**Biologie Kurs Q12 im G8, Didaktik**

**III Verhaltensbiologie – Teil 1**

Thomas Nickl, Februar 2020

**Inhalt:**

[Vorbemerkungen](#Etho00)

**III Verhaltensbiologie**

 [1 Gegenstand der Verhaltensbiologie](#Etho01)

 [2 Vollständig und überwiegen genetisch bedingte Verhaltensweisen](#Etho02)

 [2.1 Der unbedingte Reflex](#Etho03)

 [2.2 Das Instinktverhalten](#Etho04)

 [2.2.1 Schematischer Ablauf](#Etho05)

 [2.2.2 Die Motivation](#Etho06)

 [2.2.3 Die Appetenz](#Etho07)

 [2.2.4 Der reaktionsauslösende Reiz und Filtermechanismen](#Etho08)

 [2.2.5 Die Taxis](#Etho09)

 [2.2.6 Die Endhandlung](#Etho10)

 [2.3 Genetisch bedingt oder erworben?](#Etho11)

 [3 Lernverhalten – Erweiterung einfacher Verhaltensweisen durch Lerneinflüs­se](#Etho12)

 [3.1 Die Prägung](#Etho12)

 [3.1.1 Die Nachfolge-Prägung](#Etho13)

 [3.1.2 Die sexuelle Prägung](#Etho14)

 [3.1.3 Prägungsähnliche Vorgänge beim Menschen](#Etho15)

 [3.2 Modifikation einer Erbkoordination durch Erfahrung](#Etho16)

 [3.3 Die Konditionierung](#Etho17)

 [3.3.1 Die klassische Konditionierung](#Etho18)

 [3.3.2 Die operante Konditionierung](#Etho19)

 [3.4 Verhalten mit höherer Plastizität](#Etho20) *(fakultativ, deshalb ohne Skript)*

 [4 Individuum und soziale Gruppe (Soziobiologie)](#Etho21)

 [4.1 Kooperation](#Etho22)

 [4.1.1 Kooperation beim Nahrungserwerb](#Etho23)

 [4.1.2 Kooperation bei Schutz und Verteidigung](#Etho23b)

 [4.1.3 Kooperation bei der Fortpflanzung](#Etho23c)

 [4.1.4 Altruistisches Verhalten](#Etho23d)

 [4.1.5 Hamilton-Regel](#Etho23e)

 [4.2 Kommunikation](#Etho24)

 [4.2.1 Das Sender-Empfänger-Modell](#Etho25)

 [4.2.2 Sinneskanäle](#Etho26)

 [4.2.3 Kosten-Nutzen-Betrachtung](#Etho27)

 [4.3 Konflikte](#Etho28)

 [4.3.1 Intensitätsstufen der Aggression](#Etho29)

 [4.3.2 Formen der Aggressions-Kontrolle](#Etho30)

 [4.3.3 Proximate Ursachen aggressiven Verhaltens](#Etho31)

 [4.3.4 Ultimate Ursachen aggressiven Verhaltens](#Etho32)

 [4.4 Sexualverhalten](#Etho33)

 [4.4.1 Partnerfindung und Partnerbindung](#Etho33)

 [4.4.2 Paarungs-Systeme](#Etho34)

 [4.4.3 Infantizid](#Etho35)

 [5 Angewandte Verhaltensbiologie](#Etho36)

**Materialien:**

 01 Arbeitsblatt: Patellarsehnen-Reflex

 02 Arbeitsblatt: Die Motivation (Attrappen-Versuche an Springspinnen- Männchen)

 03 Arbeitsblatt: Beutefangverhalten bei der Erdkröte (Wurm- und Antiwurm- Attrappen)

 04 Arbeitsblatt: Sonagramme von Singvögeln (zu Kaspar-Hauser-Versuche)

 05 Arbeitsblatt: Nachfolge-Prägung

 06 Informations- und Arbeitsblatt: Operante Konditionierung

 07 Arbeitsblatt: Spieltheorie

 08 Arbeitsblatt: Aggressionstypen

 09 Informationsblatt: Paarungssysteme

Zur Verhaltensbiologie gibt es einige hervorragende Filme, z. B. zu folgenden Themen:

* Attrappen-Versuche zum Beutefangverhalten bei der Erdkröte
* Untersuchungen zum Gesang von Singvögeln mit Kaspar-Hauser-Tieren (William H. Thorpe)
* Nachlaufprägung bei Gänsen und Enten (Konrad Lorenz)
* Versuche zur Ei-Einrollbewegung bei der Graugans (Konrad Lorenz)

Viele hervorragende Tusche-Zeichnungen (nach Originalfotos und -filmbildern) finden Sie in:

* **Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1967** (bzw. spätere Auflagen). Ich verweise im Text an einigen Stellen auf dieses Standardwerk der Ethologie, in dem viele Experimente genau beschrieben sind.
* **Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Liebe und Hass** – Zur Naturgeschichte elementarer Verhal­tens­weisen, Piper 1970 (bzw. spätere Auflagen)

***Vorbemerkungen:***

***Stark kürzen!*** *Der G8-Lehrplan sieht für die Verhaltensbiologie 28 Unterrichtsstunden vor. Das ist illusorisch. In meinem persönlichen Unterrichtsplan hatte ich dafür lediglich 17 Stunden angesetzt. Grund: Die Kapitel Evolution und Neurobiologie benötigen in aller Regel mehr Stun­den als vorgesehen, wenn Sie die Unsicherheiten der Kursteilnehmer evaluieren, annehmen und konstruktiv darauf reagieren. Auch Übungsaufgaben kosten einiges an Zeit. Dazu kommt, dass es inzwischen üblich ist, in den letzten beiden Schulwochen vor dem Abitur die Anwesen­heitspflicht für die Schüler in den Fächern aufzuheben, in denen sie keine Abiturprüfung ablegen; das ist meist die Phase, in der alte Abituraufgaben besprochen werden, also keine Zeit für neue Unterrichtsinhalte.*

*Das ist sehr schade, weil gerade in der Verhaltensbiologie die Arbeit an Filmmaterial sehr motivierend und gewinnbringend ist. Das sollten Sie zwar einplanen, aber nur in geringem Umfang. Auch ein Besuch im Zoo mit zuvor besprochenen Beobachtungsaufgaben ist sehr positiv einzuschätzen – wenn Sie die Zeit dafür haben.*

**III Verhaltensbiologie**

**1 Gegenstand der Verhaltensbiologie**

Die Verhaltensbiologie wird im deutschsprachigen Raum auch Ethologie genannt (*ethos*, grie­chisch: Gewohnheit, Sitte, Brauch).

Begriffsdefinition „Verhalten“ in der Verhaltensbiologie:

alle Aktivitäten und körperlichen Reaktionen eines Tieres (einschließlich des Menschen), die sich beobachten oder messen lassen (z. B. optisch: Bewegungen, Färbungen; olfaktorisch: Phe­ro­mone, Duftstoffe; akustisch: Laute, Gesänge)

Häufige Fragestellung: angeborene bzw. erworbene Komponenten des Verhaltens?

Betrachtungsweisen (s. u.):

* aus mechanistischer (proximater) Sicht – Auslöser, Wirkketten, Hormone ...
* aus funktionaler (ultimater) Sicht – Zweck, Selektionsvorteil

**2 Vollständig und überwiegend genetisch bedingte Verhaltensweisen**

*Die früher verwendeten Bezeichnungen „angeborene / ererbte / vererbte Verhaltensweisen“ sollen nicht mehr verwendet werden. Die Formulierung „genetisch bedingt“ weist darauf hin, dass sich die genetischen Grundlagen nicht direkt, sondern indirekt, meist vermittelt durch bestimmte Proteine, welche die Individual-Entwicklung steuern, auf den Phänotyp auswirken (Verhaltensweisen sind Teil des Phänotyps). Weil nicht ausgeschlossen werden kann (bzw. nachgewiesen ist), dass dabei kleinere Verhaltensanteile erworben sind, wird zusätzlich formuliert: „und überwiegend“.*

**2.1 Der unbedingte Reflex**

*Die Schüler haben den Reflex bereits in der 9. Klasse des G8 kennen gelernt („Reflexe als einfache Reaktion auf Reize“). Deshalb lässt sich Zeit einsparen, indem die Schüler den Stoff der 9. Klasse (bzw. das Grundwissen davon) im Vorlauf selbständig wiederholen bzw. indem sie ein Informationsblatt dazu erhalten, das sie als vorbereitende Hausaufgabe bearbeiten und das im Unterricht sehr zügig besprochen wird. Trotzdem sollte auf den einen oder anderen Schülerversuch nicht verzichtet werden. Weil Vorwissen vorliegt, kann der Einstieg im Unterricht auch mit einem relativ komplexen Beispiel wie dem Patellarsehnen-Reflex erfolgen.*

*Eine Klassifizierung der Reflexe bzw. die Besprechung anderer Reflextypen ist nicht verlangt und sollte auch unterbleiben.*

Abgrenzung des landläufigen vom ethologischen Reflex-Begriff: Landläufig bedeutet „reflex­artig“ etwa: „unbewusst“, „ohne nachzudenken“, „schnell und richtig“ (Wortherkunft: *reflexus*, lateinisch: Rückbeugung, Widerspiegelung).

**Eigenschaften des Reflexes im Sinn der Ethologie:**

– stets gleichförmige Verhaltens-Antwort

– nicht gerichtet

– beliebig oft auslösbar (zumindest weitgehend)

– setzt keine Handlungsbereitschaft voraus

– bewusst nicht oder nur schwer beeinflussbar

**Beispiel: Patellarsehnen-Reflex**

Schülerversuch: ALP Blatt 07\_8\_v06 mit **Arbeitsblatt** Patellarsehnen-Reflex

**Proximate Betrachtungsweise:**

Die Versuchsperson sitzt (am besten auf einem Tisch) und hält ein Bein mit der Hand (am Oberschenkel kurz vor dem Knie) leicht in der Luft. Wesentlich ist, dass die Beinmuskulatur völlig entspannt ist. Mit der Handkante wird unterhalb der Kniescheibe (= die Patella) ein scharfer Schlag auf die Patellarsehne (= Sehne, die vom Streckermuskel am Oberschenkel über die Kniescheibe zum Schienbein zieht) gegeben. Weil eine Sehne nicht elastisch ist, zieht sie an beiden Enden, wenn sie durch einen Schlag nach innen gedrückt wird. Unten ist die Sehne mit dem Schienbein verbunden; dort findet so gut wie keine Bewegung statt, weil der Unterschenkel mit seiner ziemlich großen Masse dafür zu träg ist. Oben ist die Sehne mit dem Streckermuskel verbunden, der durch den Zug der Sehne schlagartig ein wenig gedehnt wird. Im Inneren dieses Muskels sitzt ein Mechanorezepter, der den Dehnungszustand des Muskels misst, aufgrund seiner Form genannt: die Muskelspindel.

Die Muskelspindel erzeugt ein Signal in Form von Aktionspotentialen, das zunächst über den stark verlängerten Dendriten bis zum Soma (im Spinalganglion) und von dort über den Axon (Funktion: Afferenz) zum Rückenmark weiter geleitet wird *(sorgfältig formulieren: nicht die APs werden entlang des Axons weitergeleitet, sondern das Signal, also deren Information; die APs entstehen an jedem Schnürring neu)*. Dort findet eine Übertragung des Signals auf eine motorische Nervenzelle statt (monosynpatisch). Diese sendet ihrerseits ein Signal in Form von Aktionspotentialen über ihren Axon an den Streckermuskel (die neuro-motorische Synapse hat eine besondere Form: die motorische Endplatte; das kann auch weggelassen werden, denn das ist im G8 kein Lernstoff mehr). Postsynaptisch baut sich ein Muskel-AP auf, das den Muskel zu einer geringfügigen, aber schnellen Kontraktion bringt.

Fakultativ: Hemmung des Gegenspielers

Neben der motorischen Nervenzelle wird gleichzeitig auch ein Interneuron gereizt, das über eine Synapse mit der motorischen Nervenzelle verbunden ist, die auf den Gegenspieler Beuger­muskel einwirkt. Diese Synapse wirkt hemmend, so dass der Beugermuskel in diesem Augen­blick keine neuronale Erregung erhält und somit nicht kontrahieren kann.

**Ultimate Betrachtungsweise:**

Der Patellarsehnen-Reflex ist ein Schutzreflex. Wenn man beim Gehen oder Laufen beispiels­weise an einer Wurzel hängen bleibt, knickt das Bein ein wenig ab, so dass an der Patellarsehne gezogen wird, wodurch der Reflex ausgelöst wird. Die unmittelbar folgende (kleine) Kontraktion des Streckermuskels stellt das Bein wieder im richtigen Winkel ein, so dass die Person nicht fällt.

**Der Reflexbogen:**

An einem Beispiel werden die allgemeinen Begriffe eingeführt bzw. wiederholt.

|  |  |
| --- | --- |
| **Allgemeine Begriffe** | **Beispiel: Patellarsehnen-Reflex** |
| Reiz | Schlag (mechanischer Reiz) |
| Rezeptor | Muskelspindel (Mechanorezeptor im Streckermuskel am Oberschenkel) |
| Afferenz (afferente Nervenfasern; sensorische Nervenfasern) | Afferenz \* |
| Zentrales Nervensystem (ZNS) | Rückenmark |
| Efferenz (efferente Nervenfasern; motorische Nervenfasern) | Efferenz \* |
| Effektor | Streckermuskel am Oberschenkel |
| Verhaltensantwort | Muskelkontraktion, dadurch Strecken des Beins |

\*) *Die konkreten medizinischen Bezeichnungen der entsprechenden Nervenfasern, die Sie in manchen Schulbüchern finden (wie Ia-Faser für die Afferenz oder α-Motoneuron für die Effe­renz), sind für die Schüler irrelevant und lenken vom Wesentlichen ab. Wenn solche Begriffe z. B. in eine Skizze eingetragen werden sollen, muss betont werden, dass sie keinen Lernstoff darstellen.*

*afferre*, lateinisch: hintragen, zuführen, heranbringen;

*efferre*, lateinisch: hinaustragen, hinaus­führen

**Kennzeichen unbedingter Reflexe:**

* kein (erkennbarer) Lernanteil, rein genetisch bedingt
* Zweck ist oft Schutz von Organen
* starrer, nicht beeinflussbarer Ablauf bei einfachen Reflexen (Unterdrücken ist bei kom­ple­xeren Reflexen wie dem Patellarsehnenreflex allerdings möglich)
* nur der adäquate Reiz wirkt auslösend

*Hinweis: Der G8-Lehrplan formuliert „unbedingte Reflexe“, um festzulegen, dass weitere Reflexformen nicht Lernstoff sind. Die Schüler müssen deshalb den unbedingten Reflex nicht gegen andere Reflexformen abgrenzen können.*

**Weitere unbedingte Reflexe im Schülerversuch** mit Darstellung des Reflexbogens**:**

* **Lidschluss-Reflex** mit Reflexbrille (Laborbrille, bei der ein Glas entfernt ist und an der ein Schlauch mit Handgebläse befestigt ist, um einen kurzen, scharfen Luftstrom auf ein Auge zu erzeugen) ALP Blatt 07\_8\_v05
* **Pupillen-Reflex** (auch als Hausaufgabe): Im verdunkelten Raum adaptieren die Augen der Versuchsperson zunächst, d. h. die Pupillen erweitern sich. Dann leuchtet der Ver­suchs­leiter in ein Auge der Versuchsperson. Beobachtung: Die Pupille verengt sich und zwar auch in dem nicht beleuchteten Auge (dies deutet darauf hin, dass es sich um kei­nen einfachen Reflex handelt, sondern dass eine komplexere Verschaltung vorliegt)

Beispiel für den starren Ablauf der Verhaltensantwort: **Putzreflex bei der Erdkröte**

Wenn eine Erdkröte mit einem Pinsel an einer beliebigen Stelle am Rücken mechanisch gereizt wird, wischt sie mit dem Hinterbein, das auf der gleichen Seite sitzt, auf der gereizt wurde, über den Rücken. Die Verhaltensantwort fällt immer gleich aus, egal wie intensiv der Reiz ist oder an welcher Stelle des Rückens genau gereizt wurde.

**2.2 Instinktverhalten**

*Der Lehrplan formuliert „komplexere Erbkoordinationen (Instinkthandlungen)“. Die erste Formulierung ist nicht griffig und die zweite kann leicht mit „Endhandlung“ verwechselt werden; deshalb wähle ich den Begriff „Instinktverhalten“, der ethologisch ebenfalls korrekt ist.*

*Langjährige Lehrkräfte sollten überprüfen, ob sie bei diesem Abschnitt nicht noch Feinlernziele verfolgen, die im alten G9 eine bedeutende Rolle gespielt haben, im G8-Lehrplan aber nicht mehr vorkommen wie z. B. übernormale Attrappe, Handlungskette, Doppelte Quantifizierung, hydraulisches Instinktmodell von Konrad Lorenz (das als längst überholt gilt) oder die Über­sprunghandlung (die ebenfalls als überholt gilt). Dies waren hypothetische Denkmodelle, die nicht im nötigen Umfang verifiziert werden konnten und deshalb nicht mehr verwendet werden. Das gilt ebenso für AAM (angeborenes Auslöse-Mechanismus) und EAAM (durch Erfahrung modifizierter AAM) sowie für den Begriff Schlüsselreiz (der Teil des AAM-Konzeptes ist), wel­cher durch die Formulierung „reaktionsauslösender Reiz“ ersetzt wurde.*

Abgrenzung des landläufigen Begriffs vom ethologischen Fachbegriff: Landläufig bedeutet „instinktiv“ etwa: „unwillkürlich“, „ohne nachzudenken“, „unbewusst“, „von einem sicheren Gefühl geleitet“ (Wortherkunft: *instinctus*, lateinisch: Anreiz, Antrieb, Eingebung).

In der Ethologie ist Instinktverhalten ein Verhalten, das weitestgehend genetisch bedingt ist, bezüglich der Taxis auf Informationen aus der Umwelt reagiert und Lernanteile nicht aus­schließt. Es ist erheblich komplexer als der Reflex. Die genetisch bedingten Anteile der Verhal­tensantwort werden als Erbkoordination bezeichnet.

**Unterschiede zum Reflex**:

* Die Verhaltensantwort kann sehr unterschiedlich ausfallen (unterschiedliche Intensität, unterschiedliche Richtung der Verhaltensantwort).
* Eine Handlungsbereitschaft (Motivation, Gestimmtheit) ist Voraussetzung.
* Die Ausführung der Endhandlung senkt die Handlungsbereitschaft.
* stark beeinflussbar vom Willen

**2.2.1 Schematischer Ablauf**

*Es ist sinnvoll, zunächst das Übersichtsschema mit den allgemeinen Begriffen einzuführen und danach ein Beispiel dazu zu besprechen wie das Beutefangverhalten der Erdkröte, zu dem es hervorragendes Filmmaterial gibt.*

Formulierung im G8-Lehrplan:

„innere Faktoren, reaktionsauslösende Reize, ungerichtetes Appetenzverhalten, Filter­mechanismen, Taxis, Endhandlung“

*Das folgende Schema orientiert sich an den Begriffen, die im G8-Lehrplan aufgeführt sind. Allerdings gibt es etliche Varianten zur Gliederung von Instinktverhalten, jedes Buch macht das anders. Wichtig ist vor allem, dass die Schüler immer das gleiche Schema verwenden und nicht mit einer Vielfalt von Varianten konfrontiert werden.*

*Sie können problemlos die motivierenden Reize weglassen, sie werden im Lehrplan nicht genannt. Die orientierenden Reize stehen zwar nicht im Lehrplan, aber ich würde sie nicht weglassen, weil sonst nicht klar wird, wie die Taxis gesteuert wird.*

*Der Begriff „Filtermechanismen“ sollte auf keinen Fall durch einen anderen Begriff ersetzt werden. Im alten G9-Lehrplan stand an seiner Stelle noch der „angeborene Auslösemecha­nis­mus AAM“, der aber trotz jahrzehntelanger intensiver Suche im Gehirn von keinem Versuchs­tier nachgewiesen werden konnte. Deshalb ließ die Ethologie die AAM-Hypothese fallen und spricht lediglich von Filtermechanismen (ohne dafür ein Modell anzubieten). Weil der Begriff „Schlüsselreiz“ ein Teil des AAM-Konzepts ist, sollte er nicht mehr verwendet, sondern durch „reaktionsauslösender Reiz“ ersetzt werden.*

*Die präzise Unterscheidung von Taxis und Erbkoordination innerhalb der Endhandlung wird vom Lehrplan nicht ausdrücklich gefordert und taucht deshalb in meinem Schema nicht auf. Dieser Aspekt lässt sich zusätzlich aber im Nachhinein leicht besprechen (wenn Sie das so wollen) etwa am Beispiel der Eieinroll-Bewegung bei der Graugans nach Konrad Lorenz.*

Motivieren-de Reize

**+**

Innere Handlungsbereitschaft

(Motivation)

**–**

Appetenz

orientierende Reize

Taxis

auslösende Reize

Endhandlung

**Beispiel: Beutefangverhalten der Erdkröte**

* **Motivation** (innere Gestimmtheit): Hunger
* **(ungerichtete) Appetenz** (Suchen nach auslösendem Reiz): umhergehend und herum­blickend die Umgebung nach einem wurmförmigen Objekt absuchen
* **orientierender und später (reaktions-)auslösender Reiz**: optische Reize eines wurm­förmigen Objekts
* **Taxis**: Drehung des Körpers, bis das wurmförmige Objekt in der Längsachse der Kröte liegt
* **Endhandlung**: Maul öffnen, Zunge herausschnellen und (mit der Beute) wieder ein­ziehen

*Nachdem das Schema allgemein und anhand eines Beispiels besprochen ist, werden einzelne Aspekte weiter vertieft (aber auch wenn’s noch so spannend ist, darf dafür nicht zu viel Zeit investiert werden):*

**2.2.2 Die Motivation**

= die innere Gestimmtheit = der innere Antrieb, Trieb = die (innere) Handlungsbereitschaft

z. B.: Hunger, Brutpflegetrieb, Sexualtrieb ...

Auf dem **Arbeitsblatt** „Die Motivation“ sind die Ergebnisse von Attrappen-Versuchen mit Springspinnen-Männchen dargestellt:

Ergebnisse:

* Je länger das Männchen kein Weibchen begatten konnte, desto länger dauert seine Balz vor der ähnlichen Weibchenattrappe, d. h. desto stärker ist sein Sexualtrieb. *Hinweis: Verwenden Sie nicht mehr dem Begriff „Triebstau“, denn der ist im Zusammen­hang mit dem hydraulischen Modell von Konrad Lorenz begraben worden.*
* Je länger das Männchen hungert, desto stärker überwiegt der Hunger den Sexualtrieb.

Erzeugung bzw. Steigerung der Motivation:

* Hormonausschüttung zu bestimmten Phasen (Sexualhormone in der Balzzeit)
* Hinauszögern der Endhandlung (z. B. bei Hunger oder Sexualtrieb)
* motivierende Reize (z. B. attraktiver Sexualpartner, sehr gut zum Beuteschema passen­des Objekt)

Erniedrigung der Motivation:

* durch Ablaufen der Endhandlung

**Biorhythmen**: Manche inneren Triebe unterliegen einem Biorhythmus. So tritt der Sexualtrieb bei den meisten Tieren nur während der Balzzeit auf. Bei Zugvögeln tritt zu bestimmten Zeiten die sogenannte Zug-Unruhe auf. Isoliert gehaltene Zugvögel zeigen zur Zugzeit erhöhte Aktivität (Hinweis auf genetisch bedingtes Verhalten).

**2.2.3 Die Appetenz**

= das Appetenzverhalten; (*appetens*, lat.: trachtend, begierig)

Die Appetenz ist ein durch genügend hohe Motivation ausgelöstes Such- und Orientierungsver­hal­ten, durch das die Begegnung mit der Reizsituation herbeigeführt wird. *Der G8-Lehrplan verlangt ausdrücklich nur die ungerichtete Appetenz; die gerichtete Appetenz wird weggelas­sen.*

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| **Organismus** | **Motivation** | **Appetenzverhalten** |
| Erdkröte | Hunger | herumgehen, nach wurm-artigem Objekt Ausschau halten |
| Graugans | Brutfürsorgetrieb | um das Nest blicken, nach ei-ähnlichem Objekt Ausschau halten |
| Borkenkäfer-Weibchen | Sexualtrieb | herumfliegen, bis Pheromon (Duftstoff) des Männchens immer intensiver wird |

**2.2.4 Der reaktionsauslösende Reiz und Filtermechanismen**

*Nicht „Schlüsselreiz“, nicht „AAM“ (s. o.)!*

Damit die Endhandlung ausgelöst wird, muss das Tier einen reaktionsauslösenden Reiz wahr­genommen haben. Bestimmte (nicht näher bekannte) Filtermechanismen entscheiden darüber, ob dieser Reiz die geforderte Qualität und Quantität besitzt. Nicht selten muss der reaktions­auslösende Reiz zwei Qualitäten aufweisen (z. B. Form und Bewegung).

Die Wirkung von Reizen wird mit Attrappen-Versuchen untersucht (*attrape*, französisch: Falle, Schlinge). Eine reaktionsauslösende Attrappe muss dem Original nur in den für den Filter­mechanismus wesentlichen Eigenschaften ähnlich sein, alle anderen Eigenschaften der Attrap­pe sind in der Regel irrelevant.

**Klassische Beispiele:**

**a) Wurmattrappen beim Beutefangverhalten der Erdkröte**

Erdkröten (*Bufo bufo*) machen Jagd auf Würmer (z. B. Regenwürmer).

Entscheidende Qualitäten dabei sind das Verhältnis der Seitenlängen (lang zu hoch) und die Bewe­gungsrichtung bezüglich der Längsachse.

Entscheidende Quantitäten sind die absolute Größe (was zu groß ist, gilt bei wenig wurm­förmi­gen Objekten als Fressfeind) und die Bewegungs-Geschwindigkeit.

Vgl. dazu das **Arbeitsblatt** „Beutefangverhalten bei der Erdkröte“. Dazu gibt es ausgezeichne­tes **Filmmaterial**.

**b) Ei-Attrappen für die Ei-Einrollbewegung bei der Graugans** (Konrad Lorenz)

Eine brütende Graugans (*Anser anser*) holt Eier, die außerhalb des Nestes liegen, mit der soge­nannten „Ei-Einrollbewegung“ wieder ins Nest zurück. Sobald sie den optischen Reiz eines ei-ähnlichen Objekts wahrnimmt, streckt sie zunächst den Kopf vor und betastet das Objekt mit dem Schnabel. Dann schiebt sie mit ihrem Unterschnabel das Objekt ins Nest, wobei sie den seitlichen Bewegungen des Objekts gegensteuert.

Es ist sinnvoll, dieses Instinktverhalten in zwei einzelne Instinkthandlungen zu trennen:

Instinkthandlung 1 (IH 1): optischer Reiz löst das Vorstrecken und Berühren aus

Instinkthandlung 2 (IH 2): taktiler Reiz löst das Einrollen aus

Konrad Lorenz und Nikolas Tinbergen untersuchten in diesem Zusammenhang 1938 die Wirk­samkeit verschiedener Attrappen:

* Ein vor dem Nest sitzendes Küken löst IH 1 aus, aber nicht IH 2.
* Ein Holzwürfel in der Größe eines Gänseeies löst sowohl IH 1 als auch IH 2 aus.
* Ein Papp-Osterei, das viel größer ist als ein Gänseei, löst ebenfalls beide IH aus.
* Ein etwa gänseeigroßer Luftballon löst IH 1 aus, nicht aber IH 2.

Auswertung: Über die entscheidenden Eigenschaften des auslösenden Reizes für IH 1 machen diese Versuche keine speziellen Aussagen (allenfalls: „kompaktes Objekt“).

Ein Objekt, das IH 2 auslöst, muss hart sein (Aussehen, Größe und Form spielen offenbar keine Rolle).

Hervorragende Tuschezeichnungen dazu sowie eine Beschreibung der Versuche finden Sie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1972 (3. und erweiterte Auf­lage), S. 36. Dazu gibt es auch einen Film von Konrad Lorenz.

**c) Kampfverhalten beim Dreistacheligen Stichling** (*Gasterosteus aculeatus*)

In der Balzzeit bekommen die Männchen einen roten Bauch und bauen ein Nest. In dieser Zeit greifen sie andere Männchen an, die sich dem Nest nähern.

Attrappen-Versuche:



Dem Stichlingsmännchen werden während der Balzzeit in der Nähe seines Nestes verschiedene Attrappen angeboten:

* Auf eine naturgetreue Männchenattrappe ohne rote Fär­bung reagiert das Männchen nicht.
* Auf fischähnliche wie auf sehr plumpe Attrappen in verschiedenen Formen reagiert das Männchen aggressiv, wenn deren Unterseite rot eingefärbt ist.
* Auf Attrappen, die auf der Oberseite rot eingefärbt sind, reagiert das Männchen nicht.
* Auf Attrappen, die komplett rot eingefärbt sind, reagiert das Männchen aggressiv. \*

Auswertung: In der Balzzeit reagiert ein Stichlings-Männchen auf ein Objekt, das zumindest auf der Unterseite rot gefärbt ist, aggressiv.

\*) An der Universität in Leiden (Niederlande) wurden während der Balzzeit in den Fenstern des Prakti­kumsraums Aquarien mit Stichlingen bereit gestellt. Die Unterseite der Männchen war bereits rot ge­färbt, d. h. sie waren in Balzstimmung. Jedesmal, wenn das vollständig rot gefärbte Postauto auf der Straße vorbeifuhr, schwammen die Männchen heftig zu der Glasscheibe, die zur Straße wies.

Tuschezeichnungen dazu sowie eine Beschreibung der Versuche finden Sie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1972 (3. und erweiterte Auflage), S. 101/102.

**2.2.5 Die Taxis**

*taxis*, griechisch: Ordnung, Ausrichtung

Als Taxis wird eine Orientierungs-Reaktion von freibeweglichen Lebewesen bzw. eines ihrer Organe bezeichnet, das heißt die Ausrichtung einer Bewegung in einem Umweltgradienten oder auf eine (orientierende) Reizquelle zu (positive Taxis) bzw. von ihr weg (negative Taxis).

Eine Taxis-Bewegung kann der Endhandlung vorausgehen (Erdkröte) oder Element der End­hand­lung sein (Graugans, Stichlingsmännchen).

konkrete Benennung in den zuvor dargestellten Beispielen:

* Erdkröte: positive Taxis = Ausrichten des Körpers zum wurmartigen Objekt hin (Dreh­bewegung des gesamten Körpers)
* Graugans: positive Taxis = Zuwendung zum Objekt vor dem Nest (IH 1), seitliche Aus­gleichsbewegungen beim Einrollen (IH 2)
* Stichlingsmännchen: positive Taxis = Zuwendung zum Objekt mit roter Unterseite

**2.2.6 Die Endhandlung**

Die Endhandlung besitzt meist eine Taxiskomponente, d. h. sie ist meist gerichtet. Die Intensität der Endhandlung hängt häufig von der Höhe der Motivation und der Stärke des motivierenden bzw. auslösenden Reizes ab *(der Begriff „doppelte Quantifizierung“ wird vom G8-Lehrplan nicht verlangt)*. Wenn die Endhandlung einmal ausgelöst ist, läuft sie bis zum Ende ab. Dies beweist, dass Instinkthandlungen nicht von Vernunft oder vorausschauendem, beabsichti­gen­dem Denken bestimmt sind. Eine erfolgreich vollendete Endhandlung senkt die Motivation.

**Beispiele:**

Ei-Einrollbewegung bei der Graugans: Konrad Lorenz entfernte das Ei, sobald die Gans mit der Einrollbewegung angefangen hat. Die Gans führte das Einrollen vollständig durch, obwohl kein Objekt mehr vorhanden war, das eingerollt werden hätte können. Die seitlichen Korrektur­bewegungen (Taxis) entfallen allerdings, weil der hierfür nötige taktile Reiz fehlt.

Schluckverhalten bei der Erdkröte: Sobald der Wurm im Maul der Erdkröte ist, wird durch den taktilen Reiz der Beute im Maul eine komplexe Endhandlung ausgelöst nämlich Schluckbewe­gungen und ein Abwischen des Mauls. Auch wenn der Wurm nach Beginn der Endhandlung entfernt wird, werden deren Bewegungen bis zum Ende durchgeführt.

*Hinweis für Prüfungsaufgaben: Bei Instinktverhalten gibt es Fakten, die eindeutig zugeordnet werden können, aber auch Fakten, die unterschiedlich interpretierbar sind. Beispielsweise ist es bei einer mehrphasigen Verhaltensantwort möglich, diese als eine einzige Endhandlung zu sehen, sie kann aber auch in zwei oder mehr Endhandlungen aufgetrennt werden. In der Regel benötigt jede Endhandlung ihren eigenen auslösenden Reiz. Wenn darüber zu wenig Angaben vorliegen, ist es zulässig, darüber zu spekulieren, ob mehr als eine Endhandlung vorliegt. Hierbei also nicht zu starr am eigenen Erwartungshorizont festhalten, sondern den Schülern Freiheiten der Interpretation gewähren.*

**2.3 Genetisch bedingt oder erworben?**

Die Frage nach dem genetisch bedingten bzw. erworbenen Anteil an einem Verhalten wird in der Ethologie oft gestellt.

Beim Menschen wird die Antwort bisweilen politisch missbraucht, indem unterstellt wird, dass ein Verhalten mit hohem genetisch bedingtem Anteil nicht veränderbar sei und somit ein Thera­pie­ansatz bei unerwünschtem Verhalten von vorneherein überflüssig wäre. Das trifft aber gera­de beim Menschen nicht zu, der fast sein gesamtes Verhalten willentlich beeinflussen kann.

**Kaspar-Hauser-Versuche**

Der historische Kaspar Hauser tauchte am 26. Mai 1828 mit ungefähr 16 Jahren überraschend in Nürnberg auf. Er sprach kaum etwas und behauptete später, er sei bis zu seinem Auftauchen bei Wasser und Brot in einem dunklen Raum gefangen gehalten worden, was wohl nicht allzu wörtlich genommen werden darf. Am 14. Dezember 1833 erlag er einer tödlichen Stichwunde. Das Gerücht, er stamme aus dem badischen Fürstenhaus, wurde durch DNA-Vergleich 1996 widerlegt.

In der Verhaltensbiologie bezeichnet man als Kaspar-Hauser-Versuch eine Versuchsanord­nung, bei der Jungtiere unter Erfahrungs-Entzug (bezüglich des betrachteten Verhaltens) aufge­zogen werden. Beim Menschen verbieten sich in der Regel solche Experimente aus ethischen Gründen.

Kaspar-Hauser-Versuche sind mit Vorsicht zu interpretieren: Zeigt das Jungtier ein bestimmtes Verhalten trotz Erfahrungsentzug, dann darf das Verhalten als genetisch bedingt gelten. Zeigt es ein bestimmtes Verhalten aber nicht, kann das daran liegen, dass ihm das Vorbild zum Lernen gefehlt hat, aber auch daran, dass die unnatürliche Situation der isolierten Aufzucht die Entwicklung des Jungtiers gestört hat bzw. dass eine Prägungsphase (s. u.) verpasst wurde.

Beispiel Vogelgesang: Um herauszufinden, welche Anteile am Gesang von Vogelmännchen genetisch bedingt und welche erlernt sind, werden Vogeleier akustisch isoliert bebrütet, so dass der Embryo weder im Ei noch nach dem Schlüpfen Stimmen von Artgenossen hört. Sobald die Männchen geschlechtsreif sind, wird in der Balzzeit ihr Gesang aufgenommen und analysiert.

Solche Untersuchungen wurden von William Homan Thorpe (1.4.1902-7.4.1986) durchgeführt. Er verwendete einen Schallspektrograph; das ist ein Gerät welches das Schallsignal in einzelne Frequenzbestandteile zerlegt und diese im zeitlichen Verlauf graphisch darstellt.

Auch wenn im Wikipedia-Artikel „Vogelgesang“ steht, dass alle Singvögel ihren Gesang erlernen müssen, sollte hierbei differenziert werden. Amselmännchen scheinen den gesamten Gesang individuell zu entwickeln (sie ahmen z. B. täuschend echt Handy-Klingeltöne nach), Buch­finkenmännchen verfügen über mehrere genetisch bedingte Anteile, die durch Lernvor­gänge geordnet und ergänzt werden.

Dazu **Arbeitsblatt** „Sonagramme von Singvögeln“

In Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1972 (3. und erwei­terte Auflage), finden Sie auf Seite 42 Fotos von Sonagrammen (Vorbild und Nachahmer). Das Thema „Aufzucht unter Erfahrungsentzug“ wird auf den Seiten 37 bis 51 abgehandelt.

Beispiel Ursprache beim Menschen: Die Frage, ob es eine menschliche Ursprache gibt und ob sie ihm „angeboren“ ist, ist uralt.

Der ägyptische Pharao Psammetich I. (7. Jahrhundert vor Christus) befahl laut einem Bericht des griechischen Geschichtsschreibers Herodot, dass zwei Neugeborene von Schafhirten aufge­zo­gen werden sollten, von denen sie aber kein Wort zu hören bekommen sollten. So wollte Psammetich I. herausfinden, was die Ursprache der Menschen wäre. Angeblich sagten sie nach zwei Jahren „bekos“, angeblich das phrygische Wort für Brot. Dies wurde als Hinweis gewertet, dass Phrygisch die menschliche Ursprache sei.

[wikipedia: „Psammetich“]

„Andere Könige, darunter Karl IV. von Frankreich, James IV. von Schottland und der berüch­tig­te Akbar Khan, haben ähnliche Menschenversuche durchgeführt. Im Falle Akbar Khans wurden [...] die Kinder nicht etwa in die Obhut von Hirten gegeben, denen Sprechverbot erteilt war, sondern in die gehörloser Ammen, die kein Wort zu sprechen vermochten (die aber – was Akbar nicht wusste – in einer Gebärdensprache miteinander kommunizierten). Als die Kinder im Alter von zwölf Jahren zu Akbar geführt wurden, war keines von ihnen [...] in der Lage zu sprechen, aber alle bedienten sich der Gebärden, die sie gelernt hatten.“ [aus Oliver Sacks: Stumme Stimmen, deutsch von Dirk van Gunsteren; Rowohlt 1990, S. 172]

**3 Lernverhalten – Erweiterung einfacher Verhaltensweisen durch Lerneinflüsse**

*Hierbei soll den Schülern deutlich werden, „dass sich Verhalten als ein Kontinuum aus eng miteinander verflochtenen genetischen und lernbedingten Anteilen verstehen lässt“ (Kopftext im G8-Lehrplan beim Abschnitt 12.3 Verhaltensbiologie). Das heißt, dass die Frage, zu wieviel Prozent ein Verhalten genetisch bedingt ist, viel zu kurz greift und damit auch nichts erklärt.*

**3.1 Die Prägung**

Eigenschaften der Prägung:

* rascher, einmaliger Lernvorgang (ein einzelnes Lernereignis genügt)
* während einer kurzen, genetisch festgelegten Prägungsphase (= sensible Phase), die in der Regel in der frühen Lebenszeit des Tieres liegt
* irreversibel (bzw. nur äußerst schwer zu revidieren)
* obligatorisch zur Aneignung von auslösenden Reizen für ein bestimmtes Verhalten

**3.1.1 Die Nachfolgeprägung**

Konrad Lorenz, 1935

*Wenn noch genug Zeit ist, kann die illustre Forscherpersönlichkeit Konrad Lorenz (7.11.1903-27.2.1989) vorgestellt werden, der ein scharfer Kritiker der Behavioristen war (repräsentiert durch den US-Amerikaner Burrhus F. Skinner; 20.3.1904-18.8.1990). Zitat Lorenz: „Wir leugnen nicht, dass es erlerntes Verhalten gibt. Jene sind es, die leugnen, dass es auch vererbte Anteile gibt.“*

Konrad Lorenz wuchs in der Jugendstilvilla seines Vaters, eines sehr erfolgreichen Arztes, auf. Als junger Bub bekam er auf dem benachbarten Bauernhof ein Gänseküken, bei dessen Schlüpf­vorgang er anwesend war. Diese junge Gans (genannt „Piepser“) lief ihm konsequent nach, wohin er auch immer ging. Seine Kindheitsfreundin und spätere Frau Gretel wollte damals auch so ein Küken und bekam einige Tage später eines aus dem gleichen Nest. Lorenz beobachtete, dass dieses Küken (genannt „Pupser“) ihr bei weitem nicht so gut nachlief wie ihm sein Piepser, auch wenn dessen Besitzerin dies zeitlebens abstritt. In den frühen 30er Jahren führte Lorenz gezielt Experimente dazu durch.

Ergebnis: Gänse- und Entenküken folgen jedem Objekt, das einen wiederholten Laut von sich gibt und sich bewegt, vorausgesetzt die erste Begegnung damit erfolgt in der sensiblen Phase.

In den historischen Filmaufnahmen von Konrad Lorenz ist u. a. zu sehen, wie mehrere Küken ihm an Land und in der Donau folgen, wie bei einem Entmischungsversuch markierte Jung­gänse, die zuvor in der selben Kiste waren, einer Gänsemutter bzw. Lorenz nachfolgen (je nach Prägung) oder wie ein Küken auf die grobe Holzattrappe eines Altvogels bzw. einen Fußball reagiert, in denen ein Lautsprecher Tonsignale von sich gibt.

Versuche zur zeitlichen Eingrenzung der sensiblen Phase: Standardisierte Prägungsversuche werden mit vielen frisch geschlüpften Küken gemacht, aber zu jeweils unterschiedlichen Zeit­punkten nach dem Schlupf.

Ergebnis: Die sensible Phase, in der eine Nachfolge-Prägung bei Stockenten möglich ist, beginnt mit dem Schlupf und endet nach etwas mehr als 30 Stunden. Fehlerloses Nachfolgen erfordert eine Prägung zwischen der 3. und der 24. Stunde nach dem Schlupf.

Vgl. dazu das **Arbeitsblatt** Nachfolge-Prägung

Die Nachfolgeprägung ist ein allgemeines Phänomen bei Nestflüchtern.

* Sie bezieht sich nur auf das Nachfolge-Verhalten, das sich bald verliert (nach 4-6 Mona­ten).
* Die Verhaltensantwort erfolgt sofort nach der Prägung.
* Bedeutung: Schutz des Kükens durch die Nähe der Mutter

In Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1972 (3. und erwei­terte Auflage), sind auf Seite 273 die Versuchsanordnung mit einer realistischen Entenattrappe sowie Graphiken zum zeitlichen Umfang der sensiblen Phase abgebildet.

**3.1.2 Die Sexuelle Prägung**

Vergleich mit der Nachlauf-Prägung:

* sensible Phase in frühester Jugend (gleich)
* Verhaltensantwort erst im Erwachsenenalter (anders)
* Bild der Mutter entspricht dem Bild der künftigen Sexualpartnerin (anders)

(Bei manchen nestflüchtenden Vögeln wie Entenmännchen (nicht -weibchen, nicht Gänse) er­folgt die Nachfolge- und die sexuelle Prägung in der selben sensiblen Phase, bei anderen Arten sind es getrennte Prägungsvorgänge.)

*Es gibt etliche Fotos und Berichte über fehlgeprägte Tiere, z. B. Zebrafinken-Männchen, die im Wahlversuch zwischen arteigenen und artfremden Weibchen die artfremden anbalzen, auf die sie geprägt sind.*

**3.1.3 Prägungsähnliche Vorgänge beim Menschen, Hospitalismus**

Es gibt Hypothesen, dass die sexuelle Ausrichtung (homo- bzw. heterosexuell) auf einem Prä­gungs­vorgang beruhen könnte. Auch was man als harmonisch empfindet, könnte eventuell auf einer Prägung beruhen („Harmonieprägung“): Schön ist immer das, was so ist wie in der eige­nen Kindheit.

Gegen beide Hypothesen spricht, dass solche Umwelteinflüsse über sehr lange Zeit auf den jungen Menschen einwirken (müssen?), während echte Prägungen in einem sehr kurzen Zeit­raum stattfinden und auf einen einmaligen Lernvorgang zurückgehen. Stichhaltige Antworten wird man nicht erwarten können, da mit Menschen keine Kaspar-Hauser-Versuche durchge­führt werden dürfen.

**Hospitalismus:**

Verhaltensstörungen aufgrund von Vernachlässigung, vor allem Bindungs­störungen, geringe Frustrationstoleranz, motorische Unruhe und Stereotypien, z. T. mit Selbstverletzung u. a. m. Tritt auf z. B. nach längerem Aufenthalt im Krankenhaus, Waisenhaus, Gefäng­nis, Altenheim usw., wenn dort besonders starke Vernachlässigung auftritt.

Bezug zum Thema Prägung: Man vermutet, dass Kinder, die in besonderen sensiblen Phasen der frühen Kindheit zu wenig umsorgt wurden, damit eine Prägungsphase verpassen und somit zeitlebens Symptome des Hospitalismus zeigen (sie vernachlässigen beispielsweise ihren eige­nen Nachwuchs). Ziemlich umstrittene Thematik.

Hospitalismus tritt auch bei Zootieren auf und zeigt sich in stereotypen Bewegungen (Elefanten wiegen ständig den Kopf hin und her), stereotypen Laufstrecken (das Tier läuft immer die gleichen Bahnen ab; vgl. „Der Panther“ von Rilke), Vernachlässigung des Nachwuchses.

Harry Harlow (1905-1981) führt 1957 Versuche an Babys von Rhesusaffen durch. Er setzte jeweils ein Jungtier ohne Mutter in einen Käfig mit zwei Mutter-Attrappen: Ein Drahtgestell mit Milchflasche und ein gleichgroßes, mit flauschigem Stoff umwickeltes Drahtgestell ohne Milchflasche. Die „Milchmutter“ wurde nur zur Nahrungsaufnahme aufgesucht, die meiste Zeit verbrachten die jungen Äffchen aber auf der „Kuschelmutter“. Alle isoliert aufgezogenen Rhesusaffen zeigten als Erwachsene typische Hospitalismus-Erscheinungen wie stereotype Bewegungsabläufe, Überängstlichkeit und Störungen im Sozialverhalten.

Dazu gibt es Filme, die sehr eindrucksvoll sind. Vgl. auch die Fotos bei Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1972 (3. und erweiterte Auflage) auf Seite 280.

**3.2 Modifikation einer Erbkoordination durch Erfahrung**

Es stellt einen enormen Selektionsvorteil dar, wenn Instinktverhalten durch Erfahrung ergänzt wird, beispielsweise in der Endhandlung.

In Kaspar-Hauser-Versuchen konnte Irenäus Eibl-Eibesfeldt nachweisen, dass das Aufbeißen von Haselnüssen bei Eichhörnchen genetisch bedingt ist. Diese Endhandlung (Erbkoordination) kann durch Lern­vorgänge modifiziert und damit optimiert werden. Eichhörnchen entwickeln dabei individuelle Vorgehensweisen (nagen, aufhebeln usw.) mit teils sehr unterschiedlichen Bissmustern.

In Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1972 (3. und erwei­terte Auflage), finden Sie die Versuchsbeschreibung sowie Fotos der geknackten Nüsse auf den Seiten 255-258.

*Hinweis: Durch Lernvorgänge gerichtete Appetenz (z. B. gezieltes Suchverhalten nach Nah­rung aufgrund von Erfahrungen) oder EAAM (überholt) sind keine Unterrichts-Themen im G8.*

**3.3 Die Konditionierung**

*condicio* (in der Tat mit c und nicht mit t), lateinisch: Bedingung

Einstieg z. B.: Zirkuskunststücke von Tieren bzw. ungewöhnliche Handlungen von Tieren in Spielfilmen (die real aufgenommen, also nicht animiert wurden)

Daraus resultierende Frage: Wie arbeitet ein Tier-Trainer?

Konditionierung = Erlernen eines Reiz-Reaktions-Musters (entspricht Dressur, Tiertraining)

**3.3.1 Die klassische Konditionierung**

Einstieg z. B. mit dem Versuch von Iwan Petrowitsch Pawlow (1849-1936):

Null-Phase (vor dem Training): Ein (hungriger) Hund speichelt, wenn er Nahrung riecht. Auf einen Glockenton reagiert ein Hund normalerweise nicht oder zumindest nicht auf diese Weise. Die von der Nahrung ausgehenden Signale stellen einen unbedingter Reiz für eine unbedingte Reaktion, das Speicheln. Der Glockenton bewirkt kein besonderes Verhalten und stellt deshalb einen neutralen Reiz dar. (Pawlow fing den Speichel auf und ermittelte dessen Volumen.)

Lern-Phase: Mehrmals hintereinander ertönt ein Glockenton gleichzeitig mit (besser noch: unmittelbar vor) dem Anbieten von Nahrung. Dabei speichelt der Hund aufgrund des unbeding­ten Reizes. In dieser Phase ist der akustische Reiz (zeitlich) an den unbedingten Reiz gekoppelt und wird dadurch vom neutralen zum bedingten Reiz.

Kann-Phase: Der Hund speichelt, sobald die Glocke ertönt. Jetzt löst der bedingte Reiz (Glo­ckenton) die nunmehr bedingte Reaktion (Speicheln) auch alleine aus (ohne den unbedingten Reiz).

Die korrekte Einstufung dieses Verhaltens ist nicht trivial:

* Pawlow selbst nannte das Verhalten in der Kann-Phase „bedingter Reflex“.
* In natura 12, Klett 2010, Seite 110, wird das erlernte Verhalten zunächst auch als „bedingter Reflex“ eingestuft, weiter unten aber als „bedingte Appetenz“ (also doch kein Reflex, denn hat beinhaltet definitionsgemäß keine Appetenz), was streng genom­men wohl die korrekteste Bezeichnung ist, aber den Rahmen des G8-Lehrplans sprengt.
* In Fokus Biologie 12, Cornelsen 2010, Seite 95, ist das Volumen des abgegeben Spei­chels dargestellt, wobei mitten in der Trainingsphase beim Glockenton ohne Nahrungs­reiz etwa die Hälfte des maximalen Volumens abgegeben wird – ein klarer Beleg für unterschiedliche Intensität der Verhaltensantwort und damit für Instinktverhalten.
* Nach meiner Einschätzung handelt es sich um ein Instinktverhalten, weil es von einer inneren Handlungsbereitschaft (Motivation = Hunger) abhängt, indem es bei einem gesättigten Hund nicht oder nur weniger intensiv auslösbar ist (wobei man zugeben muss, dass es Hunde gibt, die immer hungrig zu sein scheinen). Außerdem werden unterschiedliche Intensitäten der Verhaltensantwort beobachtet.

Merkmale der klassischen Konditionierung:

* Ein genetisch bedingtes Verhalten (Reflexhandlung; Endhandlung eines Instinktverhal­tens) wird durch einen bedingten Reiz ausgelöst.
* Dies wird erreicht, indem der unbedingte Reiz (natürliche Reizsituation) mit einem zunächst neutralen Reiz zeitlich verknüpft wird.

Phasen der klassischen Konditionierung:

* In der **Null-Phase** (vor der Dressur) bewirkt ein unbedingter Reiz RU (hier der Duft bzw. der Anblick von Fleisch) ein unbedingtes (genetisch bedingtes) Verhalten (hier: Speicheln).
* In der **Lern-Phase** (Dressursituation) wird in engem zeitlichen Zusammenhang mit dem natürlichen Reiz ein neutraler Reiz RN gegeben. (Im Beispiel des Pawlow’schen Hundes erfolgte dies etwa 30 Mal.)
* In der **Kann-Phase** (nach der Dressur) ist der neutrale Reiz zum bedingten Reiz RB geworden und löst das Instinktverhalten allein aus.

 Vh

RU

RN

 Vh

RU

 Vh

RB

 Null-Phase Lern-Phase Kann-Phase

halbrunde Formen: Sinneseingänge; Pfeil mit Vh = Verhaltensantwort (hier: Speicheln); schwarzer Punkt = Verknüpfung [Funktionsschaltbilder nach Bernhard Hassenstein]

Wenn über einen längeren Zeitraum nur der bedingte Reiz gegeben wird (ohne Futter als Belohnung), wird das erlernte Verhalten wieder ausgelöscht (Extinktion).

Weitere Beispiele für klassische Konditionierung:

* **Schülerexperiment**: Der Lidschluss-Reflex beim Menschen kann an einen akustischen Reiz gekoppelt werden. Nach 15-20 Trainingsdurchläufen mit der Reflexbrille, bei denen direkt nach dem akustischen Reiz der taktile Reiz durch das Gebläse gegeben wird, wird die Versuchsperson auch allein aufgrund des akustischen Reizes das Lid schließen. ALP Blatt 07\_8\_v05
* Beim Menschen kann das Foto eines appetitlich gedeckten Tischs Speichelfluss auslö­sen (ein Anblick, der einem „das Wasser im Mund zusammenlaufen lässt“).
* Unerfahrene Kröten fangen auch gelb-schwarz gefärbte Beutetiere, solange sie keine schlechten Erfahrungen damit machen (z. B. gelb-schwarz bemalte „Mehlwürmer“). Eine einzige Koppelung einer schlechten Erfahrung mit diesem optischen Reizmuster (z. B. ein gelb-schwarzer „Mehlwurm“, der mit einer bitteren Substanz bestrichen wurde; in der Natur eine Wespe, die sticht) genügt, dass die Kröte fortan gelb-schwarze Objekte nicht mehr als Beute wahrnimmt.
* Eine Herde Rinder kommt aus weiter Entfernung zur Futterstelle, wenn der Bauer seine Posaune bläst. [auf youtube: https://www.youtube.com/watch?v=qs\_-emj1qR4]

**3.3.2 Die operante Konditionierung**

= die instrumentelle Konditionierung *(Für schulische Zwecke ist eine Gleichstellung der beiden Begriffe zulässig. Streng genommen wird der Begriff „instrumentell“ nur verwendet, wenn ein Instrument, ein Manipulandum bedient wird.)*

*operans*, lateinisch: wirksam

Merkmale der operanten Konditionierung:

* Ein zufällig auftretendes Verhalten wird durch Belohnung verstärkt. (Das durch den Reiz ausgelöste Verhalten ist also ein Mittel zum Zweck: instrumentell)
* Dieses Verhalten kann ein natürliches Instinktverhalten sein, aber auch ein anderes, zufällig auftretendes Verhalten.
* Das Verhalten findet oft an einem Manipulandum statt (d. h. an einem Gegenstand).
* Operante Konditionierung lässt sich nur an Tieren mit Explorations­verhalten durch­führen (Säugetiere, Vögel), welche ihre Umgebung neugierig untersuchen.

Einfache Form der operanten Konditionierung:

Burrhus Frederic Skinner (1904–1990) führte ab 1938 standardisierte Versuche mit Ratten und Tauben in der sogenannten Skinner-Box durch. Das ist ein Käfig mit besonderen Einrichtungen:

* immer ein Manipulandum (*manipuler*, französisch: handhaben), oft ein Hebel
* immer eine Belohnungs-Einrichtung, meist ein Rohr, durch das ein Stückchen Futter in den Käfig gelangt (Lernen aus guter Erfahrung führt zu bedingtem Verhalten)
* ggf. eine Bestrafungs-Einrichtung, meist ein Metallgitter als Käfigboden, durch das ein schwacher Stromschlag verabreicht werden kann (Lernen aus schlechter Erfahrung führt zu bedingter Hemmung, bedingter Aversion) *Dieser Aspekt kann auch weggelas­sen werden.*
* ggf. ein Signalgeber, z. B. ein Lampe oder ein Lautsprecher

Versuchsablauf bei der einfachen Form der operanten Konditionierung:

Das hungrige Tier wird in den Käfig gesetzt und sucht sofort nach Nahrung. Dabei führt es vielerlei zufällige Bewegungen aus (es stößt gegen eine Wand, er dreht sich um die eigene Achse, es berührt den Hebel usw.).

In der Lern-Phase erhält das Tier z. B. immer, wenn es den Hebel drückt, ein Stückchen Futter als Belohnung. Bei Ratten genügen oft wenige Belohnungs-Akte, damit sie das zunächst zufäl­lig aufgetretene Verhalten mit großer Häufigkeit zeigen.

In der Kann-Phase kann die Belohnung auch spärlich ausfallen (bei Ratten genügt ein Ver­stärkungsquotient von 1 : 20, d. h. eine Belohnung durchschnittlich alle 20 Aktionen, Tauben tolerieren sogar 1 : 900.) Ab und zu muss aber belohnt werden, sonst setzt ein neuer Lern­vorgang ein und das konsequent nicht belohnte Verhalten verschwindet wieder (Extinktion).

Komplexe Form der operanten Konditionierung:

Die Skinnerbox enthält einen Signalgeber.

Erste Trainingsphase (wie oben): Das Tier bekommt immer dann eine Belohnung, wenn es den Hebel drückt.

Zweite Trainingsphase: Sobald das Tier den Hebel oft drückt, erhält es nur dann eine Beloh­nung, wenn gleichzeitig z. B. die Lampe leuchtet.

Kann-Phase: Das Tier wird immer dann den Hebel drücken, wenn die Lampe aufleuchtet, und erhält dann immer (oder immer wieder) eine Belohnung.

Einsatz in der sinnesbiologischen Forschung:

Das Tier wird zunächst darauf trainiert, ein bestimmtes Verhalten auf einen bestimmten Reiz hin zu zeigen. In der eigentlichen Untersuchung muss das Tier zwischen zwei ähnlichen Reizen unterscheiden (z. B. Training auf den Anblick eines Kreises; Wahl zwischen Kreis und Oval). Damit kann untersucht werden, wie gut das Unterscheidungsvermögen des Tieres ist, voraus­gesetzt es „will“ seine Sache gut machen (wie z. B. Hunde, die extrem gestresst wirken, wenn sie sich nicht entscheiden können, ob das nun noch ein Oval oder doch schon ein Kreis sein soll).

Weitere Beispiele für operante Konditionierung:

* In einem Vergnügungspark sitzt eine Ente in einem Käfig, in dem am Boden eine Uku­lele liegt. Sobald man eine Münze einwirft, leuchtet das Licht im Käfig auf und die Ente geht zum Musikinstrument, um dessen Saiten mit dem Schnabel zum Erklingen zu bringen.
* Eine Robbe im Zoo dreht sich auf einen bestimmten Zuruf hin mehrmals um ihre Längsachse und wird danach mit einem Fisch belohnt.
* Beim Flyball springt ein Hund über vier Hürden, die in einer Reihe aufgestellt sind, drückt dann mit den Vorderpfoten auf die Fläche einer Flyball-Maschine (Foto rechts), die einen kleinen Ball heraus schießt. Der Hund fängt den Ball mit der Schnauze und bringt ihn über die Hürden zurück ins Ziel. Der Hund beginnt seinen Lauf, sobald sein Trainer auf ein Licht­zeichen der Jury hin bis zur ersten Hürde läuft und einen Ruf abgibt.

[<https://www.youtube.com/watch?v=KmKewRIwb04>] Dieses Video (Dauer: 2:35) geht spezi­ell auf das Training ein und benennt die insgesamt acht Trainings-Schritte des Flyball. Ausschnitte aus einem Wettbewerb werden gezeigt.

[<https://www.youtube.com/watch?v=oKe2qZXRVU8>] Dieses Video zeigt vor allem die Spiel­regeln des Flyball und höchst lebendige Szenen aus einem Wettbewerb, an der Flyball-Maschine auch in Zeitlupe. Ich empfehle die ersten 45 Sekunden des Videos.

* Zur Untersuchung der Zahlenvorstellung von Rabenvögeln wurden die Tiere zunächst darauf dressiert, nur Schalen zu öffnen, die sieben unregelmäßige Kleckse zeigten (in so einer Schale war Futter, bei falscher Wahl gab es nichts). Im Wahlversuch konnten Rabenvögel die Zahlen 1-7 von anderen Zahlen sehr gut unterscheiden. Der Versuch gelang auch, als den auf optischen Reiz dressierten Rabenvögel akustische Reize (z. B. sieben Pfiffe kurz hintereinander) gegeben wurden. Das Unterscheidungsvermögen war hierbei gleich gut.
* Viele Zirkuskunststücke von Tieren, aber auch viele Tierszenen in Spielfilmen beruhen auf operanter Konditionierung.

Burrhus F. Skinner propagierte den Einsatz der operanten Konditionierung in Schulen. In den 70er Jahren kamen in Deutschland aufgrund dieser Forderung Lernprogramme auf, in denen jeweils nur sehr kleine Lernschritte aufeinander folgten. Jeder Lernschritt wurde stets durch kleine Aufgaben abgeschlossen; eine richtige Antwort wirkte als Belohnung. Skinner war über­zeugt, dass mit dieser Methode Lehrer überflüssig werden könnten, was ich für mehr als naiv halte. Solche Lernprogramme sind allerdings sinnvoll zum Erlernen mechanischer Tätigkeiten wie Rechnen, Erstellen chemischer Formelgleichungen, Vokabel-Lernen usw. Es gibt sie heute als Lernprogramme am Computer.

Ich vermute dass Skinners überzogene Forderung der Anlass war, dem Direktor der Grund­schule von Springfield im TV-Comic „Die Simpsons“ den Namen Skinner zu geben.

**3.4 Verhalten mit höherer Plastizität**

 **3.4.1 Spielverhalten**

 **3.4.2 Nachahmung und Tradition**

 **3.4.3 kognitives Lernen**

*Das ist der wirklich spannende Abschnitt! Im G8-Lehrplan ist er grün markiert, das heißt, er ist fakultativ und damit nicht abiturrelevant. Wie eingangs erwähnt, bleibt in der Regel für die Verhaltensbiologie ohnehin erheblich weniger Unterrichtszeit als im Lehrplan vorgesehen, so dass diese eigentlich sehr stark an der Lebenswelt der Schüler orientierte Themen unter den Tisch fallen. Deshalb gibt es von mir kein Skript dazu.*

**4 Individuum und soziale Gruppe (Soziobiologie)**

Forschungsobjekt ist hier die Gruppe sowie die Rolle des Individuums in der Gruppe. Erklä­rendes Kriterium ist das Maß der Fitness, also die Anzahl der erfolgreich aufgezogenen Nachkommen. Verhalten wird also interpretiert als Angepasstheit an die Umwelt, als Ergebnis von Evolution (Optimierung der Fitness). Insofern ist dies ein ultimater Erklärungsamsatz.

*Es ist nicht einfach, sich hierbei auf wenige Beispiele zu beschränken, aber es ist notwendig!*

*Der Begriff „Kosten-Nutzen-Analyse“ wäre deutlich zu hoch gegriffen; besser: Kosten-Nutzen-Betrachtung (wie im G8-Lehrplan formuliert).*

**4.1 Kooperation**

Viele Tierarten leben in Gruppen und erlangen eine höhere Fitness durch gegenseitige Hilfe (Kooperation). Bei einer Kosten-Nutzen-Betrachtung ergibt sich ein Überwiegen des Nutzens (höhere Gesamtfitness der Gruppe) gegenüber den Kosten. Die Erklärung erfolgt nach dem Optimalitäts-Modell. Vergleich:

|  |  |
| --- | --- |
| **klassische Verhaltensbiologie** | **Optimalitäts-Modell** |
| * Reiz-Reaktions-Analyse
* Beschreibung und Quantifi­zie­rung von Verhalten
 | * Kosten-Nutzen-Analyse (auch mit mathematischen Modellen)
 |

Beispiel: Berechnung der optimalen Reviergröße (zu klein: zu wenig Nahrung; zu groß: zu viel Aufwand für Bewegung und Verteidigung), v. a. abhängig vom Nahrungsangebot

Wölfe in der Schweiz – 350 km2

Wölfe in den Abruzzen – 120-180 km2

Amselmännchen Großstadt – 2000 m2

Amselmännchen Buchenwald – 12 000 m2

**4.1.1 Kooperation beim Nahrungserwerb**

Beispiel: Rudeljagd (Wölfe, Löwinnen, Hyänen ....)

Kosten:

* Beute muss geteilt werden
* Kommunikation notwendig (Kommunikations-Einrichtungen sind aufwendig; Beute wird ggf. durch Kommunikation gewarnt)
* Hierarchie notwendig (Aufstellung und Aufrechterhaltung ist sehr energieaufwendig und teilweise gefährlich)

Nutzen:

* mehr Nahrungsquellen werden erschlossen (z. B. Beute, die so groß ist, dass sie von einem Individuum allein nicht erlegt werden kann) und dadurch bessere Ernährungs­möglichkeiten für Muttertiere und Nachwuchs

**4.1.2 Kooperation bei Schutz und Verteidigung**

Beispiel: Paarhufer gegen Fressfeinde (z. B. Bisons gegen Wölfe)

effektive Verteidigung gegen gefährliche Fressfeinde mit Huftritten und Einsatz der Hörner; Jungtiere und schwangere Weibchen können in die Mitte und damit aus dem Kampfgeschehen genommen werden

Kosten:

* Nahrungsquelle wird gemeinsam genutzt, bei Knappheit reicht sie nicht für alle

Nutzen:

* gesunde Tiere, v. a. Jungtiere und schwangere Weibchen bleiben erhalten, bleiben un­ver­letzt => höhere Fitness (mehr Nachkommen überleben)

**4.1.3 Kooperation bei der Fortpflanzung**

Bereits 1935 nannte der Amerikaner A. Skutch zehn Vogelarten, bei denen Artgenossen die Eltern bei der Aufzucht der Jungtiere unterstützen. Mittlerweile sind solche Formen der Koope­ration auch bei Säugetieren und Fischen nachgewiesen worden.

Beispiel: Graufischer, Ostafrika

Die Weibchen dieser Vogelart brüten in Nisthöhlen. Etliche von ihnen werden dabei von Schlan­gen oder Waranen erbeutet, so dass ein Überschuss an Männchen entsteht. Manche dieser Männchen unterstützen brütende Paare bei der Aufzucht.

Kosten für den Helfer:

* Erheblicher Aufwand an Energie und Risiko bei der Nahrungsbeschaffung
* Verknappung der eigenen Nahrungs-Ressourcen

Nutzen für den Helfer:

* Erhöhung der **indirekten Fitness**, wenn die Jungvögel einen Teil des eigenen Gen­materials tragen (am intensivsten, wenn nahen Verwandten geholfen wird wie den eigenen Eltern)

**4.1.4 Altruistisches Verhalten**

*alter*, lat.: der Andere

Altruismus ist definiert als eine Verhaltensweise, die einem Individuum (vorder­gründig) mehr Kosten als Nutzen einbringt zugunsten eines anderen Individu­ums.

**4.1.4.1 Helfergesellschaften**

Bei Helfergesellschaften ist beispielsweise Kooperation bei der Fortpflanzung eher die Regel als die Ausnahme.

Beispiel: Weißstirn-Bienenfresser, Afrika

Mehr als die Hälfte der Elternpaare werden bei der Aufzucht von jeweils 1-2 Helfern unter­stützt. Diese Bruthelfer beschaffen Futter und verteidigen den Nachwuchs gegen Fressfeinde. Untersuchungen haben ergeben, dass diese Hilfe erheblich ist, denn wenn die Helfer wegge­fangen werden, sinkt der Bruterfolg auf 50 %.

**4.1.4.2 Eusozialität**

*eu*, griech: gut; *socialis*, lat.: kameradschaftlich

Beispiele: Bienen (Hummeln, Wespen), Nacktmulle

Kosten für die sterilen Mitglieder der Gruppe (des Staates):

* Sie investieren sehr viel Aufwand in die Aufzucht von Jungtieren bzw. andere Tätig­keiten für die Gemeinschaft.
* Sie haben keine eigenen Nachkommen.

Nutzen für die sterilen Mitglieder der Gruppe (des Staates):

* Die Jungtiere sind sehr nahe Verwandte, tragen also eine große Menge des eigenen Genmaterials => Erhöhung der indirekten Fitness.

Für echte Eusozialität müssen vier Bedingungen erfüllt sein. Diese sind:

* kooperative Brutpflege durch mehrere Tiere
* gemeinsame Nahrungsbeschaffung und -verteilung
* Teilung des Verbandes in fruchtbare und unfruchtbare (sterile) Tiere
* Zusammenleben mehrerer Generationen

**4.1.5 Die Hamilton-Regel**

William Donald „Bill“ Hamilton (1936-2000) veröffentlichte 1968 in seiner Doktorarbeit die nach ihm benannte Regel:

Die **Gesamtfitness** eines Lebewesens kann als die Anzahl der eigenen Allele, die an die nach­folgende Generation weitergegeben wird, gemessen werden.

Nach John Maynard Smith setzt sich die Gesamtfitness aus zwei Komponenten zusammen:

a) **direkte Fitness** (= den eigenen Allelen in den eigenen Nachkommen)

b) **indirekte Fitness** (= den eigenen Allelen, die durch Verwandte zusätzlich an nicht eigene Nachkommen weitergegeben wurden)

Der Helfer fördert durch sein altruistisches Verhalten insofern die Weitergabe seines eigenen Erbguts, als die Nachkommen seiner Verwandten teilweise das selbe Genmaterial besitzen wie er. Der Selektionstyp, der so ein altruistisches Verhalten bedingt, heißt: Verwandten-Selektion (*kin selection*).

Dieser Altruismus ist nur dann erfolgreich und breitet sich aus, wenn der Nutzen für denjenigen, der das altruistische Verhalten zeigt, größer ist als die Kosten, die er dafür investieren muss (Hamiltons Regel).

Der **Verwandtschaftskoeffizient r** gibt an, wieviel Genmaterial beim jeweiligen Verwandt­schafts­grad im statistischen Mittel gleich ist:

|  |  |
| --- | --- |
| **r** | **Verwandschafts-Verhältnis** |
| 0,5 | Eltern ↔ KinderVollgeschwister untereinander |
| 0,25 | Großeltern ↔ EnkelHalbgeschwister untereinanderOnkel/Tante ↔ Nichte/Neffe |
| 0,125 | Urgroßeltern ↔ UrenkelVettern/Basen (= Cousins/Cousinen) untereinander |

Beispiel:

Ein Individuum, das auf 2 eigene Nachkommen verzichtet, um einem Geschwister bei der Aufzucht von 5 Nachkommen zu helfen, hat damit eine höhere Gesamtfitness, als wenn es nicht helfen und 2 eigene Nachkommen aufziehen würde:

direkte Fitness bei der Aufzucht von 2 eigenen Nachkommen: 2 x 0,5 = 1,0

indirekte Fitness bei der Aufzucht von 5 Nachkommen eines Geschwisters: 5 x 0,25 = 1,25

*Hinweis: Der große Evolutionsbiologie Richard Dawkins kritisiert diesen Ansatz, bei dem die Selektion auf der Ebene des Individuums bzw. der Gruppe ansetzt. Dawkins sieht vielmehr die Wirkung der Selektion auf der Ebene des einzelnen Allels (vgl. sein Werk „Das egoistische Gen“, 1976). Gibt man ihm recht, dann ist die Verwandtenselektion zwar nicht falsch, aber nicht ganz bis zum Ende gedacht.*

**4.2 Kommunikation**

*communicare*, lateinisch: teilen, mitteilen, teilnehmen lassen; gemeinsam machen, vereinigen

**4.2.1 Das Sender-Empfänger-Modell**

**Empfänger**

mit Signal-decoder

**Signal** via Kanal

**Sender**

mit Signal-erzeuger

Der Sender codiert eine Information in Form eines wahrnehmbaren Signals (z. B. eine Geste, ein Ruf, die Präsentation einer farbigen Fläche, einen Duftstoff). Dieses Signal geht vom Sender zum Empfänger; die Übermittlungsbedingungen fasst man im Begriff „Kanal“ zusammen. Der Empfänger nimmt das Signal auf und decodiert es; die Entschlüsselung des Signals und seine Einordnung nennt man Wahrnehmung.

*Hinweis: In Schulbüchern findet man diese Abbildung auch mit einem Pfeil zurück vom Empfänger zum Sender. Das halte ich für falsch, denn bei der Rückmeldung vertauschen die Individuen ihre Rollen: Der vormalige Empfänger wird zum Sender und umgekehrt.*

**4.2.2 Sinneskanäle**

akustische Signale

* gehen in alle Richtungen
* wirken auch auf große Entfernungen (angeblich könnten sich Wale bei der guten Schall-Leitung im Wasser mit ihren tiefen Tönen von Pol zu Pol akustisch verständigen, wenn nicht die Schiffsmotoren stören würden)
* werden aus allen Richtungen wahrgenommen
* sind unabhängig von der Tageszeit
* sind nur im Augenblick der Signalerzeugung wahrnehmbar
* sind mittel gut zu lokalisieren (außer beim Ruf der Unke)

optische Signale

* gehen in alle Richtungen
* reichen je nach Gelände mehr oder weniger weit (weit in offenen Landschaften, ziem­lich kurz in dichter Vegetation, extrem kurz in trüben Gewässern)
* werden nur in Richtung der Sehsinnesorgane wahrgenommen (Pferd: fast ein Rundum­blick; Mensch, Eule: relativ enger Winkelbereich nach vorne)
* sind nur bei genügend Licht wahrnehmbar
* sind nur im Augenblick der Signalerzeugung wahrnehmbar
* sind sehr gut zu lokalisieren

olfaktorische Signale

* gehen in alle Richtungen
* je nach Menge des Duftstoffs und Empfind­lichkeit des Empfängers mehr oder weniger weit
* werden aus allen Richtungen wahrgenommen
* sind unabhängig von der Tageszeit
* sind längere Zeit nach der Signalerzeugung wahrnehmbar
* variable Lokalisierbarkeit je nach Kontext

taktile Signale

* nur in Richtung des Kommunikationspartners
* nur in unmittelbarer Nähe
* unabhängig von der Tageszeit
* sind nur im Augenblick der Signalerzeugung wahrnehmbar
* sind sehr gut zu lokalisieren

Welche Art von Signal verwendet wird, hängt ab vom Biotop (dichter Urwald, trübes Wasser eignen sich nicht für optische Signale) und von der Situation (Pheromone können von Fressfein­den oft nicht wahrgenommen werden; Duft­marken, die ein Territorium markieren, sollen mög­lichst lange ihre Signal­wirkung ausüben; Warnung vor einem Fressfeind muss in alle Richtungen erfolgen und aus allen Richtungen wahrgenommen werden).

**4.2.3 Kosten-Nutzen-Betrachtung**

Anhand einiger Beispiele erarbeiten die Schüler selbständig Kosten und Nutzen von Kommuni­kation für die Situationen: Signalisieren, Signalempfang, Signalfälschung.

Beispiele:

* Der Anglerfisch (Seeteufel) vergräbt sich im Meeresboden und schwenkt eine kleine „Angel“ mit einem wurmähnlichen Fortsatz, um Beute anzulocken.
* Wespen-Mimikry: Harmlose Schwebfliegen (*Syrphidae*) sind am Hinterleib oft gelb-schwarz gefärbt.
* Hummelmimikry bei Orchideen: Die Blüten mancher Orchideen sehen sehr ähnlich wie Hummeln aus. Man beobachtet, dass sie oft von Hummel-Männchen angeflogen werden, die auf der Blüte Begattungsverhalten zeigen.
* Der Putzerlippfisch *Labroides* entfernt Hautparasiten von großen Fischen. Von ihnen wird er an seiner markanten Färbung erkannt (durchgehender schwarzer Seitenstreifen auf sehr hellem Untergrund). Der Falsche Putzerfisch *Aspidontus taeniatus* (ein Säbel­zahlschleimfisch) ahmt das Aussehen der Putzerlippfisches nach, wird von den großen Fischen heran gelassen, beißt aber dann Stücke aus deren Haut oder Kiemen ab.

Kosten (allgemein):

* aufwendiger, oft hochspezifischer Apparat zur Signalgebung
* aufwendiger, oft hochspezifischer Apparat zur Signaldecodierung (Sinnesorgan, Ge­hirnteile)
* Gefahr, dass Fressfeinde oder Konkurrenten die Signale auffangen
* Gefahr der Signalfälschung (Mimikry → Rückgriff auf die 8. Klasse);

Nutzen (allgemein):

* Verständigung bei Kooperation (s. o.)
* Warnung vor Gefahren (gesamte Gruppe hat Vorteil, wodurch auch die eigenen Allele in den Jungtieren geschützt werden)
* usw.

**4.3 Konflikte**

= aggressives Verhalten = agonistisches Verhalten

*aggressio*, lat.: Angriff; *aggredere*, *aggredi*, lat.: herangehen, angreifen

*agonistis*, griech.: der Handelnde, Tätige; *agon*, -is, lat.: Wettkampf

Aggressives Verhalten gliedert sich in zwei völlig unterschiedliche Bereiche:

* **intraspezifisch** (innerartlich) bei Konkurrenz um Nahrung, Sexualpartner, Lebensraum
* **interpezifisch** (zwischenartlich) bei Jagd, Verteidigung, ggf. auch bei Konkurrenz um Nahrung und Lebensraum

Sehr schöne **Tuschezeichnungen** zu diesem Thema finden Sie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1967, ab Seite 360-370 sowie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Liebe und Hass – Zur Naturgeschichte elementarer Verhaltensweisen, Piper 1970.

Das **Arbeitsblatt** „Aggressionstypen“ schildert verschiedene Konfliktsituationen, welche von den Schüler im Verlauf dieses Abschnitts eingeordnet werden können.

**4.3.1 Intensitätsstufen der Aggression**

sowohl intra-, als auch interspezifisch

Irenäus Eibl-Eibesfeldt hat hierzu umfangreiche Studien auch an Menschen durchgeführt und in den oben genannten Büchern dokumentiert.

**a) Imponieren**

Die niedrigste Stufe der Aggression. Dabei wird der Körper-Umriss vergrößert (sich aufrichten, Haare aufstellen, Kiemendeckel abspreizen, Federn oder Kamm aufstellen). Bei Primaten gilt das Präsentieren der männlichen Genitalien ebenfalls als Imponierverhalten (Paviane, manche menschlichen Völker).

Beispiel Hund: sich groß machen, Schwanz aufstellen, auffällig hin und her laufen

**b) Drohen**

Steigerung des Imponierverhaltens durch zusätzliches Präsentieren der Waffen (Zähne, Hörner, Hufe usw.). Männliche Meerechsen auf Galapagos drohen durch ruckartiges Auf- und Abbewe­gen des Kopfes. (Dazu gibt es gutes Filmmaterial.)

Beispiel Hund: Haare aufstellen, Zähne fletschen

**c) Kämpfen**

Man unterscheidet hierbei zwei Kampftypen:

**c1) Beschädigungskampf**:

Ziel ist es, dem Gegner ernsthafte Verletzungen zuzufügen, die u. U. auch zum Tode führen können. Intraspezifische Beschädigungskämpfe findet man in der Regel bei Tieren, denen eine Flucht leicht möglich ist, z. B. bei Hunden, Ratten oder Tauben. (Entsprechende Kämpfe in Käfigen ohne Flucht- oder Versteckmöglichkeit gehen oft tödlich aus.) Auch weibliche Meer­echsen (*Amblyrhynchus cristatus*) kämpfen auf Galapagos um ihren Brutplatz im Beschädi­gungs­kampf mit den Zähnen.

**c2) Kommentkampf** = Turnierkampf

*comment*, frz.: wie (im Sinne von: wie es nach Sitte und Brauch üblich ist)

Vor allem Tiere mit tödlichen Waffen kämpfen intraspezifisch in der Regel in Kommentkämp­fen, bei denen es nur auf ein Kräftemessen ohne oder fast ohne Verletzungen ankommt.

Beispiele (entsprechend den Abbildungen im „Grundriss der Verhaltensforschung“):

* „Küssende Fische“ küssen sich nicht, sondern vollführen das sogenannte Mauldrücken.
* Die Männchen der Klapperschlange (*Crotalus ruber*) wickeln ihre Körpern umeinander und schlagen mit den Köpfen aufeinander ein; der Verlierer wird kurze Zeit gegen den Boden gedrückt. Sie benutzen nie ihre Giftzähne im Rivalenkampf (sie sind gegen ihr eigenes Gift nicht immun; wenn sie es ihrer Beute eingespritzt haben und die Beute verzehren, wird das Gift, das hauptsächlich aus Proteinen besteht, im Magen unschäd­lich gemacht).
* Männliche Meerechsen setzen im Rivalenkampf nie ihre Zähne ein, sondern sie stoßen ihre Schädel aneinander und versuchen, den Rivalen wegzudrücken.
* Giraffenbullen setzen im Rivalenkampf nie ihre mächtigen Hufe ein, sondern sie legen die Hälse überkreuz aneinander und versuchen, den Gegner wegzudrücken.
* Männliche Nilgau-Antilopen setzen im Rivalenkampf nie ihre kurzen, aber spitzen Hörner ein, sondern sie versuchen, den Gegner mit dem Hals niederzudrücken. Die Weibchen dagegen, die keine Hörner tragen, rammen ihren Kopf direkt in die Flanke der Gegnerin.
* Oryx-Antilopen besitzen sehr lange, gerade Hörner, die sie nie im intraspezifischen Kampf einsetzen, sondern sie vollführen damit Fechtkämpfe.

**4.3.2 Formen der Aggressionskontrolle**

**4.3.2.1 Beschwichtigung** = Demuts-Verhalten

Es wird eingesetzt, um eine aggressive Auseinandersetzung von vorneherein zu vermeiden bzw. um eine solche zu beenden.

* statisch (Demutshaltung): sich klein machen, seine Waffen verstecken bzw. sich abwen­den
* gestisch (Demutsgebärde): sich angreifbar zeigen (sich auf den Rücken legen, eine besonders verletzbare Stelle präsentieren; beim Menschen ist das Hutabnehmen ein ritualisiertes Abnehmen des schützenden Ritterhelmes), kindliches Verhalten zeigen (betteln); bei Weibchen auch Präsentation der Genitalien
* taktil (Demutshandlung): z. B. streicheln, Speichel lecken, lausen
* akustisch (Demutslaute): Bettel-, Angstlaute

Effekt: Beschwichtigung erwirkt eine Angriffs- und Tötungshemmung beim Überlegenen.

Beispiel Hund: Schwanz einziehen, Ohren anlegen, sich ducken, winseln, Speichel lecken

**4.3.2.2 Rangordnung**

Ist eine Rangordnung einmal ausgekämpft, so wird sie meist über längere Zeit hin aufrecht erhalten. Dazu dient beim Ranghohen immer wieder zur Schau gestelltes Imponierverhalten, das vom Rangniedrigen sodann mit Demutsverhal­ten beantwortet wird. Auf diese Weise finden nur sehr wenige Kämpfe pro Jahr statt, was Energie spart und das Verletzungsrisiko enorm mindert.

Das ranghöchste Tier heißt Alpha-Tier, das rangniedrigste Omega-Tier. Oft gibt es eigene Rangordnungen innerhalb der Weibchen und innerhalb der Männchen einer Gruppe.

Voraussetzung für die Ausbildung einer Rangordnung ist, dass sich die Mitglieder der Gruppe individuell kennen und erkennen (individualisierter Verband).

Im Versuch wurde dies verifiziert, indem einem ranghohen Huhn der Kamm mit einer blassen Farbe bemalt wurde, worauf es nicht mehr erkannt und deshalb bedroht wurde, auch von rang­niedrigen Hennen.

Ausschlaggebend für einen hohen Platz in der Rangordnung ist nicht immer physische Kraft oder Geschicklichkeit, sondern auch Alter und Erfahrung (z. B. bei Elefanten). Bei Gorillas bilden sich beim Alpha-Männchen graue Haare an der Mittellinie des Rückens, die sehr bald verschwinden, sobald es seinen Rang abgegeben hat („Silberrücken-Männchen“).

Rangordnung spielt auch beim Menschen eine herausragende Rolle und vermeidet auch hier Kämpfe, solange die Rangordnung anerkannt ist. In modernen Gesellschaften ist individuelles Kennen nicht mehr garantiert. Umso wichtiger sind dort allgemein verständliche Rang-Abzei­chen (z. B. Schulterstreifen beim Militär).

**4.3.2.3 Territorialität**

Viele Tiere bilden Territorien (das Territorium = das Revier). Man unterscheidet Einzel-, Paar- und Gruppenreviere. Reviere können dauerhaft (Allzweckreviere) oder saisonal (zur Balz oder Aufzucht der Jungtiere) sein. Bei vielen Tierarten beobachtet man Reviertreue, d. h. ein einmal erobertes Revier wird verteidigt bzw. wieder erneut aufgesucht.

Kosten:

Drohen bzw. Kämpfen, um das Revier zu erobern, es zu verteidigen und zu überwachen, kostet viel Energie und Zeit und birgt beim Kämpfen ein hohes Verletzungs-Risiko. Die investierte Zeit kann nicht für andere Tätigkeiten genutzt werden wie z. B. Nahrungssuche.

Nutzen:

Das Territorium garantiert genügend Nahrung für den Nachwuchs, erhöht also den individuel­len Fortpflanzungserfolg (direkte Fitness). Wer kein Revier hat, kann sich bei bestimmten Tierarten nicht fortpflanzen. Revierbildung begrenzt also die Zahl der Nachkommen auf ein Maß, das den Nahrungs-Ressourcen entspricht, und erhöht damit die Fitness der gesamten Population (besser 5 gesunde Nachkommen als 18 Kümmerlinge).

Territorialverhalten beim Menschen lässt sich überall und zu jeder Zeit beobachten: Garten­zaun, der gewohnte Sitzplatz im Klassenzimmer, beschränkter Zugang zu bestimmten Flächen, Gebäuden oder Gebäudeteilen; Ländergrenzen

Beispiele:

Wolfsrudel markieren ihr Gruppenrevier durch das Setzen von Duftmarken und nächtliches Heulen. Zur Sicherung werden die Reviergrenzen regelmäßig abgeschritten (daher die relativ langen Beine der Wölfe).

Amseln markieren ihr Paarrevier durch lauten Gesang des Männchens auf gut sichtbaren, hohen Warten. Eindringende Rivalen rufen Drohverhalten hervor und ggf. Kämpfe an der Revier­grenze.

**Migration**

*migrare*, lateinisch: auswandern

*Zu diesem Stichwort gibt eigentlich nur Linder Biologie 12, Schroedel 2010, S. 132 einen Hinweis:* Ein besetztes Revier führt dazu, dass Artgenossen abwandern.

**4.3.3 Proximate Ursachen aggressiven Verhaltens**

(mechanistische Sicht)

Keine monokausalen Erklärungen, sondern relativ komplexes Zusammenspiel mehrerer Faktoren.

* hormonelle Einflüsse (auch Neuro-Transmitter): Kastrierte männliche Pferde oder Rin­der (Wallache, Ochsen) sind erheblich handsamer als nicht kastrierte => männliche Sexual­hormone aus den Keimdrüsen sind für das natürliche aggressive Verhalten verantwortlich.
* Versorgungszustand: Starker Hunger verstärkt innerartliche wie zwischenartliche Aggression (Nahrungskonkurrenz, Beutebeschaffung). Erik Zimen, der mit zahmen Wölfen unter Freilandbedingungen arbeitete, hielt einige Wölfe zehn Tage ohne Futter; dabei stellte er eine stets zunehmende Aggressivität gegenüber den Artgenossen fest.
* Verfügbarkeit von Ressourcen: Je größer ein Mangel an Ressourcen ist (Nahrungs­mangel, räumliche Enge bei Nistplätzen, Anzahl potentieller Sexualpartner etc.), desto aggressiver gestaltet sich das Verhalten im Kampf um diese Ressourcen. Hält man zahlreiche Ratten in kleinen Käfigen, verhalten sie sich viel aggressiver als bei ausreichend großem Lebensraum. (Das gilt allerdings nicht für Primaten!)

**4.3.4 Ultimate Ursachen aggressiven Verhaltens**

Kosten-Nutzen-Analyse (z. B. über die Spieltheorie; *die Spieltheorie ist im gültigen G8-Lehr­plan grün eingefärbt, also fakultativ. Bei Zeitdruck weglassen. Die Schüler hatten mit meinem Arbeitsblatt allerdings kaum Probleme, so dass der Zeitaufwand gering blieb.)*

**Arbeitsblatt**: Spieltheorie

Die Spieltheorie ist ein Teilgebiet der Mathematik, das von John Maynard Smith (1920-2004) entwickelt wurde. Der Name Spieltheorie bezieht sich auf Brettspiele, bei denen von vornherein Spielregeln festgelegt sind, innerhalb derer die Spieler Entscheidungen treffen, welche unter anderem auch vom Verhalten der Mitspieler abhängen.

Ein Spiel im Sinne der Spieltheorie ist eine Entscheidungssituation mit mehreren Beteiligten, die sich in ihren Entscheidungen gegenseitig beeinflussen. Die Spielregeln können als Algo-rithmen formuliert werden, so dass man das Spiel über beliebig viele Runden auf dem Com-puter simulieren kann. Weil die Regeln starr sind, beschreibt die Simulation die Wirklichkeit nur sehr grob, aber sie kann eine generelle Entwicklung recht gut nachvollziehen.

Kosten und Nutzen werden dabei durch die Vorgabe der Spielregeln quantifiziert (d. h. in Zahlen angegeben).

Smith formulierte zwei unterschiedliche Strategien und benannte die aggressive mit „Falken“, die pazifistische mit „Tauben“; das hat aber nichts mit dem Verhalten der realen Tiergattungen zu tun.

Spielregeln:

* Strategie eines **Falken**: „Drohe und kämpfe immer, bis sich ernste Verletzungen einstellen oder der Gegner getötet ist.“ Falken gehen dabei das Risiko ein, selbst verletzt zu werden. Dies entspricht dem Beschädigungskampf.
* Strategie einer **Taube**: „Imponiere und drohe, aber fliehe, sobald sich der Gegner wehrt.“ Weil Tauben eine tätliche Auseinandersetzung vermeiden, bleiben sie nach den Spielregeln stets unverletzt. Dies entspricht dem Kommentkampf.
* Imponieren und Drohen tritt nur auf, wenn Tauben gegen Tauben antreten.

Aufgrund langjähriger Beobachtungen aggressiven Verhaltens verschiedener Tiere legte Smith für den Fitness-Gewinn folgende Punktzahlen fest:

|  |  |
| --- | --- |
| **Situation** | **Punkte** |
| Gewinnen einen Kampfes | + 50 |
| Verlieren eines Kampfes | 0 |
| Kosten für Imponieren und Drohen | – 10 |
| ernste Verletzung | – 100 |

Bereits mit diesen sehr groben Spielregeln lässt sich beispielsweise die Hypothese falsifizieren, dass die Tauben keine Überlebenschance hätten, wenn in ihre Population Falken eindringen. Vielmehr ergibt sich, unabhängig von der anfänglichen Anzahl an Tauben und Falken, am Ende das selbe Gleichgewichts-Verhältnis. Das Vorhandensein von Tauben und Falken in der selben Population stellt damit eine evolutionsstabile Strategie dar.

Eine Verfeinerung des Spiels ergibt sich durch die Einführung weiterer Strategien:

* Strategie eines **Bourgeois**: Als Revierbesitzer agiert er wie ein Falke, als Eindringling wie eine Taube.
* **„Tit for tat“** („Wie du mir, so ich dir“): Der Spieler beginnt als Taube und bleibt das so lange, wie das der Gegner auch tut. Aber sobald der sich als Falke verhält, wird der Spieler sofort auch zum Falken.

*Wenn Sie die Spieltheorie nicht anpacken wollen, genügt eine einfache Auflistung von Kosten- und Nutzenfaktoren der Aggression. Wesentlich dabei ist die Frage:* ***„Wie kann Aggression die Fitness erhöhen?“***

Kosten:

* Aufwand an Energie
* Gefahr der Verletzung
* Unaufmerksamkeit gegenüber Fressfeinden
* Zeitverlust z. B. für die Nahrungssuche

Nutzen:

* Sicherung der Ressourcen für sich und seine Nachkommen
* Zugang zu einem Geschlechtspartner

**4.4 Sexualverhalten**

Betrachtung konkreter Beispiele, wobei die Schüler die bisher erworbenen Kompetenzen ein­setzen sollen, auch im Tier-Mensch-Vergleich

**4.4.1 Partnerfindung und Partnerbindung**

Balzverhalten (Tänze, Gesänge usw.), Sexualtrachten

Sehr schöne **Tuschezeichnungen** zu diesem Thema finden Sie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1967, auf den Seiten 132, 137, 158, 199, 203, 242, 494 sowie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Liebe und Hass – Zur Naturgeschichte elemen­tarer Verhaltensweisen, Piper 1970.

Häufige Elemente und Aspekte der Balz:

* Zur Begattung müssen die Sexualpartner viel näher zusammen kommen, als dies die normalerweise einzuhaltende Minimaldistanz erlaubt. => Die tempo­räre Aufhebung der Minimaldistanz wird durch intensive Beschwichtigung erreicht, z. B. durch Jung­tierverhalten (wie Betteln bei Vögeln oder kindliche Sprache beim Menschen: „Baby“, „Mäusebär“), aber auch durch Geschenke (verbreitet bei Vögeln).
* Im Sinne des Evolutionsfaktors Isolation ist es entscheidend, dass sich nur Tiere der gleichen Population bzw. Art miteinander fortpflanzen. Dies wird oft durch komplexe Balzrituale oder komplizierte Fortpflanzungsorgane erreicht. Faustregel: Je mehr ähn­liche Arten/Populationen im gleichen Gebiet vorkom­men, desto komplexer sind diese ethologischen Isolationsmechanismen (z. B. extrem komplexe und langwierige Balz­tänze bei Spinnen, aber auch komplexes Balzritual beim Dreistacheligen Stichling, zu dem es gutes Filmmaterial gibt).
* Es ist evolutionär sinnvoll, wenn sich die erfolgreichsten Individuen fortpflanzen, wel­che die effektivsten Allele tragen. => Nur eine Auswahl von Männchen und Weibchen führt das Fortpflanzungsgeschäft erfolgreich durch. Diese Auswahl erfolgt nach Attrak­tivität:

 – Geschicklichkeit und Körperstärke (Balzkämpfe der Männchen bei Galapagos- Meerechsen, Hirschen usw.)

 – akustische Signale (Röhren des Hirsches, Balzgesang bei Singvögeln)

 – optische Signale (Balzfärbung beim Dreistacheligen Stichling, zum Rad aufge­ stell­te Schwanzfedern mit Augenattrappen beim Pfau)

 – olfaktorische Signale (Pheromone beim Borkenkäfer).

* In individualisierten Verbänden mit einer Rangordnung können Balzkämpfe weit­gehend entfallen, wenn die Paarungen innerhalb des gleichen Ranges erfolgen bzw. sich nur die ranghohen Tiere miteinander verpaaren (Löwen, Gorillas). Das spart Zeit wie Energie und vermeidet Verletzungs-Gefahr.
* Balzverhalten ist oft sehr aufwendig (Energie, Zeit), gefährlich (lockt Fressfeinde an, lenkt ab: „Liebe macht blind“, birgt Verletzungsgefahr) und kann Körpermerkmale för­dern, die in anderen Lebenssituationen störend wirken (sperriges Hirschgeweih, auffäl­lige Färbung; viel zu langer Schwanz beim Pfau bzw. beim Argus-Hahn; *allerdings konnte Josef Reichholf im indischen Urwald beobachten, dass ein Pfauen-Männchen seine langen Schwanzfedern nach vorne weit über den Kopf hinaus legte, als es von einem Tiger ins Visier genommen wurde. Der Tiger schlug vergeblich auf das vermeint­liche Vorderende des Pfaus ein, er traf nur Federn. Der Pfau rettete sich auf einen Baum, d. h. die oft unterstellte Behinderung beim Fliegen durch die langen Schwanz­federn scheint keine besondere Rolle zu spielen*).

Übertrieben scheinende Körpermerkmale für die Balz zu entwickeln, ist dann sinnvoll, wenn diese enormen Nachteile durch eine entsprechende Erhöhung der Individual- oder Gesamtfitness überkompensiert werden. Bei bestimmten Arten ist zu beobachten, dass die aufwendigen bzw. gefährlichen Körpermerkmale nur zur Balzzeit wirksam sind (die Balzfärbungen beim Stichling oder bei Molchen verschwindet nach der Balzzeit wieder). Die Laubenvögel bauen aufwendige Balzlauben, die manche Arten mit bunten Gegenständen schmücken, andere malen sie mit Fruchtsäften aus – sozusagen ein ablegbares Balzkleid (das den eigentlichen Vogel für Fressfeinde nicht auffällig sichtbar macht).

**Partnerbindung** (= Bandstiftung)

Arten mit Brutpflege betreiben dieses aufwendige Geschäft oft zu zweit. Dazu ist es notwendig, dass die Partner während dieser Zeit zusammen bleiben. Die Mechanismen, die dafür eingesetzt werden, ähneln oft denen der Balz: infantiles Verhalten, Geschenke, Fell- bzw. Gefiederpflege, gemeinsame Rituale wie Partnergesänge usw.

Beim Menschen dienen u. a. echte bzw. ritualisierte Fellpflege („Lausen“) und Küssen (wohl ein ritualisiertes Füttern von Mund zu Mund) ebenfalls der Bandstiftung. Es gibt die Hypothese, dass der Selektionsvorteil der permanenten Paarungsbereitschaft des Menschen ebenfalls in der Bandstiftung zu suchen sei.

**4.4.2 Paarungs-Systeme**

Beispielsweise Monogamie (z. B. bei Graugänsen), Polygamie (z. B. bei Löwen) werden einer Kosten-Nutzen-Analyse unterworfen.

Vgl. dazu das **Informationsblatt** Paarungssysteme

**4.4.3 Infantizid**

*infans*, lateinisch: Kind; *caedere*, lateinisch: töten

Wenn ein Männchen die Nachkommen von Konkurrenten tötet, erhöht es damit indirekt die Häufigkeit der eigenen Allele in der Population (z. B. bei Löwen, vielen Vögeln, Schimpansen, praktisch allen Nagetieren, Aquarienfischen)

Nutzen für das kindstötende Individuum:

Weitergabe fremder Allele wird eingedämmt; Weibchen, die Junge aufziehen, sind bei vielen Arten während der Kindsaufzucht unfruchtbar => Der Infantizid erhöht die Anzahl befruchtbarer Weibchen.

Die Soziobiologie sieht hier einen Beweis, dass es bei Evolutionsprozessen nicht in erster Linie um die Erhaltung der Art geht, sondern um die Erhaltung und Weitergabe der Erbanlagen von bestimmten, durchsetzungsfähigen Individuen. Eine 2007 veröffentliche Computersimulation stützt die soziobiologische Grundannahme, dass die größtmögliche Zahl eigener Nachkommen evolutionsbiologisch relevant ist, nicht aber das Überleben jedes einzelnen Nachkommen.

### Beispiele:

### Schimpansen

Infantizid bei Schimpansen wurde erstmals 1976 von Jane Goodall beobachtet. In ihrem Beob­achtungsgebiet in Gombe hatte das Weibchen *Passion* gemeinsam mit ihrer Tochter *Pom* innerhalb von zwei Jahren drei junge Schimpansen getötet und teilweise verzehrt.

### Löwen

Aus Freilandbeobachtungen bei Löwen ist bekannt, dass ein neuer Rudelführer, der seinen Vorgänger verdrängt hat, häufig alle Jungtiere (also den Nachwuchs seines Vorgängers) tötet. Zugleich kann es dann aufgrund der Auseinandersetzungen im Rudel zu – mutmaßlich auf sozialen Stress zurückgehende – Fehlgeburten kommen. Im Ergebnis kann sich der neue Rudelführer relativ rasch mit den Löwinnen seines neuen Rudels paaren und eigene Nach­kommen zeugen.

**5 Angewandte Verhaltensbiologie**

**5.1 Schemaartige Erkennungsmuster**

Es gibt Reizmuster, die bei allen Menschen funktionieren und deshalb gerne von der Werbung eingesetzt werden.

Sehr schöne **Tuschezeichnungen** zu diesem Thema finden Sie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1967, auf den Seiten 499-503 sowie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Liebe und Hass – Zur Naturgeschichte elemen­tarer Verhaltenswei­sen, Piper 1970.

**5.1.1 Mann-Frau-Schema**

* Mann: breite Schultern, schmale Hüften („kampffähig“)
* Frau: schmale Schultern, breite Hüften („gebärfähig“)

In der Kunst und in der Mode wird dieses Schema gerne verwendet und übertrieben (Mode: vor allem im Rokoko betonen extrem breite Reifröcke die weiblichen Hüften; Epauletten bei Männern betonen die Schultern).

Die Schüler erarbeiten das Schema anhand von Bildmaterial.

**5.1.2 Kindchen-Schema**

Ein Reizmuster, das für Kleinkinder (und Jungtiere von Säugetieren und Vögel) typisch ist. Es löst Zuneigung und Schutzverhalten aus, blockiert Aggression:

* großer Hirnschädel im Vergleich zum Gesichtsschädel, vorgewölbte Stirn
* große Augen im Vergleich zum Gesamtschädel, unterhalb der Gesichtsmitte
* runde, vorspringende Pausbacken
* kleiner Saugmund, Stupsnase
* kurze Extremitäten im Vergleich zum Gesamtkörper
* insgesamt rundliche Form, tolpatschige Bewegungen

Die Schüler erarbeiten das Schema anhand von Bildmaterial. Gut geeignet sind auch Comic- und Anime-Figuren, Plüschtiere usw.

**5.2 Aggressionsmodelle und ihre Bedeutung für die Erziehung**

**5.3 Beurteilen von Haltungsbedingungen bei Tieren**

**5.4 Vergleich soziobiologischer Interpretationen menschlichen Verhal­ tens mit philosophischen Ansätzen**

*Die letzten drei Abschnitte sind im G8-Lehrplan grün gefärbt und damit fakultativ. Im regulären Biologieunterricht ist dafür eigentlich nie Zeit. Deshalb gibt es hier kein Skript von mir.*

*Das hydraulische Aggressionsmodell von Konrad Lorenz wird im G8-Lehrplan nirgendwo genannt, obwohl es im Vorgänger-Lehrplan noch obligater Lernstoff war. Auch wenn das Mo­dell in sich stimmig ist, wird es mittlerweile in der Ethologie abgelehnt, weil es zu viele Wider­sprüche mit Beobachtungen gibt.*

Thomas Nickl, Februar 2020