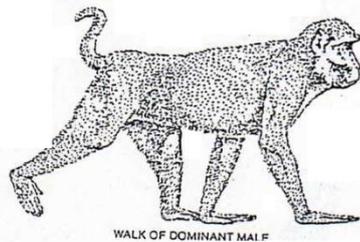
Ungestörte Marschformation



Gefahrensituation



Signale, die Rangordnungsstelle wiedergeben



Möglichkeiten der Aggressionskontrolle bei Tieren

Einerseits: innerartliche Aggression verschafft dem Sieger größere Chancen, seine Gene in die nächste Generation zu bringen.

Andererseits: häufige Auseinandersetzungen

- sind Zeitvergeudung
- verringern die Wachsamkeit
- bringen Verletzungs- und tötungsgefähr.

⇒ **AGGRESSIONSVERMEIDUNG** und **-VERMINDERUNG** notwendig !!!

1. Signale der Revierinhaber oder der Ranghöheren

Wenn diese vom Rivalen oder Rangniedrigeren beachtet werden

→ Streitvermeidung, Aggressionskontrolle!

2. Imponier- oder Drohverhalten

Wenn die Grenze oder der Rang missachtet wird → Auseinandersetzung beginnt, zunächst in der schwächsten Form aggressiven Verhaltens → Imponieren und Drohen, z.B. durch

- **Vergrößern des Körperrisses**
Beispiel: Aufplustern mancher Vögel
- **Zeigen der Waffen**
Beispiel: Zähne zeigen bei Raubtieren
- Häufig unterstützen **Lautäußerungen, Färbungen** und **Muster** die Drohgebärden
Beispiel: Geparden (Gesichtsstreifung)

Die Drohgebärden kann man als unvollständige Andeutungen des Kampfes, also als sog. Intentionsbewegungen zum Kampf auffassen! Sind zu Signalen ritualisiert!

Unterlegenheitsstellungen oder **Demutsverhalten** führen hier auch zur Aggressionskontrolle, es kommt nicht zum Kampf!

Beispiele: Wölfe, Hunde ...

3. **Komment- oder Turnierkampf (ritualisierte Kämpfe)**

Bei gleichwertigen Rivalen mündet das gegenseitige Drohen oft in den Kommentkampf.

Definition:

Kampf nach festen Regeln, für den typisch ist: Messen der Kraft des Gegners ohne ernsthafte Verletzung oder Tötungsabsicht (obwohl die Waffen oft dazu geeignet wären).

Beispiele: Schleimfisch, „küssende Guramis“, Meerechsen (männliche)

Die Kommentkämpfe unterscheiden sich auch oft im Einsetzen der Waffen vom Ernstkampf!

Beispiele: Warane, Giraffen, Speikobras

Ende des Kampfes:

Tiere mit hoher Fluchtbereitschaft:

z.B. Kampffisch, Ratte; Unterlegener flieht.

Ist die Flucht nicht möglich (z.B. in Gefangenschaft), kann ein **Beschädigungskampf (Ernstkampf)** folgen der zur Tötung führt!

Tiere ohne hohe Fluchtbereitschaft:

Unterlegener beendet den Kampf durch **Beschwichtigungs-, Unterwerfungs- oder Demutsgebärden:**

- kampfauslösende Reize werden entfernt (z.B. Waffen abwenden, „klein machen“)
- ritualisierte Demutsgebärden (aus dem Bereich des Jungtierverhaltens, der Brutpflege, Körperpflege, Sexualverhalten)

→ **Tötungshemmung**

Beispiel: Hund, Wolf

Diese Tiere besitzen gegenüber Welpen eine angeborene Beißhemmung. Ein unterlegener Wolf beschwichtigt mit „auf den Rücken liegen“ wie ein Welpen. Beim Welpen ist dies eine Aufforderung zur Körperpflege.

Oder: ein unterlegener Wolf stößt mit der Schnauze an die Mundwinkel des Überlegenen oder leckt daran; dies ist bei Welpen eine Futterbettelbewegung.

Anmerkung:

Bei Machtkämpfen um die α -Stellung kann es trotzdem zur Tötung des Rivalen kommen.

Beispiel: Truthähne

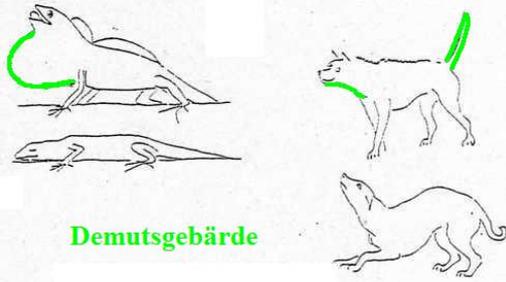
Unterlegener duckt sich auf den Boden wie ein paarungsbereites Weibchen.

4. **Beschädigungskampf (Ernstkampf)**

Bei manchen Tierarten oder Geschlechtern ist der Ernstkampf „normal“, z.B. bei Meerechsenweibchen (die Männchen sind Kommentkämpfer).

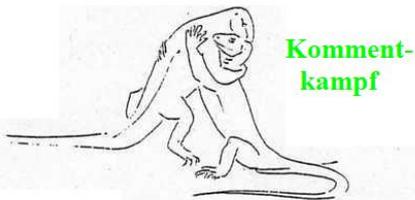
Auch innerhalb von Kommentkämpfern findet man oft einen kleineren prozentualen Anteil von Ernstkämpfern.

Drohen / Imponieren

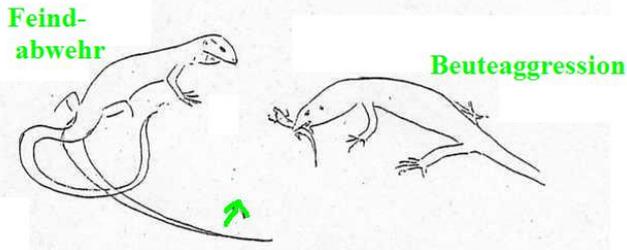


Demutsgebärde

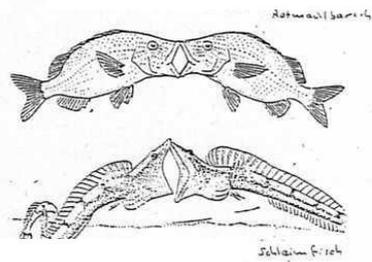
Warane



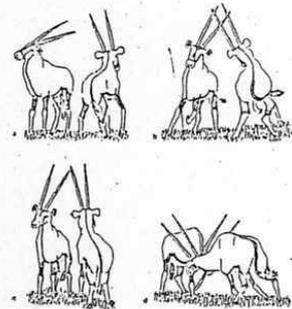
Kommentkampf



Kommentkampf

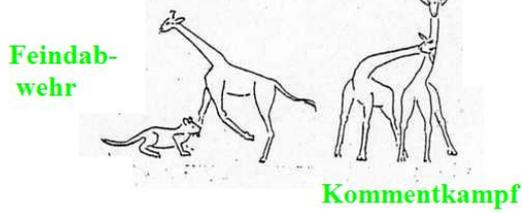


Kommentkampf bei Oryx-Antilopen



Die Säbel werden nicht zum Stoß eingesetzt

Giraffen



Speikobra



Aggressionskontrolle beim Menschen

Es wirken alle bei Tieren wirksamen Mechanismen auch beim Menschen!

Beispiele:

- aggressionshemmende Signale:
 - Weinen, Kopfsenken, Demutsgebärden (Verneigen, Hut abnehmen = sich verkleinern)
 - Gastgeschenke (Blumenstrauß)
 - Arbeitsessen ...
- Ritualisierung der Auseinandersetzung:
 - a) Ritualisiertes Kämpfen → Turnierkampf (Waika Indianer: schlagen mit langen Harthölzern Einander auf den kahlrasierten Kopf)
 - b) Verbalisierte Aggression → Beschimpfungen (Degradierung, Dehumanisierung wie Tiernamen: Schwein, Hund, Affe... wie andere Mängel: Krüppel, Feigling, Gauner...)
 - c) Schlichten, Trösten, Vermitteln → die Partei des Angegriffenen wird ergriffen, gegen eine Fortführung des Streits argumentiert, der Gekränkte wird Getröstet
 - d) Ventilieren → „Was sich liebt, das neckt sich“
 - e) bewusste Senkung der Aggression

Hypothesen zur Entstehung Menschlicher Aggression

Drei Erklärungsmodelle der Aggression

1. Frustrations-Aggressions-Theorie

Wurde 1939 von amerikanischen Psychologen entwickelt, Besagt:

Aggression ist immer eine Folge von Frustration! Tritt momentan, spontan auf!

Aggression tritt danach ausschließlich aufgrund äußerer Ursachen auf, und zwar immer dann, wenn man zu einem Verzicht auf Triebbefriedigung gezwungen wird oder beim Erreichen eines Ziels gehindert wird.

Beispiel: Nimmt man Kleinkindern Spielsachen weg oder verweigert den Wunsch nach Eiscreme, werden sie wütend und fangen an zu schreien.

Dies gibt es auch bei Tieren: zeigt man einen Hund mehrmals einen Leckerbissen, den man wegzieht, wenn er zuschnappt, wird er böse und beißt evtl. in die Hand.

Doch nicht jede Aggression lässt sich mit kurz vorausgegangener Frustration erklären!

Psychologen suchen z.B. nach Frustrationen in der frühen Kindheit, die viel später beim Erwachsenen Aggressionen verursachen soll.

Daher versuchte man, Kinder frustrationsfrei (antiautoritäre Erziehung) zu erziehen, in der Hoffnung, sie würden keine Aggression zeigen. Diese Kinder waren aber erstaunlich frech und aggressiv!

Warum???? → Lernen an Erfolg!

2. Lerntheorie der Aggression

Aggression wird nach der Meinung vieler Psychologen bereits in der frühen Kindheit nach dem Prinzip der instrumentellen Konditionierung gelernt.

Hat ein Kind durch Aggression dauernd Erfolg, wird die Aggression verstärkt und zur Erlangung weiterer Erfolgserlebnisse beibehalten.

Darüber hinaus spielt das Lernen durch Imitation von Vorbildern eine entscheidende Rolle. Die Gefahr der Nachahmung ist sehr groß!!!

3. Instinkttheorie der Aggression

Konrad Lorenz geht von einem angeborenen Aggressionstrieb aus, der endogen, spontan ist, langsam ansteigt und von sich aus zur Entladung drängt.

Problem: Gibt es dann auch „Leerlaufaggression“, ohne äußeren Reiz?

Die Mehrzahl der Ethologen spricht nur von einer angeborenen Disposition der Aggression!

Schlusswort

Die Verfechter aller drei Theorien haben sich mächtig bekriegt!!!

Sie haben lange gebraucht, um zu sehen, dass jede der Theorien einen Aspekt verabsolutiert! Statt der lang diskutierten Frage, ob Aggression nun erlernt oder angeboren ist, sollte man vielleicht fragen, was am Verhalten angeboren und was erlernt ist, um den jeweiligen Teil zu bremsen!

Außerdem sollte man auch **andere Faktoren** berücksichtigen wie den physiologischen Zustand des vegetativen Nervensystems, des Hormonsystems, die Tagesstimmung, Müdigkeit, Krankheit ... und evtl. geschlechtschromosomale Aberrationen...

Sozialer Stress



Ein anderer Mechanismus der Regulation der Bevölkerungsdichte ist der **soziale Stress**. Er wurde bei Ratten, Mäusen, Kaninchen und Tupajas (Spitzhörnchen; eine eichhörnchenähnliche, territorial lebende niedere Affenart) beobachtet und untersucht: Durch die hohe Populationsdichte wird der Revierbesitz der Tiere (meist Männchen) auf ein Minimum eingeschränkt. Die Revierinhaber sind sehr häufig mit Rivalen konfrontiert und befinden sich fast dauernd in starker Erregung. Es kommt immer wieder zu kurzen, heftigen Kämpfen. Die so ausgelöste Aktivierung des sympathischen Nervensystems (s. S. 9 ff.) führt zur Ausschüttung von Stresshormonen.

Bei Tupaja-Männchen wurden folgende Auswirkungen beobachtet:

- dauerndes Sträuben der Schwanzhaare (als Zeichen der Erregung)
- abnehmende Fruchtbarkeit (verringerte Spermienbildung, Rückbildung der Sexualorgane)
- Tod durch Nierenversagen als Folge von Bluthochdruck.

Bei weiblichen Tupajas, die normalerweise aggressionslos nebeneinander leben, traten durch die Enge folgende Erscheinungen auf:

- Störung der Funktion der Milchdrüsen und der Säugefähigkeit
- Versiegen der Duftdrüsen zur Markierung der Jungen → unmarkierte Jungen werden getötet
- erhöhte Jungensterblichkeit, mehr Fehlgeburten
- abnehmende Fruchtbarkeit
- Resorption der Embryonen: sie werden in der Gebärmutter aufgelöst (Bruce-Effekt, s. Band 1, S. 184)

Alle diese Auswirkungen führen zu einer drastischen Reduktion der Bevölkerungsdichte, bis den überlebenden Tieren wieder Reviere der erforderlichen Größe zur Verfügung stehen.

Das Revierverhalten des Menschen zeigt sich z. B. darin, daß er sein Territorium durch Zäune oder Mauern begrenzt und mit Schildern kennzeichnet. Besondere Bedeutung kommt der Wohnung als familiärem Territorium zu: Sie soll maximale Ruhe und Geborgenheit bieten, aber auch z. B. dem Bewegungs- und Spieltrieb der Kinder genügen. Da aber in Städten die Wohnflächen für Familien sehr knapp bemessen werden und auch die Geräuschkämmung zu wünschen übrig läßt, sind häufige und heftige Streitigkeiten zwischen Nachbarn die Folge. Außerdem wird in Ballungsgebieten oft die Individualdistanz unterschritten, z. B. im Gedränge eines Kaufhauses oder in öffentlichen Verkehrsmitteln.

Durch diesen "Zivilisationsstreß" kommt es zu Erscheinungen, die dem sozialen Streß bei Tieren vergleichbar sind: In Ballungsräumen und Elendsvierteln beobachtet man vermehrt psychische Erkrankungen, Verwahrlosung Jugendlicher, Kriminalität, Alkohol- und Drogenmißbrauch sowie Selbstmorde.

Verhaltensökologie, Soziobiologie.

Ab ca. 1960 berücksichtigten vor allem amerikanische Forscher die ökologischen Bedingungen mehr als zuvor in ihren Untersuchungen. Andere wandten die Erkenntnisse DARWINs konsequenter als zuvor auf das Verhalten von Tieren an. Diese neuen Richtungen der Verhaltensforschung sind die Verhaltensökologie und die Soziobiologie. Die Soziobiologie deckte dabei einen Irrtum der Klassischen Ethologie auf: Diese hatte nämlich genetisch beeinflusstes Verhalten ausschließlich unter dem Aspekt betrachtet, dass es artershaltend sei. Das ist jedoch bei konsequenter Anwendung der DARWINschen Lehre überhaupt nicht möglich, da sich im Verlauf der Evolution nur solche Eigenschaften durchsetzen konnten, welche die Weitergabe der eigenen Gene fördern. Die Erhöhung des Anteils der eigenen Gene im Genpool der Population ist das Kriterium für den Erfolg eines Lebewesens. Verhalten muss deswegen danach beurteilt werden, ob es die Zahl der eigenen Nachkommen, die direkte Fitness, oder die Anzahl von verwandten Tieren, die indirekte Fitness, erhöht. Direkte und indirekte Fitness ergeben die inklusive Fitness, die das Maß für den evolutionären Erfolg ist.

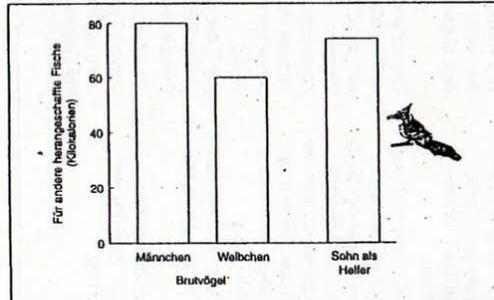
Verhaltensdeutung: Klassische Ethologie – Soziobiologie

Phänomene	Deutung der Klassischen Ethologie	Deutung der Soziobiologie
Primatenpaschas z. B. töten die noch von ihren Müttern gesäugten Jungen, nachdem sie sich die Herrschaft über eine Gruppe erkämpft haben.	Das Verhalten dieser Männchen ist unnormal, sie sind verhaltensgestört. Ihr Verhalten schädigt die Gruppe und die Art.	Durch die Tötung der von fremden Vätern stammenden Jungen werden die Weibchen eher wieder paarungsbereit.
Vogeleltern verlassen ein Nest, nachdem ein Teil der Eier von Nesträubern gefressen wurde oder durch Sturm aus dem Nest gefallen ist.	Von den wenigen Eiern in den Nestern geht ein zu schwacher Reiz aus, um das Brutverhalten weiterhin auszulösen.	Es ist effektiver, neu zu brüten und so mehr Junge großzuziehen.
Bei vielen Tierarten haben die ranghöchsten Männchen ein Fortpflanzungsmonopol.	Da die ranghöchsten Männchen die besten (genetisch festgelegten) Eigenschaften haben, ist das Verhalten vorteilhaft für die Gruppe und die Art.	Die ranghöchsten Männchen verhalten sich eigennützig, indem sie möglichst viele Nachkommen erzeugen und so ihre direkte Fitness steigern.
Weibliche Tiere bevorzugen ranghohe Männchen, ebenso besonders kräftige, farbenprächtige oder lautstarke.	Die Weibchen sorgen dafür, dass zum Wohl der Art die besten Erbanlagen weitergegeben werden.	Die Weibchen sichern durch ihre Wahl ihren Jungen die bestmöglichen Gene.
Schwache oder junge Tiere bleiben in der Gruppe, obwohl sie einen niedrigen Rang, verbunden mit vielen Nachteilen, haben. Sie respektieren die Ranghöheren, dadurch kommt es nicht zu dauernden Kämpfen in der Gruppe.	Durch den Verzicht auf Rankämpfe wird für Ruhe und Frieden gesorgt, was der Gruppe und damit der Art nützt. Dauernde Kämpfe würden der Gruppe schaden, deshalb verzichten die Rangniedereren auf eigene Fortpflanzung.	Die schwachen Tiere würden weitere Kämpfe verlieren und sich so schaden, ebenso die jüngeren, für die ihre Zeit noch kommt. Alle Tiere haben Vorteile durch die Gruppe, verhalten sich also eigennützig.
Bruthelfer und Gouvernanten (bei Elefanten) helfen bei der Jungenaufzucht.	Durch die Bruthilfe kommen mehr Junge durch, das nützt der Art.	Die Tiere helfen, Verwandte großzuziehen, mit denen sie Erbanlagen gemeinsam haben.
Wächter warnen Tiergruppen vor Fressfeinden. Sie bringen sich selbst dadurch in Lebensgefahr, weil sie nicht so schnell fliehen.	Die Warnrufe dienen dem Gruppen- bzw. Artwohl und der Arterhaltung.	Die Wächter warnen nahe verwandte Tiere (indirekte Fitness) oder das Warnen beruht auf Gegenseitigkeit, ist also eigennützig.

Beispiele für den soziobiologischen Erklärungsansatz

Altruismus – Hilfeleistung beim Brutgeschäft

Graufischer (*Ceryle rudis*) sind mit unserem einheimischen Eisvogel verwandt. Sie nisten in Kolonien, in Löchern, die sie in Steilwände graben. In einer Kolonie am Naiwaşa-See in Ostafrika wurde beobachtet, dass die brütenden Paare oft von einem Helfer unterstützt werden, der immer ein männlicher Nachkomme des Paares ist. Die Hilfe besteht in erster Linie in der Nahrungsbeschaffung für die Brut.



Altruismus beim Graufischer: der Beitrag des Helfers zur Aufzucht seiner Geschwister.

Da der Helfer zumindest während dieser Saison auf die Aufzucht eigener Nachkommen verzichtet, stellt sich die Frage nach dem evolutionären Vorteil des Helferverhaltens. Beobachtungen zeigen, dass die brütenden Weibchen einer hohen Sterblichkeit durch Fressfeinde unterliegen und damit nicht jedes Männchen einen Partner findet (Geschlechterverhältnis W : M der erwachsenen Tiere 1 : 1,8).

Junge Männchen bleiben am elterlichen Nest und helfen bei der Aufzucht von Geschwistern. Da die Eltern an jedes Kind ihren halben Chromosomensatz weitergeben (Meiose!), ist die Wahrscheinlichkeit, dass Geschwister die gleichen Erbanlagen haben, 50 % oder 0,5. Das helfende Männchen fördert also auch die Weitergabe zumindest von 50 % seiner eigenen Gene mit der Aufzucht der Geschwister.

Ein weiterer Vorteil liegt darin, dass Helfer beim Tod des Vaters das Weibchen übernehmen und damit selber zur Fortpflanzung gelangen.

Arterhaltung oder Individualselektion? – Das Beispiel Kindstötung

Ein Löwenrudel in der Serengeti besteht aus bis zu einem Dutzend Weibchen, die alle miteinander verwandt sind, einem oder wenigen Männchen und den Jungtieren. Die dreijährigen Männchen verlassen gewöhnlich das Rudel und versuchen nach einigen Jahren des Nomadisierens, sich die Herrschaft über ein anderes Rudel zu erkämpfen. Hier bleiben sie zwei bis drei Jahre, bis sie ihrerseits wieder von jüngeren Männchen vertrieben werden.

Im Gegensatz zu den Weibchen, die im Alter zwischen 4 und 18 Jahren fortpflanzungsfähig sind, ist die Fortpflanzungszeit der Männchen mit ca. 3 Jahren relativ kurz. Männchen, die ein Rudel neu übernehmen, töten oft die vorhandenen Jungtiere (Infantizid, Abb. 75).

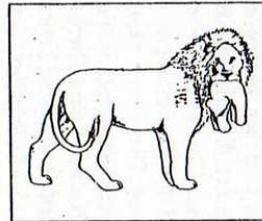


Abb. 75: Infantizid: Löwenmännchen mit getötetem Kind seines Vorgängers.

Das Töten von Artgenossen scheint evolutionstheoretisch widersinnig, da ja dadurch die

Zahl der Artmitglieder verringert wird und die Art somit geschwächt wird. Konrad Lorenz nahm die bei Wölfen und Hunden zu beobachtende Tötungshemmung als zentrale arterhaltende Funktion an und deutet solche Erscheinungen von Kindstötung als krankhaftes Fehlverhalten. Diese Ansicht der klassischen Ethologie hat sich als unhaltbar erwiesen. Löwinnen sind nach der Geburt von Kindern für über zwei Jahre nicht fortpflanzungsfähig. Die Folge des Infantizids bei Löwen ist, dass die Weibchen sehr viel schneller (nach 9 Monaten) wieder fortpflanzungsfähig werden. Die Möglichkeit der neuen Männchen, eigene Nachkommen in den ca. drei Jahren ihrer Rudelführung zu zeugen, steigt damit erheblich. Männchen, die sich so verhalten, haben also eine höhere reproduktive Fitness, die Selektion begünstigt den Infantizid.

An diesem Beispiel wird besonders deutlich, dass die Selektion immer am Individuum stattfindet, nicht aber an der Art, wie Lorenz meinte.

Konrad Lorenz (1903–1989) war Mitbegründer der vergleichenden Verhaltensforschung (Ethologie).