

1 Einleitung

1.1 Inhalte und Bedeutung der Verhaltensbiologie

Unser Interesse am Verhalten der Tiere ist vermutlich so alt wie die Menschheit selbst, da Tiere ein allgegenwärtiger Teil unserer natürlichen Umwelt sind. Das Verhalten der Tiere spielt z. B. bei der Jagd und bei der Zucht von Haus- und Nutztieren eine zentrale Rolle, so dass das Interesse und die Kenntnis über das Verhalten von Tieren eng mit der evolutionsgeschichtlichen Entwicklung der Menschheit verknüpft sind. Spätestens seit Darwin und dem Grundverständnis evolutionärer Prozesse erlangte die Verhaltensbiologie als wissenschaftliche Disziplin besondere Bedeutung. Das Verhalten der Tiere ist ein zentraler Faktor im Auftreten von Reproduktionsbarrieren zwischen Arten und spielt damit in der Evolution eine entscheidende Rolle. Änderungen des Genpools werden vor allem durch den unterschiedlichen Reproduktionserfolg der Individuen, also den Trägern der Gene, bewirkt. Daher ist das Verhalten, das den reproduktiven Erfolg eines Individuums beeinflusst, von besonderer Bedeutung, um das Wirken und die Mechanismen der Evolution auf organismischer Ebene verstehen zu können. Das Studium des Verhaltens von Tieren trägt somit zum Verständnis grundlegender biologischer Prozesse, wie der Entwicklung und Selektion von Merkmalen, sowie zum Funktionieren eines Organismus und nicht zuletzt auch unseres eigenen Verhaltens bei (Manning und Dawkins 1998; Slater 1999; Barnard 2004; Alcock 2005; Kappeler 2006; Lucas und Simmons 2006).

Nachdem zunächst die qualitative Beschreibung von Verhalten eine wichtige Rolle spielte, ist die moderne Verhaltensbiologie mittlerweile eine stark quantitativ arbeitende wissenschaftliche Disziplin, die ein Spektrum spezieller oft experimenteller Methoden zur Erfassung von Tierverhalten entwickelt hat. Die Breite der verhaltensbiologischen Forschung resultiert unter anderem daraus, dass innerhalb dieser Disziplin sowohl die dem Verhalten zugrunde liegenden unmittelbaren Mechanismen als auch die Funktion und Evolution von Verhalten aufzuklären sind.

Das Verhalten eines Organismus wird von einer Vielzahl interner (z. B. genetischer, physiologischer, endokrinologischer und neurobiologischer) Prozesse sowie externer Faktoren (z. B. ökologischer und sozialer Variablen)

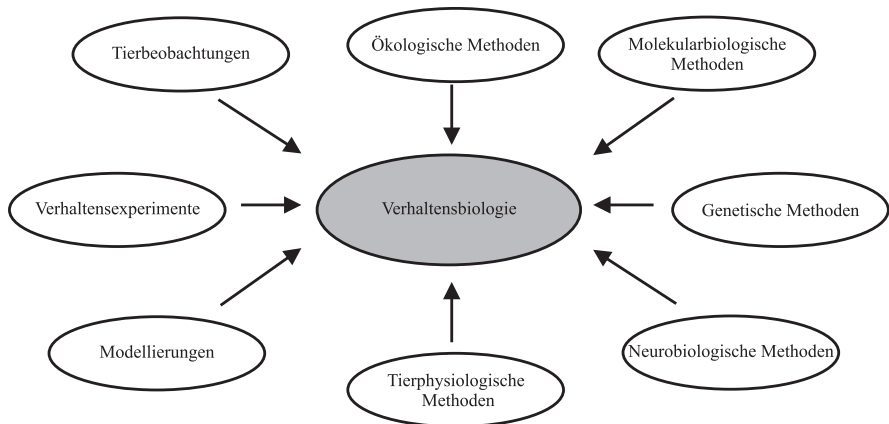


Abb. 1.1. Auswahl der Methoden, die in der Verhaltensbiologie eingesetzt werden

bestimmt und beeinflusst. Dementsprechend erstreckt sich das Methodenspektrum, das in der Verhaltensbiologie eingesetzt wird, von molekularbiologischen, physiologischen und neurobiologischen Methoden zur Aufklärung der Mechanismen, bis hin zu ökologischen Methoden, die genutzt werden, um die Funktion und Evolution von Verhalten verstehen zu können (Abb. 1.1).

Auch gibt es eine nicht zu unterschätzende methodische und inhaltliche Übereinstimmung mit der Psychologie, wenn es um Fragen des Lernens und des Sozialverhaltens geht. Auf Gemeinsamkeiten mit der Psychologie in methodischen Aspekten wird in Kap. 2.10.2 ausführlicher eingegangen. In jüngster Zeit spielen auch computer-gestützte Simulationen und Modellierungen im Verständnis von Prinzipien des Verhaltens eine zunehmend größere Rolle (Kap. 7.1). Die Verhaltensbiologie spielt auch eine Rolle im angewandten Bereich, wie für die Nutztierhaltung (Kap. 7.13) sowie für die Phänotypisierung von Tieren mit genetischen Defekten (wie bei *knock-out* Mäusen, bei denen spezielle Gene gezielt ausgeschaltet werden) (Ambrée et al. in press). Rückschlüsse auf die Rolle bestimmter Gene im Verhalten erfordern eine sensible und ausgefeilte Methodik. Weiterhin werden Erkenntnisse aus der Verhaltensbiologie auch bei der Entwicklung von Naturschutzstrategien eingesetzt (Clemmons und Buchholz 1997; Caro 1998; Sutherland 1998).

Angesichts dieser Vielzahl von Fragestellungen und den entsprechenden Methoden mag man sich fragen, was die Verhaltensbiologie als Disziplin zusammenhält. Ein zentrales und verbindendes Prinzip besteht darin, Untersuchungen am intakten und „ganzen“ Tier durchzuführen (oder über Modelle zu simulieren). Dieses zentrale Feld biologischer Forschung liefert

sowohl im angewandten Bereich als auch in der wissenschaftlichen Grundlagenforschung wichtige Beiträge zum Verständnis aktueller Fragestellungen und grundlegender biologischer Prozesse.

Unabhängig von dem methodischen Schwerpunkt einer speziellen verhaltensbiologischen Untersuchung ist es für die Disziplin charakteristisch, das Verhalten auf der Systemebene des ganzen Tieres verstehen zu wollen.

Ein Beispiel soll dies verdeutlichen: das akustische Verhalten eines Singvogelmännchens kann auf verschiedenen Ebenen mit verschiedenen Fragen und entsprechend verschiedenen Methoden untersucht werden (Naguib und Riebel 2006). In der Neuroethologie, der Verbindung zwischen Verhaltens- und Neurobiologie, kann es das Ziel sein, die beim Gesangslernen oder beim Singen aktiven Gehirnregionen z. B. mit Hilfe von elektrophysiologischen oder molekularen Methoden zu identifizieren (Haesler et al. 2004; Jarvis 2004). Auf einer anderen Ebene, in der es um die Mechanismen der Schallwahrnehmung geht, kann in Perzeptionsexperimenten untersucht werden, wie gut die Zeitauflösung von Gesangselementen oder die Erkennung von Gesangsmerkmalen im Hintergrundrauschen ist (Klump 1996). In stärker funktional ausgerichteten Versuchen, die also der Frage der Konsequenz des Gesanges nachgehen, kann in einem Präferenz-Experiment die Frage untersucht werden, ob ein Weibchen im Gesang der Männchen spezielle Muster bevorzugt – indem es sich häufiger in der Nähe einer entsprechenden Schallquelle aufhält oder sogar Verhaltensmuster ausführt, die zur Paarung auffordern (Catchpole 1980). Die kontrollierten Haltungsbedingungen im Labor ermöglichen es, Einflussgrößen für solche Präferenzen zu bestimmen (Riebel 2003). Schließlich kann in Freilanduntersuchungen der Frage nachgegangen werden, ob die Männchen, die spezielle Gesangsmuster singen, tatsächlich erfolgreicher in der Paarung sind. (Hasselquist et al. 1996; Forstmeier et al. 2002).

Erweitert oder generalisiert man solche Untersuchungen auf andere Populationen der gleichen Art oder sogar auf andere Arten, ergeben sich übergeordnete Einblicke in die Mechanismen der Evolution von Verhaltensstrategien, die es ermöglichen, Theorien zu entwickeln, die zu einem umfassenden Verständnis des Wirkens biologischer Systeme beitragen. In einer naturschutzrelevanten Studie kann der Gesang der Männchen dann auch als Indikator für Populationsdichten in Bezug auf Lebensraumveränderungen genutzt werden (Peake et al. 1998; Amrhein et al. 2006). Schon dieses einzige Beispiel illustriert die Vielfalt an Fragestellungen, denen in der Verhaltensbiologie nachgegangen wird und das immense Spektrum an

Methoden, die zur Beantwortung solcher Fragen genutzt werden (Barnard et al. 1993; Martin und Bateson 1993; Lehner 1996).

Aufgrund dieser Vielfalt von Ebenen, auf denen Tierverhalten untersucht und verstanden werden kann, hat sich die Verhaltensbiologie innerhalb eines Jahrhunderts zu einer lebendigen und schnell wachsenden Wissenschaftsdisziplin entwickelt. Dazu beigetragen hat nicht zuletzt die Entwicklung von anspruchsvollen quantitativen Methoden, die in der Erforschung von Tierverhalten zum Einsatz kommen.

Ergebnisse verhaltensbiologischer Erkenntnisse haben dabei den gesellschaftlichen Diskurs maßgeblich beeinflusst: die frühen Arbeiten der Verhaltensbiologie waren wichtige Auslöser der Debatte über angeborene und erworbene Anteile im Verhalten von Tieren und Menschen. Soziobiologische Deutungen menschlichen Verhaltens (Wilson 1975; Krebs und Davies 1996; Voland 2000) und Bücher wie das „Egoistische Gen“ von Richard Dawkins (Dawkins 1978) haben teils heftige Debatten ausgelöst über unser Verständnis der Welt, in der wir leben, und über die Frage, wie wir uns selbst darin einordnen sollen. In ihrer zunehmend engeren Verknüpfung mit der Evolutionsbiologie und Ökologie sowie auch der Tierphysiologie und Neurobiologie haben verhaltensbiologische Erkenntnisse das Bild des modernen Menschen und der Grundlagen menschlichen Verhaltens wesentlich beeinflusst. Vieles, was man für einzigartig menschlich gehalten hat, hat sich bei unseren Primaten-Verwandten, aber auch bei vielen anderen Tierarten, in ähnlicher Ausprägung finden lassen. Die Gebiete der Soziobiologie und der Verhaltensökologie haben in ihrer Integration von Verhalten und Evolution neue Erkenntnisse über die Anpasstheit von Verhalten an die Umweltbedingungen und die oft erstaunlich schnelle Evolution von Verhaltensweisen bei Umweltveränderungen erzielt. Angesichts der Vielzahl oft leichtfertiger Übernahmen von Erkenntnissen verhaltensbiologischer Forschung in populärwissenschaftliche Aussagen ist es wichtig, kritisch zu solchen Vereinfachungen von Verhaltens- und Evolutionsvorgängen Stellung nehmen zu können. In diesem Sinne sind fundierte Kenntnisse der Möglichkeiten und Probleme verhaltensbiologischer Forschung essentiell, um sich selbst eine sachlich gut begründete Meinung zu biologischen Prozessen und aktuell diskutierten Themen bilden zu können. Ebenso wie Diskurse über unser menschliches Verhaltenserbe erfordern beispielsweise Diskussionen um artgerechte Tierhaltung differenzierte Methodenkenntnisse, um gewonnene Erkenntnisse einschätzen und optimal umsetzen zu können.

Die in diesem Buch zusammengefassten Methoden der Verhaltensbiologie sollen in erster Linie das ‚Handwerkzeug‘ liefern, um Verhalten wissenschaftlich zu untersuchen und interpretierbar zu machen. Obwohl Verhaltensbiologen sich heutzutage auch viele Methoden anderer biologischer Disziplinen zu Nutze machen, bleibt die Datenerhebung durch Beobachten

und Experimentieren mit Tieren ein zentraler Kern dieser Forschung. Die Kenntnis der eher klassischen verhaltensbiologischen Methoden, d. h. wie Verhalten kategorisiert und registriert wird und wie verhaltensbiologische Experimente geplant, durchgeführt, ausgewertet und interpretiert werden, ist nach wie vor von großer Bedeutung. Die methodischen Kenntnisse dienen auch dazu, verhaltensbiologische Studien auf ihre Qualität und Aussagekraft hin beurteilen zu können. Neben grundlegenden Überlegungen zu wissenschaftlichem Arbeiten werden hier die Methoden der qualitativen und quantitativen Erfassung von Verhalten dargestellt, wobei sowohl rein deskriptive Beobachtungen als auch experimentelle Ansätze Berücksichtigung finden. Auch wenn einige Aspekte des verhaltensbiologischen Arbeitens auf den ersten Blick einfach erscheinen, wie das Beobachten von Tieren (das tatsächlich enorm komplex sein kann), ist die Praxis sehr vielschichtig. Durch die Vielzahl von zu bedenkenden Faktoren erfordern verhaltensbiologische Studien eine besondere Sorgfalt in der Planung und Durchführung (Milinski 1997). Dies Buch soll hierfür eine Grundlage bilden.

Methoden anderer biologischer Disziplinen werden im Rahmen dieses Buches nicht näher besprochen, auch wenn sie eine zentrale Rolle in der modernen Verhaltensbiologie spielen. Hier sei auf methodische Fachbücher dieser Disziplinen verwiesen. In Kap. 1 bis 4 werden grundlegende Methoden dargestellt, ohne den Schwerpunkt auf eine bestimmte Tierart oder Fragestellung festzulegen. In Kap. 5 werden dann einige der spezielleren Methoden detaillierter behandelt. In Kap. 6 werden allgemeine methodische Fertigkeiten angesprochen, wie die statistische Datenauswertung und die Präsentation wissenschaftlicher Studien. In Kap. 7 stellen Wissenschaftler anhand von aktuellen Beispielen aus ihrem Forschungsbereich Methoden zu ausgewählten Themen vor. Diese Beispiele haben vor allem das Ziel, die Breite der Methoden zu verdeutlichen, sowie einen kurzen Einblick in verschiedene Studiensysteme zu geben.

1.2 Ebenen der Verhaltensanalyse

In den biologischen Teildisziplinen werden Lebewesen auf verschiedenen systemischen Ebenen, die von der Erforschung der Wechselwirkung von Molekülen bis hin zur Betrachtung komplexer Ökosysteme reichen, untersucht. Wichtig ist, sich zu vergegenwärtigen, dass jede der biologischen Teildisziplinen, von der Molekularbiologie bis zur Verhaltensbiologie und Ökologie, auch wenn sie vorrangig auf einer der benannten Ebenen forscht, auf die anderen Disziplinen einwirkt und ebenso von Ergebnissen anderer Disziplinen beeinflusst wird.

Wenn wir Verhalten als Auseinandersetzung eines Individuums mit seiner Umwelt verstehen, wird deutlich, dass es verschiedene systemische Ebenen gibt, auf denen verhaltensbiologische Forschung betrieben werden kann (Abb. 1.2). Auf organismischer Ebene werden die Fragen dabei meist an ein ganzes Tier, eine Gruppe oder auch Population gestellt. Verhaltensbiologische Fragen beziehen sich aber auch auf die internen Vorgänge innerhalb eines Tieres. Fragen nach den Zusammenhängen zwischen Verhalten und Hormonen, Immunbelastungen oder auch neuronalen Vorgängen, einschließlich des Lernens, sind Teil verhaltensbiologischer Forschung. Die Verhaltensbiologie lässt sich daher nicht immer eindeutig von anderen biologischen Disziplinen abgrenzen.

Entsprechend der konkreten Fragestellungen, die behandelt werden, kann im Zentrum des Interesses eine bestimmte Verhaltensweise stehen oder auch eine sehr komplexe Verhaltensstrategie, in der mehrere Verhaltensweisen zielgerichtet eingesetzt werden, wie komplexes Balz-, Aggressions- oder Nahrungssuchverhalten. Auch das Verhalten von Gruppen, wie Schwarmverhalten oder Verhalten bei Tierwanderungen, können im Zentrum einer Untersuchung stehen (Krause und Ruxton 2002). Wenn es um stärker vergleichende Aspekte geht, kann eine höhere Systemebene, wie die der Population oder Tierart oder sogar einer weiter übergeordneten systematischen Gruppe, Gegenstand der Forschung sein (Caswell 2001). Besonders in

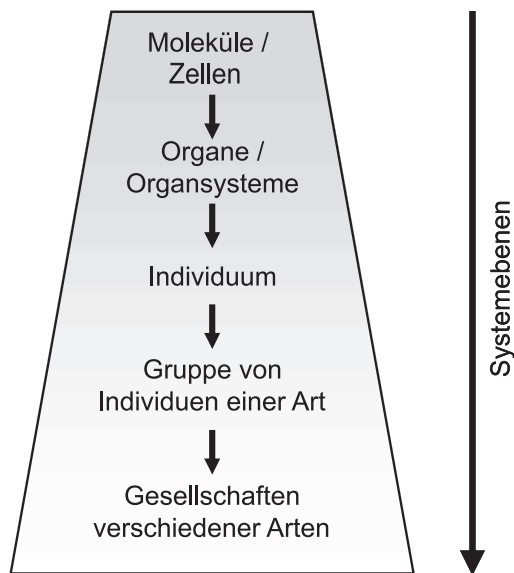


Abb. 1.2. Biologische Systemebenen, zu denen verhaltensbiologische Forschung in Beziehung steht

diesem Bereich werden anspruchsvolle phylogenetische Methoden eingesetzt (Harvey und Pagel 1991; Wägele 2001; Felsenstein 2004).

Die Erkenntnisse einer Systemebene ermöglichen es nicht, die Eigenschaften des Systems auf einer anderen Ebene vollständig vorherzusagen, so wie uns die Kenntnis des Alphabets nicht ermöglicht, die Bedeutung von Wörtern vorherzusagen.

Die Betrachtung und Erforschung verhaltensbiologischer Phänomene kann sich grundsätzlich auf zwei Ebenen fokussieren. Einerseits können Fragen gestellt werden, die sich auf die unmittelbaren Faktoren beziehen, die ein Verhalten auslösen, den Ablauf von Verhalten direkt beeinflussen, der Steuerung von Verhalten zu Grunde liegen oder dazu führen, ein unmittelbares Ziel zu erreichen. Solche Fragen danach, wie etwas funktioniert oder direkt wirkt, also nach den unmittelbaren Mechanismen des Verhaltens, werden als **Fragen auf proximaler Ebene** bezeichnet (Abb. 1.3).

Darüber hinaus werden in der Verhaltensbiologie auch Fragen nach den langfristigen, evolutionären Funktionen von Verhalten gestellt. Diese Ebenen lassen sich am Besten anhand eines Beispiels vergegenwärtigen. Wird das Nahrungssuchverhalten eines Tiere untersucht, würde dieses auf proximaler (unmittelbarer) Ebene bedeuten, dass z. B. physiologische Effekte (Hunger) betrachtet werden oder auch die Orientierung anhand eines möglicherweise vorhandenen Geruchsgradienten, die proximal dazu führt, ein Ziel (Nahrung, satt werden) zu erreichen. Auf ultimer Ebene führt dieses Verhalten zum Überleben und damit auch dazu, sich fortpflanzen zu können. Letztere Fragen standen gerade in den letzten Jahrzehnten vor allem in der Verhaltensökologie und Soziobiologie sehr stark im Vordergrund. Hier wird vorrangig nach der Konsequenz und dem Anpassungswert von Verhalten gefragt, also danach, welchen evolutionären Vorteil ein Verhalten dem

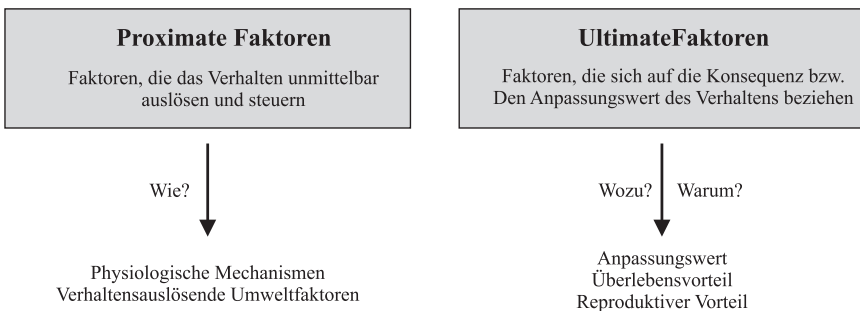


Abb. 1.3. Die proximate und ultimate Erklärungsebene für Verhalten

ausführenden Individuum bringt. Es sind Fragen des ‚Warum und Wozu‘, die auf dieser **ultimaten Ebene** verhaltensbiologischer Forschung gestellt werden, und deren Antworten sich mitunter auf evolutionäre Zeiträume beziehen. (Abb. 1.3).

In der Regel gibt es, wie es typisch für biologische Systeme ist, im Verhalten der Tiere nicht nur eine einzige proximate und eine einzige ultimate Erklärung. Auf jeder Ebene gibt es meist eine Reihe von Erklärungen. Ein entsprechend erweitertes Konzept der Betrachtung von Verhalten hat Niko Tinbergen, einer der Begründer der Verhaltensbiologie, in heute immer noch sehr aktueller Weise formuliert (Tinbergen 1963). Die inzwischen klassischen **4 Fragen von Tinbergen** (Tabelle 1.1) bilden oft die Grundstruktur von Übersichtswerken zur Verhaltensbiologie (McFarland 1998).

Die Fragen beziehen sich auf (1) die Mechanismen, die das Verhalten auslösen und steuern, (2) auf die Ontogenese des Verhaltens, also wie sich ein Verhalten im Verlauf der Individualentwicklung zeigt und verändert, (3) auf die Funktion des Verhaltens, sowie (4) seinen phylogenetischen Ursprung. Jede Verhaltensleistung eines Tieres, ob es sich um den Vogelgesang, das Migrations- und Navigationsverhalten von Tieren, Hell-Dunkel-Präferenzen eines Einzelllers, komplexes Sozialverhalten oder Strategien der Nahrungssuche handelt, kann aus allen vier Blickwinkeln und deren Kombination untersucht werden.

Tabelle 1.1. Die 4 Fragen von Tinbergen

Ebenen der Verhaltensanalyse
Was sind die Mechanismen eines Verhaltens?
Wie entwickelt sich ein Verhalten?
Welche Funktion hat ein Verhalten?
Welchen phylogenetischen Ursprung hat ein Verhalten?

Es wird kaum gelingen, ein Experiment zu entwickeln, das alle Aspekte eines Verhaltens gleichermaßen untersucht. Entsprechend ist es wichtig, die verschiedenen Ebenen, auf denen Fragen gestellt und Antworten gesucht werden, zu trennen und sich dies bei der Planung eines wissenschaftlichen Projektes zu vergegenwärtigen.

Auch wenn sich die verschiedenen Aspekte nicht in einer einzelnen Untersuchung bearbeiten lassen, gilt grundsätzlich, dass die vier von Tinbergen vorgeschlagenen Fragen gleichermaßen wichtig sind, um ein Verhalten in all seinen Dimensionen zu verstehen. Das heißt, die Mechanismen

des Verhaltens spielen auch eine entscheidende Rolle beim Verständnis der Funktion des Verhaltens. Um zu verstehen, wozu ein Tier etwas macht, sollte auch bekannt sein, wie es dazu kommt, wie es Information verarbeitet und welche mechanistischen Möglichkeiten überhaupt vorhanden sind. Ebenso muss bei der Beantwortung von Fragen nach dem Anpassungswert berücksichtigt werden, dass es Verhalten geben kann, das in einem bestimmten Kontext nicht adaptiv ist, zum Beispiel dann nicht, wenn die zu Grunde liegenden Mechanismen in einem andern Kontext evoluiert sind. Dies kann auftreten, wenn ein Verhalten in einem anderen Kontext keinen Nachteil birgt und damit keine Gegenselektion stattfindet.

1.3 Wissenschaftliche Methodik

Das wissenschaftliche Arbeiten basiert auf einer Reihe von grundlegenden Schritten (Abb. 1.4). Deren Kenntnis ist über eine speziell behandelte Problematik hinaus von hohem Wert. Diese Schritte seien hier zusammenfassend dargestellt, bevor sie im Folgenden noch einmal differenziert behandelt werden: Man stellt **Fragen** auf Basis von beobachteten Ereignissen oder vermuteten Zusammenhängen, bildet daraus **Hypothesen** und leitet

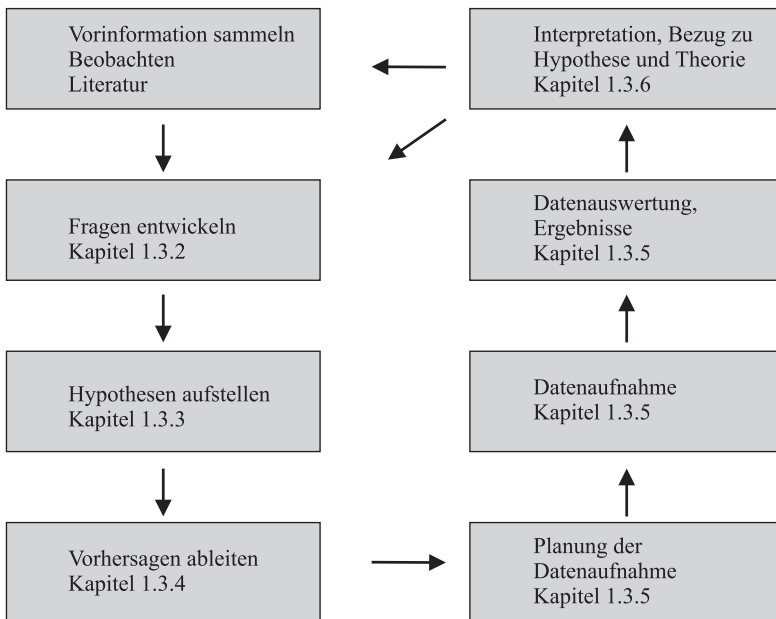


Abb. 1.4. Die grundlegenden Schritte des wissenschaftlichen Arbeitens

daraus wiederum entsprechende **Vorhersagen** ab. In der experimentellen Wissenschaft werden dann wiederholbare **Experimente** geplant, die geeignet sind, diese Hypothesen mit ihren Vorhersagen zu überprüfen. Die Ergebnisse der Studie werden dann statistisch ausgewertet und mit den Vorhersagen in Beziehung gesetzt. Anschließend wird entschieden, ob die Hypothese beibehalten werden kann oder ob die Hypothese widerlegt (falsifiziert) wird.

Die wissenschaftliche Methode ist Voraussetzung und ‚Herz‘ der modernen Wissenschaft und damit auch der verhaltensbiologischen Forschung. Das Ziel ist dabei, durch systematisches Ausschließen von Erklärungen den Erklärungsraum systematisch einzuzugrenzen.

Auch wenn rein beobachtend, also nicht-experimentell gearbeitet wird, sollten nach Vorbeobachtungen klare Fragestellungen und Hypothesen formuliert werden, da die Kriterien der Datenaufnahme entsprechend der Fragestellung angepasst werden müssen. Allerdings heißt dies nicht, dass in bestimmten Situationen, wie zum Beispiel zu Beginn einer Studie, eine Datenaufnahme, die nicht streng an eine Hypothese gekoppelt ist, keinen Erkenntniswert hat. Oft leiten sich Hypothesen erst von allgemeinen Beobachtungen ab, die nicht bereits auf eine bestimmte Fragestellung hin ausgerichtet sind. Je besser die Beobachtungen strukturiert werden, desto einfacher wird es, die Datenaufnahmemethoden einer zu bildenden Hypothese anzupassen. Letztendlich müssen die Ergebnisse zuerst in Bezug auf die eingangs aufgestellte Hypothese und dann aber auch in Bezug auf die übergeordnete Theorie, in die die Hypothese eingebettet ist, interpretiert werden.

1.3.1 Beobachtungen und Beschreibungen

Unabhängig davon, ob Daten experimentell oder rein beobachtend erhoben werden sollen, müssen Verhaltensweisen registriert werden. Ein Grundproblem ist, dass das Beschreiben von Verhalten sehr anfällig dafür ist, Erwartungshaltungen, Interpretationen und subjektive Beurteilungen einfließen zu lassen. Diese Problematik darf keinesfalls unterschätzt werden; es handelt sich hierbei keinesfalls um gezielte Ergebnis-Manipulationen, die dem Ethos jeglichen wissenschaftlichen Arbeitens widersprechen. Prinzipiell läuft jeder Wissenschaftler, der Beobachtungen oder Experimente mit einer bestimmten Ergebnis-Erwartung durchführt, Gefahr, unbeabsichtigte und unbewusste Einflüsse auszuüben. Als beeindruckendes

Beispiel sei die Geschichte des rechnenden Pferdes ‚Kluger Hans‘ erwähnt, die in Kap. 2.10.2 ausführlich dargestellt wird.

Um Einflüsse des Beobachters auf das Verhalten eines Tieres und die erhobenen Daten so gut wie möglich zu vermeiden, sollte die Datenaufnahme so geplant und durchgeführt werden, dass die Möglichkeit, subjektive Einschätzungen unbewusst einfließen zu lassen, minimiert wird. Daher sollten Beobachtungen und Beschreibungen so dokumentiert werden, dass sie verifiziert werden können und auch wiederholt von verschiedenen Beobachtern in gleicher Weise gemacht werden können. Objektivere Beschreibungen sind meist solche, die auf Zählungen oder Messungen beruhen. Man kann zum Beispiel beobachten, dass ein Insekt 6 Beine hat und 5 cm lang ist oder ein Tier sich eine gemessene Dauer in einem bestimmten Bereich seines Habitates oder eines Versuchsaufbaus aufhält. Subjektivere Beschreibungen von Beobachtungen sind solche, die beobachterspezifisch sind und von anderen so nicht verifiziert werden können. Eine Person beschreibt zum Beispiel ein Insekt als „klein“ und „schnell-laufend“ oder beschreibt ohne genaue Zeitmessungen, dass sich ein Tier länger in einem Bereich eines Versuchsaufbaus aufgehalten hat als in einem anderen Bereich. „Klein“ und „schnell“ hat aber nicht für jeden Beobachter dieselbe Bedeutung und auch Dauern können von verschiedenen Beobachtern unterschiedlich empfunden werden, so dass solche eher anekdotenhaften Beschreibungen keinen nennenswerten wissenschaftlichen Wert haben. Eine Beschreibung, dass ein Insekt 10 cm/s läuft oder es sich 30 min in einem Versuchsbereich und nur 10 min in einem anderen Bereich aufgehalten hat, ist demgegenüber objektiver und kann verifiziert werden (Abb. 1.5). Auch Farben sind subjektive Wahrnehmungen und werden deshalb in der Wissenschaft häufig über die Reflektionsspektren bestimmt und angegeben, so dass z. B. der Farbe „rot“ objektive physikalische Messwerte zugeordnet werden können. Subjektive Einschätzungen treten weiterhin leicht auf, wenn das Verhalten eines Tieres bereits mit der Beschreibung im menschlichen Sinne gewertet wird. Sehr aktive Tiere können schnell als „nervös“ bezeichnet werden,

**Interpretierend
nicht verifizierbar**



Das Insekt läuft schnell
Das Insekt ist klein

**Beschreibend
verifizierbar**



Das Insekt läuft 10 cm/s
Das Insekt ist 5 cm lang

Abb. 1.5. Unterscheidung zwischen einer interpretierenden und einer rein beschreibenden Registrierung von Verhalten

also in eine Richtung interpretiert werden, ohne dass solch eine Interpretation wissenschaftlich begründet werden könnte. Das gleiche gilt für Tiere, die sich ruhig verhalten und als „zahn“, „lieb“ oder „faul“ bezeichnet werden, obwohl sie vielleicht in Angststarre verfallen sind. Ein weiteres Beispiel für solche Einschätzungen, die genau gegenteilig zum tatsächlichen Zustand des Tieres sind, ist das „Angstgesicht“ bei vielen Primaten (Smuts et al. 1987). Dies sieht oberflächlich wie Lachen aus und kann fälschlicher Weise leicht als solches bezeichnet werden. Da man erst aus Beobachtungen auf die mögliche Bedeutung eines Verhaltens oder den Zustand eines Tieres schließen kann, sollten Beobachtungen beschreibend und nicht wertend notiert werden.

Gut beschriebene Ergebnisse können einen dauerhaften wissenschaftlichen Wert haben, während sich die Interpretation von Ergebnisse mit dem Erkenntnisfortschritt ändern kann.

Bei der Erhebung wissenschaftlicher Daten müssen subjektive Beobachtungen daher so gut wie möglich ‚objektiviert‘ werden. Welche Methoden hierfür in welchen Situationen am Besten geeignet sind, wird in den nachfolgenden Kapiteln näher besprochen.

Das Verhalten von Tieren zeigt oft auch Merkmale und Prinzipien, die uns sehr stark an unser eigenes Verhalten erinnern. Sicherlich ist dies auf der Basis des gemeinsamen evolutionären Hintergrundes nicht überraschend. Dennoch sollte das Verhalten von Tieren vor deren eigenem biologischen Hintergrund beschrieben und interpretiert werden, ohne dass unreflektiert eine Vermenschlichung (Anthropomorphisierung) stattfindet. Zeigt ein Tier z. B wenig Aktivität in einem Versuch, sollte man zurückhaltend sein, dies als ‚faul‘ oder ‚lustlos‘ zu bezeichnen, da dies interne Zustände eines Individuums sind, die für einen Beobachter so nicht zugänglich sind. Probleme bei der Anthropomorphisierung treten vor allem dann auf, wenn dadurch Interpretationen im Verhalten erfolgen, die sich nicht über die gewonnenen Daten absichern lassen. Auch wenn es manchmal einfacher ist, das Verhalten eines Tieres im menschlichen Sinne zu beschreiben, sollte hier tatsächlich zwischen der wissenschaftlichen Seite und der persönlichen Einschätzung zum Verhalten eines Tieres unterschieden werden. Andererseits kann eine mit Bedacht eingesetzte Anthropomorphisierung eine hilfreiche Quelle von Fragestellungen darstellen sowie Interesse in einer breiteren Öffentlichkeit für die wissenschaftliche Erforschung des Verhaltens von Tieren wecken.

Beobachtungen führen meist zu den Fragen „was“, „wie“, „warum“, „wann“ oder auch „wer“ und „wo“. Stellt man sich diese Fragen nach einer

Beobachtung, denkt man häufig schon an eine mögliche Antwort. Solche Fragen und deren möglichen Antworten führen zur Bildung von Hypothesen und den davon abgeleiteten Vorhersagen. (Abb 1.4).

Einer der häufigen Fehler in der Planung einer verhaltensbiologischen Datenaufnahme ist, dass man sich nur diffuse Vorstellungen macht, was man erwartet und entsprechend auch die Datenaufnahme nicht klar genug planen kann. Dies kann dann im schlimmsten Fall dazu führen, dass die Daten nachher nicht geeignet sind, die relevanten Hypothesen zu überprüfen und somit die eingangs gestellte Frage nicht beantwortet werden kann.

Klare Hypothesen und die darauf aufbauenden Schritte der wissenschaftlichen Methodik minimieren die Wahrscheinlichkeit, unbrauchbare Daten zu erheben und bilden deshalb eine der Voraussetzungen anspruchsvoller wissenschaftlicher Arbeit.

1.3.2 Fragen

Am Anfang einer verhaltensbiologischen Studie, ja letztendlich jeder biologischen Arbeit, steht meist die Neugier, mehr über die Zusammenhänge, über das Wirken und die Funktion biologischer Systeme und ihrer Komponenten verstehen zu wollen. Es ist allerdings oft nicht einfach, Fragen so zu stellen, dass sie sich auch wissenschaftlich untersuchen lassen. Welche Fragen sind überhaupt interessant? Welche Fragen sind bereits geklärt und welche Fragen sind noch ungeklärt? Wie kommt man von dem Bedürfnis, etwas verstehen zu wollen, zu konkreten Fragen, die einer wissenschaftlichen Untersuchung zugänglich sind? Auf welcher der eingangs beschriebenen Systemebenen sucht man eine Antwort? Möchte man zum Beispiel wissen, welchen Vorteil ein Weibchen hat, Männchen anhand bestimmter Merkmale auszuwählen, oder möchte man wissen, was die Ursachen für die unterschiedliche Ausprägung von Merkmalen bei Männchen sind? Zunächst ist es sinnvoll, sich über solche grundlegenden Aspekte Gedanken zu machen und Fragen zu sammeln. Je mehr Vorinformation man dabei zu einem Thema sammelt, desto klarer lässt sich eine Frage formulieren und in bereits bestehende Erkenntnisse und Theorien eingliedern.

Um zu Fragen zu kommen, die in eine wissenschaftliche Studie münden, ist es unausweichlich, bestehende Originalliteratur aus Fachzeitschriften heranzuziehen, sie kritisch zu lesen, das Thema mit anderen zu diskutieren und Vorbeobachtungen durchzuführen.

Oft kann man versucht sein, in den Vordergrund der Überlegungen zu stellen, was sich unter den gegebenen Bedingungen mit den zur Verfügung stehenden Methoden machen lässt, anstatt die Fragen biologisch-inhaltlich abzuleiten. Dies ist kein idealer Ansatz und birgt die Gefahr, dass man mit einer Untersuchung beginnt, die nur wenig relevant ist und die sich möglicherweise auch nicht in einen biologisch klar interpretierbaren Zusammenhang stellen lässt. Besser ist es, zunächst Fragen zu sammeln und erst dann, wenn man feststellt, dass sich eine bestimmte Frage mit den methodisch zur Verfügung stehenden Methoden nicht untersuchen lässt, die Untersuchung dieser Frage zurückzustellen und andere biologisch abgeleitete Fragen zu untersuchen. Gleiches gilt prinzipiell auch für die Wahl der Tierart, die untersucht werden soll. In der Praxis beinhaltet die Planung einer Studie allerdings ein enges Zusammenspiel zwischen biologischen Fragestellungen und methodischen Möglichkeiten.

Sicher werden sich viele Fragen zunächst aus der Faszination für eine bestimmte Tierart entwickeln – und es ist durchaus legitim, dies zur zentralen Motivation der eigenen Forschung zu machen. Um aber über die reine persönliche Faszination für das Verhalten von etwa Wölfen, Pinguinen, Schimpansen, Delphinen, Meerschweinchen oder Singvögeln hinauszukommen und den Ansprüchen wissenschaftlichen Arbeitens gerecht zu werden, **sollte die Forschung in bestehende artübergreifende Theorien und Konzepte eingebettet werden** und ein möglichst objektives Bild der Verhaltensleistungen eines Tieres gezeichnet werden.

1.3.3 Hypothesen

Eine Hypothese ist eine wissenschaftlich begründete und überprüfbare Aussage. Hypothesen postulieren Zusammenhänge zwischen Ursache und Wirkung in Bezug auf beobachtete Phänomene. Hypothesen beinhalten auch möglichst nur eine Variable und sollten ‚neutral‘ formuliert sein. Zum Beispiel: „Asseln halten sich häufiger auf dunklem als auf hellem Boden auf“ ist eine bessere Formulierung als „Asseln halten sich lieber auf dunklem als auf hellem Boden auf“, da letztere Formulierung sich auf den internen, nicht leicht überprüfbaren Zustand des Tieres bezieht. Das Formulieren von Hypothesen ist auch deshalb sehr wichtig, da es dazu zwingt, sich sehr genau zu überlegen, welche Erwartungen an eine geplante Datenaufnahme gestellt werden. Eine Hypothese sollte immer am Beginn einer geplanten Untersuchung stehen und schriftlich formuliert werden. Nicht akzeptabel ist es, Hypothesen nach der Beendigung der Datenaufnahme so aufzustellen, dass sie im Nachhinein durch die bereits erhobenen Daten bestätigt werden. Hypothesen, die sich aus gewonnenen Daten ergeben,

müssen in einer neu zu planenden Untersuchung überprüft werden. Unter Berücksichtigung der durch eine Studie gewonnenen Erkenntnisse, lassen sich somit neue Hypothesen entwickeln und mit einem geeigneten Versuchsaufbau testen. So wird durch schrittweise vollzogenes Wechselspiel von Hypothesenbildung, Test und Schlussfolgerung schließlich eine indirekte Eingrenzung der Erklärungsmöglichkeiten für Zusammenhänge und Tatbestände erreicht.

Hypothesen können durch eine Studie niemals bewiesen werden, sondern sie können nur verworfen (falsifiziert) werden oder weiterhin Bestand haben. Hypothesen können nicht bewiesen werden, da sich alternative Erklärungsmodelle nie hundertprozentig ausschließen lassen. Hypothesen, die über mehrere Studien Bestand haben, gelten ab einem gewissen Punkt als gesichert und allgemein akzeptiert, so dass sie in die übergeordnete Theorie integriert werden. Sollte eines Tages allerdings die Hypothese doch widerlegt werden, müssen alternative Erklärungsmöglichkeiten in Betracht gezogen werden und möglicherweise sogar die Theorie revidiert werden. Hypothesen (und Theorien) haben solange Bestand, bis sie widerlegt werden.

Ein Ziel ist, die Anzahl der möglichen erklärenden Hypothesen einzugrenzen und durch schrittweisen Ausschluss alternativer Hypothesen zu solchen zu kommen, die das Verhalten eines Tieres erklären.

1.3.4 Vorhersagen

Eine klar formulierte Hypothese ermöglicht es, Vorhersagen zu machen. Vorhersagen werden auf Basis von begründeten Hypothesen abgeleitet und haben in der Regel eine „wenn-dann“ Beziehung. Die Vorhersage bildet die Basis für ein Experiment oder eine systematische Beobachtung. Zum Beispiel: „Wenn Asseln sich häufiger auf dunklem Boden aufhalten als auf hellem Boden, dann sollten sie in einem Versuch, in dem ihnen dunkler und heller Boden geboten wird, häufiger den dunklen Boden wählen“. Vorhersagen sind ein zentraler Punkt in der hypothesen-orientierten experimentellen Forschung, da sie einen klaren Rahmen für eine Datenaufnahme schaffen. Hier wird entschieden, welches Verhalten erfasst wird und welche Erwartungen man an die Ergebnisse eines Versuches hat. Um bei dem Beispiel der Hell-Dunkel-Präferenz zu bleiben, könnte vorhergesagt werden, dass sich die Asseln längere Zeit im dunklen Teil einer Versuchsanordnung aufhalten. Mit der Formulierung der Vorhersagen sollte bestimmt werden, wie eine Datenaufnahme geplant werden muss, um die

Hypothese überprüfen zu können. Bei den Vorhersagen wird bereits deutlich, welche Interpretationsmöglichkeiten plausibel sind, wenn die Erwartung erfüllt wird oder auch, wenn sie nicht erfüllt wird. Durch das Formulieren von Vorhersagen anstelle von eher diffusen Erwartungen an die Ergebnisse eines Experimentes, wirkt man auch einer vielleicht unterschwelligem Neigung entgegen, beim Auftreten unerwarteter und eventuell schwer interpretierbarer Ergebnisse im Nachhinein die Erwartung an den Versuch so zu verändern, dass die Ergebnisse dann genau den Erwartungen entsprechen. Solche *post-hoc*-„Vorhersagen“ entsprechen keiner guten wissenschaftlichen Praxis.

1.3.5 Datenerhebung und Datenauswertung

Vorhersagen führen zur Planung einer Datenaufnahme. Das Ziel der Datenaufnahme ist es, eine vorher aufgestellte Hypothese zu testen, insofern es sich nicht um eine rein explorative Datenerhebung handelt. Experimente variieren dabei den Faktor (im besten Fall nur eine Variable), der in der Hypothese genannt wird, wobei alle anderen Faktoren (Variablen) konstant gehalten werden sollten, soweit dies möglich ist. Faktoren, die nicht kontrolliert werden können, wie klimatische Bedingungen oder bestimmte Eigenschaften der Versuchstiere, sollten, soweit sie bekannt sind, in der Versuchsplanung berücksichtigt werden (Kap. 2 und 3). Vor der Datenaufnahme sollte bestimmt werden, welches Verhalten wie definiert und registriert wird (Kap. 4). Weiterhin kann ein Experiment eine Kontrolle benötigen, die sich vom experimentellen Versuch nur darin unterscheidet, dass auch die Variable, die im Experiment manipuliert wird, konstant gehalten wird. Darüber hinaus müssen ausreichend Replikate verwendet werden (s. Kap. 2.7). Randbedingungen einer Datenaufnahme, die nicht durch den Versuchsleiter oder Beobachter beeinflussbar sind, sollten bei der Datenaufnahme berücksichtigt werden, so dass sie später in die Auswertung einfließen können. Ist eine Datenaufnahme nach einer sorgfältigen Planung durchgeführt und abgeschlossen, werden die Ergebnisse mit den geeigneten statistischen Verfahren getestet. Hier wird geprüft, ob die beobachteten Effekte statistisch signifikant sind oder auch allein durch Zufall erklärt werden können. Die Ergebnisse werden dann mithilfe geeigneter statistischer Verfahren (Kap. 3 und 6) ausgewertet und anschließend zu den Vorhersagen in Beziehung gesetzt. Entsprechend muss dann die Hypothese abgelehnt (falsifiziert) werden, oder sie hat weiterhin Bestand. In der Regel führt ein Versuch dazu, neue Hypothesen zu erstellen oder bestehende Hypothesen detaillierter zu formulieren, sowie anschließende weitergehende Datenaufnahmen zu planen. Die Planung einer Datenaufnahme sollte mit

besonderer Sorgfalt durchgeführt werden, da alle weiteren Schritte in ganz entscheidender Weise durch die eingesetzte Methodik der Datenerhebung bestimmt werden.

1.3.6 Interpretation der Ergebnisse

Die Interpretation der Ergebnisse darf in keinem Fall voreilig erfolgen. Sie sollte grundsätzlich vor dem biologischen Hintergrund und vor dem Hintergrund der Methodik, mit der die Daten erhoben wurden, durchgeführt werden. Ziel der Interpretation ist es, die Daten in Bezug auf die eingangs gestellte Hypothese zu bewerten und möglicherweise in eine übergeordnete Theorie einzubinden. Wurde die Hypothese bestätigt oder muss sie verworfen werden? Welche methodischen und biologischen Erklärungsmöglichkeiten gibt es? Für die Interpretation der Ergebnisse ist es unumgänglich, sich mit der entsprechenden Fachliteratur vertraut zu machen, um dann die Ergebnisse vor dem Hintergrund des aktuellen Erkenntnisstandes der untersuchten Thematik zu interpretieren. Dabei wird von dem einfachsten Erklärungsmodell ausgegangen, bevor den Tieren komplizierte Leistungen unterstellt werden. Bei der Interpretation von Tierverhalten ist man oft stärker als in anderen biologischen Teildisziplinen geneigt, anthropomorphe Erklärungsansätze zu verfolgen. Wenn Tiere Partner auswählen oder ein bestimmtes Sozialverhalten zeigen, finden wir unter Umständen sehr schnell Ähnlichkeiten zu unserem eigenen Verhalten. Damit läuft man Gefahr, dem Verhalten von Tieren, das scheinbar unserem eigenen Verhalten in einer bestimmten Situation entspricht, ein bestimmtes Bewusstsein, ein bestimmtes Ziel, oder einen bestimmten Mechanismus zu unterstellen. Da wir nicht wissen, was tatsächlich in einem Tier vorgeht, wenn es eine Entscheidung trifft, sollten Erklärungsansätze zunächst möglichst einfach sein und mögliche Parallelen zum menschlichen Verhalten vermieden oder zurückhaltend diskutiert werden. Letztendlich sollte aus der Interpretation der Daten hervorgehen, was die Studie zur behandelten Thematik beiträgt und welchen Erkenntnisgewinn sie in Bezug zur übergeordneten Theorie hat.

1.4 Zusammenfassung

Die Verhaltensbiologie benutzt trotz vieler Überschneidungen mit anderen biologischen Disziplinen und Teilen der Psychologie eine Reihe eigener Methoden. Da Verhalten noch stärker als andere Systemebenen dazu verführt, Befunde voreilig und subjektiv zu deuten, ist es wichtig, mit exakter wissenschaftlicher Methodik vorzugehen. Hierzu gehören eine Reihe von

Schritten von der Hypothesenbildung über die Planung und Durchführung der Datenaufnahme, bis hin zur Interpretation. Planung, Durchführung der Datenerhebung, sowie die quantitative Datenauswertung sind der Kern des praktischen wissenschaftlichen Arbeitens, auf dessen Basis Verhaltensleistungen erklärt werden. Dieser zentrale Bereich bildet den Schwerpunkt der weiteren Kapitel dieses Buches.

Weiterführende Literatur

- Alcock J (2005) *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sinauer, Sunderland, MA
- Barnard C (2004) *Animal behaviour: mechanisms, development, function and evolution*. Pearson, Prentice Hall, Harlow
- Barnard C, Gilbert F, McGregor PK (1993) *Asking questions in biology: design, analysis & presentation in practical work*. Longman, Harlow, UK
- Clemmons JR, Buchholz R (1997) *Behavioral approaches to conservation in the wild*. Cambridge University Press, Cambridge
- Kappeler P (2006) *Verhaltensbiologie*. Springer, Berlin Heidelberg New York Tokyo
- Krebs JR, Davies NB (1996) *Einführung in die Verhaltensökologie*. Blackwell
- Lehner PN (1996) *Handbook of ethological methods*, 2nd edn. Cambridge Univ Press, Cambridge, UK
- Lucas JR, Simmons LW (2006) *Essays in animal behaviour*. Elsevier, San Diego, CA
- Manning A, Dawkins MS (1998) *An introduction to animal behaviour*. Cambridge Univ Press, Cambridge
- Martin P, Bateson P (1993) *Measuring behaviour: an introductory guide*, 2nd edn. Cambridge Univ Press, Cambridge, UK
- McFarland D (1998) *Animal Behaviour, Psychobiology, Ethology and Evolution*. Prentice Hall, Harlow
- Milinski M (1997) How to avoid seven deadly sins in the study of behavior. *Adv Stud Behav* 26:159–180
- Slater PJB (1999) *Essentials of animal behaviour*. Cambridge Univ Press, Cambridge
- Tinbergen N (1963) On the aims and methods of ethology. *Z Tierpsychol* 20:410–433