

Kapitel

3 Angeborene Verhaltensmuster und Habituation

In diesem Kapitel

3.1	Merkmale zielgerichteter Systeme	65
3.2	Reflexe	66
3.3	Tropismen und Orientierung	68
3.3.1	Kinesis	68
3.3.2	Taxis	69
3.4	Verhaltenssequenzen	70
3.4.1	Fixe Verhaltensmuster	71
3.4.2	Reaktionsketten	73
3.5	Habituation	75
3.5.1	Allgemeine Prinzipien der Habituation	78
3.5.2	Physiologische Mechanismen der Habituation	80
3.5.3	Habituation in Bezug auf emotionale Reaktionen: die Opponent-Process-Theorie	83

Jedes Lebewesen ist bei seiner Geburt mit einer Reihe von komplexen Fähigkeiten ausgestattet. Sein Überleben hängt von dem Vermögen zu atmen und Blut durch die Gefäße zu pumpen ab. Wenn es sich um ein Säugetier handelt, hat es die Fähigkeit, seine Körpertemperatur in geringem Maße zu regulieren. Wenn sein Überleben von der Fähigkeit abhängt, vor Raubtieren zu fliehen, fängt es wohl innerhalb von Minuten nach der Geburt an, zu laufen und wegzurennen. Neugeborene Tiere verfügen auch über eine Reihe sensorischer Fähigkeiten. Wie Hubel und Wiesel (1963) zeigen konnten, haben Kätzchen von Geburt an optische Zellen, die auf Farben, Linien und vermutlich andere Aspekte der optischen Welt reagieren. Derartige Strukturen der sensorischen Wahrnehmung sind weder auf Kätzchen noch auf das optische System beschränkt.

Ein wichtiges Ziel des folgenden Kapitels besteht darin, Beispiele für jene Verhaltensweisen anzuführen, über die Tiere bereits verfügen, wenn sie auf die Welt kommen. Dass angeborene Verhaltensmuster in einem Buch über Lernen untersucht werden, hat gute Gründe. Erstens sind viele erlernte Verhaltensweisen Ableitungen, Erweiterungen oder Variationen von angeborenem Verhalten. Zweitens finden sich viele Parallelen zwischen angeborenen Verhaltensmustern und Aspekten des erlernten Verhaltens (wie der Abhängigkeit von Umweltreizen oder Mechanismen der zeitlichen Abfolge). Ein weiteres Ziel dieses Kapitels ist die Untersuchung des Phänomens der Habituation, das häufig als der einfachste Lerntyp beschrieben wird.

Die meisten Beispiele angeborener Verhaltensmuster, die in diesem Kapitel beschrieben werden, basieren auf der Arbeit von **Ethologen**, also von Wissenschaftlern, die beobachten, wie sich Tiere in ihrer natürlichen Umgebung verhalten. Obwohl Ethologen und Psychologen, die in der Lernforschung tätig sind, tierisches Verhalten studieren, sind ihre Ziele und Strategien sehr verschieden. Die Versuchsanordnungen von Lernpsychologen sind tendenziell nüchtern und künstlich, denn ihr Ziel ist die Entdeckung von allgemeinen Prinzipien des Lernens, die nicht von bestimmten Reizarten abhängen. Ethologen führen ihre Versuche normalerweise im natürlichen Lebensraum der Tiere oder zumindest in einem halbwegs naturalistischen Setting durch, denn ihr Ziel ist, zu untersuchen, wie das Verhalten eines Tieres zu seinem Überleben in freier Wildbahn beiträgt. Ethologen interessieren sich für erlerntes und angeborenes Verhalten, und viele der von ihnen im Detail untersuchten Verhaltensmuster sind **Spezies-spezifisch** (spezifisch für bestimmte Arten). In den letzten Jahren haben Psychologen, die sich mit dem Lernen beschäftigen, zunehmend Interesse an angeborenem Verhalten und Spezies-spezifischem Verhalten gezeigt. Folglich hat die Arbeit von Ethologen heute mehr Einfluss auf die Forschung und Theoriebildung im Bereich des Lernens.

Ein gemeinsames Merkmal von erlernten und angeborenen Verhaltensweisen ist, dass beide sinnvoll und zielgerichtet scheinen. Wir werden sehen, dass dies auf die meisten unserer einfachsten Reflexe und komplexesten Fertigkeiten zutrifft. Aus diesem Grund ist es nützlich, dieses Kapitel mit einigen Konzepten der **Kontrollsystem-Theorie** zu beginnen, einem Wissenschaftszweig, der sich mit zielgerichtetem Verhalten bei Lebewesen und unbelebten Objekten beschäftigt.

3.1 Merkmale zielgerichteter Systeme

Die Kontrollsystem-Theorie liefert einen Rahmen für die Untersuchung einer ganzen Reihe von zielgerichteten Systemen. Die hier verwendete Terminologie geht auf die Arbeit von McFarland (1971) zurück. Ein recht einfaches Beispiel eines unbelebten, aber zielgerichteten Systems ist das Heizungssystem eines Hauses. Sein Ziel besteht darin, die Temperatur im Haus über einem Minimum von sagen wir 18°C zu halten. Sinkt die Temperatur darunter, dann springt die Heizung „automatisch“ an und beginnt zu heizen. Ist die gewünschte Temperatur erreicht, stellt die Heizung ihre Tätigkeit ein. Wir wissen natürlich, dass dabei keine Magie im Spiel ist. Die Aktivität der Heizung wird von einem Thermostat kontrolliert, der deshalb funktioniert, weil Metall sich ausdehnt, wenn es erwärmt wird, und zusammenzieht, wenn es kühler wird. Kühlt die Metallspirale im Thermostat ab, dann krümmt sie sich und schließt einen elektrischen Kreislauf, wodurch die Heizung angeschaltet wird. Erwärmt sich das Metall, öffnet sich der Kreislauf und der Heizvorgang kommt zum Ende.

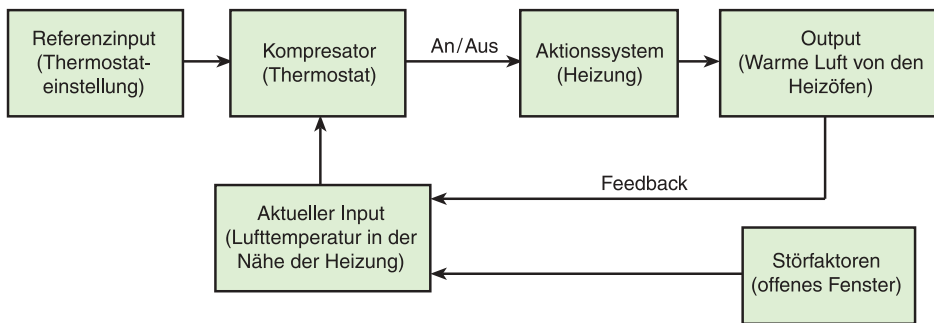


Abbildung 3.1: Die Konzepte der Kontrollsystemtheorie sind hier auf das Heizungssystem eines Hauses übertragen.

Ein Thermostat ist ein gutes Beispiel für einen **Komparator**, einen grundlegenden Baustein der Kontrollsystemtheorie. Wie in Abbildung 3.1 gezeigt, empfängt ein Komparator zwei Arten von Impulsen, einerseits den **Referenzinput**, andererseits den **aktuellen Input**. Der Referenzinput ist oft keine physische Entität, sondern eine vorab festgelegte (die Temperatur, die ausreicht, um den Kreislauf zu unterbrechen, so dass sich die Heizung abschaltet). Der aktuelle Input misst aktuelle physische Merkmale der gegenwärtigen Umgebung (im Beispiel die Lufttemperatur in der Umgebung des Thermostates).

Jeder Komparator funktioniert nach Regeln, die er befolgt, um auf der Grundlage des aktuellen Inputs und des Referenzinputs zu entscheiden, was der Output sein soll. Im Fall des Thermostats ist der Output der Befehl zum Einschalten oder Ausschalten der Heizung, die ein Beispiel für ein **Handlungssystem** ist. Die Regeln, denen der Thermostat folgt, könnten folgende sein: (1) Wenn die Heizung ausgeschaltet ist und die Lufttemperatur ein Grad tiefer sinkt, als der Referenzinput vorgibt, soll die Heizung anspringen. (2) Wenn die Heizung angeschaltet ist und die Lufttemperatur ein Grad über den Referenzinput steigt, soll die Heizung ausgehen. Bei einer Vorgabe von 18°C sorgen diese Regeln dafür, dass die Lufttemperatur zwischen 17 und 19° bleibt.

Das Produkt des Handlungssystems wird einfach **Output** genannt – hier die von den Heizkörpern ausgestrahlte Wärme. Wie Abbildung 3.1 zeigt, wirkt der Output des Handlungssystems zurück auf den Komparator und beeinflusst den aktuellen Input. Aus diesem Grund werden solche zielgerichteten Systeme häufig **Feedback-Systeme** oder geschlossene Kreislautsysteme genannt. Der Output des Handlungssystems (Wärme) und der aktuelle Input des Komparators (Lufttemperatur) scheinen eine enge Verbindung zu haben, und vielleicht wundern Sie sich darüber, dass überhaupt zwei Begriffe notwendig sind. Der Grund ist, dass diese Verbindung zwischen dem Output des Handlungssystems und dem aktuellen Input nicht immer so eng ist, weil andere Faktoren letzteren beeinflussen können. Ein Beispiel ist die in Abbildung 3.1 angegebene **Störgröße**. Wenn an einem kalten Tag ein Fenster offen ist, verändert dies die Lufttemperatur in der Nähe des Thermostates vielleicht so, dass sie mit der von den Heizkörpern abgegebenen Wärme nicht mehr viel zu tun hat.

Dieses Beispiel verdeutlicht sechs wichtige Aspekte der Kontrollsystemtheorie: Komparator, Referenzinput, aktueller Input, Handlungssystem, Output, Störfaktor. Wir werden in diesem Buch viele Beispiele von zielgerichtetem Verhalten finden und es wird häufig nützlich sein, die verschiedenen Komponenten des Feedback-Kreislaufs in diesen Beispielen zu identifizieren. Der nächste Abschnitt ist der erste in diesem Buch, der Bestandteile der Kontrollsystem-Theorie anführt. Weitere folgen.

3.2 Reflexe

Ein **Reflex** ist ein stereotypisches Bewegungsmuster eines Körperteils, das zuverlässig durch den richtigen Stimulus ausgelöst werden kann. Vermutlich kennen Sie den Patellarreflex (Kniesehenreflex): Wenn das Bein einer sitzenden Versuchsperson so liegt, dass der Fuß den Boden nicht berührt und der Unterschenkel frei schwingen kann, führt ein leichter Schlag mit einem Hämmerchen direkt unterhalb der Kniescheibe zu einer kleinen Vorwärtsbewegung des Unterschenkels. Wie alle Reflexe basiert der Patellarreflex auf einer angeborenen Verbindung zwischen einem Stimulus und der dazugehörigen Reaktion. Der Stimulus in diesem Beispiel ist der Schlag auf die Sehne unterhalb der Kniescheibe und die Reaktion ist natürlich die Vorwärtsbewegung.

Ein normales Neugeborenes hat eine Reihe von Reflexen. Schiebt man ihm einen Schnuller in den Mund, so löst das eine Saugbewegung aus. Wenn die Fußsohle mit einer Nadel gepiekt wird, so beugt sich das Knie, damit der Fuß sich vom Schmerzreiz entfernt. Wenn ein Erwachsener einen Finger in die Handfläche des Kindes legt, so schließen sich in einem Greifreflex seine Finger darum. Einige der Reflexe von Neugeborenen verschwinden mit zunehmendem Alter. Andere, darunter die Weitstellung der Pupillen, das Schließen der Augenlider als Reaktion auf ein helles Licht oder das Husten als Reaktion auf eine Reizung des Halses, bleiben ein Leben lang erhalten.

Wenn Sie jemals zufällig eine Hand auf eine heiße Herdplatte gelegt haben, konnten Sie vermutlich den Beugereflex beobachten – also das schnelle Zurückziehen der Hand aufgrund der Beugung des Armes im Ellbogen. Diese Reaktion erfolgt so enorm schnell, weil die Verbindung zwischen sensorischen und motorischen Neuronen direkt im

Rückenmark stattfindet. Abbildung 3.2 zeigt einen Querschnitt des Rückenmarks und einen Teil der neuronalen Organisation, die für diesen Reflex verantwortlich ist. Die Hand enthält sensorische Neuronen, die auf Schmerz reagieren. Ihre langen Axons erstrecken sich bis zum Rückenmark, wo sie mit anderen Neuronen Synapsen bilden. Beim Beugereflex trennen kleine Neuronen, so genannte **Interneuronen**, die sensorischen Neuronen von den motorischen Neuronen. Die motorischen Neuronen haben Zellkörper im Rückenmark; ihre Axons treten an der Vorderseite des Rückenmarks aus, erstrecken sich durch den Arm und bilden mit einzelnen Muskelfasern des Arms Synapsen. Wenn sie erregt werden, kontrahieren diese Muskelfasern und bringen damit die Reaktion hervor. Dieser Reflex wird in Anlehnung an die Form der neuronalen Reizweiterleitung, die in Abbildung 3.2 gezeigt wird, auch **spinaler Reflexbogen** genannt. Natürlich sind an der Reflexantwort viele sensorische Neuronen, Interneuronen und motorische Neuronen beteiligt.

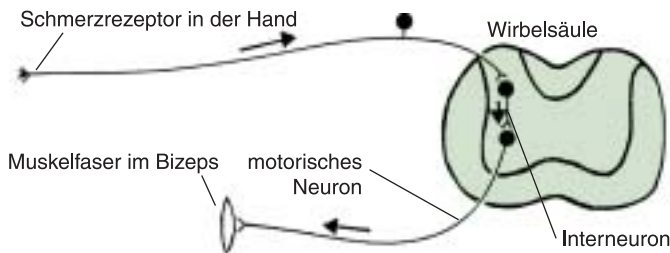


Abbildung 3.2: Ein Querschnitt des Rückenmarks, der die Bestandteile des spinalen Reflexbogens zeigt.

Diese Beschreibung der Verbindungskette im spinalen Reflexbogen deckt sich mit der Standarddefinition eines Reflexes: Ein Stimulus löst eine Reaktion aus. Lassen Sie uns nun etwas näher betrachten, inwiefern dieser Reflex ein Feedback-System ist. In den Muskeln des Armes befinden sich so genannte Dehnungsrezeptoren, die innerhalb des Feedback-Systems den Komparator darstellen. Diese Dehnungsrezeptoren vergleichen grob gesagt (1) das Ziel oder den Referenzinput – die von den motorischen Neuronen zu den Muskelfasern gesendeten Befehle zur Kontraktion – und (2) den tatsächlichen Kontraktionszustand der Muskeln. Die Tatsache, dass einige motorische Neuronen ihre Befehle an die Muskeln weitergegeben haben, ist jedoch noch keine Garantie dafür, dass der Arm wirklich von der Gefahrenquelle weggezogen wird. Schließlich kann es auch Störgrößen wie ein Hindernis, das die Bewegung des Armes verhindert, geben. Oder die Muskeln befinden sich in einem Erschöpfungszustand und reagieren dadurch nicht angemessen auf die Befehle der motorischen Neuronen. Wenn sich die Muskeln aus einem solchen Grund nicht genug kontrahieren, beginnen die Dehnungsrezeptoren erneut, die motorischen Neuronen zu stimulieren (die wiederum die Muskelfasern stärker reizen). Diese Stimulation geht weiter, bis die Kontraktion schließlich vollständig stattfindet. Die Komparatoren (die Dehnungsrezeptoren) stimulieren also das Handlungssystem (die motorischen Neuronen und Muskelfasern) so lange, bis das Ziel (eine erfolgreiche Muskelkontraktion) vollendet ist.

Diese Analyse des spinalen Reflexbogens zeigt, dass Feedback selbst bei den einfachsten Reflexen eine zentrale Rolle spielen kann. Dehnungsrezeptoren und Neuronen mit ähnli-

cher Funktion finden sich in vielen Teilen des menschlichen und tierischen Körpers. Immer ist die Funktion dieser Zellen die Feststellung, ob die Befehle der motorischen Neuronen ausgeführt wurden oder nicht. Wenn wir uns anderen Arten von angeborenem Verhalten zuwenden, werden wir weitere Beispiele für Feedback-Systeme kennen lernen.

3.3 Tropismen und Orientierung

Während ein Reflex eine stereotype Bewegung eines Körperteils darstellt, ist ein **Tropismus** die Bewegung oder Veränderung der Position des gesamten Organismus. Der Erste, der Tropismen untersucht hat, war Jacques Loeb (1900). Er nannte den Mechanismus „zwingende Bewegung“, um darauf hinzuweisen, dass Intelligenz, Wille oder Entscheidung dabei keine Rolle spielen. *Geotropismus* beispielsweise ist die auf der Wahrnehmung der Schwerkraft basierende Orientierungsbewegung. Loeb führte dazu ein einfaches Experiment durch, bei dem eine Seeanemone kopfüber in ein Rohr platziert wurde. Innerhalb weniger Minuten hatte die Anemone ihre normale aufrechte Position wieder eingenommen. Loeb warnte davor, aus derartig zielgerichtetem Verhalten zu schließen, dass das Lebewesen einen „Geist“ oder Intelligenz besitzen muss. Schließlich kommt der Geotropismus auch bei Pflanzen vor. Unabhängig davon, wie ein Samenkorn im Boden liegt, wachsen die Wurzeln immer nach unten und der Stiel nach oben, was zeigt, dass auch Pflanzen zielgerichtetes „Verhalten“ an den Tag legen. Andere Forscher (wie Fraenkel & Gunn, 1940) haben später den Tropismus in zwei Hauptkategorien unterteilt: **Kinesis** und **Taxis**.

3.3.1 Kinesis

Ein oft zitiertes Beispiel für Kinesis ist das Verhalten der Kellerassel, die immer nach Feuchtigkeit sucht. Kellerasseln sind zwar kleine Krustentiere, ähneln aber Insekten. Sie verbringen die meiste Zeit unter Steinen oder Baumstämmen im Wald und sind auf Feuchtigkeit angewiesen, um zu überleben. Wenn die Luft zu trocken ist, trocknen sie innerhalb weniger Stunden aus und sterben. Zum Glück hat die Natur die Kellerassel mit einer einfachen, aber effektiven Technik ausgestattet, um feuchte Plätze zu finden und dort zu bleiben. Um die Strategien der Kellerassel zu untersuchen haben Fraenkel und Gunn (1940) verschiedene Kellerasseln in die Mitte eines Raumes gesetzt, in dem die Luft auf der einen Seite feucht, auf der anderen Seite trocken war. Sie stellten fest, dass die Asseln auf der trockenen Seite immer weiter umherwanderten, aber, wenn sie im feuchten Teil waren, häufig für längere Phasen zur Ruhe kamen. Dadurch fanden sie sich tendenziell an der feuchtesten Stelle des Raumes zusammen.

Der Unterschied zwischen Kinesis und Taxis ist, dass die Richtung der Bewegung bei der Kinesis zufällig ist, wobei eine Richtung (hier auf die Feuchtigkeit zu) als bessere erkannt wird. Die Kellerassel steuert also nicht direkt auf feuchte Stellen zu oder von trockenen Stellen weg, denn sie verfügt nicht über die Fähigkeit, Feuchtigkeit aus der Entfernung wahrzunehmen. Sie kann nur die Feuchtigkeit an ihrem aktuellen Aufenthaltsort empfinden. Ihre Neigung, sich in einer trockenen Umgebung immer zu bewegen und erst dann

anzuhalten, wenn die Umgebungsfeuchtigkeit zunimmt, ist aber im Großen und Ganzen eine erfolgreiche Technik, die ihr Überleben sichert.

Das von der Kellerrassel praktizierte Suchen nach Feuchtigkeit ist ebenfalls ein Beispiel für ein Feedback-System. Obwohl wir nicht genau wissen, wie sie Feuchtigkeit messen kann, verrät uns ihr Verhalten, dass sie einen Komparator haben muss, mit dessen Hilfe sie den aktuellen Input (derzeitige Feuchtigkeit) und den Referenzinput (möglichst hohe Luftfeuchtigkeit) vergleichen kann. Das Handlungssystem ist in diesem Fall der Bewegungsapparat des Tieres – die motorischen Neuronen, Muskeln und Beine, die ihm erlauben, umherzukurabbeln. Fortbewegung ist auch der Output dieses Handlungssystems, wobei es keine Garantie dafür gibt, dass sie zum Erreichen des Zieles möglichst hoher Luftfeuchtigkeit führt. Die Kellerrassel bewegt sich möglicherweise ohne Pause, wenn sie sich in einer trockenen Umgebung befindet, aber wenn es gar keine feuchten Stellen in Reichweite gibt, kann sie ihr Ziel durch ihre Bewegung auch nicht erreichen.

3.3.2 Taxis

Im Gegensatz zur Kinesis hat bei der Taxis die Bewegungsrichtung einen Bezug zu der Stelle, von der der Reiz ausgeht. Ein Beispiel für Taxis ist die Bewegung einer Made, die sich von hellem Licht entfernt. Wenn ein helles Licht auf die rechte Seite der Made gerichtet wird, so wendet sie sich sofort nach links und bewegt sich in einer sehr geraden Linie weg vom Licht. Diese gerichtete Bewegung wird durch lichtsensible Rezeptoren am Kopfende der Made möglich. Wenn sie sich bewegt, schwingt sie ihren Kopf ständig nach links und rechts und vergleicht dabei die Helligkeit des Lichtes in den verschiedenen Richtungen. Schließlich bewegt sie sich dorthin, wo die Helligkeit am wenigsten intensiv ist.

Diese Form der Taxis ist recht einfach, denn das Lebewesen wird nur in eine Richtung gelenkt, nämlich weg vom Licht. Komplexere Formen der Taxis finden sich bei Ameisen, die die Sonne als Navigationshilfe verwenden, wenn sie sich außerhalb des Baus bewegen. Entfernt sich eine Ameise von ihrem Stamm, so bewegt sie sich auf einer geraden Linie, indem sie darauf achtet, dass der Winkel, mit dem die Sonnenstrahlen auf sie treffen, konstant bleibt. Um zum Bau zurückzukehren, ändert sie diesen Winkel um 180°. Dass Ameisen sich auf die Sonne verlassen, kann gezeigt werden, wenn ein Versuchsleiter eine künstliche Sonne einführt. Wird diese Lichtquelle langsam bewegt, verändert sich die Bewegungsrichtung der Ameise so, dass der Einfallswinkel der Lichtstrahlen immer gleich bleibt (Schneirla, 1933).

Es konnte gezeigt werden, dass die körperliche Ausrichtung von Lebewesen manchmal auch von mehr als einem Stimulus beeinflusst wird. Viele Fische beispielsweise halten sich in der angemessenen Wasserlage, indem sie sich sowohl an der Schwerkraft als auch am einfallenden Licht (das normalerweise oben am hellsten ist) orientieren. Abbildung 3.3 zeigt die Forschungsergebnisse von von Holst (1935), der die Richtung des in ein Aquarium einfallenden Lichts veränderte, um die Orientierungsmechanismen einer Fischart namens *Crenilabrus* (grauer Lippfisch) zu untersuchen. Links sieht man einen *Crenilabrus*, dessen Rezeptoren für die Wahrnehmung der Schwerkraft entfernt wurden. Das Tier orientiert sich ausschließlich an der Richtung des einfallenden Lichts. Wenn die-

ses von der Seite kommt, dreht es seinen Rücken direkt zum Licht. Wenn das Licht von unten heraufstrahlt, schwimmt es kopfüber auf dem Rücken. Auf der rechten Seite ist ein *Crenilabrus* zu sehen, dessen Schwerkraftwahrnehmung intakt ist. Kommt das Licht von der Seite, entsteht ein Konflikt zwischen dem Licht- und dem Schwerkraftreiz, der dazu führt, dass der Fisch einen Kompromiss zwischen den beiden findet. Wenn das Licht von unten kommt und damit eine maximale Diskrepanz zur Schwerkraft entsteht, scheint der Fisch das Licht zu ignorieren und sich ausschließlich auf die Wahrnehmung der Schwerkraft zu verlassen. Dieses Ergebnis leuchtet eher ein, wenn wir uns klar machen, dass die normale Orientierungsmethode bezüglich des Lichts darin besteht, die Intensität des in die beiden Augen gelangenden Lichts auszugleichen. Kommt das Licht von unten, kann der Fisch auf die Schwerkraft reagieren und gleichzeitig die (eher geringe) Lichtmenge, die in beide Augen gelangt, ausgleichen, indem er in seiner normalen Schwimmposition bleibt.

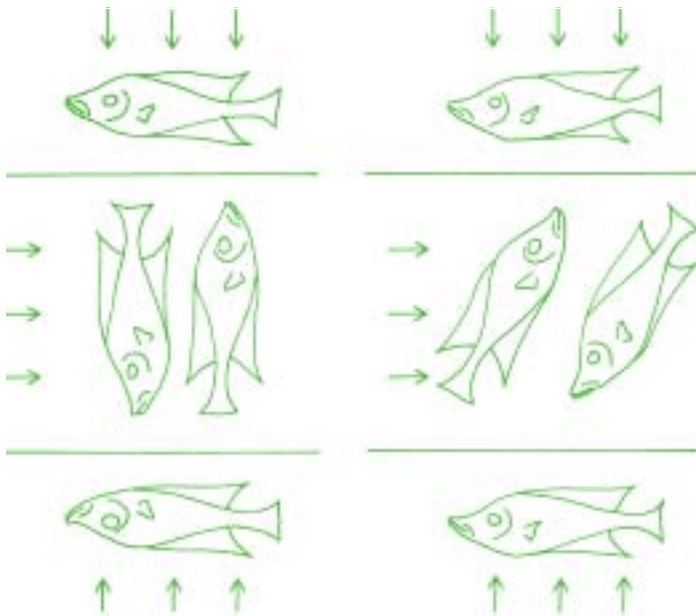


Abbildung 3.3: Auf der linken Seite sehen wir einen Fisch, der keine Wahrnehmung der Schwerkraft mehr hat. Unabhängig von der Richtung des eintreffenden Lichtes (durch Pfeile angegeben), richtet sich dieser Fisch so aus, dass das Licht immer auf seine Oberseite trifft. Auf der rechten Seite sehen wir einen normalen Fisch. Wenn das Licht von der Seite kommt, findet der Fisch einen Kompromiss zwischen der Orientierung am Licht und an der Schwerkraft. (von Holst, 1935)

3.4 Verhaltenssequenzen

Bisher haben wir angeborene Verhaltensweisen betrachtet, die entweder aus einer kurzen Bewegung oder mehreren Anpassungsbewegungen bestanden. Die angeborenen Verhaltensmuster, die wir nun besehen wollen, sind komplexer, denn sie bestehen aus verschiedenen Bewegungen, die in einer regelmäßigen Reihenfolge ausgeführt werden.

3.4.1 Fixe Verhaltensmuster

Der aus der Ethologie stammende Begriff **fixe Verhaltensmuster** wurde verwendet, um derartige Verhaltensabfolgen zu beschreiben. Obwohl manche Ethologen (Eibl-Eibesfeldt, 1975) auch einfache Reflexe zur etwas weiter gefassten Kategorie der fixen Verhaltensmuster zählen, gehören vor allem komplexere Verhaltensabfolgen in diese Kategorie. Ein fixes Verhaltensmuster weist folgende Merkmale auf: (1) Es ist Teil des Verhaltensrepertoires der gesamten Spezies und kommt vielleicht nur bei dieser vor. (2) Durch entsprechende Experimente konnte bestätigt werden, dass die Fähigkeit eines Tieres, dieses Verhalten auszuführen, nicht auf vorangegangene Lernerfahrungen zurückgeht. (3) Wenn das fixe Verhaltensmuster aus mehreren Verhaltensweisen besteht, dann treten diese immer in derselben starren Reihenfolge auf, auch wenn diese der besonderen Situation gar nicht angemessen ist. Das bedeutet, dass das fixe Verhaltensmuster bis zum Ende abgespult wird, wenn es erst einmal in Gang gesetzt wurde, auch wenn keine weiteren Stimuli aus der Umgebung mehr auftreten.

Eibl-Eibesfeldt (1975) führt als Beispiel für ein fixes Verhaltensmuster das Nüssevergraben einer bestimmten Eichhörnchenart an:

Das Eichhörnchen Sciurus vulgaris L. vergräbt jeden Herbst mit einer recht stereotypen Bewegungsabfolge Nüsse im Boden. Es pflückt eine Nuss, klettert den Baum herab auf den Boden und sucht nach einem Platz am Fuß eines Baumstammes oder Felsbrockens. Unterhalb einer so auffälligen Landmarke kratzt es mit den Vorderpfoten ein Loch und legt die Nuss hinein. Dann wird die Nuss mit raschen Stößen der Schnauze an die richtige Stelle gerollt und mit Erde bedeckt. Dies erfolgt mit scharrenden Bewegungen. Mit den Vorderpfoten wird die Erde festgetreten (S. 23).

Wenn alle Angehörigen der Spezies dieses Verhaltensmuster an den Tag legen, zeigt dies noch nicht, dass es angeboren ist. Es wäre auch möglich, dass jedes einzelne Eichhörnchen als Jungtier durch Beobachtung der Eltern lernt, wie es die Nüsse vergraben muss. Um festzustellen, ob das Verhaltensmuster angeboren ist, führte Eibl-Eibesfeldt ein **Deprivationsexperiment** durch, bei dem alle Möglichkeiten, das Verhalten zu erlernen, verhindert wurden. Ein Eichhörnchen wurde nach der Geburt von seinen Eltern getrennt und isoliert aufgezogen, so dass es keine anderen Eichhörnchen beim Nüssevergraben (oder bei anderen, damit zusammenhängenden Verhaltensweisen) beobachten konnte. Zusätzlich erhielt es nur flüssige Nahrung und lebte auf einem festen Boden, so dass es weder Erfahrungen im Umgang mit Futter noch beim Graben von Löchern oder Verscharren von Gegenständen im Boden machen konnte. Das Tier wurde gut ernährt, so dass es keinen Anreiz gab, Futter für Zeiten der Futterknappheit zu sammeln. Als das Eichhörnchen ausgewachsen war, bot Eibl-Eibesfeldt ihm schließlich Nüsse an, aber immer nur eine. Es fraß, bis es offensichtlich satt war. Gab man ihm dann weitere Nüsse, so ließ es diese nicht liegen, sondern trug sie im Maul herum und suchte den Käfig ab. Offenbar wurde es von vertikalen Objekten wie den Ecken des Käfigs angezogen, wo es die Nuss ablegte. Es kratzte mit den Vorderpfoten auf dem Boden, schob die Nuss mit der Schnauze in die Ecke und machte dieselben scharrenden und trampelnden Bewegungen wie die wilden Tiere beim Nüssevergraben, obwohl es natürlich kein Loch in den Boden

graben konnte. Dieses sorgfältige Experiment macht klar, dass das Verhaltensrepertoire des Nüssevergrabens angeboren ist. Das Scharren, Schieben und Trampeln des im Käfig gehaltenen Tieres auf dem blanken Boden zeigt, dass die Bestandteile eines fixen Verhaltensmusters an ihrem üblichen Platz in der Reihenfolge auftreten, auch wenn sie keinerlei Funktion erfüllen.

Wie bei den einfachen Reflexen ist normalerweise ein spezifischer Reiz nötig, um ein fixes Verhaltensmuster in Gang zu setzen. Die Ethologen nennen ihn **Signalreiz**. Beim Eichhörnchen ist der Signalreiz eindeutig die Nuss, aber ohne weitere Experimente können wir nicht sagen, welche ihrer Merkmale – Größe, Form, Farbe und so weiter – für das Auftreten der Reaktion unverzichtbar sind. Bei anderen fixen Verhaltensmustern hat die systematische Untersuchung gezeigt, welche Merkmale eines Stimulus wichtig und welche unwichtig sind. In Bezug auf das menschliche Verhaltensmuster ansteckendes Gähnen (die Neigung, zu gähnen, wenn jemand anders gähnt) hat Provine (1989) herausgefunden, dass es dann auftritt, wenn wir das gesamte Gesicht einer gähnenden Person sehen. Sind nur die Augen oder der Mund einer gähnenden Person sichtbar, reicht dies nicht aus, um eine Ansteckung auszulösen.

Ein anderes Beispiel für ein fixes Verhaltensmuster ist die bei Heringsmöwen angeborene Reaktion des Bettelns. Wenn ein Elternteil ins Nest kommt, fangen die jungen Möwen an, um Futter zu betteln, indem sie an seinen Schnabel picken. Dies ist ein Signalreiz, auf den die ausgewachsenen Vögel mit dem Auswürgen von Futter für die Jungen reagieren. Nun stellt sich die Frage, welche Aspekte der elterlichen Erscheinung das Betteln der Jungen auslösen. Tinbergen und Perdeck (1950) zeigten den Jungen einige, verschieden ähnliche Nachbildungen von ausgewachsenen Möwen. Sie stellten fest, dass ein roter Fleck auf dem ansonsten gelben Schnabel ein wichtiger Signalreiz ist. Ein gelber Schnabel mit blauem Fleck löste kaum Betteln aus und ein rein gelber Schnabel ließ die Jungen kalt. Während die Existenz und Farbe dieses kleinen roten Flecks also unverzichtbar waren, spielten andere Aspekte des Modells keine Rolle. Die jungen Möwen bettelten energisch einen in der Hand gehaltenen gelben Stab an, wenn er einen roten Punkt an der Spitze aufwies.

Dass fixe Verhaltensmuster tendenziell von scheinbar armseligen Imitationen des natürlichen Signalreizes ausgelöst werden können, gilt für ausgewachsene Tiere ebenso wie für neugeborene. Ein klassisches Beispiel dafür ist das Revierverteidigungs-Verhalten von Stichlingsmännchen (Tinbergen, 1951). In der Paarungszeit verteidigt dieser Fisch sein Revier hartnäckig gegen das Eindringen anderer männlicher Stichlinge. Weibchen dürfen sich dagegen nähern. Das stereotype Drohverhalten der Männchen wird durch den Anblick eines roten Flecks an der Unterseite des Eindringlings ausgelöst. Wenn dieser keinen roten Fleck aufweist (was aber nur vorkommt, wenn ein verschlagener Versuchsleiter ihn übermalt hat), wird er auch nicht angegriffen. Andererseits greift der Verteidiger auch zigarrenförmige Holzstückchen an, die in sein Revier gehalten werden, wenn sie einen roten Fleck an der Unterseite haben.

Ein überraschendes Ergebnis ist, dass ein unrealistisches Modell manchmal eine stärkere Reaktion auslösen kann als der echte Signalreiz selbst. Ein Beispiel dafür ist der Austernfänger, der weiße Eier mit braunen Flecken legt. Wenn eines seiner Eier aus dem Nest

rollt, holt der Vogel sie mit stereotypen Kopf- und Halsbewegungen zurück. Wenn man ihn vor die Wahl stellt, zwischen seinem eigenen Ei und einer viermal so großen Imitation zu entscheiden, zieht er den **überdimensionalen** Reiz dem normalen vor und bemüht sich, dieses „Riesenei“ in sein Nest zu holen (Abbildung 3.4). Rowland (1989) hat herausgefunden, dass weibliche Stichlinge stark von Nachbildungen männlicher Tiere angezogen werden, die viel größer als alle existierenden Stichlinge sind.



Abbildung 3.4: Ein Austernfänger versucht, ein überdimensionales Ei zurück in sein Nest zu rollen. (Tinbergen, 1951)

Eine Schlussfolgerung aus diesen Untersuchungen der Signalreize ist, dass es ziemlich leicht zu bestimmen ist, welcher Reiz ein fixes Verhaltensmuster auslöst, aber systematische Forschung notwendig ist, um festzustellen, welche Aspekte des Stimulus genau das Verhalten des fraglichen Tieres beeinflussen. Man hat vermutet, dass die Form des eindringenden Fisches eine zentrale Rolle bei der Ingangsetzung der Verteidigungsreaktion des Stichlingsmännchens spielt, aber wie sich herausstellte, ist die Form relativ unwichtig. Wie wir in späteren Kapiteln noch sehen werden, kann dieselbe Frage in Bezug auf jedes erlernte Verhalten gestellt werden, das als Reaktion auf einen spezifischen Reiz erfolgt: Welche Merkmale des Stimulus beeinflussen das Verhalten und welche sind irrelevant? Um diese Frage zu beantworten, verwenden Lernforscher im Grunde dieselben Techniken wie Ethologen.

3.4.2 Reaktionsketten

Ethologen unterscheiden zwischen fixen Verhaltensmustern und dem, was gelegentlich **Reaktionskette** genannt wird. Während fixe Verhaltensmuster nach dem Einsetzen bis zum Ende ablaufen, hängt die Fortsetzung einer Reaktionskette von einem Verhalten zum nächsten vom richtigen äußeren Stimulus ab. Wenn dieser notwendige Stimulus nicht vorhanden ist, wird die Reaktionskette nicht fortgesetzt, sondern abgebrochen. Tritt dagegen ein Stimulus für ein in der Mitte der Kette auftretendes Verhalten gleich am Anfang auf, werden die in der Kette davor auftretenden Verhaltensweisen übersprungen.

Ein interessantes Beispiel für eine solche Abfolge angeborener Verhaltensweisen zeigt der Einsiedlerkrebs. Er hat keinen eigenen Panzer, sondern bewohnt die leeren Häuschen von Gastropoden (Weichtieren). Wird ein Einsiedlerkrebs zu groß für seine aktuelle Behausung, was in seinem Leben häufig vorkommt, so muss er sich eine neue suchen. Reese (1963) hat mindestens acht fixe Verhaltensmuster identifiziert, die normalerweise in den Verhaltensabfolgen auftreten, mit denen diese Tiere einen neuen Unterschlupf suchen und auswählen. Ein Einsiedlerkrebs ohne Häuschen oder mit einem zu kleinen Häuschen legt enorme Bewegungsaktivität an den Tag. Erspäht er bei seinen Streifzügen eine anscheinend passende Muschel, so nähert er sich ihr und befühlt sie. Dann ergreift er sie mit seinen zwei Vorderbeinen und klettert schließlich darauf. Er verwendet seine Zangen, um die Oberfläche abzutasten – eine raue Struktur wird bevorzugt. Dann krabbelt er von der Muschel herunter und dreht sie mit seinen Zangen herum, um die gesamte Oberfläche zu erforschen. Wenn er die Öffnung gefunden hat, wird auch diese so weit wie möglich mit der Zange erforscht. Findet er Sand oder anderes Material im Eingangsreich, so wird es entfernt. Ist der Eingang frei, dreht sich der Krebs um und schiebt seinen Leib weit in die Muschel hinein, um ihn dann wieder herauszuziehen. Offenbar probiert er aus, ob das Innere geräumig genug ist. Wenn die Muschel für passend befunden wird, dreht der Krebs sie wieder herum, kriecht hinein und macht sich davon.

Die verschiedenen Verhaltensweisen in dieser Abfolge und die Reize, die sie auslösen, sind in Abbildung 3.5 schematisch dargestellt. Sie unterstreicht das Besondere einer Reaktionskette, dass nämlich eine Verhaltensweise normalerweise den Stimulus für die nächste Verhaltensweise in der Kette darstellt. Das erste Verhalten in der Kette, die Fortbewegung, führt beispielsweise zum visuellen Kontakt mit einer Muschel, die der Stimulus für die zweite Verhaltensweise, die Annäherung, ist. Die Reaktion der Annäherung bringt den Krebs in nächste Nähe der Muschel, was der Stimulus für die dritte Reaktion, das Anheben, ist und so weiter. Im Gegensatz zu den Verhaltensweisen eines fixen Verhaltensmusters werden die einer Reaktionskette nicht immer vollständig in ihrer Reihenfolge abgespult. Die Kette kann an jedem Punkt stoppen, wenn der für den nächsten Schritt notwendige Stimulus nicht auftritt. Reese (1963) hat beispielsweise festgestellt, dass Plastikmuscheln echten Muscheln so ähnlich sind, dass sie die ersten sechs in Abbildung 3.5 dargestellten Verhaltensweisen auslösen. Da sie aber keine Öffnung haben, wird der siebte Schritt nicht ausgelöst und der Krebs entfernt sich schließlich. Andererseits werden die ersten Schritte der Abfolge unter Umständen übersprungen, wenn ein Stimulus für ein in der Mitte der Kette angesiedeltes Verhalten auftritt. Finden Einsiedlerkrebse eine passende Muschel, deren Öffnung direkt vor ihnen liegt, dann lassen sie die ersten fünf Verhaltensschritte oft weg und führen die letzten vier Schritte der Abfolge aus. Diese Abhängigkeit von äußeren Reizen führt dazu, dass die Verhaltensweisen einer Reaktionskette stärker variiert und besser angepasst werden können als die eines fixen Verhaltensmusters.

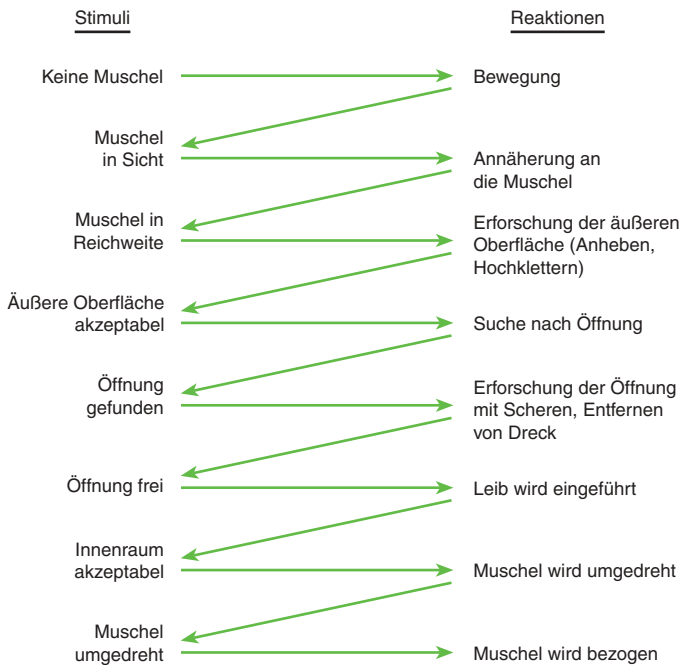


Abbildung 3.5: Die Reaktionskette eines Einsiedlerkrebsses, der eine Muschel sucht und auswählt. Die Verhaltensschritte bilden eine Kette, denn jeder Schritt ist normalerweise der Stimulus für den nächsten Verhaltensschritt.

3.5 Habituation

Für seinen Urlaub hat Thomas eine Waldhütte an einem malerischen See gemietet. Der Besitzer hatte ihn darüber aufgeklärt, dass Mitglieder des Fischer- und Sportvereins am Abend manchmal Schießübungen am Seeufer machen, obwohl die Gegend normalerweise sehr ruhig ist. Trotz dieser Vorwarnung löste der erste laute Gewehrschuss eine **Schreckreaktion** bei Thomas aus – er sprang praktisch aus seinem Stuhl, bekam Herzklopfen und musste einige Sekunden lang schwer atmen. Nach etwa einer halben Minute, er hatte sich gerade wieder erholt und konnte zur Lektüre seines Romans zurückkehren, schreckte er wegen eines zweiten Gewehrschusses auf. Dieses Mal war seine Reaktion weniger heftig – er zuckte nicht mehr so zusammen und sein Herzschlag beschleunigte sich nicht so wie beim ersten Erschrecken. Mit jedem weiteren Schuss ließ sein Erschrecken dann nach, bis es völlig ausblieb – der Lärm störte seine Konzentration auf den Roman nicht mehr.

WWW

Die Website der Animal Behavior Society enthält Informationen über Forschungsprojekte zum Verhalten von Tieren, einschließlich Beschäftigungsmöglichkeiten: <http://www.animal-behavior.org>.

WWW

Einzelfallstudien, die zeigen, wie Behavioristen aus der Tierforschung zum Schutz von Tieren und Umwelt beigetragen haben, können Sie hier nachlesen: <http://spot.colorado.edu/~halloran/abscc/ccintro.html>.

Dieses Beispiel verdeutlicht den Vorgang der **Habituation**, die zu einer Abnahme der Reaktionsstärke nach wiederholter Präsentation des die Reaktion auslösenden Stimulus führt. Im Prinzip kann sich bei jeder ausgelösten Reaktion eine Habituation einstellen, de facto ist sie bei den automatischen Körperreaktionen auf neue und plötzliche Reize am deutlichsten. Die Reaktion des Erschreckens ist ein Beispiel dafür. Ein weiteres Beispiel ist die **Orientierungsreaktion**: Wenn einem Hund oder einem anderen Tier ein neuer optischer oder akustischer Reiz präsentiert wird, hält das Tier vielleicht inne, spitzt die Ohren und hebt den Kopf und wendet sich dem Reiz

zu. Tritt der Reiz immer wieder, aber ohne Folgen auf, so verschwindet die Orientierungsreaktion. Genauso wird ein Kind, dem man die Stimme eines Erwachsenen vom Band vorspielt, den Kopf zur Geräuschquelle drehen. Wird aber immer wieder dasselbe Wort abgespielt, hört das Kind auf, sich der Geräuschquelle zuzuwenden. Tiere und Menschen zeigen also typischerweise auf einen neuen Stimulus eine Orientierungsreaktion. Wird dieser aber wiederholt präsentiert, entsteht bei beiden eine Habituation.

Ein wichtiges Merkmal der Habituation (das sie auch von sensorischer Anpassung und muskulärer Erschöpfung unterscheidet) ist, dass sie **Stimulus-spezifisch** ist. Das bedeutet, dass Thomas, auch wenn seine Schreckreaktion auf die Schüsse aufgrund von Habituation nachlässt, vermutlich trotzdem erschrickt, wenn die Hintertür des Hauses zuknallt. Ein Kind, das sich nicht mehr zu einem Lautsprecher umdreht, der immer dasselbe Wort von sich gibt, wird sich ihm wieder zuwenden, wenn es mit einem anderen Wort konfrontiert ist. So haben Psychologen herausgefunden, dass auch Säuglinge im Alter von wenigen Monaten schon subtile Unterschiede im Klang der menschlichen Sprache wahrnehmen können (Polka & Werker, 1994).

Der Sinn der Habituation für das Individuum ist einleuchtend. Jedes Lebewesen begegnet in seinem Alltag vielfältigen Reizen, von denen manche sich als nützlich und positiv, andere als gefährlich und manche als weder nützlich noch schädlich herausstellen. Die Fähigkeit, die vielen unbedeutenden Reize, denen es ständig ausgesetzt ist, zu ignorieren, ist ein enormer Vorteil. Wer ständig von Reizen verwirrt oder abgelenkt wird, vergeudet viel Zeit und Energie. Eine Untersuchung von Dielenberg und McGregor (1999) zeigt, wie Tiere sich an angstausslösende Reize gewöhnen, wenn diese immer ohne Folgen bleiben. Ratten wurden mit einem Katzenhalsband, das Katzenduft enthielt, konfrontiert. Die Reaktion der Ratten war die Flucht in ein Versteck, wo sie eine ganze Weile blieben. Abbildung 3.6 zeigt, dass die Zeit, die die Ratten in ihrem Versteck blieben, nach mehreren Begegnungen mit dem Katzenhalsband abnahm und sich der Kontrollgruppe (Ratten, die mit einem Katzenhalsband ohne Katzenduft konfrontiert wurden) näherte.

Ein Lebewesen, das sich nie an unbedeutende Reize gewöhnen konnte, hat vermutlich Schwierigkeiten, bedeutenderen Reizen Aufmerksamkeit zuzuwenden. Es gibt Hinweise darauf, dass die Geschwindigkeit der Habituation in der Kindheit mit mentalen Fähigkeiten im Erwachsenenleben korreliert ist. Laucht, Esser & Schmidt (1994) fanden, dass Kinder, die sich im Alter von drei Monaten schneller an wiederholte Reize gewöhnt hatten, im Durchschnitt im Alter von 4,5 Jahren etwas bessere Werte bei Intelligenztests erzielten. Eine andere Studie zeigte, dass Jugendliche, die sich sehr langsam an wieder-

holte Reize gewöhnten, ein höheres Risiko hatten, später ernsthaft an Schizophrenie zu erkranken (Hollister, Mednick, Brennan & Cannon, 1994). Diese Ergebnisse gehen auf Korrelationen zurück, nicht auf Experimente, daher wäre es verfehlt zu versuchen, Schlüsse über Ursachen und Wirkungen zu ziehen. Dennoch legen sie die Vermutung nahe, dass das Vermögen, sich früh im Leben an wiederholte, unbedeutende Reize zu gewöhnen, Vorhersagen über die späteren mentalen Fähigkeiten und die geistige und psychische Gesundheit erlaubt.

Für die Nützlichkeit der Habituation spricht auch ihre universale Verbreitung im Tierreich. Schon vor der Geburt gewöhnt sich der menschliche Fötus an Reize wie Vibration oder Geräusche (Groome, Watson & Dykman, 1994). Sogar Süßwasserpolyphen, die eines der primitivsten Nervensysteme aller Geschöpfe auf der Erde haben, welches nur aus diffusen Netzen von Neuronen besteht, zeigen Habituation (Rushford, Burnett & Maynard, 1963). Sogar über Habituation bei Einzellern wurde berichtet. In einer Studie fand Wood (1973), dass die Kontraktionen des Einzellers *Stentor coeruleus* nachließen, wenn ein bestimmter taktiler Reiz wiederholt auftrat. Gleichzeitig blieb seine Reaktionsbereitschaft gegenüber einem Lichtreiz unverändert.

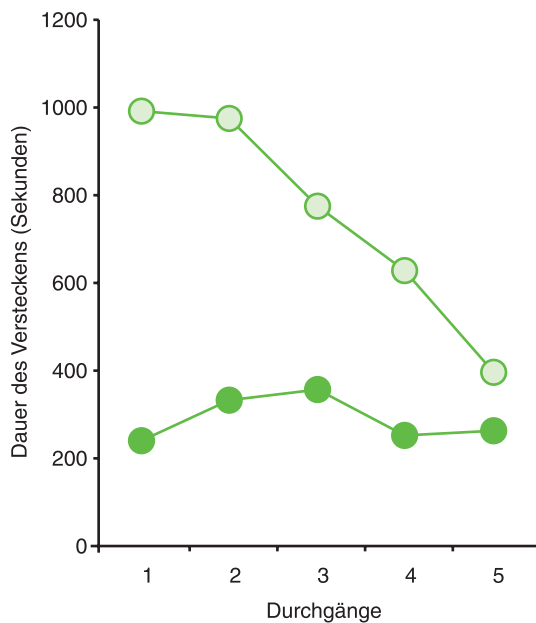


Abbildung 3.6: Die Zeit, die Ratten in ihrem Versteck blieben, nachdem sie mit einem nach Katze riechenden Katzenhalsband konfrontiert worden waren, nahm aufgrund von Habituation mit jedem Tag ab. Die dunklen Punkte zeigen das Verhalten der Ratten aus der Kontrollgruppe, denen man ein Halsband ohne Katzengeruch präsentiert hatte. (Dielenberg & McGregor, 1999)

3.5.1 Allgemeine Prinzipien der Habituation

Jeder, der die allgemeine Gültigkeit von Prinzipien des Lernens für eine Vielzahl von Arten in Frage stellt, sollte die ausgedehnte Literatur zu Habituation lesen. Wir haben bereits gesehen, dass sie bei so verschiedenen Arten wie *Stentor coeruleus* und *Homo sapiens* vorkommt. Darüber hinaus ist diesen sehr verschiedenen Arten nicht nur die Habituation an sich gemeinsam. In einem häufig zitierten Artikel führten Thompson und Spencer (1966) einige der herausragendsten Merkmale der Habituation an, die bei Menschen, Säugetieren und Wirbellosen beobachtet wurden. Einige davon werden hier beschrieben.

1. Der Verlauf der Habituation

Habituation an eine Reaktion findet statt, wenn ein Stimulus wiederholt präsentiert wird. Die Reaktion lässt von Mal zu Mal nach, wobei die Fortschritte anfangs größer sind und dann kleiner werden.

2. Das Verstreichen von Zeit

Wenn der Stimulus nach der Habituation für einige Zeit ausbleibt, kann die Reaktion wieder auftreten. Die Stärke der Reaktion hängt von der Zeit ab, die ohne Stimulus verstreicht. Parallel zu den Ergebnissen von Ebbinghaus könnte man sagen, dass die Habituation mit der Zeit „vergessen“ wird. Nehmen wir an, dass 30 Minuten lang keine weiteren Schüsse mehr zu hören waren, nachdem sich Thomas daran gewöhnt hatte, danach aber wieder Schüsse fielen. Thomas zeigt vermutlich auf den ersten Schuss nach der Unterbrechung wieder eine leichte Schreckreaktion. (Das heißt, einiges wird behalten, manches vergessen.) Wenn es bis zum folgenden Abend keine weiteren Schüsse gegeben hätte, wäre Thomas Schreckreaktion nach dieser langen Unterbrechung vermutlich heftiger.

3. Erneutes Lernen

Obwohl die Habituation nach einer langen Unterbrechung verschwinden kann, tritt sie bei einer zweiten Präsentation des Stimulus schneller wieder auf. Bei weiteren Präsentationen des Reizes findet die Habituation immer schneller statt. Mit Ebbinghaus gesagt, gibt es jeweils Ersparnisse vom vorherigen Durchgang. Auch wenn Thomas' Schrecken auf den ersten Schuss am zweiten Abend genauso heftig ist wie am ersten Abend, sollte die Reaktion bei diesem zweiten Erlebnis schneller aufhören.

4. Die Wirkung der Reizintensität

Wir haben bereits gesehen, dass ein Reflex auf intensive Stimuli häufig stärker ist. Eine solche starke Reaktion unterliegt auch weniger der Habituation, die bei schwächeren Reizen schneller auftritt. Ist ein Reiz sehr intensiv, findet vielleicht gar keine Habituation statt.

5. Die Wirkung des Überlernens

Wie wir bei Ebbinghaus gesehen haben, kann der Lernprozess auch dann weitergehen, wenn sich das beobachtbare Verhalten nicht mehr verändert. Thompson und Spencer

nannten dies Unter-null-Habituation, denn sie findet statt, wenn es gar keine beobachtbare Reaktion auf den Stimulus mehr gibt. Nehmen wir an, Thomas hat nach 20 Schüssen keinerlei Schreckreaktion mehr gezeigt. Nach einer Unterbrechung von 24 Stunden war aber vielleicht von den Erfahrungen des Vortags nicht mehr viel übrig und er erschrak erneut. Hätte er am ersten Abend 100 Schüsse gehört, so würde er vermutlich am zweiten Abend weniger erschrecken. Die zusätzlichen 80 Schüsse hätten dann zwar keine Veränderung in Thomas' Verhalten am ersten Abend herbeigeführt, aber das langfristige Behalten seiner Habituation verbessert.

6. Generalisierung

Die Übertragung der Habituation von einem Stimulus auf einen neuen, aber ähnlichen Stimulus wird **Generalisierung** genannt. Wird Thomas beispielsweise am dritten Abend mit etwas anderen Schüssen konfrontiert (vielleicht weil andere Waffen benutzt werden), so dürfte er keine Probleme haben, diese Geräusche zu ignorieren. Das Ausmaß der Generalisierung hängt vom Grad der Ähnlichkeit zwischen den Stimuli ab und dieser wird letztlich immer vom betroffenen Individuum, nicht vom Versuchsleiter, beurteilt. Aus diesem Grund können Psychologen die Habituation als Werkzeug benutzen, um festzustellen, welche Reize ein Individuum als ähnlich empfindet. S. P. Johnson und Aslin (1995) präsentierten beispielsweise Säuglingen im Alter von zwei Monaten einen Bildschirm, auf dem sich hinter einem weißen Kasten ein dunkler Balken von einer Seite zu anderen bewegte (Abbildung 3.7). Die Säuglinge betrachteten den Bildschirm zunächst mehrere Sekunden lang. Nach wiederholter Präsentation kam es zur Habituation und die Orientierungsreaktion ließ nach. Dann testete man zwei neue Stimuli – einem durchgehenden schwarzen Balken, der sich ohne Kasten davor vor und zurück bewegte, und einem unterbrochenen Balken, der sich ebenfalls vor und zurück bewegte. Welchen der neuen Reize würden die Kinder als ähnlicher empfinden? Offenbar schien ihnen der durchgehende schwarze Balken ähnlicher zu sein, denn sie schauten ihn kürzere Zeit an als den unterbrochenen Balken. Die Habituation war offenbar auf den durchgehenden Balken stärker generalisiert als auf den unterbrochenen. Johnson und Aslin schlossen daraus, dass schon diese kleinen Kinder den ursprünglichen Reiz als durchgehenden Balken hinter einem Kasten interpretierten und nicht als unterbrochenen Balken, obwohl der mittlere Teil des Balkens nicht sichtbar war.

Um die Fähigkeiten von Kleinkindern zu untersuchen, wurden zahlreiche Experimente mit ähnlicher Versuchsanordnung durchgeführt. Es ging dabei um ihre Fähigkeit, Gesichter zu erkennen (Easterbrook, Kisilevsky, Muir & Laplante, 1999), Veränderungen in der Anordnung von Objekten wahrzunehmen (Clearfield & Mix, 1999) und Ursache und Wirkung in einer Reihe von Ereignissen zu analysieren (Cohen, Rundell, Spellman & Cashon, 1999). Die Methode, mit Hilfe der Habituation Überraschung oder eine Veränderung der Aufmerksamkeit zu messen, hat sich als wertvolle Technik zur Untersuchung der sensorischen und mentalen Fähigkeiten sogar von Kindern unter einem Monat erwiesen.

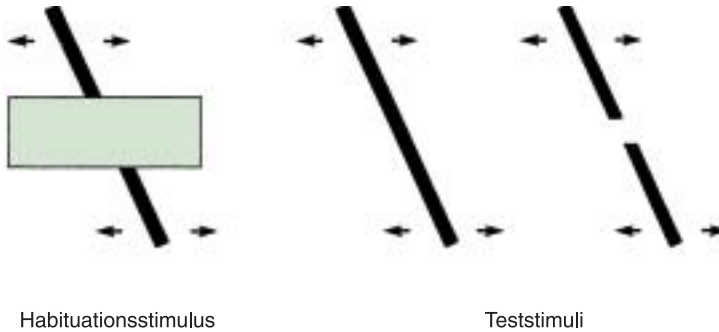


Abbildung 3.7: In der Studie von Johnson und Aslin (1995) wurde Säuglingen immer wieder der auf der linken Seite abgebildete Stimulus gezeigt, bis ihre Orientierungsreaktion durch die Habituation nachließ. Dann wurde mit den beiden Stimuli auf der rechten Seite der Grad der Generalisierung getestet.

3.5.2 Physiologische Mechanismen der Habituation

Forschung mit einem einfachen Organismus

Da die Prinzipien der Habituation bei einer ganzen Reihe von einfachen und komplexeren Lebewesen gleich sind, haben Psychologen darüber spekuliert, ob die zugrunde liegenden physiologischen Mechanismen bei den verschiedenen Arten ebenfalls ähnlich sind. Natürlich könnte dies eine falsche Annahme sein, denn zwei Arten, die aus behavioristischer Sicht ähnliche Muster der Habituation an den Tag legen, können sehr unterschiedliche physiologische Grundlagen dafür aufweisen. Aber einige Forscher ließen sich von dieser Möglichkeit nicht abschrecken und machten sich an die Untersuchung der physiologischen Veränderungen, die die Habituation bei eher primitiven Geschöpfen begleiten. Die Strategie, eher einfache Lebensformen mit kleineren und weniger komplexen Nervensystemen zu untersuchen, wird **Verfahren einfacher Systeme** genannt. Es wird an der Arbeit von Eric Kandel beispielhaft deutlich.

Kandel und seine Kollegen (Antonov, Kandel & Hawkins, 1999; Castellucci, Pinsker, Kupfermann & Kandel, 1970; Kandel & Schwartz, 1982) verbrachten Jahrzehnte mit der Erforschung des Verhaltens und des Nervensystems von *Aplysia*, einer großen Meereschnecke (siehe Abbildung 3.8). Sie wählten dieses Versuchstier aus, weil sein Nervensystem relativ einfach ist. Es besteht aus einigen Tausend Neuronen, während das von Säugetieren mehrere Milliarden aufweist. Kandel und seine Mitarbeiter untersuchten den Prozess der Habituation bei einem Reflex von *Aplysia*, der dazu führt, dass die Schnecke ihre Kiemen einzieht. Wird ihre Atemröhre (als „fleischige Schnauze“ beschrieben) leicht berührt, zieht sie ihre Kiemen einige Sekunden lang ein. Der neuronale Mechanismus, der für diesen Reflex zuständig ist, ist gut erforscht. Die Atemröhre enthält 24 sensorische Neuronen, die auf taktile Reize reagieren. Sechs motorische Neuronen bewirken die Reaktion des Einziehens der Kiemen. Alle 24 sensorischen Neuronen haben eine **monosynaptische** Verbindung (also eine direkte Verbindung mit nur einer Synapse) mit allen sechs motorischen Neuronen. Zusätzlich haben andere Axons der sensorischen Neuronen

polysynaptische Verbindungen (indirekte Verbindungen, denen ein oder mehrere Interneuronen zwischengeschaltet sind) mit den motorischen Neuronen. Abbildung 3.8b zeigt einen kleinen Ausschnitt dieses neuronalen Kreislafs.

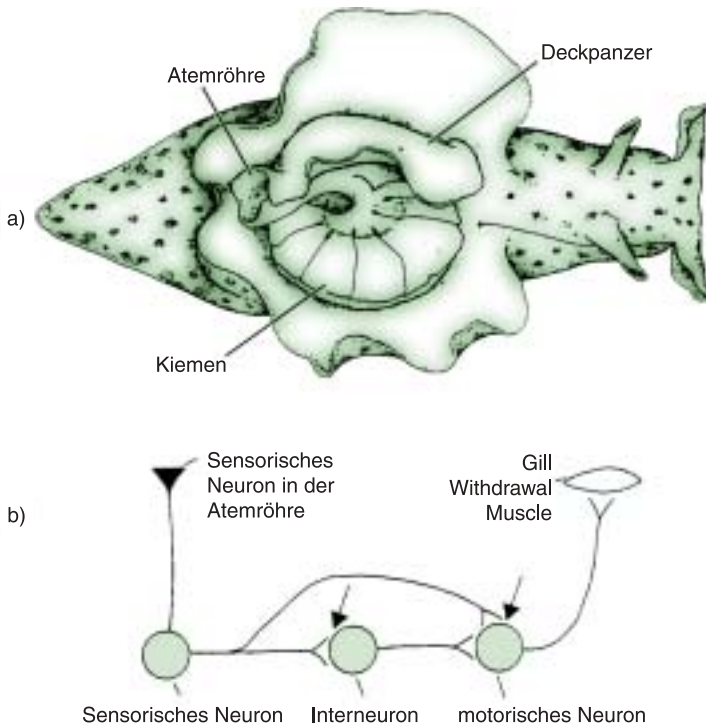


Abbildung 3.8: (a) Die Meeresschnecke *Aplysia*. (b) Ein Ausschnitt des neuronalen Schaltkreises, der am Kiemenreflex beteiligt ist. Die sensorischen Rezeptoren in der Atemröhre haben entweder direkt mit einem motorischen Neuron der Kiemen oder mit einem Interneuron eine Synapse. Kandel und seine Mitarbeiter fanden heraus, dass die Habituation auf jeden Fall in der ersten Synapse der Kette stattfindet, also dort, wo die Pfeile zu sehen sind. (Kandel, 1979)

Wird die Atemröhre 10- bis 15-mal hintereinander einmal pro Minute stimuliert, entsteht eine Habituation des Reflexes. Die vollständige Habituation hält etwa eine Stunde an, aber auch nach 24 Stunden ist sie noch teilweise vorhanden. Werden an drei oder vier Tagen hintereinander diese Stimulationen durchgeführt, lässt sich eine Langzeithabituation (die mehrere Wochen anhält) beobachten. Welche Veränderungen auf physiologischer Ebene sind für diese Habituation verantwortlich? Mit Hilfe einer Reihe von elaborierten Tests konnten Kandel und seine Mitarbeiter feststellen, dass während der Habituation an den Synapsen der Axons der sensorischen Neuronen immer eine Verringerung der exzitatorischen Reizleitung stattfindet (an den mit Pfeilen markierten Punkten in Abbildung 3.8b). Die Forscher fanden auch, dass es hinsichtlich der Empfindlichkeit der postsynaptischen Neuronen für die Transmitter keine Veränderung gab. Was sich verändert hatte, war die Menge der von den präsynaptischen (sensorischen) Neuronen freigesetzten Botenstoffe: Wurde der Stimulus wiederholt präsentiert, nahm die Menge der in

die Synapse gelangenden Transmitter ab. Kandel (1979) beobachtete, dass dieser Habituationsmechanismus nicht nur bei *Aplysia* vorkommt. Auch bei zwei anderen Arten (Langusten und Katzen) hat die physiologische Untersuchung der Habituation eine Abnahme der von den sensorischen Neuronen ausgeschütteten Transmitter gezeigt.

Nachdem Kandel genau festgestellt hatte, welche Neuronen sich während der Habituation des Kiemenreflexes verändern, formulierte er seine Fragen auf einem niedrigeren Niveau: Welche chemischen Mechanismen sind für die verringerte Transmitterfreisetzung des sensorischen Neurons zuständig? Jedes Mal, wenn ein Neuron feuert, gelangen Kalziumionen an die Axonenden. Man nimmt an, dass dieser Kalziumfluss die Freisetzung von Transmittern in die Synapse verursacht. Es könnte also sein, dass dieser Kalziumfluss zum Axonende mit wiederholter Stimulation des sensorischen Neurons geringer wird. Entsprechende Studien stützen diese Vermutung: Der Kalziumfluss wird während der Habituation geringer und in der Erholungsphase danach wieder stärker. Die Reaktionen des postsynaptischen (motorischen) Neurons nehmen im selben Ausmaß zu (Klein, Shapiro & Kandel, 1980). Die Versuchsleiter schlossen daraus, dass die Abnahme der Kalziummenge eine Abnahme der in die Synapse gelangenden Transmittermenge verursacht, was wiederum zu einer Abnahme der Erregung des motorischen Neurons führt und letztlich die Reaktion des Kiemenreflexes schwächer ausfallen lässt.

Die Arbeit von Kandel und seinen Mitarbeitern illustriert die Vorteile des Verfahrens einfacher Systeme bei der physiologischen Forschung zum Lernen. Aufgrund der vergleichsweise Einfachheit des neuronalen Netzwerkes von *Aplysia* gelang es den Forschern, die für die Habituation verantwortlichen neuronalen Veränderungen festzumachen und die dazugehörenden chemischen Prozesse zu untersuchen. Dadurch wurde deutlich, dass Lernen zumindest in einigen Fällen von Veränderungen an ganz bestimmten Orten des neuronalen Netzes abhängt und nicht von weitläufigen Vorgängen in vielen Teilen des Nervensystems. Auch dass derartige Lernvorgänge keine anatomischen Veränderungen wie das Wachstum von neuen Axons verursachen, sondern eher Veränderungen der Arbeitsweise der bereits bestehenden Verbindungen zwischen Neuronen, konnte gezeigt werden.

Forschung mit Säugetieren, einschließlich Menschen

Da das Nervensystem eines typischen Säugetieres so viel komplexer ist als das von *Aplysia*, ist es auch viel schwieriger, die einzelnen Neuronen zu identifizieren, die sich während der Habituation an einen Stimulus verändern. Dennoch wurden wesentliche Fortschritte bei der Lokalisierung der genauen Hirnregionen gemacht, die an der Habituation beteiligt sind, zumindest in ausgewählten Fällen. Michael Davis (1989) hat einen solchen Fall ausführlich untersucht – die Schreckreaktion einer Ratte auf ein plötzliches lautes Geräusch. Die Schreckreaktion wird bei einer Ratte gemessen, die in einer Versuchskammer sitzt, die auf Federn gelagert ist. Wenn die Ratte sich erschreckt und bewegt, versetzt das die Vorrichtung in leichte Schwingung, die von einem Sensor gemessen wird. Schreckreaktionen bei Ratten unterliegen wie bei Menschen dem Prozess der Habituation, wenn dasselbe laute Geräusch wiederholt auftritt. Davis wollte herausfinden, welche Teile des Nervensystems der Ratte für diese Habituation verantwortlich sind.

Zunächst musste Davis feststellen, welche Teile des Nervensystems überhaupt an der Schreckreaktion beteiligt sind. Durch viele sorgfältige Untersuchungen konnten Davis

und seine Kollegen den gesamten Ablauf innerhalb des Nervensystems verfolgen (Davis, Gendelman, Tischler & Gendelman, 1982). Die Wahrnehmung beginnt im Hörnerv, verläuft durch das akustische System bis zum Gehirn, dann zum motorischen System, das die an der Schreckreaktion beteiligten Muskeln aktiviert. Weitere Untersuchungen zeigten, dass die Veränderungen während der Habituation in den vorderen Bereichen des Schaltkreises stattfinden (also im akustischen System). Obwohl die verantwortlichen Neuronen nicht genau ausgemacht werden konnten, decken sich Davis' Erkenntnisse mit denen über *Aplysia* in zweierlei Hinsicht: Erstens sind die Neuronen, die sich während der Habituation verändern, auf der sensorischen Seite des Schaltkreises verortet und zweitens finden die Veränderungen innerhalb des Reflexkreislaufs selbst statt und sind kein Ergebnis von neuen Impulsen von Neuronen aus anderen Bereichen des Nervensystems.

Andere Studien mit Säugetieren erweitern das physiologische Bild der Habituation, machen es aber auch komplexer. In einigen Fällen scheinen doch höhere Ebenen des Gehirns wie der auf beiden Seiten des Kopfes an den Schläfen liegende akustische Kortex beteiligt zu sein. Condon und Weinberger (1991) fanden bei Versuchen mit Meerschweinchen, dass einzelne Zellen im akustischen Kortex der Habituation unterlagen, wenn derselbe Ton immer wieder zu hören war. Die Empfindlichkeit der Zellen für diesen Ton ließ nach, aber nicht die für höhere oder tiefere Töne.

Mit Hilfe der modernen bildgebenden Verfahren wie der Positronenemissions-Tomografie (PET) und der Magnetresonanztomografie (MRT) ist es heute möglich, Hirnareale genauer zu identifizieren, die beim Menschen an der Habituation beteiligt sind. Obwohl die Forschung noch am Anfang steht, legen die Ergebnisse die Vermutung nahe, dass viele verschiedene Bereiche des menschlichen Gehirns Habituationsvorgänge auf wiederholt präsentierte Stimuli zeigen. MRT-Bilder machten Habituation gegenüber visuellen Stimuli im visuellen Kortex sichtbar (Condon, McFadzean, Hadley, Bradnam & Shahani, 1997). PET-Bilder zeigten Veränderungen im Zerebellum, wenn sich eine Person an ein lautes Geräusch gewöhnte (Timmann und andere, 1998). Einmal mehr wurden also Belege für Veränderungen in bestimmten Bereichen des Nervensystems aufgrund einer wiederholten Präsentation bestimmter Reize gefunden.

Neurophysiologen verwenden den Begriff der Plastizität, um die Fähigkeit des Nervensystems zu beschreiben, sich aufgrund von Erfahrung oder Stimulation zu verändern. Die physiologischen Untersuchungen zur Habituation zeigen, dass Plastizität auf vielen verschiedenen Ebenen des Nervensystems vorkommt und dass sie manchmal in chemischen Veränderungen bereits existierender Synapsen begründet liegt und nicht im Wachstum neuer Synapsen.

3.5.3 Habituation in Bezug auf emotionale Reaktionen: die Opponent-Process-Theorie

Richard Solomon und John Corbit (1974) entwickelten eine Theorie der Emotion, die viel Aufmerksamkeit erregte. Sie zielte darauf ab, eine ganze Bandbreite emotionaler Reaktionen abzudecken. Der Lerntypus, mit dem sie sich beschäftigten, ähnelt den Beispielen der Habituation, die hier bereits behandelt wurden. In beiden Fällen verändert sich die Reaktion eines Individuums auf einen Reiz aufgrund wiederholter Präsentation dieses

Reizes. Die Meinungen zur Opponent-Process-Theorie sind sehr unterschiedlich. Am besten Sie bilden sich Ihre eigene Meinung über die wissenschaftlichen Verdienste der Theorie, indem Sie den folgenden Abschnitt lesen und die Kriterien wissenschaftlicher Theorien aus dem ersten Kapitel zur Anwendung bringen.

Die zeitlichen Muster einer emotionalen Reaktion

Stellen Sie sich vor, dass Sie als Medizinstudent ein Seminar in organischer Chemie besuchen. Sie haben in einer Zwischenprüfung ein „befriedigend“ erhalten und Ihre Leistungen bei Laborübungen waren „mittel“. Für das Endexamen haben Sie hart gearbeitet, konnten aber trotzdem einige Fragen nicht beantworten. Beim Verlassen des Prüfungsraumes hören Sie, wie einige Studenten über die schwere Prüfung sprechen. Einige Wochen später bekommen Sie die Semesternoten mitgeteilt und erfahren zu Ihrer Überraschung, dass Sie in organischer Chemie eine Eins minus bekommen haben! Sie reagieren sofort euphorisch und erzählen allen Leuten, die Sie treffen, von Ihrem Erfolg. Sie sind so aufgeregt, dass Sie gar nicht ernsthaft lernen können. Beim Einkaufen lassen Sie sich von den üblichen Belästigungen eines typischen Alltags (lange Warteschlangen, unfreundliche Verkäufer) keineswegs aus der Ruhe bringen. Am Abend hat Ihre Aufregung dann etwas nachgelassen und Sie erleben einen Zustand von Zufriedenheit. Am nächsten Morgen bekommen Sie einen Anruf vom Prüfungsbüro. Man teilt Ihnen mit, dass es einen Irrtum gegeben hat und Sie in Wirklichkeit nur eine Zwei minus bekommen haben. Dies führt dazu, dass Sie sich sofort niedergeschlagen und enttäuscht fühlen. Sie revidieren Ihre Pläne darüber, an welcher Universität Sie sich für die Fortsetzung Ihres Studiums bewerben wollen, und fragen sich, ob Sie überhaupt weiterstudieren werden. Nach einigen Stunden normalisiert sich Ihr emotionaler Zustand wieder.

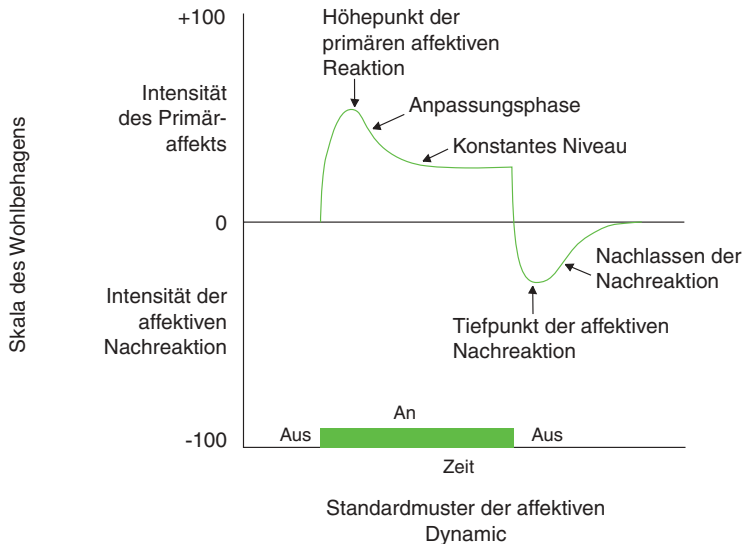


Abbildung 3.9: Das typische Muster einer emotionalen Reaktion laut der Opponent-Process-Theorie. Der durchgezogene Balken gibt die Zeit an, in der der emotionsauslösende Stimulus präsentiert wird. (Solomon & Corbit, 1974)

Dieses Beispiel zeigt alle wichtigen Stadien einer typischen emotionalen Situation, wie sie von der Opponent-Process-Theorie beschrieben werden. Abbildung 3.9 stellt die emotionalen Zustände in dieser vorgestellten Situation schematisch dar. Der durchgezogene Balken unten gibt die Zeit an, in der emotionsauslösende Stimuli auftraten. In unserem Beispiel bezieht er sich auf die Zeit, in der Sie glaubten, die beste Note bekommen zu haben. Die Y-Achse entspricht der Stärke der emotionalen Reaktionen des Individuums während der Stimulus auftritt und danach. (Solomon und Corbit tragen die Reaktion auf den Stimulus selbst immer in positiver Richtung an, egal ob das Gefühl „angenehm“ oder „unangenehm“ ist.) Laut Theorie verursacht das Erscheinen des Stimulus das plötzliche Auftreten einer emotionalen Reaktion, die schnell einen Intensitätshöhepunkt erreicht (die erste Euphorie in unserem Beispiel). Diese Reaktion lässt dann allmählich etwas nach und der emotionale Zustand pendelt sich auf einer bestimmten Ebene ein (die Zufriedenheit am Abend). Mit dem Ende des Reizes (dem Anruf) findet ein plötzliches Umschalten zu einer emotionalen Nachreaktion statt, die in gewisser Hinsicht das Gegenteil der ersten Emotion ist (Niedergeschlagenheit und Enttäuschung). Auch diese Nachreaktion lässt allmählich nach und der emotionale Zustand des Individuums wird wieder neutral.

Um ihre Argumente zu bekräftigen, zogen Solomon und Corbit einige Versuchsergebnisse in Betracht, die auf einer anfangs eindeutig negativen emotionalen Reaktion basierten. Bei diesem Versuch (Church, LoLordo, Overmier, Solomon & Turner, 1966) wurde die Herzfrequenz als objektives Maß der emotionalen Reaktion der Versuchstiere verwendet. Dazu wurden Hunde in Geschirren fixiert und bekamen einige leichte Elektroschocks von zehn Sekunden Länge. Bei den ersten Schocks reagierten die Hunde typischerweise mit einer starken Abwehrreaktion: Sie jaulten auf, zerrten an den Leinen, urinierten oder defäkierten und sträubten ihr Fell. Nach den letzten Schocks war das typische Verhalten „bedrückt, zögerlich und gereizt“. Auch wenn diese Nachreaktion nicht das „Gegenteil“ der ersten Abwehr ist, so unterscheidet sie sich doch sehr davon. Nach einer kurzen Zeit verschwand die Bedrücktheit, und der Zustand der Hunde normalisierte sich. Sie waren wieder „aktiv, wachsam und sozial reaktiv“. Die Messung der Herzfrequenz unterstützte die in Abbildung 3.9 dargestellten Angaben: Während der Elektroschocks stieg die Herzfrequenz rasch von einem Ruhezustand von etwa 120 Schlägen pro Minute auf Maximalwerte von etwa 200 Schlägen pro Minute. Danach sanken die Werte wieder. Nach dem Ende der Schocks gab es einen Rebound-Effekt, durch den die Herzfrequenz auf etwa 90 Schläge pro Minute sank. Nach 30 bis 60 Sekunden normalisierte sie sich.

Der a-Prozess und der b-Prozess

Solomon und Corbit beschreiben noch weitere Beispiele emotionaler Situationen, aber wir wollen uns kurz den intervenierenden Variablen ihrer Theorie zuwenden. Dazu gehören die internen Prozesse, die ihrer Meinung nach den beobachtbaren emotionalen Reaktionen eines Individuums zugrunde liegen. Sie gehen davon aus, dass die in Abbildung 3.9 dargestellten Verläufe das Ergebnis von zwei internen Prozessen sind, die antagonistisch wirken. Sie werden **a-Prozess** und **b-Prozess** genannt. Der a-Prozess ist weitgehend für die erste emotionale Reaktion verantwortlich, der b-Prozess für die Nachreaktion. Die linke Hälfte der Abbildung 3.10 zeigt, wie diese beiden Prozesse zusammenwirken und das Muster in Abbildung 3.9 hervorbringen. Solomon und Corbit beschreiben den a-Prozess als schnelle

Reaktion auf einen Reiz, die rasch zu einem Maximum ansteigt und dort bleibt, solange der Stimulus präsent ist. Setzt der Stimulus aus, kommt der a-Prozess rasch zu einem Ende (siehe die mittlere linke Kurve in 3.10). In der Studie zur Herzfrequenz wäre der a-Prozess ein hypothetischer interner Mechanismus (vielleicht der Adrenalinwert im Blut), der unter anderem auch das Ansteigen der Herzfrequenz verursacht. Der antagonistische b-Prozess wird vermutlich nur in Reaktion auf den a-Prozess in Gang gesetzt und entsteht und vergeht langsamer. Die mittlere linke Kurve in Abbildung 3.10 zeigt die langsamere Zu- und Abnahme des b-Prozesses. Im Beispiel mit der Herzfrequenz wäre der b-Prozess ein interner Prozess, der zur Verlangsamung der Herzfrequenz führt.

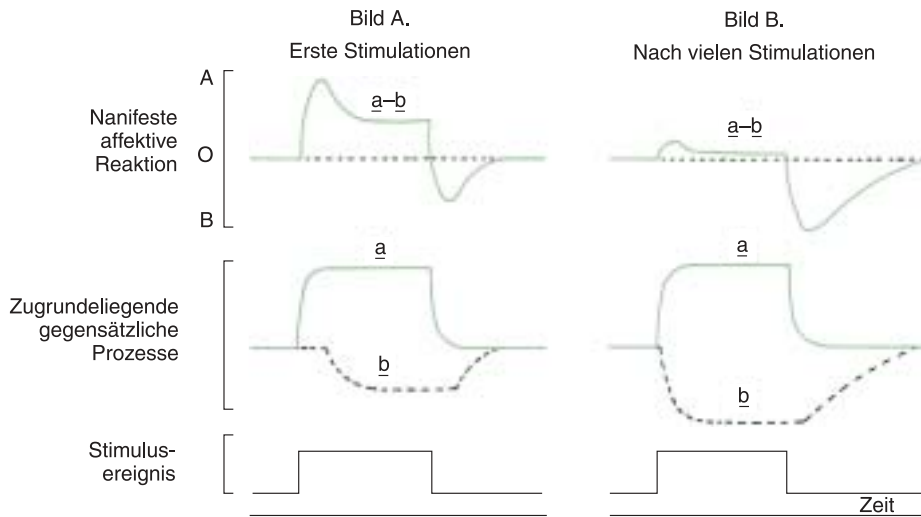


Abbildung 3.10: Laut der Opponent-Process-Theorie wird die emotionale Reaktion (oder die „manifeste affektive Reaktion“) einer Person durch das Zusammenwirken der zugrunde liegenden a- und b-Prozesse bestimmt. Der Zeitverlauf dieser Prozesse, wenn ein emotionsauslösender Stimulus die ersten Male auftritt, ist links dargestellt. Auf der rechten Seite sind die erwarteten Verläufe nach etlichen Wiederholungen desselben Reizes zu sehen. (Solomon & Corbit, 1974)

In Abbildung 3.10 beginnt der b-Prozess, während der Stimulus (der Schock) noch vorhanden ist. Solomon und Corbit nahmen an, dass die emotionale Reaktion durch einfache Subtraktion vorhergesagt werden kann, wenn der a- und der b-Prozess gleichzeitig wirksam sind. Das bedeutet, dass die Aktivität des a-Prozesses in gewissem Ausmaß durch die Aktivität des b-Prozesses gegengesteuert wird, wodurch die emotionale Reaktion schwächer wird. Laut Theorie ist es der zunehmende b-Prozess, der das Nachlassen der anfänglichen emotionalen Reaktion vom Höhepunkt auf das Normalniveau bewirkt. Wenn der Reiz aufhört und der a-Prozess schnell zum Ende kommt, bleibt nur der b-Prozess übrig, der die emotionale Nachreaktion bewirkt. Bevor Sie hier weiterlesen, sollten Sie sich versichern, dass Sie verstanden haben, wie die beiden Prozesse in der mittleren linken Kurve von Abbildung 3.10 zusammenwirken und die obere linke Kurve ergeben.

Die Wirkung wiederholter Stimulation

Bisher war die Diskussion auf die erste Begegnung eines Individuums mit einem neuen Stimulus beschränkt. Ein wesentliches Element der Opponent-Process-Theorie ist die Möglichkeit vorherzusagen, wie sich eine emotionale Reaktion durch die Wiederholung der Präsentation desselben Stimulus verändert. Kurz gesagt geht die Theorie davon aus, dass durch die Wiederholung des Reizes die erste emotionale Reaktion einer Habituation unterliegt – sie wird nämlich immer schwächer –, während gleichzeitig ein deutlicher Anstieg an Intensität und Dauer der Nachreaktion stattfindet. Die Kurve rechts oben in Abbildung 3.10 zeigt die erwartete emotionale Reaktion nach vielen Stimulationen. Die Kurve rechts in der Mitte zeigt, dass die Veränderung laut dieser Theorie das Ergebnis einer Zunahme der Stärke des b-Prozesses ist. Solomon und Corbit gingen davon aus, dass sich der a-Prozess nicht verändert, aber der b-Prozess durch Wiederholung stärker, ohne Wiederholung aber schwächer wird. Durch wiederholte Stimulation setzt der b-Prozess schneller ein, erreicht ein höheres Maximum und lässt nach dem Ende des Stimulus langsamer nach.

Solomon und Corbit belegten diese Vorhersagen, indem sie die Reaktionen von Hunden beschrieben, die in der Studie von Church und seinen Kollegen (1966) eine Reihe von leichten Elektroschocks erhalten hatten. Nach einigen Wiederholungen kam es während der Schocks bei den Hunden nur noch zu einem leichten Anstieg der Herzfrequenz. Nachdem die Schocks aufgehört hatten, sank die Herzfrequenz der Hunde um 60 Schläge pro Minute und es dauerte zwei bis fünf Minuten (statt einer Minute oder weniger), bis sich die Herzfrequenz wieder normalisiert hatte. Auch das sichtbare Verhalten der Hunde veränderte sich mit zunehmender Gewöhnung:

- Während der Schocks verschwanden die Zeichen des Schreckens. Stattdessen schienen die Hunde Schmerz, Ärger, Angst zu empfinden. Sie winselten eher, als dass sie jaulten. Sie urinierten, defäkierten nicht mehr und zerrten nicht am Halsband. Wurden sie nach dem Ende des Versuchs losgelassen, sprangen sie herum und an den Leuten hoch, wedelten mit dem Schwanz und hatten einen „Anfall von Freude“. Nach einigen Minuten waren sie wieder normal: freundlich, aber ruhig (Solomon & Corbit, 1974, S.122).
- Kurz gesagt entspricht das Verhalten der Hunde mit zunehmender Erfahrung ihrer Herzfrequenz: Die Reaktion auf die Elektroschocks war schwächer als zuvor, aber die Nachreaktion war intensiver und länger.

Andere Beispiele

Solomon und Corbit behaupten, dass die Opponent-Process-Theorie die zeitliche Dynamik von vielen verschiedenen emotionalen Erfahrungen beschreiben kann. Weitere ihrer Beispiele verraten einiges über die Generalisierbarkeit der Theorie. Sie führten beispielsweise die emotionalen Reaktionen von Fallschirmspringern bei ihrem ersten Sprung und bei späteren Sprüngen an, die S. M. Epstein (1967) beschrieben hat. Grob gesagt ähneln die emotionalen Erfahrungen der Fallschirmspringer jenen der Hunde in der Studie zur Herzfrequenz. Unerfahrene Fallschirmspringer wirken bei ihrem ersten Sprung völlig geschockt. Unmittelbar danach sind sie einige Minuten lang benommen. Dann kehrt wieder der Normalzustand ein. Erfahrene Fallschirmspringer scheinen bei einem Sprung nur

wenig Angst zu haben, berichten aber von Glücksgefühlen und Euphorie danach, die mehrere Stunden anhalten kann. Sie erklären, dass diese Euphorie einer der Hauptgründe dafür ist, dass sie mit dem Springen weitermachen.

Ein bildliches Beispiel mit einer angenehmen ersten Reaktion, auf die eine unangenehme Nachreaktion folgt, hat mit dem Konsum von Opiaten zu tun. Nach einer ersten Injektion von Opiaten berichten die Betroffenen von intensiven Glücksgefühlen („Rausch“). Dieses emotionale Hochgefühl schwächt sich zu einem weniger intensiven Gefühl von Behaglichkeit ab. Wenn die Wirkung der Droge aufhört, setzt dafür die unangenehme Nachreaktion in Form von Übelkeit, Schlaflosigkeit, Reizbarkeit, Ängsten, Appetitmangel und anderen körperlichen Problemen ein. Auch das Verlangen nach der Droge tritt rasch auf. Die Entzugserscheinungen können Stunden oder Tage dauern.

Ein erfahrener Drogenkonsument erlebt jedoch andere Reaktionen. Die Injektion sorgt nicht für einen ersten Rausch, sondern nur für recht angenehme Gefühle, wenn überhaupt. Dieses Nachlassen der Wirkung einer Droge mit wiederholtem Gebrauch wird **Toleranz** genannt. Sie wird abgesehen von Opiaten auch bei anderen Drogen beobachtet. Manche Theoretiker haben darauf verwiesen, dass die Drogentoleranz ein gutes Beispiel für Habituation ist (zum Beispiel Baker & Tiffany, 1985). Laut der Opponent-Process-Theorie ist die Toleranz das Produkt eines verstärkten b-Prozesses. Dies erklärt auch, warum die Entzugserscheinungen mit wiederholtem Gebrauch der Opiate schlimmer werden und Wochen oder länger anhalten. In diesem Stadium nimmt der Betroffene die Opiate nicht mehr aus Vergnügen, sondern um die Entzugserscheinungen zeitweise zu lindern. In Begriffen der Opponent-Process-Theorie bedeutet jede Injektion ein Wiedereinsetzen des a-Prozesses, der den vom b-Prozess ausgelösten Entzugserscheinungen entgegenwirkt. Leider stärkt jede Injektion auch den b-Prozess, so dass der Betroffene in einen Teufelskreis kommt. Solomon und Corbit behaupten, dass ihre Theorie eine Erklärung nicht nur für den Drogenkonsum, sondern für jedes Suchtverhalten liefert (auch den Konsum von Nikotin, Alkohol, Barbituraten und Amphetaminen). Wir werden in Kapitel 5 sehen, dass andere Forscher, die sich mit dem Drogenkonsum beschäftigt haben, den Details der Opponent-Process-Theorie nicht zustimmen.

Weshalb beinhalten viele emotionale Reaktionen einen a-Prozess und einen antagonistischen b-Prozess? Solomon und Corbit nehmen an, dass der b-Prozess einen, wenn auch unvollkommenen, körperlichen Mechanismus darstellt, um längere intensive Gefühle zu vermeiden. Emotionale Extremsituationen, egal ob positive oder negative, erschöpfen die körperlichen Ressourcen des Körpers. Ein anhaltender a-Prozess wird also vom entsprechenden b-Prozess zumindest teilweise gegengesteuert. Wenn dies die Funktion des b-Prozesses ist, zeigen die Beispiele des Suchtverhaltens eindeutig, dass der Mechanismus unvollkommen ist.

Eine kurze Evaluation

Wie in Kapitel 1 besprochen, weisen gute wissenschaftliche Theorien mehrere Merkmale auf, darunter die, dass sie überprüfbare Vorhersagen erlauben und dass diese Vorhersagen schließlich mit Untersuchungsergebnissen übereinstimmen. Die Opponent-Process-Theorie macht bestimmte Vorhersagen über emotionale Reaktionen, die in einigen Experimen-

ten überprüft wurden. In vielen Fällen konnten die Vorhersagen der Theorie belegt werden (zum Beispiel von Glover, 1992; R. L. Solomon, 1980), in einigen aber nicht (Eiserer, 1990; Fanselow, DeCola & Young, 1993). Ein weiteres Merkmal guter Theorien ist ihre Fruchtbarkeit, also das Vermögen, neue Ideen und Forschungsvorhaben anzuregen. Die Opponent-Process-Theorie kann definitiv als fruchtbare Theorie beurteilt werden. Durch sie entstand eine Reihe von ähnlichen Theorien, die die grundlegende Idee aufgriffen und leicht abgewandelt verwendeten (einige davon werden im fünften Kapitel besprochen). Sie wurde zur Erforschung verschiedener Bereiche menschlichen Verhaltens angewendet, unter anderem von Nahrungsmittelvorlieben (Zellner, 1991), der Wirkung von Sport (Lochbaum, 1999) und der Behandlung von Patienten mit Angststörungen (Ley, 1994).

Trotz ihres Erfolges wird die Opponent-Process-Theorie häufig mit dem Argument kritisiert, dass es wenig konkrete Belege für die physiologischen Mechanismen gibt, die dem hypothetischen a- und b-Prozess entsprechen könnten. Natürlich würde hier Abhilfe geschaffen, wenn die Forscher physiologische Prozesse fänden, die den Vorhersagen der Theorie entsprechen. Eine Studie mit Ratten hat beispielsweise gezeigt, dass dasselbe Hirnareal (bekannt als der *nucleus accumbens*) offenbar sowohl an der ersten positiven Reaktion auf den Konsum von Opiaten als auch an der negativen Nachreaktion beteiligt ist (Koob, Caine, Parsons, Markou & Weis, 1997). Weitere Studien über diese oder andere Hirnregionen könnten möglicherweise Hinweise darüber liefern, warum die positive Reaktion mit wiederholtem Konsum von Opiaten schwächer wird, die Nachreaktion aber stärker.

Kritiker verweisen auch darauf, dass die von Solomon und Corbit verwendeten Beispiele sehr unterschiedliche Zeitverläufe aufweisen. Bei der Studie zur Herzfrequenz bei Hunden dauert der b-Prozess nur Sekunden oder wenige Minuten. Bei einer Sucht kann er Monate andauern. Ist es wahrscheinlich, dass derselbe physiologische Mechanismus bei emotionalen Vorgängen eine Rolle spielt, deren Dauer so unterschiedlich ist (Abweichung um den Faktor 10.000 oder mehr)? Kritiker haben auch angeführt, dass es möglicherweise nur eine oberflächliche Ähnlichkeit zwischen den verschiedenen Beispielen gibt.

Zur Verteidigung der Opponent-Process-Theorie könnten wir anführen, dass es keine Rolle spielt, ob die emotionalen Reaktionen auf demselben physiologischen Mechanismus beruhen oder auf vielen verschiedenen, solange sie den Vorhersagen der Theorie entsprechen. Auf rein deskriptiver Ebene scheinen die wichtigsten Merkmale der von der Opponent-Process-Theorie beschriebenen emotionalen Vorgänge (Höhepunkt, Plateauwert, Nachwirkung, Veränderung durch wiederholte Stimulation) ziemlich gut durch Einzelfalluntersuchungen, systematische Beobachtungen und Experimente dokumentiert zu sein. Egal ob diese emotionalen Vorgänge einen gemeinsamen physiologischen Mechanismus haben oder nicht, die Daten legen die Vermutung nahe, dass die Theorie einige Charakteristika von emotionalen Reaktionen erfasst, die ziemlich allgemeingültig sind. Obwohl man den ehrgeizigen Versuch der Theorie, einen umfassenden Rahmen für verschiedene emotionale Situationen zu schaffen, auch als ihre Schwäche ausgelegt hat, könnte dies letztlich ihr größtes Verdienst sein. Der von der Opponent-Process-Theorie geschaffene Blickwinkel erlaubt uns, Gemeinsamkeiten in unseren Emotionen zu entdecken, die bei einer kurzsichtigeren Analyse von individuellem emotionalen Verhalten vermutlich unbemerkt bleiben würden.

Zusammenfassung

Eine der einfachsten angeborenen Verhaltensweisen ist der Reflex, der eine Reaktion auf einen spezifischen Stimulus darstellt. Ein Beispiel ist das Zwinkern der Augenlider, wenn ein helles Licht die Augen trifft. Kinese ist die zufällige Bewegung als Reaktion auf einen spezifischen Stimulus, während Taxis die gezielte Bewegung ist (zum Beispiel, wenn sich ein Fisch an dem von oben einfallenden Licht orientiert, um seine Wasserlage zu regulieren). Fixe Verhaltensmuster sind Abfolgen von Verhaltensweisen, die immer in einer starren Ordnung stattfinden, während Reaktionsketten flexiblere Abfolgen sind, die sich an die herrschenden Umstände anpassen können. Die Begriffe der Kontrollsystem-Theorie, die dem Vergleich zwischen einem aktuellen Zustand und dem gewünschten Zustand dient, sind nützlich, um angeborene Verhaltensmuster zu analysieren.

Habituation ist die Abnahme und das letztendliche Verschwinden einer Reflexreaktion, wenn derselbe Stimulus immer wieder präsentiert wird. Sie ermöglicht es Lebewesen, unwichtige, repetitive Ereignisse zu ignorieren. Bei einfachen und komplexen Geschöpfen zeigt die Habituation dieselben Eigenschaften wie Vergessen, Überlernen und Stimulusgeneralisierung. Forschungen mit einfachen Lebewesen wie der Meeres-schnecke *Aplysia*, aber auch mit Säugetieren, haben die physiologischen und chemischen Veränderungen zurückverfolgt, die während der Habituation im Gehirn stattfinden, aber auch die in einigen Fällen beteiligten Hirnregionen.

Die Opponent-Process-Theorie von Solomon und Corbit besagt, dass viele emotionale Reaktionen aus einer ersten Reaktion (dem a-Prozess) und einer späteren, gegensätzlichen Reaktion (dem b-Prozess) bestehen. Die wiederholte Präsentation desselben Stimulus stärkt den b-Prozess, so dass die erste Reaktion schwächer und die Nachreaktion stärker und länger wird. Diese Theorie wurde auf eine Bandbreite von emotionalen Reaktionen angewendet, unter anderem die Drogensucht, die beim Fallschirmspringen auftretenden Gefühle und die Reaktionen auf schmerzliche oder unangenehme Reize.

Wiederholungsfragen

1. Beschreiben Sie je ein Beispiel der folgenden angeborenen Verhaltensmuster: Reflex, Kinese, Taxis, fixes Verhaltensmuster und Reaktionskette. Wählen Sie eines dieser Beispiele aus und zeigen Sie, wie es mit den Begriffen der Kontrollsystem-Theorie analysiert werden kann.
2. Führen Sie einige der allgemeinen Prinzipien der Habituation an und geben Sie ein konkretes Beispiel, um zu zeigen, wie sie funktionieren. Warum ist dieser einfache Lerntypus so nützlich? Wie kann die Habituation bei Säuglingen beobachtet werden?
3. Warum haben Wissenschaftler die Habituation so ausführlich an der Meeresschnecke *Aplysia* erforscht? Was wurde über die neuronalen und chemischen Mechanismen der Habituation beim Kiemenreflex dieses Lebewesens in Erfahrung gebracht?
4. Zeichnen Sie das Schema einer typischen emotionalen Reaktion auf einen neuen Stimulus in Anlehnung an die Opponent-Process-Theorie auf. Zeichnen Sie auch ein Diagramm für das veränderte Muster, das auftritt, wenn ein Stimulus häufig wiederholt wurde. Verwenden Sie ein konkretes Beispiel, um die verschiedenen Teile der emotionalen Reaktion in beiden Fällen zu erklären.