

Inhalt

Vorwort	5
A Einleitung	7
1. Was ist Verhalten?	7
2. Ursachen von Verhalten	8
2.1 Reize	8
2.2 Innerer Antrieb	9
2.3 Angeboren bzw. genetisch bedingt – oder erworben?	10
2.4 Proximate und ultimate Ursachen	12
3. Zusammenfassung	12
B Methoden der Verhaltensforschung	14
1. Beobachten, Experimentieren, Protokollieren	14
2. Untersuchungsmethoden der Ethologie	16
2.1 Allgemeine Methoden zur Untersuchung von Verhaltensweisen	16
2.2 Erfassung erbbedingter Verhaltensweisen beim Menschen	18
2.3 Statistische Methoden – Chi-Quadrat-Test und Stichprobe	19
3. Zusammenfassung	25
C Vorwiegend erbbedingte Verhaltensweisen	26
1. Hinweise auf erbbedingte Verhaltensweisen beim Menschen	26
2. Reflexe	30
3. Instinktives Verhalten – Kennzeichen und Modellvorstellungen	32
3.1 Das Prinzip der doppelten Quantifizierung	32
3.2 Die Instinkthandlung	34
3.3 Reifung	38
3.4 Instinkt-Dressur-Verschränkung	40
3.5 Schlüsselreiz und auslösender Mechanismus (AM)	40
3.6 Schlüsselreize, Auslöser und genetisch bedingte Auslösemechanismen beim Menschen	49
3.7 Motivierende Faktoren – die Handlungsbereitschaft	55
3.8 Das Antriebskonzept	59
4. Die Koordination von Instinkthandlungen	63
4.1 Die zeitliche Ordnung – Handlungsketten	63
4.2 Konfliktverhalten – Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen Verhaltenstendenzen	68
4.3 Intentionsbewegungen und Ritualisierungen	72
5. Genetische und phylogenetische Aspekte angeborenen Verhaltens	74
6. Zusammenfassung	76
D Lernen – erfahrungsbedingte Änderung von Verhaltensweisen	79
1. Angeborene Grundlagen des Lernens	80
1.1 Auslösemechanismen EAAM und EAM	80
1.2 Lerndisposition	81
1.3 Gewöhnung	82

1.4	Vorgeburtliches Lernen	84
2.	Theorien des Lernens	85
2.1	Reiz-Reaktions-Theorien des Lernens	86
2.1.1	Bedingte Reflexe, klassische Konditionierung	86
2.1.2	Bedingte Appetenz, bedingte Aversion	88
2.1.3	Bedingte Aktion, operante Konditionierung	89
2.1.4	Bedingte Hemmung	93
2.2	Kognitive Lerntheorien	94
2.2.1	Nachahmung, Traditionsbildung	94
2.2.2	Kognitives Lernen	96
2.2.3	Unbenanntes Denken	98
3.	Neugierverhalten und Spiel	100
4.	Prägungen	101
4.1	Die Objektprägung	101
4.2	Weitere Prägungsvorgänge	104
4.3	Prägungsähnliches Lernen im Bereich des Sozialverhaltens	105
5.	Zusammenfassung	107
<i>E Biologische Grundlagen tierischen und menschlichen Sozialverhaltens</i>		109
1.	Sozialverhalten von Pavianen: ein Grundmodell	111
2.	Umweltanpassung als (Über-)Lebensstrategie	114
3.	Das Prinzip Eigennutz	116
3.1	Die Kosten-Nutzen-Analyse	116
3.2	Die Fitness	120
3.3	Soziobiologische Kulturtheorie	122
4.	Aggressionsverhalten	124
4.1	Formen und Funktionen der Aggression	124
4.2	Theorien über aggressives Verhalten beim Menschen	125
5.	Revierverhalten	126
6.	Rangordnungen	129
7.	Sozialer Stress	131
8.	Uneigennütziges Verhalten	132
9.	Geschlechterbeziehungen	136
9.1	Sozialstrukturen bei Menschenaffen	137
9.2	Soziobiologische Aspekte der Partnerwahl	140
10.	Zusammenfassung	147
<i>Quellenverzeichnis</i>		149
<i>Literaturverzeichnis</i>		151
<i>Lösungen zu den Aufgaben</i>		154
<i>Glossar</i>		167
<i>Register</i>		170

4. Prägungen

Eines der größten Probleme beim Lernen stellt das Vergessen dar – wer könnte davon nicht ein Lied singen?!

Es handelt sich dabei um eine Grundeigenschaft des Lernens selbst, die für eine ganz spezielle Lernform allerdings nur bedingt zuzutreffen scheint, für die **Prägungserscheinungen**.



LORENZ (1935) führte den Ausdruck **Prägung** für Lernvorgänge ein, die im Allgemeinen durch einen ausgesprochen raschen und früh auftretenden Lernprozess mit hoher Stabilität charakterisiert sind.

In der klassischen Ethologie wurde der Begriff nur auf zwei Bereiche angewandt: die **Nachlaufprägung** im Rahmen der Kind-Eltern-Bindung und die **sexuelle Prägung** im Rahmen der Partnerfindung.

Beide Vorgänge sind so genannte **Objektprägungen**, da der motorische Ablauf der Ver-

haltensweisen angeboren scheint, die Kenntnis der Objekte, auf die die Verhaltensweisen ausgerichtet sind, jedoch erst erworben werden muss. Es handelt sich also um **objektlos-angeborenes Verhalten**.

4.1 Die Objektprägung

Nachfolgeprägung: Die Jungtiere von Enten, Gänsen und Hühnervögeln sind direkt nach dem Schlupf mit relativ vollständig entwickelten Sinnesorganen ausgestattet und in der Lage, den Eltern – der Mutter – schon nach kurzer Zeit aktiv zu folgen; sie werden deshalb als **Nestflüchter** bezeichnet. Im Gegensatz zu den **Nesthockern** – die, nach dem Schlupf zunächst nackt und blind, lange Zeit im Nest bleiben – ist es für sie wichtig, ihre Eltern möglichst rasch und genau erkennen zu können.

Sicher hat Jede(r) schon einmal die „herrliche Ordnung“ einer Enten- oder Gänsefamilie bewundert, wenn die Küken in langer Reihe der Mutter hinterherschwammen.



Abb. 65
Nestflüchter: Gänseküken

K. LORENZ beschrieb den Vorgang erstmals an der Graugans MARTINA:

Originaltext

Er hatte beobachtet, wie der kleine Vogel aus dem (künstlich bebrüteten) Ei schlüpfte. Als er danach zufällig eine Bewegung machte, schaute ihn das Graugans-Gössel an ... Als Lorenz später das Gössel zur weiteren Betreuung einer Hausgans übergeben wollte und es in deren Bauchgefieder gesteckt hatte, arbeitete sich das Junge dort sofort wieder heraus und folgte dem Menschen, wenn dieser sich entfernte, mit flehentlich klingenden Verlassenheitslauten. Das Tierchen wurde erst wieder ruhiger, als Lorenz es zu sich nahm und aufzog. ... das Gössel (hatte) unwiderruflich eine Bindung zu seinem menschlichen Pfleger geknüpft.
(HASSENSTEIN 1987, S. 314/315)

Die nestflüchtenden Jungtiere wissen angeborenermaßen nicht, wie die erwachsenen Artgenossen aussehen. Sie folgen deshalb jedem beliebigen Objekt, dem sie in einer bestimmten Phase begegnen, das sich bewegt und Laute von sich gibt, prägen sich dessen spezifische Merkmale rasch und intensiv ein und richten ihre Nachfolgereaktion ausschließlich auf dieses Objekt aus.

E.H.HESS entwickelte eine spezielle Prägungsapparatur, um diese Prozesse genauer zu untersuchen:

In einer meist kreisförmigen Arena bewegt sich das Prägungsobjekt, die Attrappe eines Muttertieres oder ein beliebiges anderes Objekt, das zusätzlich über einen eingebauten Lautsprecher rhythmische Laute von sich gibt. Die frisch geschlüpften Küken folgen diesem Objekt nach (vgl. Abb. 66a).

Untersuchungen zur Abhängigkeit des Prägungsvorganges vom Alter der Küken machten deutlich, dass die Prägung auf eine relativ enge zeitliche Spanne, die so genannte **sensible Periode** oder **sensible Phase** beschränkt ist (vgl. Abb. 66b).

Die entscheidende Phase der Prägbarkeit begann bei den Entenküken ca. 10 Stunden nach dem Schlüpfen, hatte bei 15 Stunden ihren Höhepunkt erreicht und war bereits nach ca. 20 Stunden abgeschlossen.

Ist die Phase der Prägbarkeit erloschen, bevor eine Prägung stattfinden konnte, lösen diejenigen Objekte, die normalerweise prägnant gewesen wären, bei den Tieren meist keine oder eine ganz andere Reaktion aus. Häufig zeigen die Tiere ein übermäßig gesteigertes Fluchtverhalten.

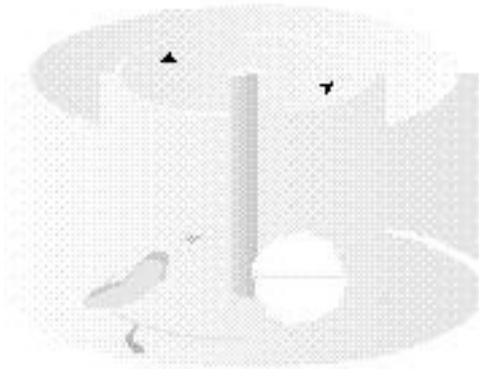
Ein **wesentliches Kennzeichen** des Prägungslernens haben wir damit relativ genau kennen gelernt: die sensible Periode. Ein weiteres wurde bereits angedeutet: die **Irreversibilität**.

Die beschriebenen Vorgänge führen normalerweise zu sehr dauerhaften Ergebnissen. Die während der sensiblen Periode geprägten Bevorzugungen sind durch nachfolgende, andersartige Erfahrungen kaum mehr veränderbar.

Unter natürlichen Verhältnissen ist der Prägungsvorgang biologisch sinnvoll, da normalerweise bei frisch geschlüpften Jungvögeln die ersten wahrnehmbaren, sich bewegenden Objekte die Muttertiere bzw. Elterntiere sind.

Unter künstlichen, experimentellen Bedingungen kann diese relativ starre Festlegung zu Fehlverhaltensweisen, so genannten **Fehlprägungen**, führen.

a)



b)

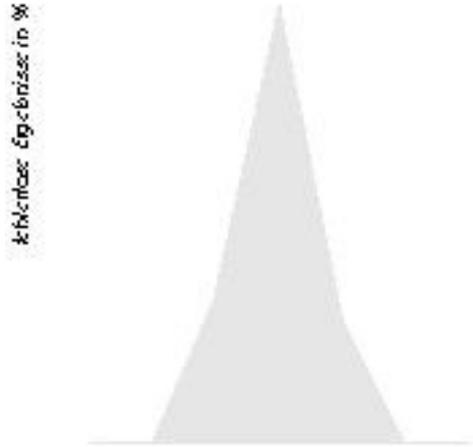


Abb. 66

Prägungsversuche von E. H. Hess, a) Versuchsanordnung: Ein durch ein Uhrwerk getriebener Arm mit einer Attrappe wird im Kreis geführt (Prägungskarussell). b) Dauer und Verlauf der Prägungsphase bei Stockenten-Küken (Erklärungen im Text)

Prägung bei Spitzmausjungern: Auch bei Säugetierjungen sind mittlerweile prägungsähnliche Lernprozesse beschrieben. H. ZIPPELIUS beschreibt, dass sich Spitzmausjunge bei Beunruhigung in spezieller Weise im Fell der Muttertiere festbeißen und ihr folgen, wohin sie auch läuft. Es entstehen oft richtige „Karawanen“, wenn sich mehrere Jungtiere aneinander hängen.

Bis zum 7. Lebenstag erfolgt die Festbeißreaktion noch an jedem Fell, das ihnen dargeboten wird. Danach sind sie unwiderruflich geprägt. Dabei spielt der Geruch eine mitentscheidende Rolle.

Die Prägung gilt auch nur für die „Karawanenreaktion“ selbst, die Jungtiere lassen sich durchaus von fremden Weibchen säugen.

Diese Beobachtungen machen weitere Kriterien der Prägung deutlich:

- Prägungen erfolgen nicht nur auf optische, sondern auch auf andere Sinnesreize hin.
- Sie beziehen nicht automatisch das gesamte Verhalten zu den Elterntieren ein,

sondern können auf einzelne Verhaltens-elemente eingeschränkt sein.

Sexuelle Prägung: Ein abschließendes Kennzeichen wollen wir an einer weiteren klassischen Prägungsform kennen lernen: die Prägung auf den sexuellen Partner nach dem Elternbild.

Unter natürlichen Bedingungen kommt es nur zwischen Artgenossen zu Verpaarungen. Werden Tiere jedoch unter experimentellen Bedingungen großgezogen, sodass sie nur Kontakt zu artfremden Tieren haben, kommt es zu **Fehlprägungen**.

K. IMMELMANN ließ Zebrafinken durch Pflegeeltern einer verwandten Prachtfinkenart (Bengalifinken) aufziehen. Nach Eintritt der Geschlechtsreife zeigten sich die Zebrafinkenmännchen auf Bengalifinkenweibchen geprägt. Selbst bei einem Zahlenverhältnis von 10:1 zugunsten artgleicher Weibchen balzten die Männchen die artfremden Weibchen an. Nur wenn sie allein mit einem Weibchen ihrer Art in einem Käfig gehalten wurden, balzten sie dieses Weibchen an und verpaarten sich mit ihm.

Lernen – erfahrungsbedingte Änderung von Verhalten

Aber selbst nach sechs erfolgreichen Bruten mit Zebrafinkenweibchen balzten die Männchen in einem erneuten Wahlversuch wieder ausschließlich die Bengaliweibchen an. Diese Beobachtungen verdeutlichen ein weiteres Merkmal des Prägungslernens:

Falls die durch Prägung festgelegten Reize ausbleiben, kann die Handlung auch von weniger genauen Reizen – im beschriebenen Fall von arteigenen Weibchen – ausgelöst werden; trotzdem bleibt das Verhalten unwiderruflich auf die Pflegeeltern fixiert. Es konnte auch durch die modifizierenden Erfahrungen nicht gelöscht werden.

Gleichzeitig wird deutlich, dass zwischen der Festlegung auf ein bestimmtes „Objekt“ und ihrer ersten „Anwendung“, also der ersten

Balz und Verpaarung, ein großer zeitlicher Abstand herrschen kann. Die Prägung erfolgte im obigen Beispiel schon in früher Jugend, lange vor der Geschlechtsreife. Geprägt werden dabei nicht individuelle, sondern allein arttypische Merkmale der Prägungspartner.

Nach erfolgter Prägung können weitere individuelle Merkmale hinzugelernt werden – bei einer Nachfolgeprägung auf den Menschen kann die Reaktion bald nur noch durch den (einen) menschlichen Pfleger ausgelöst werden.

Im Experiment gelingt die Prägung umso besser, d.h. rascher und irreversibler, in je mehr Merkmalen der prägende Reiz dem natürlichen Auslöser des Prägungsvorganges entspricht.

Aufgabe

Do7

Erklären Sie, wie es zu den nachfolgend beschriebenen Verhaltensweisen gekommen sein könnte:

- Bei Stockenten konnten fest zusammenhaltende Paare aus zwei Erpeln beobachtet werden; keiner der Partner übernahm die Weibchenrolle.
- Ein geschlechtsreifes Zebrafinkenmännchen balzte ausschließlich eine menschliche Hand an.
- Geschlechtsreife Zebrafinkenmännchen konnten dabei beobachtet werden, dass sie am Käfig vorbeifliegende Hummeln, aber auch Vögel bis zur Größe von Tauben, wahllos anbalzten.

4.2 Weitere Prägungsvorgänge

Neben den besprochenen Prägungsvorgängen gibt es noch eine Vielzahl weiterer Prozesse, die zumindest prägungsähnlichen Charakter besitzen.

Besonders im **ökologischen Bereich** finden wir weitere Objektprägungen wie z.B. bestimmte Nahrungsbevorzugungen (Nahrungsprägung), Lebensraumpräferenzen (Biotop- und Umgebungsprägung) oder

Festlegungen auf bestimmte geographische Gegebenheiten (Heimat- oder geographische Prägung).

Ein deutliches Beispiel für die letztgenannte Form stellt die **Ortstreue** bestimmter Zugvögel und der pazifischen Lachse dar. Sie kehren zur Brut bzw. zum Laichen wieder an den Ort ihrer Geburt bzw. Aufzucht zurück. Dabei spielen eindeutig individuelle Erfahrungen

In allen drei Fällen handelt es sich um den Aspekt der sexuellen Prägung.

- a) Die Erpel sind wahrscheinlich ohne weibliche Muttertiere nur in Gesellschaft mit anderen Erpeln aufgewachsen (Fehlprägung).
- b) Der Zebrafink wurde wahrscheinlich von Menschenhand aufgezogen (Fehlprägung).
- c) Hier scheinen während der sensiblen Phase keine adäquaten Reize vorgelegen zu haben (Isolationsaufzucht), das Verhalten bleibt dadurch indifferent (versäumte Prägung).

Auch bei diesen erwachsenen Tieren scheint ein prägungsähnlicher Vorgang abzulaufen, sie werden auf ihre eigenen Jungtiere geprägt. Dies ist in großen Tierverbänden sicher biologisch sinnvoll.

Die Besonderheit besteht darin, dass wir die Prägung bisher auf die frühe Jugendentwicklung eingeschränkt hatten.

Teil E

- a) Das beschriebene Verhalten ist dann biologisch sinnvoll, wenn dadurch der Fortpflanzungserfolg des Mutterschweines erhöht wird.
Im vorliegenden Fall würde die Mutter z.B. nach 115 Tagen einen Wurf mit 4 Ferkeln bekommen und diese 4 Ferkel 55 Tage säugen, zusammen also 170 Tage oder 42,5 Tage pro Ferkel.
Abortiert sie am 12. Tag, wird sofort wieder trächtig und hat einen normalen Wurf von 9 Ferkeln, sieht die „Investition“ pro Nachkomme für sie deutlich günstiger aus; Gesamttrage- und säugezeit: 182 Tage oder 20,2 Tage pro Ferkel. Unter der Prämisse, dass der Fortpflanzungserfolg das entscheidende Maß darstellt, ist ihr Verhalten also biologisch sinnvoll.
- b) Mütterlicher Infantizid; Aufzucht der drei restlichen Jungen: $115 \text{ T} + 55 \text{ T} = 170 \text{ T}$, d.h. 56,6 Tage pro Ferkel; Trächtigkeit und Aufzucht eines neuen Wurfes nach vorherigem Infantizid mit neun Ferkeln: $115 \text{ T} + 115 \text{ T} + 55 \text{ T} = 285 \text{ T}$, d.h. 31,67 Tage pro Ferkel; für das Jungschwein also rentabel.
- c) Erfahren sein bedeutet zugleich alt sein, deshalb ist die Wahrscheinlichkeit für neuerliche Trächtigkeit und einen großen Wurf geringer, d.h., die Überlebenschance für die drei Restkinder wäre besser.

- a) Die Männchen steigern durch ihr Verhalten ihre Fitness, indem sie mehr Nachkommen erzeugen als ihre Konkurrenten, sie verhalten sich also egoistisch.
- b) Auch die Weibchen verhalten sich eigennützig, sie versuchen durch ihr Wahlverhalten die bestmöglichen Gene für ihre Jungen zu sichern.
- c) Ethologisch: Mit Hilfe der Bruthelfer werden mehr Junge geschlechtsreif, dies nützt der Art. Soziobiologisch: Da die Bruthelfer mit den Jungen verwandt sind, haben sie auch mit diesen gemeinsame Erbanlagen und nützen damit ihren eigenen Genen.
- d) Ethologisch: Das Schutz- und Warnverhalten dient dem Gruppenwohl und damit der Arterhaltung. Soziobiologisch: Die Wächter warnen in der Regel nahe verwandte Gruppenmitglieder und erhöhen damit indirekt ihre eigene Fitness.