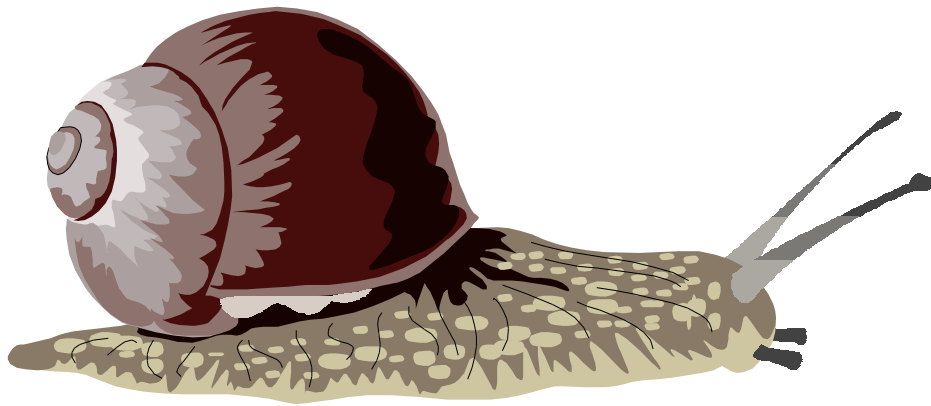


Markus Schumacher
Eichendorffstr. 7
97072 Würzburg



Verhaltensbiologie

Inhaltsverzeichnis

1	EINFÜHRUNG IN DIE FRAGESTELLUNGEN UND FORSCHUNGSGEBIETE DER VERHALTENS BIOLOGIE	5
1.1	KONZEPTE UND ARBEITSWEISEN DER ETHOLOGIE	5
1.2	TEILGEBIETE DER VERHALTENS BIOLOGIE (=ETHOLOGIE)	6
1.3	ELEMENTE DES VERHALTENS	6
1.3.1	AUSLÖSEMCHANISMEN	6
1.3.2	REFLEXE	7
1.3.3	ERBKOORDINATION	8
1.3.4	TAXISKomponente	8
1.3.5	VERHALTENSFOLGEN	8
1.3.6	DOPPELTE REAKTIONSKETTEN	9
1.3.7	LEERLAUFHANDLUNG	9
1.3.8	ENDOGENE UND EXOGENE KONTROLLE DER HANDLUNGSBEREITSCHAFT	10
1.3.9	UNVOLLKOMMENE HEMMUNG	11
1.3.10	APPETENZVERHALTEN	12
1.3.11	AGGRESSION	13
1.4	FILTERUNG DER UMWELTREIZE	13
1.4.1	PERIPHERE FILTER	13
1.4.2	NEURONALE FILTER (AUSLÖSEMCHANISMEN ALS NEUROSENSORISCHE FILTERMECHANISMEN)	13
1.4.3	SCHLÜSSELREIZE	14
1.4.4	AUSLÖSER	14
1.5	AUSLÖSEMCHANISMEN	15
1.5.1	ABLAUF EINES AUSLÖSEMCHANISMUS:	15
1.5.2	REAKTIONSBABFOLGE AUF AUßENREIZE	15
2	NEUROETHOLOGIE	16
2.1	AUFGABEN DES ZNS	16
2.2	METHODEN DER NEUROETHOLOGIE	16
2.2.1	UNTERSUCHUNG AN WIRBELLOSEN	17
2.2.2	VERHALTENSKETTE	17
2.2.3	PHONOTAXIS	18
2.3	VISUELLE WAHRNEHMUNG	18
2.3.1	AUFBAU DER NETZHAUT	18
2.3.2	DER VISUELLE REIZ: BEUTE BEI KRÖTEN	19
2.4	NEUROPHYSIOLOGISCHES KORRELAT ZUR MOTIVATION	19
2.4.1	MOTIVATIONSZENTREN BEI SÄUGETIEREN	20
3	ENDOKRINOLOGISCHE ETHOLOGIE	20
3.1	ALLGEMEINES	20
3.2	EINTEILUNG DER BOTENSTOFFE	20
3.3	METHODEN DER ENDOKRINOLOGIE	21
3.4	WIRKUNG VON HORMONEN	21
3.4.1	REGULATION DER PRODUKTION DER SEXUALHORMONE ÜBER DIE HYPOTHALAMUS-HYPOPHYSEN-GONADEN-ACHSE	22
3.4.2	ZUSAMMENHANG ZWISCHEN HORMONEN UND VERHALTEN	22
3.5	ÜBERSICHT ÜBER EINIGE HORMONE	25
4	CHRONOBIOLOGIE	25

5	<u>ORIENTIERUNG</u>	27
5.1	ORIENTIERUNGSREIZE	27
5.2	MESSUNG DER REIZE	27
5.3	KINESE	28
5.4	TAXIS	28
5.4.1	DAS REAFFERENZPRINZIP	29
5.4.2	NAVIGATION	29
5.4.3	ORIENTIERUNGSMECHANISMEN	29
5.4.4	LOKALISATION DER ZIELE	30
5.4.5	WANDERUNGEN	30
5.4.6	BEISPIELE ZUR ORIENTIERUNG UND KOMMUNIKATION	31
6	<u>VERHALTENSONTOGENIE</u>	32
6.1	ANGEBORENE VERHALTENSWEISEN	32
6.1.1	KENNZEICHEN VON ANGEBORENEN VERHALTENSWEISEN	32
6.1.2	NACHWEIS ANGEBORENER VERHALTENSWEISEN	33
6.1.3	WEITERE BEISPIELE FÜR ANGEBORENE VERHALTENSWEISEN	33
6.2	ANGEBORENE UND ERLERNT FÄHIGKEITEN	33
6.3	REIFUNG	33
6.3.1	BEISPIELE	33
6.4	ONTOGENETISCHER FUNKTIONSWECHSEL UND REGRESSION	34
6.5	NEUGIER UND SPIELVERHALTEN	34
6.5.1	NEUGIERVERHALTEN	34
6.5.2	SPIELVERHALTEN	34
6.6	LERNEN	35
6.6.1	TEILMECHANISMEN DES LERNENS	35
6.6.2	VERSCHIEDENE ARTEN DES LERNENS	36
6.6.3	PHASEN DER GEDÄCHTNISBILDUNG UND DEREN NEUROPHYSIOLOGISCHE KORRELATE BEI SÄUGETIEREN UND DEM MENSCHEN	38
6.6.4	LERNEN BEI WIRBELLOSEN TIEREN	38
7	<u>EVOLUTION</u>	39
7.1	VERHALTENSGENETIK	39
7.2	STEIGERUNG DER FITNESS	40
7.3	FORMEN DER FITNESS:	40
7.4	SELEKTION	40
7.4.1	VERSCHIEDENE ARTEN DER SELEKTION	41
7.4.2	MODELLE DER VERHALTENSÖKOLOGIE	42
7.4.3	OPTIMALITÄTSMODELLE	42
7.4.4	KONKURRENZ	44
7.4.5	SICHERN	44
8	<u>FORTPFLANZUNGSVERHALTEN</u>	44
8.1	VERGLEICH SEXUELLE / VEGETATIVE FORTPFLANZUNG	44
8.2	DIE REDUKTION AUF ZWEI GESCHLECHTSZELLEN	45
8.3	STRATEGIE DER FITNESSMAXIMIERUNG	45
8.4	SEXUELLE SELEKTION	46
8.4.1	INTRASEXUELLE SELEKTION	46
8.4.2	INTERSEXUELLE SELEKTION	48
8.5	SEXUALDIMORPHISMUS	49
8.5.1	SEXUALDIMORPHISMUS BEI SPERBERN	49

8.5.2	VERHALTENSPOLYMORPHISMUS	49
8.6	ZWECK DER BALZ	49
8.6.1	METHODEN, WIE EIN BENACHTEILIGTES MÄNNCHEN ZUR FORTPFLANZUNG KOMMT	50
8.7	UNTERSCHIEDUNG DER PAARUNGSSYSTEME	50
8.7.1	UNIPAARE FORTPFLANZUNG	50
8.7.2	MULTIPAARE FORTPFLANZUNG	50
8.7.3	UNTERSUCHUNG AN DER HECKENBRAUNELLE	52
8.7.4	ANDERE BEISPIELE FÜR FORTPFLANZUNGSVERHALTEN:	52
8.7.5	SEXUELLE BINDUNG UND ROLLE DER SEKUNDÄREN GESCHLECHTSMERKMALE	53
8.7.6	INFANTIZID (=KINDSTÖTUNG)	53
8.7.7	ELTERN-KIND-KONFLIKT	53
9	SOZIALVERHALTEN	54
9.1	VERSCHIEDENE TYPEN VON SOZIALEN STRUKTUREN	54
9.2	VOR- UND NACHTEILE DES GRUPPENLEBENS	54
9.3	MECHANISMEN DER KOORDINATION IN TIERGESELLSCHAFTEN	55
9.4	ALTRUISMUS	57
9.5	BESTIMMUNG DES VERWANDTSCHAFTSGRADES	58
9.6	KOMMUNIKATION	58
9.6.1	ARTEN DER KOMMUNIKATION	58
9.6.2	RITUALISIERUNG UND STAMMESGESCHICHTLICHER FUNKTIONSWECHSEL	59
9.6.3	TRENDS IM RITUALISIERUNGSPROZEß	59

1 Einführung in die Fragestellungen und Forschungsgebiete der Verhaltensbiologie

1.1 Konzepte und Arbeitsweisen der Ethologie

Definition: Die Verhaltensbiologie (=Ethologie) erforscht tierisches und menschliches Verhalten aus der Sicht der Biologie mit biologischen Methoden.

Wichtige Vertreter: Tinbergen, Konrad Lorenz

Verhalten wird von der Verhaltensbiologie als Anpassungsleistung des intakten Organismus an seine natürliche Umwelt verstanden und bezeichnet alle nach außen erkennbaren Äußerungen eines Tieres (Bewegung/Geruchssignale/akustische Signal). Die Verhaltensbiologie interessiert sich dafür welche Faktoren ein Tier handeln lassen, nicht aber das Ziel und der Erfolg des Handelns.

Verhaltensbiologie untersucht:

Faktoren, die das Verhalten auslösen

Wie wird das Verhalten gesteuert

Biologische Bedeutung des Verhaltens, d.h. der Selektionsvorteil, der sich daraus ergibt

exogener Reiz: Veränderung durch die Umwelt

endogener Reiz: Veränderung durch innere Faktoren (Hunger, Angst, Hormone)

Definition von Verhalten: Summe aller a) endogen ausgelöster Aktionen (=z.B. Bereitschaft zu Streit) und der b) Reaktionen auf exogene Reize; zwischen a) & b) findet eine wechselseitige Beeinflussung statt.

In **Ethogrammen** werden alle möglichen Verhaltensweisen aufgelistet und beschrieben, die bei einer Tierart unter natürlichen Lebensbedingungen vorkommen.

Ethogramme kann man in Funktionskreise unterteilen : z..B. Ruhe und Schlaf, Nahrungserwerb, Aggression, Balz.

Es gibt monomodale, polymodale und universelle Funktionskreise

Lorenz geht vom **psychohydraulischen Modell** aus (=ständige Bereitschaft zum Verhalten, braucht nur auslösenden Außenreiz), **Skinner** hingegen davon, daß eine innere Bereitschaft erst durch einen Außenreiz entsteht.)

Lebewesen sind offene Systeme und stehen in einem ständigen Informationsaustausch mit der Umwelt. Die von einem Reiz ausgelöste Verhaltensweise kann sowohl auf die Reizsituation zurückwirken als auch auf das handelnde Individuum.

Verhalten besteht aus sog. Verhaltensketten, deren Elemente und Reihenfolge variabel sind.

Elemente der Verhaltenssteuerung:

1. Lokalisation des Reizes
2. Identifizieren des Reizes (angeboren oder erlernt)
3. Entscheidungsfindung (abhängig von der Motivation)
4. Motorisches Programm (Flucht, Angriff, Fressen)
 - Verhalten hat immer eine Funktion für das Individuum, man spricht deshalb von der sog. selbstbezogenen Funktionalität

1.2 Teilgebiete der Verhaltensbiologie (=Ethologie)

1. Verhaltensökologie □ Befaßt sich mit den ultimativen Faktoren, d.h. der Untersuchung der Funktion von Verhaltensweisen auf die Fitness des Individuums
2. Verhaltensontogenie □ Untersucht die Reifung von Verhaltensmustern
3. Verhaltensphylogenie □ Vergleich von Arten
4. Verhaltensgenetik □ Untersucht ob Verhaltensweisen angeboren oder erlernt sind und deren Vererbung
5. Verhaltensphysiologie □ Sucht nach den proximativen (unmittelbar auslösenden) Ursachen von Verhaltensweisen
 - Neuroethologie (exogen)
 - Ethoendokrinologie (endogen)

1.3 Elemente des Verhaltens

Das Verhalten wird von **proximativen** (Wovon ausgelöst?) und **ultimativen** (Welche Funktion?) Faktoren beeinflusst.

1.3.1 Auslösemechanismen

Von angeborenen A. spricht man, wenn ein Tier unabhängig von Erfahrung auf einen Reiz biologisch sinnvoll reagiert.

Bsp.: Junge Barsche schwimmen, auch wenn getrennt von der Mutter aufgewachsen, bei Gefahr in eine Kugelattrappe mit Loch.

Durch Erfahrung modifizierte angeborene Auslösemechanismen sind durch die Erfahrung verändert.

Bsp.: Graugansküken folgt allen bewegten Objekten, später nur noch dem, auf das es geprägt wurde.

Erlernte Auslösemechanismen. Durch Erfahrung können ganz neue Reiz-Reaktionsverknüpfungen erfolgen.

Bsp.: Möwen werden häufig aus einem geöffneten Fenster heraus gefüttert. Fliegen zu geöffneten Fenstern.

Je mehr Auslösereize vorhanden sind, um so stärker wird die Reaktion ausgelöst. (Reizsummenphänomen). In Attrappenversuchen werden die Bestandteile vom Gesamtkomplex untersucht.

Bsp.: Gelber Schnabelfleck bei Möwen, untersucht wird der Einfluß der Form, der Platzierung des Flecks und des Farbkontrasts.

Supernormale Auslöser lösen das Verhalten stärker aus als der natürliche Auslöser.

Bsp.: Übergroße Eier werden von Austernfischern eher in das Nest eingerollt als natürliche Eier.

Die Entwicklung supernormaler Reizobjekte wird dadurch verhindert, daß sie aus anderen Gründen für das Überleben von Nachteil sind. (Bsp.: Übergroßes Ei lockt mehr Freßfeinde an).

Hemmende Reize verhindern z.B., daß das Männchen bei der Paarung von Spinnen gefressen wird.

1.3.2 Reflexe

Reflexe sind dadurch gekennzeichnet, daß sie durch Außenreize ausgelöst werden und auf den gleichen Reiz hin in immer der selben Weise ablaufen. Sie laufen nach der Alles-oder-Nichts-Regel ab, d.h. sie werden entweder in voller Höhe oder garnicht ausgelöst. Durch Reflexe wird die begrenzte Verarbeitungskapazität des Gehirns entlastet. (z.B. Aufrechthalten des Körpers)

Die beteiligten neuroanatomischen Bahnen bezeichnet man als **Reflexbogen**. Ein **monosynaptischer Reflexbogen** besteht aus einem afferenten und einem efferenten Neuron. Es ist nur eine Synapse beteiligt. Solche Reflexe laufen schnell und unbewußt ab, es kommt nicht zu Ermüdung.

Bsp.: Kniesehnenreflex

Durch die Dehnung des Muskels werden die Muskelspindel gereizt. Dieser Reiz wird über ein afferentes Neuron weitergeleitet und im Rückenmark auf ein efferentes Neuron umgeschaltet.

Bei **Polysynaptische Reflexbögen** ist noch mindestens ein Interneuron zwischen die afferente und die efferente Faser geschaltet.

Man unterscheidet:

1. **Eigenreflexe**, Rezeptor und Erfolgsorgan liegen hierbei in dem selben Organ (Kniesehnenreflex)
2. **Fremdreflexe** sind immer polysynaptisch, Reiz und Reaktion erfolgen in unterschiedlichen Organen (Hustenreflex, Niesreflex). Am Ablauf sind sog. Interneurone beteiligt.

Bei Fremdreflexen kann es durch **Interneurone** zur **Reizsummation** kommen. In einem solchen Neuron werden mehrere eingehende Reize verrechnet. Dadurch wird eine Anpassung der Reaktionsstärke an die Reizstärke möglich.

Bedingte Reflexe werden erlernt (Bremsen wenn ein Kind auf die Straße läuft, heiße Herdplatte)

Unbedingte Reflexe sind angeboren und müssen nicht erlernt werden.

Reflexe sind überall dort von Bedeutung, wo bestimmte Reize schnell in immer der gleichen Weise beantwortet werden müssen. Sie sind häufig an komplexen Reaktionen beteiligt und sorgen beispielsweise für die aufrechte Körperhaltung, sind an Bewegungsabläufen beteiligt, schützen den Organismus vor Schäden und entlasten das Gehirn.

1.3.3 Erbkoordination

Erbkoordinationen sind, im Gegensatz zu Reflexen, von der Motivation des Individuums abhängig. Ihr Ablauf ist genetisch vorprogrammiert, d.h. sie sind bei jedem einzelnen Individuum einer Art in immer der gleichen Weise auslösbar und sind bezüglich Umweltbedingung stabil (nicht durch Lernen beeinflussbar). Ausgelöst werden sie durch Schlüsselreize und laufen nach der Auslösung immer vollständig ab. Nach dem Ablauf ist die endogene Aktivierungsenergie herabgesetzt. Zur Auslösung muß ein Reiz eine bestimmte Schwelle überschreiten.

1.3.4 Taxiskomponente

Diese ist eine im Raum **gerichtete Bewegung** zu einem Objekt, das eine Erbkoordination auslösen kann. Sie geht meist einer Erbkoordination voraus und ist in ihrem Ablauf variabel.

Taxiskomponente und Erbkoordination können:

- **sukzessiv verschränkt** sein □ TK läuft nur vor der Erbkoordination ab, sie ist während des Ablaufs der Erbkoordination nicht mehr notwendig.

Bsp.: Beutefangverhalten der Kröte. (Zeitliche Aufeinanderfolge)

In der ersten Phase richtet sich die Kröte nach dem Insekt aus (Taxiskomponente), wenn die Beute im Zentrum des Blickfeldes ist, folgt dann als Erbkoordination das eigentliche Zuzuschnappen, das mit dem Putzen des Mauls endet und stereotyp abläuft.

- **simultan verschränkt** sein □ TK läuft noch während der Erbkoordination ständig simultan ab.

Bsp.: Zurückholen der aus dem Nest gerollten Eier bei Graugänsen. Durch die simultane Verschränkung wird die Rückrollbewegung immer wieder an die Lage des Eis angepaßt.

1.3.5 Verhaltensfolgen

Dabei folgen mehrere Erbkoordinationen in +/- gesetzmäßiger Folge aufeinander.

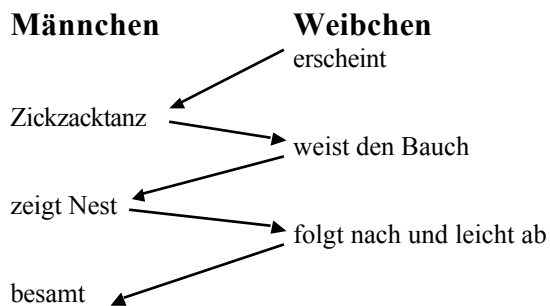
Die Dauer und Intensität sind dabei von der Motivation abhängig. Es können Auslassungen und Wiederholungen auftreten.

Bsp.: Paarbildungszeremonie bei Löwen

1.3.6 Doppelte Reaktionsketten

Balzhandlungen treten in Form von doppelten Reaktionsketten auf. Eine Reaktion des Männchens löst eine Reaktionen des Weibchens aus, diese wiederum eine des Männchens, usw.

Bsp.: Stichling



1.3.7 Leerlaufhandlung

= eine Erbkoordination, die spontan und ohne sichtbaren Auslösereiz abläuft.

Wird die Endhandlung lange nicht abgerufen, so kommt es zu einer Schwellenerniedrigung und damit zu einer erhöhten Handlungsbereitschaft. Das Verhalten kann dann schon durch einen nicht adäquaten Reiz oder sogar ohne diesen ausgelöst werden.

Bsp.: Kanarienvogelweibchen zeigen in Abwesenheit von Nistmaterial und einem Nest die typ. Nestbaubewegung
Stichlinge balzen dann auch ohne Weibchen

Nach dem **Prinzip von der Doppelten Quantifizierung** (K.Lorenz) wird die Handlungsintensität von inneren und äußeren Faktoren beeinflusst. Die gleiche Stärke einer Reaktion kann entweder bei starkem auslösendem Reiz und niedriger Handlungsbereitschaft oder bei schwachem auslösendem Reiz und hoher Handlungsbereitschaft auftreten.

Eine mögliche Erklärung für das Auftreten von Übersprungshandlungen gibt K. Lorenz in seinem Psychohydraulischen Modell.

Psychohydraulisches Modell (K. Lorenz)

Ein Reservoir wird allmählich mit Wasser gefüllt, das normalerweise nur durch die Betätigung eines Ventils abfließen kann. Das Öffnen des Ventils wird sowohl durch die Menge an Wasser im Reservoir (aktionspezifische Energie), als auch durch den Außenreiz (Öffnen des Ventils) beeinflusst. Ist das Reservoir leer, können keine Reaktionen ausgelöst werden. Je mehr Wasser im Reservoir ist, um so schwächer muß die Kraft zum Öffnen des Ventils sein. (Je größer die Handlungsbereitschaft, um so geringer muß die Stärke des Auslösereizes sein.) Endhandlungen führen demnach zu einer Schwellenerhöhung für den Auslösereiz; nach einiger Zeit sinkt dieses Niveau dann wieder ab (Nach Begattung Bereitschaft zum nochmaligen Begatten sehr gering)

Kritik: Auch sensorische Rückkopplung (z.B. der Füllungszustand des Magens bei Hunden mit Halsfistel) führt zum Absinken der Handlungsbereitschaft. Nach Kopulation mit sterilem Männchen steigt die Bereitschaft zur nochmaligen Kopulation schneller an.

Auch die Beendigung der Nahrungsaufnahme ist von der sensorischen Rückkopplung über den Füllungszustand des Magens beeinflusst (ebenfalls Versuch mit Hund mit Halsfistel)

1.3.8 Endogene und exogene Kontrolle der Handlungsbereitschaft

Dazu wurden Untersuchungen von Tinbergen (bot nacheinander versch. Starke Reize an / schlechte Methode, da sich das Tier verändert) und Lorenz (ließ das Tier zwischen mehreren unterschiedlich starken Reizen wählen) durchgeführt. □ *Psychohydraulisches Modell.*

Handlungsbereitschaften sind hierarchisch strukturiert. Auf der untersten Ebene kann jeder einzelnen Erbkoordination eine eigene Handlungsbereitschaft zugeordnet werden.

Bsp.: Stichling, Erhöhung der Wassertemperatur erhöht die Fortpflanzungsbereitschaft.

Fortpflanzungsbereitschaft □ besteht aus:	Kampf	□ Verfolgen/Beißen/Androhen
	Nestbau	□ Graben/Zusammenkleben
	Sexualität	□ ZickZackTanz/Zum Nest führen/Eier besamen.
	Brutpflege	□ Wasser zufächeln/Eier sammeln
(höhere Ebene)	(untere Ebene)	(Verhaltensweisen)

Handlungsbereitschaft wird beeinflusst von:

- Grad der Adaptation und Ermüdung (Reizt man in gleicher Weise mehrfach hintereinander / Hand in heißem Wasser gewöhnt sich an die Temperatur)
- Bestimmten Jahreszeiten (Fortpflanzung nicht das ganze Jahr möglich)
- Reiz löst die Reaktion oft nicht gleich in voller Höhe aus, sondern steigert zunächst nur die Handlungsbereitschaft. (Bsp.: Alarmruf des Buchfinks aufgrund einer Eulenattrappe löst nicht sofort Flucht aus, sondern erhöht zunächst nur die Handlungsbereitschaft bei den Artgenossen zur Flucht)
- Verhaltensweisen können zeitlich begrenzten Außenreiz überdauern.

- Tier wählt unter den auslösenden Reizen der Umwelt aus, dabei werden Konsequenzen berücksichtigt (Trotz Hunger keine Nahrungsaufnahme wenn Feind in der Nähe / Überwiegt der Hunger, dann wird das Tier zuerst fressen und sich erst dann fortpflanzen)
- Höhe der Reizschwelle, die von endogenen und exogenen Faktoren beeinflusst wird

Motivationsisokline = Kurve, die den Zusammenhang zwischen Reizstärke und Reaktionsstärke darstellt.

Ist der Hunger groß, dann genügt wenig attraktive Nahrung um das Tier zur Nahrungsaufnahme zu bringen / ist der Hunger klein, dann muß die Attraktivität der Nahrung groß sein.

Verschiedene Handlungsbereitschaften hemmen sich gegenseitig. Auf diese Weise können Verhaltensabläufe ungestört durch andere Aktivitäten ablaufen.

Bsp.: Fluchtdistanz ist bei kämpfenden und brütenden Amseln geringer.

Handlungsbereitschaft zum Brüten hemmt die Handlungsbereitschaft zur Flucht.

→ Bischof betrachtet das Tier als **black-box**. Im Inneren des Tieres existiert ein Sollwert für das Streben nach Sicherheit. Vor dem Verhalten wird die Distanz zu dem Objekt gemessen, ebenso dessen Identität und Art erfaßt. Die erfaßte Variablen werden im Inneren des Tieres verrechnet und mit dem Sollwert verglichen.

- Falls der Ist-Wert

höher ist als der Sollwert

Abwendung vom Objekt

niedriger ist als der Sollwert

Annäherung und Beschäftigung mit dem Objekt

Die Veränderung der Distanz erfolgt über die Motorik.

1.3.9 Unvollkommene Hemmung

Werden gleichzeitig mehrere Handlungsbereitschaften aktiviert, dann gibt verschiedene Möglichkeiten, wie Tiere in diesen Konfliktsituationen reagieren:

■ Übersprungsreaktionen

Sie treten in Konfliktsituationen auf. Zur Erklärung gibt es 2 Hypothesen:

1. **Überflußhypothese**, diese geht davon aus, daß in Konfliktsituationen die Erregung gestaut wird und schließlich über eine dritte Bahn abfließt. Das Übersprungputzen ist nach diese Hypothese also fremdmotiviert.
2. **Enthemmungshypothese**, diese geht davon aus, daß beide am Konflikt beteiligte Verhaltensweisen getrennt eine Verhaltensweise hemmen. Wenn die Handlungsbereitschaften für die beiden Verhaltensweisen aber im Gleichgewicht sind, dann hemmen sie sich gegenseitig und die hemmende Wirkung auf die vorher gehemmte Handlung fällt weg. Diese Handlung läuft dann ab.

Weitere Beispiele: Mensch will flüchten, kann aber nicht Nagelkauen

Scheinbar sinnloses Verhalten kann auch **fremdgesteuert** (z.B. durch Parasitenbefall) sein.

Bsp.: Ameise wird von Leberegel befallen, kehrt nicht ins Nest zurück, sondern klettert auf Grashalm und wartet, bis sie von Weidetieren gefressen wird. So kommt der Leberegel in das Weidetier.

Die **Übersprungsreaktion kann aber auch der Kommunikation dienen**. (Ablehnung des Weibchens beim Balzen, Männchen steckt den Kopf unter den Flügel)

■ **Umadressiertes Verhalten** (= umorientiertes Verhalten)

Dieses tritt besonders als umadressierte Aggression auf. Wird ein Tier daran gehindert seine aggressive Handlungsbereitschaft abzureagieren, so kann sich die Aggression gegen ein unbeteiligtes anderes Tier oder einen leblosen Gegenstand richten.

Durch diesen Mechanismus soll der Aufstau von Triebenergie verhindert werden.

Bsp.: Schimpanse trifft auf stärkeren Gegner, reagiert sich an Grasbüschel ab.

■ **Intensionsbewegung** (= Mach-mit-Verhalten)

Sie haben oft Signalcharakter und treten bei unvollkommener Hemmung auf. I. kündigen nachfolgendes Verhalten an und zeigen den Motivationszustand. Sie sind Verhaltensweisen in geringer Häufigkeit oder niedriger Intensität.

Bsp.: Gehemmttes Beißen des Wolfs beim Spiel.

■ **Alternierendes Verhalten**

Zwei Aktivitäten treten alternierend im Wechsel auf.

Bsp.: Schwertträgermännchen balzen Weibchen an und drohen dem Eindringling im Wechsel

1.3.10 Appetenzverhalten

Im Zustand der Schwellenerniedrigung sucht das Tier einen exogenen Auslöser. Dieses Verhalten ist ungerichtet und variabel. Die Suchbewegung wurde erlernt oder ererbt. Wenn der exogene Auslöser gefunden worden ist, schließt die Endhandlung den Vorgang ab.

Bsp.: Hungeriges Wolfsrudel streift im Wald umher um Beute zu finden / Angreifen / Fressen

Man unterscheidet:

1. **Orientierendes A.** (=Suche im Distanzfeld, Objekt ist noch nicht wahrgenommen worden)
2. **Orientiertes A.** (=Suche im Nahfeld, Objekt ist bereits sichtbar)

Nach der Endhandlung ist die Reaktionsbereitschaft erniedrigt, nicht jedoch nach dem Appetenzverhalten.

1.3.11 Aggression

Man unterscheidet:

1. **Zwischenartliche Aggression**, die sich gegen Feinde richtet.
 2. **Innerartliche Aggression**, die sich gegen Artgenossen richtet und beim Streit um Besitz oder den soz. Status auftritt.
 3. **Motivierte Aggression** kann
 - endogen motiviert sein (Männchen will sein Territorium erweitern und greift deshalb den Nachbarn an)
 - exogen motiviert sein (Buntbarschmännchen wird mit Modell eines Rivalen gereizt, Katze wird in die Enge getrieben)
- Endogen motivierte Aggression ist stabiler, exogen motivierte Aggression nicht.
4. **Erlernete Aggression** entsteht, wenn Aggression belohnt wird.

1.4 Filterung der Umweltreize

1.4.1 Periphere Filter

Diese Funktion übernehmen die Sinneszellen. Somit wird nur wahrgenommen, was für das Tier notwendig ist.

Die Filterung erfolgt über:

-Unterschiedliche Kapazität:

Das Ohr der Fledermaus hört auch im Ultraschallbereich, nicht aber das des Menschen.

-Unterschiedliche Reizstärke

Hunde sind in der Lage bereits geringste Mengen von Duftmolekülen zu riechen.

1.4.2 Neuronale Filter (Auslösemechanismen als neurosensorische Filtermechanismen)

Im neuronalen System unterscheidet die zentralnervöse Filterung, welche Informationen, die über die Sinneszellen bereits ins ZNS gelangt sind, wichtig sind und bewußt werden.

Das Gehirn arbeitet konstruktiv, d.h. es setzt die Einzelreize aus den Sinneszellen zu Mustern zusammen und vergleicht diese mit bereits bekanntem. (Klang von Musik wird erst im Gehirn aus den Einzelreizen, die durch die unterschiedlichen Frequenzen entstehen, gebildet.)

Die Sinneszellen sprechen meist auf ein weites Spektrum von Außenreizen an. Neuronale Filter sichern das Erkennen der biologisch relevanten Schlüsselreize. (Durch Vergleich mit eingespeicherten Schemata)

Bsp.: Untersuchung am Frosch

Auf der Retina des Froschs konnten durch Ableitungen verschieden Ganglienzellentypen gefunden werden, die auf visuelle Reize unterschiedlich reagieren und als Detektoren bezeichnet werden. Eine weitere wichtige Filterinstanz stellt das tectum opticum dar. Ausdehnung in Bewegungsrichtung bedeutet Beute, quer zu Bewegungsrichtung Nichtbeute. Kröten reagieren auf diese Schlüsselreize bereits kurz nach der Metamorphose; diese Reaktion scheint also angeboren zu sein.

Durch Ableitungen im tectum opticum konnte weiterhin gezeigt werden, daß in diesem Teil des Gehirns ein Neurontyp vorkommt, dessen Antwortcharakteristik dem von angeborenen Auslösemechanismen entspricht.

Trennt man tectum opticum und Thalamus, so geht die Fähigkeit Beute zu unterscheiden verloren. Daraus kann geschlossen werden, daß die Selektivität durch hemmende Eingänge aus der Thalamusregion erzielt wird, die durch nicht-adäquate Feindreize erregt wird.

Beim Säugetier wird die von der Retina gebotene Information über das Zwischenhirn in die Großhirnrinde geleitet, wo die Reizfilterung von dem visuellen Cortex übernommen wird. In den weiter zentral liegenden Nervennetzen erfolgt die Integration von Reizen aus anderen Sinneszellen. Bereits auf der Retina erfolgt eine erste Filterung, eine weitere dann an den Detektoren.

1.4.3 Schlüsselreize

Sie bestehen meist aus Reizkombinationen und wirken ganz spezifisch auf ein Verhalten. Sie werden in Attrappenversuchen getestet.

- Bsp.:**
- Schlüsselreiz Raubvogel bei Hühnern: langer Schwanz, Flügel im vorderen Drittel
 - Schlüsselreiz Beute bei Larven: Größe des Opfers, Kontrast zum Hintergrund, Schnelligkeit

Reiz-Summen-Regel

=erst die richtige Addition von Einzelreizen zum Gesamtreiz löst das Verhalten aus.

- Bsp.:** Eulenattrappe / 10 Reaktionen auf Kopf, 10 Reaktionen auf Rumpf, 20 auf Kombination Kopf+Rumpf

1.4.4 Auslöser

Auslöser oder Signalreize

Als Auslöser oder Signalreize bezeichnet man Schlüsselreize, die von Artgenossen ausgehen und von denen der Empfänger profitiert.

Von den Signalreizen profitieren Sender und Empfänger

Bsp.: Gelber Fleck am Schnabel von Möwen ist Auslöser für Picken des Jungen

- Alttier erhält die Art, Jungtier wird gefüttert

Gefahr: Ein Auslöser kann zum Signalreiz für Feinde werden (z.B. Balzender Vogel)

Können Auslöser vom Sender an- und abgeschaltet werden, so bezeichnet man sie als **Ausdrucksbewegung** (z.B. Rad beim Pfau)

Übernormale Auslöser

Darunter versteht man eine Attrappe mit ausgeprägteren Reizauslösern als das Objekt in der Natur.

Bsp.: Leuchtet der Rachen bei Kuckuckattrappe heller als es in der Natur jemals vorkommen kann, so wird mehr gefüttert
Hühner beachten nur noch die Rieseneiattrappe und nicht mehr das natürliche Ei

Solche Übernormalen Auslöser werden sich in der Natur aber nie ausbilden können, da die Gefahr besteht, daß sie zum Schlüsselreiz für Feinde werden (Riesenei wird auch vom Feind schneller entdeckt) oder der Energieaufwand zu groß wird.

Mimikrie

=Nachahmung von interspezifischen Auslösern durch eine andere Art.

Bsp.: Raubfisch, der aussieht wie ein Putzerfisch, dem Wirt aber Stücke aus dem Rachenraum reißt.
Fliege, die aussieht wie eine Wespe

1.5 Auslösemechanismen

Ein Schlüsselreiz kann nur dann ein Verhalten auslösen, wenn die Bereitschaft (Motivation) da ist, dieses Verhalten auch zu zeigen.

Auslösemechanismus = Mechanismus, der dazu führt, daß aufgrund eines exogenen Reizes Verhalten ausgelöst wird

1.5.1 Ablauf eines Auslösemechanismus:

1. Erkennen und Identifikation der Reizsituation
2. Auswahl des entsprechenden Verhaltens
3. Modifikation durch die Motivation

- AMM Angeborener Auslösemechanismus (starke Reaktion und keine Veränderung durch Lernen möglich)
- EAAM Erfahrungsmodifizierter Auslösemechanismus (Veränderung durch Lernen möglich)
- EAM Erlerner Auslösemechanismus (nicht angeboren, sondern durch Lernen ist neue Reiz-Reaktionsverbindung entstanden)

Die Endhandlung ist dabei erbkoordiniert.

1.5.2 Reaktionsabfolge auf Außenreize

1. Handlung wird gerichtet (Taxiskomponente)

2. Handlung wird ausgelöst (Erbkoordination)
3. Nach Ablauf der Handlung kommt es zu einer Veränderung der Handlungsbereitschaft
 - a) Reizspezifische Ermüdung (immer gleicher Reiz wird verwendet)
 - b) Reaktionsspezifische Ermüdung (immer gleiche Reaktion wird unterschiedlichen Reizen ausgelöst)
 - c) Habituation (=Gewöhnung) ; bei häufiger Darbietung des Schlüsselreizes in enger zeitlich Folge wird die Bereitschaft zu Handeln gleich Null

Bsp: Kröte im Glas, die mit Beute gereizt wird

2 Neuroethologie

Sie behandelt Fragen, wie das Verhalten zentralnervös koordiniert und gesteuert wird. So sucht sie z.B. neurophysiologische Grundlagen für AAM, Erbkoordination und Motivation

2.1 Aufgaben des ZNS

1. Erkennen der Reizkonstellation
2. Auswahl des entsprechenden Verhaltensprogrammes
3. Bestimmung des zeitl. Rhythmus
4. Bestimmung der Aktivierung der Muskelzellen
5. Überwachung des räumlichen und zeitlichen Zusammenspiels

2.2 Methoden der Neuroethologie

1. Ausschalten von Hirnteilen ist nur beschränkt aussagefähig, da dies eine starke Schädigung des Organismus darstellt.
2. Elektrische Reizung (Simmulierung von Erregung)
3. Chemische Reizung (Simmulierung von Erregung)
4. Ableitung von AP's (dazu müssen aber einzelne Neurone identifiziert worden sein)
5. Untersuchung von Ausfallerscheinungen

Bsp.: Wird das Feld für Feindverhalten leicht gereizt Kampf
stark gereizt Flucht

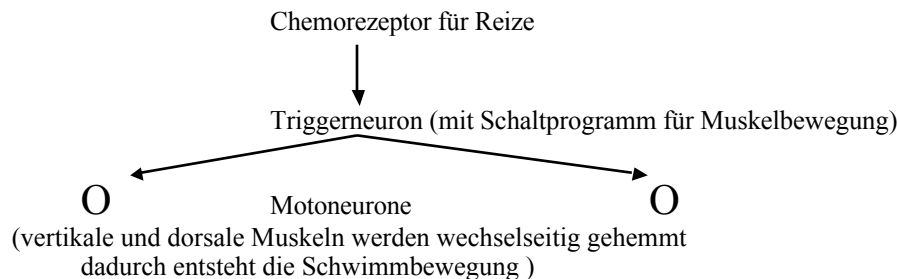
Bei der gleichzeitigen Reizung von unterschiedlichen Gebieten im Gehirn:

- gegenseitige Hemmung
- gegenseitige Verstärkung
- Alternierendes Verhalten (z.B. Fressen und Ausschauhalten)

2.2.1 Untersuchung an Wirbellosen

Die Schwimmschnecke hat nur drei Ganglien. Die Reizung kann auf chem. Weg durch Auftropfen von NaCl erfolgen.

Steuerung des Fluchtschwimmens:



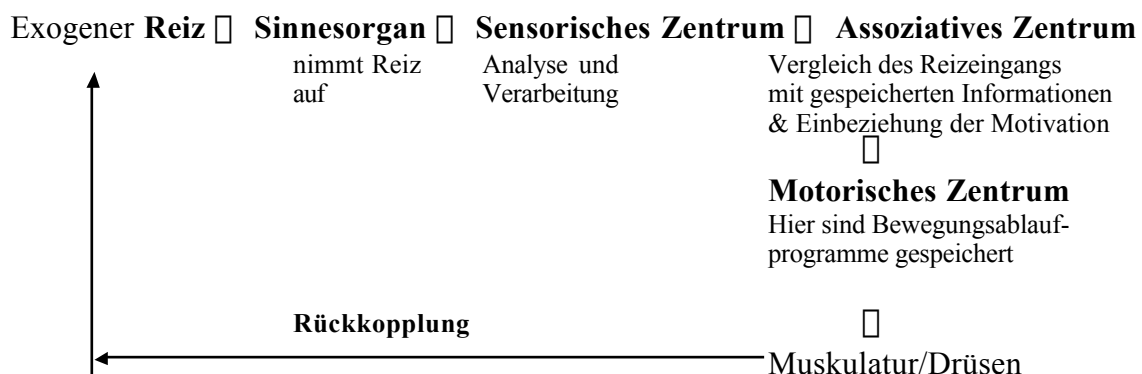
Bei der Untersuchung des Fluchtschwimmens der Meeresschnecke wurde durch intracelluläre Ableitungen ein Kommandoneuron gefunden, das den aus mehreren Neuronen aufgebauten Mustergenerator veranlaßt, das Programm Fluchtschwimmen abzuspielen.

Dieses Fluchtschwimmen kann auch durch das Auftropfen von NaCl ausgelöst werden.

Insekten haben ein Strickleiternnervensystem. Bei Grillen lassen sich durch Reizung bestimmter Gehirnzellen verschiedene Signalarten auslösen. Einer jeden solchen Region kann eine bestimmte Signalart zugeordnet werden.

2.2.2 Verhaltenskette

Darunter versteht man den Sinneseingang bis zum Verhalten, an dem 3 Gehirnzentren beteiligt sind:



Zwischen den sensorischen, motorischen und assoziativen Zentren findet untereinander eine ständige Rückkopplung statt.

2.2.3 Phonotaxis

Durch Phonotaxis finden Grillenmännchen das Weibchen.
Die Lockrufe können durch

1. Silbenabstand
2. Tonhöhe
3. Lautstärke

modifiziert werden.

Das Tympanal-Organ ist das Gehörorgan der Grille und befindet sich im Kopfbereich. Über dieses Organ kann die Grille auch Töne aufnehmen, die für sie nicht von Bedeutung sind. Es besteht aus:

1. **Hochpaßzellen** □ reagieren auf kurze Silbenfolgen
2. **Tiefpaßzellen** □ reagieren auf lange Silbenfolgen

Diese geben die Erregung an die **Bandpaßzelle** weiter. Diese reagieren aber nur, wenn von beiden Zellen die gleiche Reizstärke kommt (also im mittleren Frequenzbereich). Es handelt sich dabei um eine sog. Und-Schaltung, d.h. beide Zellen müssen gereizt werden.

Grillen haben auf beiden Seiten ein solches Tympanal-Organ. Von diesen wird die Erregung an die Omega-Zellen weitergegeben, die ebenfalls auf beiden Seiten vorhanden sind.

Die beiden Omega-Zellen hemmen sich bei Reizung gegenseitig.

Nur wenn die Grille direkt auf das Weibchen zugeht, werden beide Omega-Zellen gleich stark gereizt. Kommt sie vom direkten Weg ab, so ist die Hemmung auf der einen Seite stärker und es erfolgt eine Richtungskorrektur. Die Kontrolle der Bewegung erfolgt also durch sensorische Rückkopplung.

2.3 Visuelle Wahrnehmung

2.3.1 Aufbau der Netzhaut

In der Netzhaut liegen die Sinneszellen auf der dem Licht abgewandten Seite. Die Sehzellen geben die Erregung über **Bipolarzellen** an **Ganglienzellen** weiter. Dabei sind mehrere Sehzellen mit einer Bipolarzelle verbunden. Mehrere dieser Bipolarzellen werden wiederum von einer Ganglienzelle zusammengefaßt.

Auf der Ebene der Sinneszellen bestehen über die sog. **Horizontalzellen** Querverbindungen. Solche Querverbindungen bestehen über **amakrine Zellen** auch zwischen Ganglienzellen.

Rezeptive Felder: Größe des Bereichs von Sehzellen, der auf eine Ganglienzelle zusammengefaßt wird.

Die R.F. sind in der Peripherie groß, im gelben Fleck (Bereich des schärfsten Sehens) sehr klein (dort 1:1 Verschaltung)

In Rezeptiven Feldern werden hemmende und erregende Synapsen verschaltet.

2.3.2 Der visuelle Reiz: Beute bei Kröten

Das Auge der Kröte kann keine statischen Bilder wahrnehmen.

Die Entscheidung, daß es sich bei einem Objekt um Beute handelt, trifft die Kröte immer dann, wenn die Zunahme der Größe in Längsrichtung größer ist als in Querrichtung (Objekt muß also länglich sein).

Die Reize werden von der Retina auf das Tectum opticum und die Prætectale Region des Thalamus verteilt.

Ausschalten des Tectum opticum □	Kein Beutefangverhalten
Ausschalten der Prætectalen Region □	Differenzierung des Wahrgenommenen ist nicht mehr möglich. Die Kröte schnappt nach allem, was sich bewegt.

Funktion der Rezeptiven Felder:

Die R.F. sind bei Kröten unterschiedlich groß. Werden mehrerer dieser Felder gleichzeitig gereizt, wird Fluchtverhalten ausgelöst.

2.4 Neurophysiologisches Korrelat zur Motivation

Bei der elektrischen Reizung von Bereichen des Stammhirns bei Hühnern konnte festgestellt werden, daß dadurch nicht Motorprogramme direkt aktiviert werden, sondern motivierende Mechanismen (d.h. die Handlungsbereitschaft durch elektrische Reizung gesteigert wird)

1. Von demselben Reizpunkten aus können, in Abhängigkeit von den verfügbaren Objekten der Umwelt, verschiedene Verhaltensweisen abgerufen werden. (z.B. Aggressionsreiz und Faust gezeigt als Auslösereiz □ schwaches Drohen / Aggressionsreiz und Freßfeind □ Angriff)
2. Fehlten solche Außenreize konnte man Appetenzverhalten beobachten.
3. Durch Hirnreize kann ebenso ein Umstimmen erfolgen. (z.B. Huhn gackert erst und schläft dann □ Rückgang der Handlungsbereitschaft)
4. Durch gleichzeitige Reizung in verschiedenen Bereichen konnten sogar unterschiedliche Handlungsbereitschaften aktiviert werden. Es kam dabei zur:
 - a) gegenseitige Hemmung
 - b) gegenseitige Verstärkung
 - c) Auftreten von beiden Verhaltensweisen

(z.B.: Fluchtbereitschaft unterdrückt schon bei sehr geringen Stromstärken das Fressen, nicht hingegen das Brüten)

Folgende Phänomene konnten beobachtet werden:

Mitteln = Verminderte Intensität beim gleichzeitigen Reizen von Handlungsbereitschaft zum Sichern und Aufmerken.

Verhindern= Gleichzeitiges Reizen von Handlungsbereitschaft zum Brüten und zur Flucht führt zum Unterdrücken des Fliehens

2.4.1 Motivationszentren bei Säugetieren

1. Lateraler Hypothalamus □ Hungerzentrum
2. Zentrale Areale des Hypothalamus □ Sättigungszentrum
3. Latenter Hypothalamus □ Durstzentrum
4. Amygdala □ Sexualsteuerzentrum

Zellen im Hungerzentrum sprechen außer auf Reize aus dem NS auch auf eine Veränderung der Glukosekonzentration im Blut an, Zellen im Durstzentrum auf Veränderungen im Flüssigkeitshaushalt.

3 Endokrinologische Ethologie

3.1 Allgemeines

Das neuronale System ist zuständig für kurzfristige und schnelle Effekte. Das Hormonsystem steuert langfristige Effekte.

Elektrische Nervenimpulse werden über Nervenzellen nur an spezifische Empfänger weitergeleitet. Über das Hormonsystem erfolgt durch die Ausschüttung in die Blutbahn eine „Meldung an Alle“. Nur die Organe mit entsprechenden Rezeptoren reagieren. Hormone sind nicht art- sondern wirkungsspezifisch und werden in Drüsen mit innerer Sekretion, in Gewebszellen oder in speziellen Nervenzellen gebildet.

Oberstes Steuerzentrum des Hormonsystems ist der Hypothalamus mit Hypophyse und Epiphyse.

Informationsfluß am Beispiel von Streß:

Umweltsignal



Sinnesorgan



ZNS



Hypothalamus



(Schüttet Releasing-Hormone aus / ACTH-RH)

Hypophysenvorderlappen



(Schüttet Corticotropin aus / ACTH)

Nebennierenrinde



setzt Cortisol frei

Negative Rückkopplung
Cortisol hemmt die
Freisetzung von ACTH-RH
& ACTH

3.2 Einteilung der Botenstoffe

1. Transmitter Acetylcholin, Adrenalin, Serotonin, Glycin
□ wirken nur lokal und kurzfristig an Synapsen

- 2. Modulatoren Endorphine, Enkephaline
 wirken kurzzeitig und regulierend, d.h. sie verstärken oder hemmen die Wirkung von Transmittern
- 3. Hormone Insulin, Glucagon, Prolactin
 wirken längerfristig (Stunden, Tage, Wochen) und regulieren die peripheren Organe. Ihre Verteilung erfolgt über den Blutkreislauf.

Bildungs- und Wirkungsort sind räumlich verschieden.

3.3 Methoden der Endokrinologie

1. **Entfernen der Hormonquelle** und Auslösen des Verhaltens durch Injektion oder Reimplantation
(Bsp.: Entfernen der Hoden bei Hähnen. Nur die, bei denen Reimplantation durchgeführt wurde, zeigten danach das typische Verhalten von Hähnen.)
2. **Bestimmung des Hormontiters**
Bestimmung der Hormonkonzentration im Blut. Untersuchung auf Korrelation zwischen Hormonspiegel und Verhalten. (Bsp.: Streß und Hormonkonz.)
3. Induktion von Verhaltensänderungen durch **Hormoninjektion**
(Bsp.: Auslösung von Paarungsverhalten im Herbst)
4. Bestimmung der Wirkorte durch **radioaktive Markierung** der Hormone oder deren Bestandteile

3.4 Wirkung von Hormonen

Im ZNS ist die Wirkung von Hormonen an bestimmte hormonsensitive Bereiche gebunden. Hormone können aber auch auf Motorik (Testosteron bewirkt eine Verstärkung der Armmuskulatur beim Froschmännchen während der Fortpflanzungszeit) und das Verhalten Einfluß nehmen (Testosteron erhöht die Aggressionsbereitschaft). Auch Reifungsprozesse und die Differenzierung der Geschlechter sind durch Hormone geregelt. Am besten erforscht ist das

Fortpflanzungsverhalten.

Abfolge:

1. Bildung und Aufrechterhaltung eines Reviers
2. Balzverhalten; Signal, daß Geschlechtszellenreifung einsetzt
3. Koordinierte Gametenreifung und -freisetzung
4. Aufzucht der Nachkommen

(Hypophysen-Hypothalamus-Gonaden-

Achse)

Dabei erfolgt die Koordination der Verhaltensweisen der Partner durch Kommunikation über:

- optische Signale
- akustische Signale
- taktile Signale
- chemische Duftstoffe

Hormone sind von Außenfaktoren abhängig

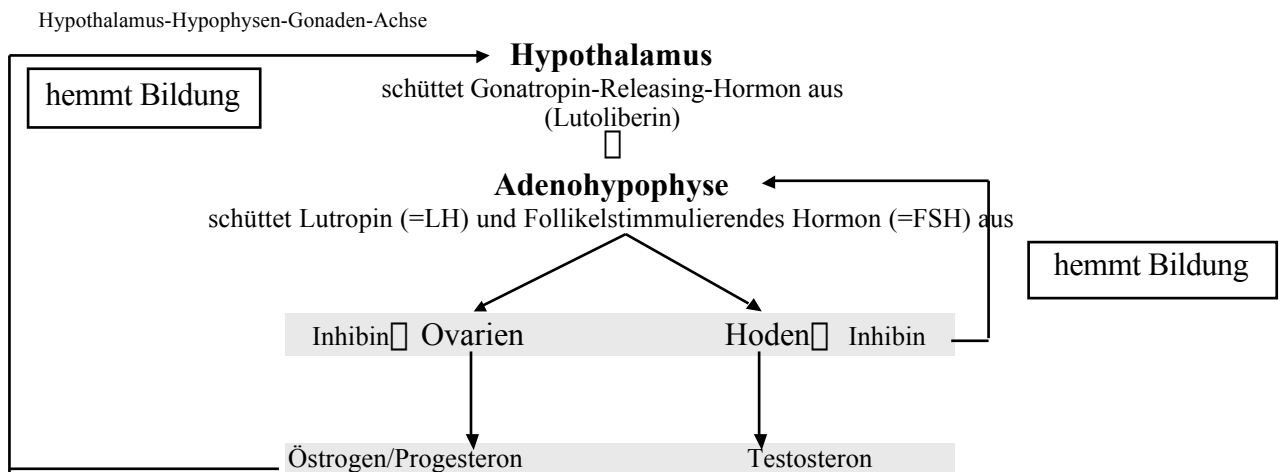
- Fortpflanzungszyklus
- Jahreszeit (Fortpflanzungsverhalten ist bei Vögeln abhängig von der Tageslänge)
- soziale Reize (z.B. die sexuellen oder aggressiven Verhaltensweisen der Artgenossen / Balzgefieder)
- Rückkopplung durch das eigene Verhalten der Tiere auf die Hormonausschüttung

Diese Rückkopplung kann z.B. folgendermaßen erfolgen:

Artgenossen senden Signale in Form von Verhalten/Färbung/Duftstoffen aus (Fortpflanzung). Diese Signale werden aufgenommen und bewirken über das ZNS eine Verhaltensreaktion und eine hormonelle Reaktion. Diese Veränderung macht sich ihrerseits über Verhalten/Färbung/Duftstoffe bemerkbar und wirkt damit ebenfalls auf die Artgenossen.

(Schaubild S. 58)

3.4.1 Regulation der Produktion der Sexualhormone über die Hypothalamus-Hypophysen-Gonaden-Achse



3.4.2 Zusammenhang zwischen Hormonen und Verhalten

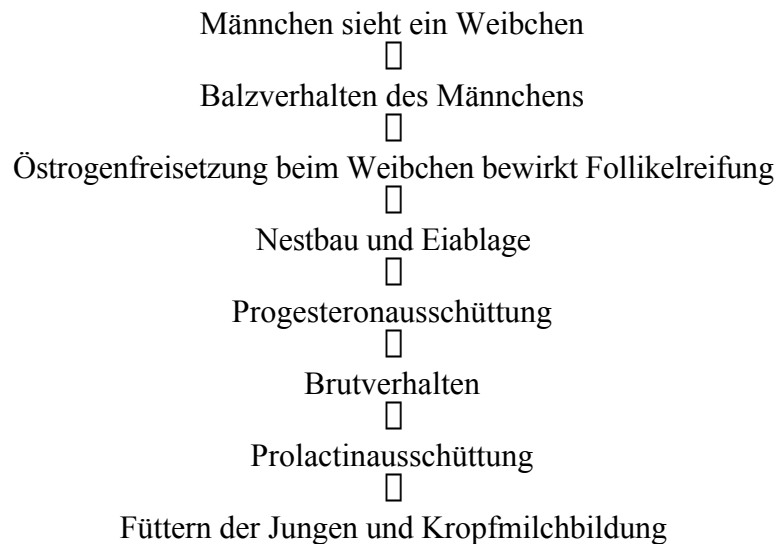
a) Beobachtung des Hormontiters bei Meerschweinchen

Mit dem sozialen Rang eines Meerschweinchenmännchens in einer Gruppe steigt auch dessen Testosteronkonz. im Blut.

Zu einer Erhöhung der Konz. kommt es, wenn der Rang eines Meerschweinchenmännchens durch ein rangniedereres in Frage gestellt wird.

Der Erhöhte Testosterongehalt ergibt sich erst durch die Konfrontation und die Aggression, löst diese aber nicht aus. Durch den höheren Hormonspiegel sinkt lediglich die Schwelle für aggressive Reaktionen.

b) Schema der Verknüpfung zwischen Inneren und Äußeren Signalen am Beispiel der Lachtauben:



c) Streß und die Wirkung von Stressoren

Stressoren sind Faktoren, die Streß auslösen können.

Angst/Verletzungen/Unterlegenheit/Überbevölkerung

Die Streßreaktionen werden vom Hormonsystem gesteuert. Ziel ist es dabei eine bessere Anpassung des Organismus an die Situation zu erreichen.

Hypothalamus aktiviert das Sympathische Nervensystem □ Nebennierenmark schüttet Adrenalin aus □ es kommt zur Erhöhung des Blutdrucks und der Atemfrequenz.

Wenn Streß jetzt weiter anhält erfolgt eine längerfristige Anpassung:

Hypophyse schüttet Corticotropin aus □ bewirkt Freisetzung von Corticoiden aus der Nebennierenrinde □ dadurch werden die Keimdrüsen gehemmt und der Blutzuckerspiegel erhöht.

d) Verteidigungsverhalten

Nach einer Auseinandersetzung kommt es zu einer Erhöhung des Testosteronspiegels im Blut. Daraus ergibt sich eine Erhöhung der Bereitschaft schon schwache Signale mit aggressivem Verhalten zu beantworten.

Gewinner: Erhöhung der Verhaltensbereitschaft durch Testosteron

Verlierer: Erniedrigung der Verhaltensbereitschaft durch Corticosteroide

Hormone lösen ein Verhalten nicht direkt aus, sondern beeinflussen die Bereitschaft zum Verhalten.

3.5 Übersicht über einige Hormone

Hormon	Bildungsort	Wirkung
Angiotensin II	Niere durch geringes Blutvolumen	Durst
Testosteron	Hoden	männl. Sexualverhalten und Entwicklung
Östrogen	Ovarien	weibl. Sexualverhalten und Entwicklung
Cortisol	Nebennierenrinde	submissives Verhalten
Adrenalin	Nebennierenmark	Kampf-/Fluchtverhalten
Oxytocin	Hypophyse	Stillverhalten

Die Rückbildung der Hormone in ihre Ausgangsstoffe erfolgt durch Proteinsynthese

4 Chronobiologie

Verhaltensweisen unterliegen, wie auch physiologische Prozesse (Körpertemperatur, Blutdruck, Puls und Urinabscheidung), meist einer Tagesperiodik.

Die Tagesperiodik entsteht durch das Zusammenwirken der endogenen Circadianen Periodik und der exogenen Zeitgeber.

Als **exogene Zeitgeber** kommen alle im Tagesablauf schwankenden Umweltbedingungen in Frage (Bsp.: Licht, Temperatur, Luftfeuchtigkeit), aber auch soziale Zeitgeber wie z. B. das Verhalten der Artgenossen

Der Begriff **Circadiane Periodik** besagt, daß es sich hierbei nur ungefähr um die Phasenlänge eines Tages handelt.

Durch die Haltung von Tieren oder Menschen unter konstanten Bedingungen, ohne exogene Zeitgeber, kann die **endogene Periodik** bestimmt werden. Diese liegt beim Menschen bei etwa 21-24 Stunden, bei den Säugetieren allgemein im Bereich von 20-28 Stunden.

(**Freilaufender Rhythmus** = Rhythmus, der bei konstanten Außenbedingungen immer erhalten bleibt.).

Die Phasenverschiebung zwischen der circadianen Periodik und dem natürlichen Tag-Nacht-Wechsel wird durch die exogenen Zeitgeber korrigiert.

Durch künstliche Verlängerung oder Verkürzung der Tageslänge kann die Tagesperiodik in bestimmten Grenzen verändert werden.

Kontrolle der endogenen Rhythmik durch Schrittmacher im Gehirn:

Ein solcher Schrittmacher liegt bei Säugetieren in den im Zwischenhirn gelegenen **Subrachiasmatischen Kernen (SCN)**. Licht das auf die Retina fällt, löst Reize aus, die in das SCN gelangen. Dort befinden sich Oszillatoren, die sich den äußeren Zeitgebern anpassen. Von diesen SCN gehen efferente Bahnen zur Zirbeldrüse und dem Hypothalamus. Die Zirbeldrüse bildet bei Dunkelheit oder Dämmerung Melatonin, welches als Schlafmittel wirkt.

Der Nachweis, daß es sich bei der Zirbeldrüse tatsächlich um einen Schrittmacher handeln muß, wurde erbracht, indem Tieren diese Drüse entfernt und durch die eines anderen Tieres mit anderer Rhythmik ersetzt wurde. Diese andere Rhythmik konnte dann bei den Versuchstieren beobachtet werden.

Weitere Rhythmen

Einer ultradianen Rhythmik unterliegen die Schlafphasen, Hormon- und Harnabgaben. Der infradiane Menstruationszyklus der Frau ist rein endogen bestimmt und schwankt zwischen 21-35 Tagen.

Anuale Rhythmik	Jährlicher Rhythmus (z.B. Fortpflanzung)
lunare Rhythmik	Monatlicher Rhythmus

5 Orientierung

= Die Orientierung im Raum auf ein Ziel hin. Diese entsteht durch:

- a) **Rotation**
- b) **Translation**

Dazu muß das Ziel zunächst erkannt werden und muß dafür folgende Voraussetzungen erfüllen:

- a) Es muß ein Erkennungszeichen haben (Form, Farbe, Geruch)
- b) Die Lokalisation über Raumwert muß möglich sein.

5.1 Orientierungsreize

1. Gradientenfelder □ Felder mit abgestufter Reizstärke, z.B. Maximale Reizstärke am Ziel
2. Geradlinige Felder □ Felder in denen die Reizstärke konstant bleibt, z.B. Schwerefeld, Sonnenlicht
3. Fixpunkte/Wegemarken □ Auffallende Objekte wie Bäume o.ä.
4. Fährten □ künstlich hergestellte Wegemarken, z.B. von Ameisen

5.2 Messung der Reize

Die Wahrnehmung des Reizfeldes erfolgt durch:

1. Rasterorgane (Auge) □ der Bereich mit der höchsten Reizdichte wird erkannt

2. Bisensorverfahren □ simultan wird die Erregungsdifferenz zwischen rechts und links erfaßt. (Phonotaxis bei der Grille)
3. Unisensorverfahren □ Sukzessive wird die Erregungsdifferenz bestimmt durch Bewegungen des Sensors im Raum (Riechen)
4. Zeitdifferenzverfahren □ Erfassung der Zeitdifferenz zwischen dem Eintreffen des Reizes im 1. und im 2. Sensor (Ultraschallorientierung bei Fledermäusen)
5. Gradientenmeßverfahren □ können über Bi- oder Unisensorsysteme erfolgen

5.3 Kinese

Die K. ist die einfachste Form der Bewegung und ist unabhängig von den räumlichen Eigenschaften des Reizes. Sie ist nicht zielorientiert. Das Tier beantwortet Veränderungen in der Reizintensität mit einer Änderung der Bewegungsaktivität oder mit Richtungsänderungen, die keinen Bezug zum Reiz haben.

Dabei können die Bewegungsaktivität oder die Richtungsänderung proportional zur Reizstärke sein.

Bsp.: Kellerasseln, die feuchten Ort suchen

5.4 Taxis

Als Taxis bezeichnet man eine Bewegung, die auf ein Ziel gerichtet ist. Diese kann negativ (von der Reizquelle weg) oder positiv sein.

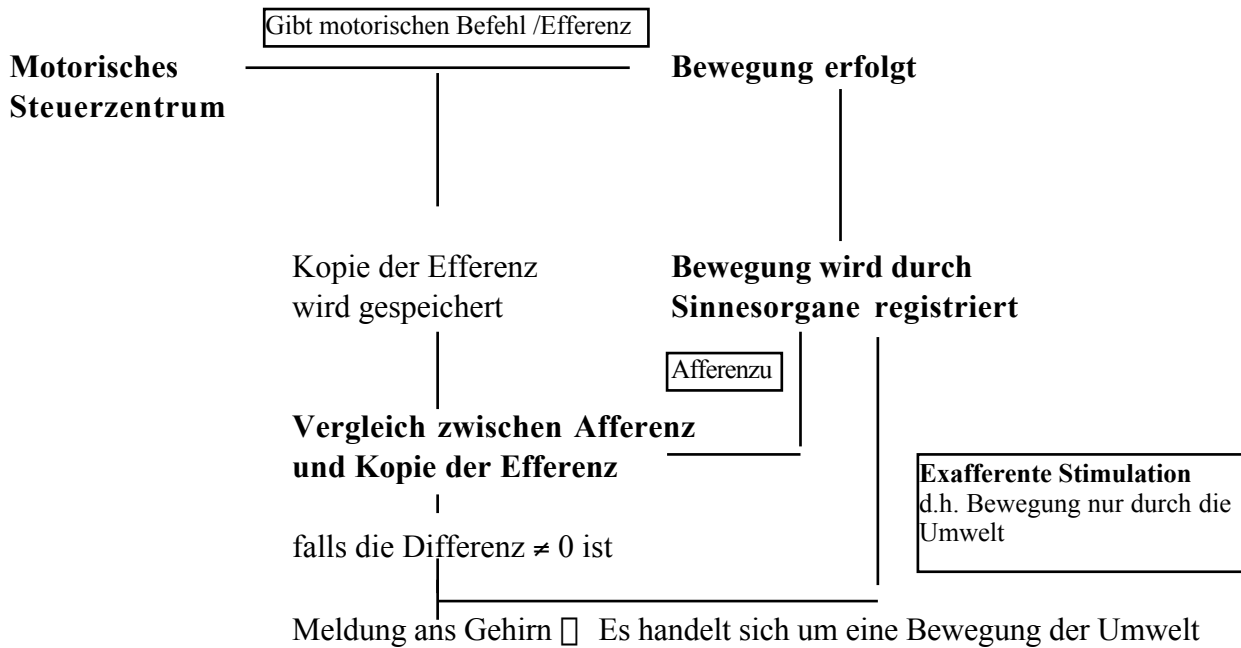
Man unterscheidet:

- **Phototaxis** Lichtreiz
- Chemotaxis Chem. Reiz
- Geotaxis Bewegung im Schwerfeld
- Anemotaxis Orientierung an der strömenden Luft
- Rheotaxis Strömung des Wassers
- **Klinotaxis** Orientierung wird durch ständige Intensitätsmessung mit Hilfe eines pendelnden Sinnesorgans ermöglicht
Bsp.: Larve/bewegt sich von der Lichtquelle weg/Pendelt mit lichtempfindlichen Vorderende/solange Intensität beim Ausschlag nach links und rechts gleich ist, behält sie die Richtung bei
- **Tropotaxis** Orientierung mittels zwei symmetrisch angeordneter Sinnesorgane. Tier steuert geradeaus, wenn beide Sinnesorgane die gleiche Reizintensität melden.
Bsp.: Grille
- **Telotaxis** Es erfolgt keine mehrfache Messung, das Ziel wird einmal anfixiert
Bsp.: Libellenlarve schlägt gezielt nach Beute auch wenn sie danach geblendet wird
- Thigmotaxis Berührungsreize
- Menotaxis Einhalten eines bestimmten Winkels (z.B: Sonnenkompaß)

→ in der Regel werden mehrere Modalitäten des Reizes gleichzeitig erfaßt.

5.4.1 Das Reafferenzprinzip

Um eine Orientierung zu ermöglichen, müssen Einzelreize aus den Gesamtreizen herausgefiltert werden. Auch muß der Organismus über seine eigene räumliche Lage informiert sein und unterscheiden können, was auf der eigenen Bewegung, und was auf der Bewegung des Objekts beruht. Diese Unterscheidung erfolgt nach dem Reafferenzprinzip:



5.4.2 Navigation

Man unterscheidet:

1. Pilotierung □ Die Orientierung erfolgt anhand von Bodenmerkmalen
2. Kompaßorientierung □ Orientierung anhand des Winkels zu Schwerfeld
3. Navigation □ Ausrichten auf ein Ziel ohne Markierungspunkte (**Bsp.:** Brieftauben finden heim)

5.4.3 Orientierungsmechanismen

1. Luftdruck Zur Höhenbestimmung
2. Infraschall Gebirge werden so erkannt oder das Brandungsgeräusch gehört
3. Geruchsvermögen Schwer zu erklären, Fähigkeit zu Orientierung geht aber bei Mauerseglern bei Zerstörung der Nase verloren
4. Magnetfeldorientierung Vögel nutzen den Inklinationwinkel (Unterscheidung zwischen pol- und äquatorwärts)
5. Sonnenkompaß Es wird ein bestimmter Winkel zur Sonne eingehalten, die Bewegung der Sonne im Tagesablauf wird mit berücksichtigt. Zum Äquator hin ändert sich der Winkel pro Zeiteinheit weniger. Voraussetzung ist eine innere Uhr.

6. **Polarisiertes Licht** Das polarisierte Licht erlaubt eine Orientierung an der Sonne auch bei bedecktem Himmel
7. **Sternenkompaß** Erlernte Orientierung an der unterschiedlichen Rotation der Sterne, diese ist im Norden am geringsten
8. **Wind** Vögel erkennen Windstärke und -richtung, korrigieren die Drift erst am Ende eines Flugtages und können diese auch ohne Bezugspunkte (z.B. in der Wolken) bestimmen
9. **Landmarken** Jungvögel lernen diese beim ersten Mitflug (**Bsp.:** Staren) und behalten die Flugroute ihre Leben lang bei

Es werden immer mehrere Systeme nebeneinander verwendet, die sich gegenseitig korrigieren. Die Fähigkeit zur Kompaßorientierung ist angeboren, ihre Leistungsfähigkeit wird aber erlernt.

5.4.4 Lokalisation der Ziele

1. Durch erkennen an **spezifischen Merkmalen** (Geruch, Farbe, Form), dabei muß eine Unterscheidung nach konstanten und variablen Merkmalen getroffen werden. Vögel finden ihr Nest nicht wieder wenn man auffällige Landmarken versetzt.
2. **Messen der Entfernung**, diese erfolgt bei Vögeln durch die angeborene Dauer der Flugunruhe, läßt die Unruhe nach sind die Vögel am Ziel angekommen. Bienen messen die Entfernung anhand des Energieverbrauchs.
3. **Motorisches Programm**, dieses wird auf dem ersten Hinflug gelernt
4. **Suchstrategien**, genaue Orientierung wäre zu aufwendig, außerdem können so neue Gebiete erschlossen werden

5.4.5 Wanderungen

1. Dispersion, darunter versteht man die Zerstreung der Tiere in ihrem Brutgebiet
2. Invasion, darunter versteht man die Auswanderung von Teilen einer Population aufgrund von Überbevölkerung in andere Gebiete
3. Nomadisierung ist die Wanderung je nach Bedarf, z.B. wenn die Nahrung knapp wird. (Bsp.: Finken die Kiefern Samen fressen pendeln zwischen Schwarzwald und Australien je nach Angebot)
4. Vogelzug

beide **Weitstreckenzieher** haben ein einheitliches Überwinterungsgebiet, Geschlechter kommen gleichzeitig zurück.

Mittel-/Kurzstreckenzieher; hier bleiben die Männchen und ältere Vögel in der Nähe des Brutgebietes, die Weibchen ziehen weg.

Vorteil: Bei der Ankunft der Weibchen kann sofort mit der Fortpflanzung begonnen werden, da die Männchen die Revieraufteilung bereits vorgenommen haben. Eine Futterkonkurrenz wird vermieden

und **Teilzug**; hierbei wandert in Abhängigkeit von Futterangebot, Wetter Alter der Vögel nur ein Teil der Population ab

Standvögel; ersparen sich Verluste durch die Wanderung, haben länger Zeit die Jungen großzuziehen und können die besten Brutplätze bereits vor der Ankunft der Zugvögel besetzen.

Das Zugverhalten ist genetisch verankert und kann eingekreuzt werden. (**Bsp.:** Amsel war Zugvogel). Die innere Uhr terminiert den Zeitpunkt des Abfluges. Aber auch die Richtungsänderungen sind endogen terminiert, so sitzen Vögel in Rundkäfigen immer in die Richtung, in die ihre freien Artgenossen gerade fliegen.

Veränderungen während und vor dem Zug:

Während dem Flug werden vorher angelegte Fettdepots aufgebraucht, manche Arten stellen ihre Ernährung von Insekten auf Früchte und Samen um. Tagaktive Vögel gehen zum Fliegen bei Nacht über (Vorteil: kühler, Tag für Futtersuche, weniger Turbulenzen).

Das Fliegen erfolgt meist in Formation im Schwarm, weil sich dadurch eine Energieersparnis und ein besserer Schutz vor Freßfeinden ergibt. Aber auch die Orientierung und das Auffinden von Nahrungsquellen werden dadurch erleichtert.

5.4.6 Beispiele zur Orientierung und Kommunikation

1. Bienen

Finden Bienen eine neue Futterquelle, so kommen schnell auch andere. Markiert man diese Bienen, so kann man an ihnen im Bienenstock die sog. **Bienentänze** beobachten, mit denen sie den Artgenossen die Lage und die Entfernung des Futterplatzes mitteilen.

Rundtanz Wenn der Futterplatz weniger als 50m vom Stock entfernt ist, dann führt die Biene den Rundtanz aus. Er enthält keine Angabe über die Richtung, in der die Futterquelle liegt. Die alarmierten Bienen suchen in allen Himmelsrichtungen um den Stock herum.

Schwänzeltanz Er enthält Angaben über die Richtung und die Entfernung der Nahrungsquelle zum Stock. Je weiter die Entfernung ist, um so langsamer wird der S. ausgeführt. Bienen erfassen die Entfernung über den Energieverbrauch, d.h. über Füllsensoren im Magen. Die Richtung wird als Winkel zur Sonne angegeben. Über die Dauer des Schwänzeltanzes ist die Ergiebigkeit einer Nahrungsquelle kodiert.

2. Wüstenameisen

Die Ameise läuft auf der Suche nach Nahrung ungezielt aus dem Nest. Durch Vektornavigation findet sie wieder in die Nähe des Lochs zurück. Dort orientiert sie sich dann an Landmarken.

3. Hummeln

Hummeln haben den Nesteingang mit einem Duftstoff markiert.

Findet die Hummel beim Rückflug das Nest nicht sofort, dann fliegt sie an den Ausgangspunkt zurück und spult das Programm „Rückflug“ erneut ab.

4. Nachtaktive Tiere

Eulen orten ihre Beute ausschließlich durch Schallorientierung. Dabei können sie Links und Rechts durch laut/leise- Unterschiede zwischen den Ohren unterscheiden. Die Ohren sind höhenversetzt.

Fledermäuse orten ihre Beute durch Ultraschall. Dazu stoßen sie zunächst Peillaute in größeren Zeitabständen aus. Sobald sie etwas geortet haben, steigt die Häufigkeit der ausgestoßenen Laute. Dieses Echosystem benutzen sie auch zur Orientierung. Sie sind in der Lage sich aufgrund ihres guten Raumgedächtnisses ein mental repräsentiertes Bild zu erstellen. Anhand des Echos können sie auch Oberflächenstrukturen und Hindernisse erkennen.

Funktionsweise:

Objektentfernung	<input type="checkbox"/>	erkennt die Fledermaus an der Laufzeit des Echos
Richtung	<input type="checkbox"/>	erkennt die Fledermaus an der Laufzeitdifferenz zwischen Rechts und Links
Objektgröße	<input type="checkbox"/>	Lautstärke des reflektierten Schalls
Bewegung/Flügel Schlag	<input type="checkbox"/>	Frequenzänderung des reflektierten Schalls

Nachteile

- Reichweite ist gering
- nur Sektoren können erfaßt werden
- Einige Schmetterlingsarten sind in der Lage, die Signale zu stören oder schon frühzeitig zu erfassen und können deshalb fliehen

6 Verhaltensontogenie

Die Verhaltensentwicklung kann mehr oder weniger stark von Lernprozessen beeinflusst werden. In der Wirbeltierreihe nimmt die Bedeutung des Lernens mit steigender Organisationshöhe zu.

Angeborene Verhaltensweisen	<input type="checkbox"/>	Artgedächtnis
Erlernete Verhaltensweisen	<input type="checkbox"/>	Individualgedächtnis

Als sensible Phase bezeichnet man eine Phase mit hoher Lernbereitschaft, in der äußere Faktoren das Lernen beeinflussen können.

Bsp.: Nachfolgeverhalten der Graugänse / Prägung kann nur kurz nach dem Schlüpfen erfolgen

6.1 Angeborene Verhaltensweisen

6.1.1 Kennzeichen von angeborenen Verhaltensweisen

Eine angeborene Verhaltensweise ist in den Erbanlagen vorgegeben und wurde durch die natürliche Selektion angepaßt.

Sie liegt mit Sicherheit vor, wenn Tiere eine hochgradig angepaßte Verhaltensweise bereits bei der ersten Durchführung in vollendeter Form zeigen. Solche Verhaltensweisen sind starr und unabhängig von Umwelteinflüssen und bei allen Individuen einer Art gleich.

6.1.2 Nachweis angeborener Verhaltensweisen

In **Kaspar-Hauser-Experimenten** wird den Tieren die Erfahrungsmöglichkeit entzogen, die eine Anpassung aufgrund von Lernen ermöglichen würde. Danach werden die Fähigkeiten der Kaspar-Hauser und die der unter natürl. Umweltbedingungen aufgewachsenen Individuen verglichen.

- Entzug sozialer Erfahrungsmöglichkeiten

Dorngrasmücken werden in schalldichten Kammern isoliert aufgezogen. Somit wird verhindert, daß sie die versch. Lautäußerungen durch Nachahmung erlernen können.

Ergebnis: Bei Dorngrasmücken ist der Gesang angeboren

- Entzug ökologischer Erfahrungsmöglichkeiten

Tannenameisen werden während der Aufzucht Tannen- und Laubbaumhölzer vorenthalten. Im Wahlversuch zeigten sie jedoch eine Bevorzugung der Tannenhölzer.

Ergebnis: Tannenameisen ist die Bevorzugung von Nadelhölzern angeboren.

6.1.3 Weitere Beispiele für angeborene Verhaltensweisen

- Frosch fängt Fliegen
- Grille singt ohne jemals einen Artgenossen gehört zu haben

6.2 Angeborene und erlernte Fähigkeiten

Es handelt sich dabei um Verhaltensweisen, die ausgehend von der erblichen Anlage durch individuelle Erfahrungen verbessert werden.

Bsp.: Eichhörnchen

Das Nüsseknacken können auch Eichhörnchen, die isoliert aufgezogen worden sind. Erfahrene Eichhörnchen haben diese Fähigkeit dagegen durch Versuch und Irrtum verbessert.

(Biolog. sinnvoll aufgrund der unterschiedlichen Nußarten.)

6.3 Reifung

Unter Reifung versteht man die von Lernvorgängen unabhängige Entwicklung angepaßter Verhaltensweisen, die bei ihrem ersten Auftreten noch nicht vollkommen ausgebildet sind.

6.3.1 Beispiele

- Kaulquappen, die unter Dauernarkose gehalten worden sind, zeigen gleich gut ausgebildete Schwimmbewegungen, wie Artgenossen gleich alte Artgenossen, die nicht unter Narkose gehalten worden sind.

- Eintägige Küken treffen beim Picken schlechter als ältere Artgenossen. Durch Aufsetzen einer Prismenbrille läßt sich Lernen am Erfolg verhindern. Trotzdem picken diese Küken nach 4 Tagen genauso gut wie die ohne Brille.

6.4 Ontogenetischer Funktionswechsel und Regression

- Kainogenese Sonderanpassungen von Jungtieren an die Lebensbedingungen
Bsp.: Schmetterling, der vor der Verpuppung als Raupe völlig anders lebt.
- Funktionswechsel Verhaltensweisen von Juntieren treten bei erwachsenen Tieren mit anderer Bedeutung wieder auf.
Bsp.: Milchtritt junger Hunde wird zu Pfötchengeben als Beschwichtigungssignal im Erwachsenenalter / Sperren von Jungvögeln wird später Element des Balzverhaltens
- Verhaltensregression Kindliche Verhaltensweisen treten zu späteren Zeitpunkten
wieder aufgrund von Altersschwäche oder mangelnder Fürsorge auf
Bsp.: Alzheimer / Hospitalismus
- Retardierung Stillstand der Entwicklung durch Unfall oder übertriebene Fürsorge

6.5 Neugier und Spielverhalten

6.5.1 Neugierverhalten

Das Neugierverhalten wird gezeigt, wenn ein neues Objekt/Reiz aus der Umwelt auftaucht. Es ermöglicht dem Tier eine Verbesserung seiner Überlebenaussichten und ein Kennenlernen seiner Umwelt.

Die Auslöser für Neugierverhalten sind unspezifisch. Es erfolgt eine schnelle Habituation, d.h. schon nach kurzer Zeit wird der Gegenstand nicht mehr beobachtet.

6.5.2 Spielverhalten

Spielverhalten zeigt die folgenden Merkmale:

1. Dem Spiel fehlt der spezifische Ernstbezug, es ist häufig auf Ersatzobjekte ausgerichtet
Bsp.: Katze spielt mit Wollknäuel / Jungfuchse wechseln beim Kampfspiel von der dominierenden zu der unterlegenen Rolle, die Beißbereitschaft ist dabei gehemmt
2. Einzelelemente, auch von unterschiedlichen Verhaltensweisen sind freier kombinierbar als im Ernstfall / Übertreibungen / Wdhs
3. Lebenswichtige Handlungsbereitschaften hemmen das Spielverhalten
Bsp.: Tiere spielen nicht bei Hunger oder Gefahr
4. Spielverhalten bedarf keiner Endhandlung

Bsp.: Spielverhalten bei Katzen ist beliebig oft auslösbar.

5. Rascher Rollenwechsel möglich (Wechsel zwischen Angreifer/Opfer)
6. Ansteckende Wirkung des Spielens

Ziele des Spielverhaltens:

- Sicherheit über den eigenen Körper erlangen
- Training der Muskulatur
- Differenzierung der Sinnesorgane und des ZNS. Durch die unterschiedlichen Reizeindrücke wird Reizarmut vermieden.
- Erfahrung mit den versch. Körperfunktionen
- Einüben sozialer Rollen und Üben von Verhaltensweisen

Bei **artspezifischen Spielen** handelt es sich vorwiegend um Bewegungsspiele, in denen Kampf, Flucht, Fortpflanzung und Nahrungserwerb ausprobiert werden.

Bsp.: Beißspiele bei Raubtieren □ Beißhemmung und rascher Rollenwechsel

Fortpflanzungsspiele □ Gartengrasmücken balzen schon im Alter von 4 Wochen

Nahrungserwerbsspiele □ sind häufig auf ungenießbare Objekte gerichtet

Individualspiele sind besonders für die Anpassung an die Umwelt von Bedeutung. Sie sind besonders durch schöpferisches Verhalten und Experimentieren gekennzeichnet.

Bsp.: Junger Schimpanse lernt spielerisch Kisten und Stock zu benutzen um an die Bananen zu kommen

Ontogenese des Spielverhaltens beim Menschen:

1. Objektspiele am eigenen Körper
2. Objektspiele mit der Umgebung □ Spielen mit Gegenständen, Imitation (ab 12 Monate)
3. Sozialspiele □ Spielerisches Auseinandersetzen mit soz. Rollen

6.6 Lernen

Lernprozesse ermöglichen eine individuellere Anpassung der Individuen an die Umweltbedingungen als angeborenes Verhalten. Solche Anpassungen können innerhalb von Stunden erworben werden, die jederzeit wieder durch andere ersetzt werden können. Erlerntes Verhalten hat allerdings auch den Nachteil, daß es, wird es nicht wiederholt, vergessen werden kann. Erlernte Verhaltensweisen laufen, im Gegensatz zu den angeborenen, nicht gleich bei der ersten Ausführung in vollendeter Form ab.

6.6.1 Teilmechanismen des Lernens

1. Aufnahme der Information
2. Auswahl der Information
 - a) über die peripheren Sinnesorgane
 - b) über das ZNS
3. Kurz- oder langfristiges Einspeichern von Informationen
4. Abrufen der Information bei Bedarf

Es liegt eine **artspezifische Lerndisposition** vor, d.h. die Fähigkeit zu Lernen ist eng an die Bedingungen im natürlichen Lebensraum und die Lebensweise gekoppelt

Bsp.: Ratten lernen besser sich im Labyrinth zurechtzufinden als Pferde (vgl. natürlicher Lebensraum)

6.6.2 Verschiedene Arten des Lernens

1. **Programmiertes Lernen**

Diese Form des Lernens tritt besonders bei Wirbellosen auf, deren Verhalten weitgehend angeboren ist und nur an ganz bestimmten Stellen eine Anpassung ausschließlich durch Lernen möglich ist.

Bsp.: Grabwespe merkt sich einmal bei der morgendlichen Inspektion, wieviele Raupen sie in die verschiedenen Nester bringen muß. Danach verteilt sie ohne nochmaliges Kontrollieren; Veränderungen im Laufe des Tages werden nicht mehr bemerkt. / Biene lernt Lage der Nahrungsquelle erst kurz vor dem Wegflug.

Habituation (kurzfristig) / **Gewöhnung** (längerfristig)

Wird Verhalten, das keine Konsequenz hat, immer wieder durch den gleichen Reiz ausgelöst, dann lernt das Tier, daß dieser Reiz unwichtig ist. Die Habituation ist reizspezifisch. Durch einen veränderten Reiz kann das Verhalten aber dennoch ausgelöst werden.

Bsp.: Reizung einer Libellenlarve mit Lichtpunkt löst nach einiger Zeit keinen Fangschlag mehr aus, durch Antippen ist Auslösung aber dennoch möglich

Warm-up-Phase = Zunächst erfolgt bei Dishabituation durch anderen Reiz ein Ansteigen der Reaktionsintensität, bis es ebenfalls wieder zur Habituation kommt.

Bsp.: Zebrafinkenmännchen bekommt neuen Nachbarn □ Aggression

3. **Prägung**

Darunter versteht man Lernprozesse, die nur in einer sensiblen Phase ablaufen können und irreversibel sind. Das Objekt einer Prägung muß ins Schema passen (Vogel kann nicht auf Elefant als Geschlechtspartner geprägt werden) und es liegt meist eine Disposition für arteigene Verhaltensweisen vor.

- Sexuelle Prägung auf Geschlechtspartner (Schwule Enten)
- Nachfolgeprägung bei Graugansküken nach dem Schlüpfen
- Sensorisch-motorische Prägung des Gesangs bei Zebrafinken durch den Vater / kann durch Testosterongaben ausgelöst werden

4. **Assoziatives Lernen**

- Wird ein neuer Reiz als Auslöser für eine bestehende Verhaltensweise gelernt, so spricht man von **klassischer Konditionierung**. Die zeitliche Nähe von bedingtem und unbedingtem Reiz, die Motivation und die Wiederholung sind dabei wichtige Einflußgrößen.

Licht	□	Pupillenerweiterung
Licht + Klingeln	□	Pupillenerweiterung
Klingeln	□	Pupillenerweiterung

Der neutrale Reiz Ton wurde zum bedingten Reiz und erzeugt jetzt auch die Reaktion

- Wird eine neue Verhaltensweise an eine bestehende Reizsituation gekoppelt, so spricht man von **operanter Konditionierung**. Die Auftretenshäufigkeit einer zufälligen Verhaltensweise wird dabei durch positive oder negative Verstärker (Belohnung/Bestrafung) verändert.

Skinner-Box: Ratte berührt in der neuen Umgebung im Zuge des Erkundungsverhaltens einen Hebel, auf dessen Betätigung Futter abgegeben wird. Nachdem dies mehrmals geschehen ist, lernt die Ratte, daß sie sich so Futter beschaffen kann. Durch Ausbleiben der Futtergabe wird Assoziation gelöscht.

Im Labyrinthversuch sinkt die Anzahl der Fehlentscheidungen schneller, wenn die richtigen Entscheidungen belohnt werden

- **Nachahmung** findet in der Regel nur innerhalb einer Art statt und kann nur bei Vögeln und Säugetieren beobachtet werden. **Bsp.:** Meisenpopulation in England hat gelernt, den Stanioldeckel der Milchflaschen zu durchpicken.

4. **Höhere Lernleistungen**

Diese setzen ein inneres Bild von der Umwelt voraus. Man spricht auch vom **Lernen durch Einsicht**. Dabei werden beispielsweise Werkzeuge ohne vorheriges Ausprobieren oder durch

Nachahmung nach einer Zeit des Überlegens, zielgerichtet eingesetzt. Dies geschieht durch Kombination von Gedächtnisinhalten. Die Handlung wird mental vorentworfen.

Bsp.: Schimpanse / Bananen hängen an der Decke / Kisten + Stab sind im Käfig, er kennt deren Einsatzmöglichkeiten □ Schimpanse überlegt sich erst die richtige Lösungsstrategie und handelt dann.

6.6.3 Phasen der Gedächtnisbildung und deren neurophysiologische Korrelate bei Säugetieren und dem Menschen

Gedächtnistyp	Physiologischer Vorgang
Ultrakurzzeitgedächtnis	Gesteigerte neuronale Aktivität an den Synapsen / Kann durch Elektroschocks gelöscht werden
Kurzzeitgedächtnis	Aufgrund von Permeabilitätsänderungen der Membran kommt es zur verlängerten Aktivität / kann durch Na- oder Cl-Injektionen gelöscht werden
Labiles Gedächtnis	Es kommt wiederum zu einer Verlängerung der neuronalen Aktivität, die aber jetzt auf einer Hemmung der Na/Cl-Pumpe beruht.
Langzeitgedächtnis	Einlagerung der Informationen erfolgt durch Veränderung von Proteinstrukturen, die die Synapsen durchgängiger machen. Schließlich bilden sich neue Vernetzungsstrukturen der Neurone durch Veränderung der Verästelungen / Einlagerung kann durch Hemmung der Proteinsynthese verhindert werden

Die höheren Formen des Lernens werden bei Säugetieren und dem Menschen hauptsächlich durch den Cortex ermöglicht. Das limbische System beeinflusst über die Regelung der Motivation, die Aufnahme der Reize aus der Umwelt.

Experimente:

- Split-Brain-Versuch □ bei Ratten wird nur eine Hirnhälfte durch künstl. Erblindung auf einer Gesichtshälfte trainiert. Die untrainierte Hirnhälfte ist danach verkümmert
- Katzen werden in einer Umgebung mit ausschließlich senkrechten oder waagrechten Strichen aufgezogen □ können später nur diese Stricharten wahrnehmen.

6.6.4 Lernen bei wirbellosen Tieren

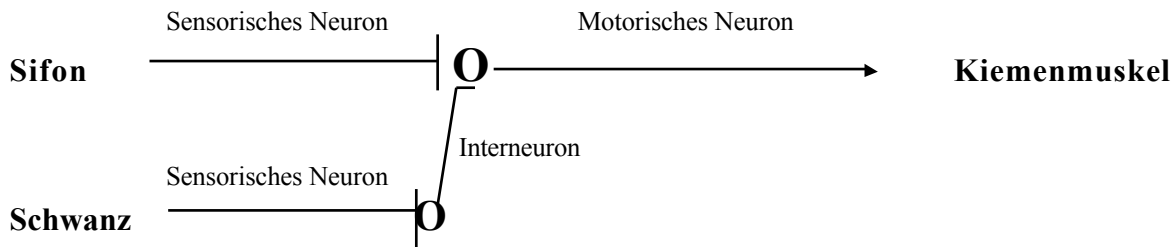
Diese Tiere besitzen keinen Cortex. Das Lernen erfolgt ausschließlich auf einer Veränderung der Aktivität der Synapsen.

Bsp.: Neuronaler Schaltkreis bei der Meeresschnecke Aplysia

Bei dieser Schnecke können durch Berühren Reflexe ausgelöst werden. Bei dauernder Auslösung kommt es zur **Habituation**.

Bei dauernder Reizung des Siphons tritt Reflex des Zusammenziehens nicht mehr auf. Dieser Rückgang beruht zunächst auf einer verringerten Ausschüttung des Transmitters an der Synapse. Die Langzeithabituation hingegen beruht auf einer Verringerung der Vesikel (=aktive Zonen der Transmitterfreisetzung) in der Synapse.

Es kann jedoch auch die **Klassische Konditionierung** vorgenommen werden.



- Neutraler Reiz Zwickeln in der Schwanz
- Unbedingter Reiz Reizung des Siphons bewirkt Zusammenziehreflex

Durch gleichzeitiges Reizen von Schwanz und Siphon wird der Neutrale Reflex zum bedingten Reflex. Das Zusammenziehen des Siphons ist jetzt auch durch Reizung des Schwanzes möglich.

Erklärung: Die Zahl der postsynaptischen Rezeptoren steigt, ebenso die Zahl der Vesikel in der präsynaptischen Membran des sensorischen Neurons vom Schwanz.

7 Evolution

Die beiden wichtigsten Evolutionsfaktoren sind Mutation und Selektion. Während die Mutation zufällig und ungerichtet eine Verbesserung der Anpassung bewirkt, wird durch die Selektion die Richtung bestimmt.

Verhaltensweisen unterliegen ebenfalls der Evolution, können aber auch Evolutionsprozesse verursachen. So z. B. durch die Wahl eines anderen Lebensraumes. Dadurch verändern sich die Selektionsbedingungen, was langfristig zu neuen evolutiven Anpassungen führt.

Eine Verhaltensweise setzt sich durch, wenn sie dem Individuum Vorteile bringt und sich damit dessen Nachkommenzahl erhöht.

7.1 Verhaltensgenetik

Jedes Verhalten stellt eine Anpassung an die Umwelt dar, die dazu dient, das Überleben zu sichern und sich in der Evolution bewährt hat.

Nur wenn die Kosten < Nutzen sind, kann sich eine Verhaltensweise durchsetzen. Der Selektionsvorteil einer Verhaltensweise wird über der Anzahl der überlebenden Nachkommen bestimmt.

Die Selektion belohnt das Überleben von Genen, nicht das des Individuums.

7.2 Steigerung der Fitness

Fitness= Beitrag eines Individuums, den es zum Genbestand der folgenden Generation liefert. Der Genpool hält ein Reservoir von Genen bereit, von denen jedes nur einen kleinen quantitativen Effekt in eine Richtung ausübt. Im Selektionsprozeß überleben nur die am besten angepaßten und erfolgreichsten genetischen Varianten einer Art. Im Verlauf der Generationenfolge ergibt sich somit eine immer bessere Anpassung der Art. Fitness wird gemessen an der Anzahl der überlebenden fortpflanzungsfähigen Nachkommen.

1. Durch **indirekte Fitness**, d.h. Verwandte, die keine eigenen Nachkommen haben, unterstützen solche mit Nachkommen. Wächterinnen opfern sich für das Überleben des Stocks. Da Verwandte, je nach Verwandtschaftsgrad, die gleichen Gene haben, kommt das altruistische Verhalten auch den eigenen Genen zugute. (Geschwister = gleiche Gene, Halbgeschwister nur noch $\frac{1}{2}$, Cousins noch $\frac{1}{8}$) (**Anzahl der Nachkommen der Verwandten**)
2. Durch **direkte Fitness (Anzahl der eigenen Nachkommen)**

Gesamtfitness setzt sich aus den Punkten 1. und 2. zusammen.

Unter **Anpassung** versteht man die Veränderung des Phänotyps, die zu einer verbesserten genetischen Eignung führt. Verhaltensanpassungen können sowohl genetisch verankert, als auch lernbedingt sein.

Als **Strategie** bezeichnet man die evolutive Lösung von Anpassungsproblemen

7.3 Formen der Fitness:

1. Als Individualfitness bezeichnet man die Optimierung der Leistungsfaktoren eines Individuums. Die Natürliche Auslese setzt am Phänotyp an. Nur genetisch verankerte Anpassungen können auf die Nachkommen übertragen werden.
2. Ökologische Fitness, darunter versteht man die Anpassung des Individuums an seinen natürlichen Lebensraum.
3. Reproduktive Fitness, darunter versteht man die Anzahl der fortpflanzungsfähigen Nachkommen

7.4 Selektion

Diese beruht auf Häufigkeitsverschiebungen von Genen innerhalb einer Population, dadurch kommt es in der Generationenfolge zu einer immer besseren Anpassung.

Die **Verhaltensökologie** befaßt sich mit der Frage nach dem Einfluß der Verhaltensweise auf die Fitness eines Individuums. (=Ultimate Faktoren des Verhaltens)

Die Selektion setzt am Phänotyp an. Solche Veränderungen im Phänotyp können genetisch oder auch lernbedingt sein. Vererbt werden aber nur genetisch bedingte Veränderungen.

Jede Verhaltensweise bringt auch einen Selektionsnachteil mit sich und kann sich nur durchsetzen, wenn die **Kosten-Nutzen-Analyse** (Optimalitätsanalyse) positiv ausfällt.

Bsp.: Balzender Vogel wird sowohl für das andere Geschlecht, als auch für Freßfeinde auffälliger

7.4.1 Verschiedene Arten der Selektion

■ häufigkeitsabhängige Selektion

Bsp.: Beschädigungskämpfer bei Hirschen

Beschädigungskämpfer töten den Gegner, wohingegen die Kommentkämpfer dies nicht tun und können sich dann mit dem Weibchen paaren. Kommentkämpfer sterben aber nicht aus, da sie den Beschädigungskämpfer meiden.

Je größer die Anzahl der Beschädigungskämpfer wird, um so kleiner wird der Vorteil, der daraus entsteht (hohe Wkt., daß Besch. auf Besch. trifft).

Bsp.: Als Satelliten bezeichnet man Frösche, die nicht quaken.

Steigt Zahl der Satelliten, so werden auch weniger Weibchen angelockt, der Vorteil des Nicht-Quakens geht zurück. (ESS)

Bsp.: Grillen locken die Weibchen durch Singen an. Parasiten haben sich darauf spezialisiert, dem Gesang zu folgen und in die Grille Ei abzulegen. Die Männchen, die nicht singen profitieren von den Sängern und werden nicht von den Parasiten befallen.

ESS (= Evolutionär Stabile Strategie) □ wenn zwei Strategien über mehrere Generationen hinweg zum gleichen Erfolg führen, bleiben beide über Generationen hinweg erhalten. (vgl. Satellitenfrösche)

■ interspezifische Selektion

Die Veränderung im Jagdverhalten des Jägers kann die soziale Struktur und das Fortpflanzungsverhalten der Beutetiere verändern.

Bsp.: Gubbys treten in Gewässern, in denen Zahnkarpfen leben, nicht in Schwärmen auf.

■ Verwandtenselektion

Altruistisches Verhalten kommt ausschließlich Verwandten zugute, mit denen die Individuen einen Großteil der Gene gemeinsam haben.

Bsp.: Bienen □ Wächterinnen opfern sich für das Überleben des Volkes, können sich selbst aber nicht fortpflanzen. Das ganze Volk stammt von der Königin ab.

■ konstruktive Selektion

Dadurch wird die stetige Verbesserung der Anpassung an die Umwelt erreicht.

■ stabilisierende Selektion

Durch die Auslese von weniger gut angepassten Individuen wird die Aufrechterhaltung des einmal erreichten Standards gewährleistet.

■ künstliche Selektion

Darunter versteht man die gezielte Zucht von Tieren mit besonderen Eigenschaften.

- sexuelle Selektion
- Siehe auch Kapitel **Evolution des Sozialverhaltens**

7.4.2 Modelle der Verhaltensökologie

Parameter der Anpassung:

- **Währung** □ Maximierung der Energie oder der Nachkommenzahl
- **Randbedingungen** □ Qualität der Nahrung
Qualität des Reizes
Freßrate
Anzahl der verfügbaren Weibchen und Männchen
Anzahl der Konkurrenten oder Räuber
- **Entscheidungsvariablen** □ Weiterfressen oder neue Nahrung suchen
Revier verteidigen oder nicht
Weiterfressen oder fliehen wenn Feind auftaucht
Bei Aufzucht mithelfen oder sich mit neuem en paaren

Die Maximierung wird durch die Randbedingungen eingeschränkt. Dem evolutiven Nutzen einer Verhaltensweise stehen die Kosten gegenüber. Eine Verhaltensweise kann sich auf Dauer nur dann durchsetzen, wenn die Kosten-Nutzen-Analyse positiv ausfällt.

7.4.3 Optimalitätsmodelle

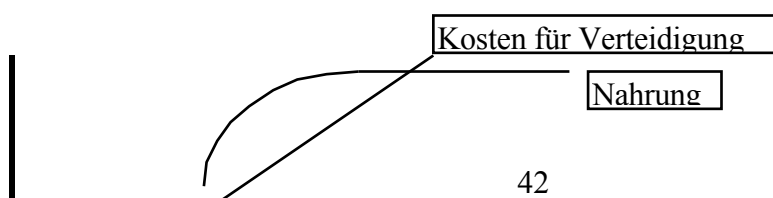
In sog. **Optimalitätsmodellen** versucht man mathematisch zu beschreiben, wie sich optimal angepaßte Tiere verhalten sollten. Die Tiere werden dabei als Entscheidungsträger gesehen und man nimmt als Maß für die Güte der Anpassung die Anzahl der fortpflanzungsfähigen Nachkommen.

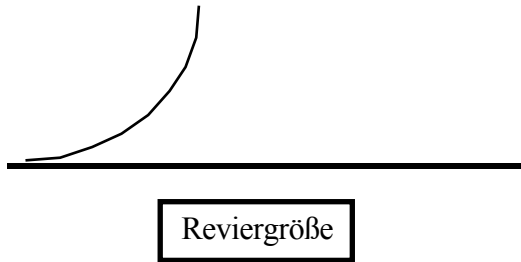
Bsp.: Elche, die sich von einer Mischung aus Landpflanzen (energiereich aber natriumarm) und Wasserpflanzen (energiearm aber natriumreich) ernähren.

Problem: Deckung des Energiebedarfs aus Wasserpflanzen ist nicht möglich, da die Pflanzen zu energiearm sind, die Magenkapazität der Elche nicht ausreichen würde.
Die ausschließliche Ernährung von Landpflanzen würde zu einem Natriummangel führen.

Das optimale Mischungsverhältnis ergibt sich aus dem Natrium- und dem Energiebedarf und der Magenkapazität.

Bsp.: Optimalitätskurve am Beispiel der optimalen Reviergröße





Da es in der Praxis oft unmöglich ist, den Fortpflanzungserfolg einer Verhaltensweise direkt am Fortpflanzungserfolg zu messen, wird bei nahrungssuchenden Tieren oft der Nettoenergiegewinn bestimmt.

Nettoenergiemenge = Gesamte Energie - Kosten für deren Gewinnung

(Profitabilität = Nettoenergie / Zeit oder Effizienz = Nettoenergie / Energiekosten)

Optimal bei der Nahrungssuche ist der maximale Energiegewinn pro Zeiteinheit.

Bsp.: Krabben bevorzugen mittelgroße Muscheln

kleine schnell zu öffnen, wenig Fleisch

große aufwendig zu öffnen, viel Fleisch, kommen seltener vor

Würden sich Krabben nur von großen Muscheln ernähren, dann wäre die Kosten-Nutzen-Analyse negativ. Ebenso bei kleinen Muscheln. Krabben ernähren sich deshalb von mittelgroßen Muscheln. Sind diese allerdings nicht verfügbar, so werden auch große oder kleine gefressen.

Bsp.: Anzahl der Würmer im Maul von Staren.

Zahl der Würmer ist abhängig von der Entfernung der Nahrungsquelle zum Nest.

Werden viel Würmer in den Schnabel genommen, verliert der Vogel auch einige, ebenso verlängert sich die Suchzeit. Es lohnt sich für den Vogel nur bei großen Entfernungen den Schnabel sehr voll zu machen.

Bsp.: Vögel, die in Hecken leben haben nur ein begrenztes Nahrungsangebot, sind dafür aber sicher vor Feinden. Auf dem freien Feld ist das Nahrungsangebot größer, die Gefahr, Freßfeinden zum Opfer zu fallen, aber auch.

Bei Nahrungsknappheit entscheiden sich mit zunehmender Dauer der Hungerphase immer mehr Vögel, sich statt von den Reserven, auf dem freien Feld zu ernähren.

Problem der optimalen Schwarmgröße

Diese ist abhängig von der Faktoren:

- Aufmerksamkeit(z.B. um zu sichern) nimmt für den einzelnen Vogel mit der Größe ab
- Futterstreit nimmt mit der Größe zu

- Fressen □ kann nur in Zeiten erfolgen, in denen nicht gekämpft oder bewacht wird.
- aus diesen Faktoren ergibt sich die optimale Gruppengröße nach der Strategie: Möglichst hoher Energiegewinn bei maximaler Sicherheit und möglichst geringen Energiekosten.

7.4.4 Konkurrenz

Man unterscheidet 2 Formen der Konkurrenz:

- Ausbeutungskonkurrenz

Diese findet meist dann statt, wenn viel Nahrung vorhanden ist. Entscheidend sind hierbei Schnelligkeit und Geschick. Keine Aggression, es wird **versucht möglichst viel zu fressen**.

- Interaktionskonkurrenz

Bei attraktiver Nahrung und geringer Nahrungsdichte tritt diese Art der Konkurrenz auf. Dabei wird **versucht, die Nahrungsquelle** durch Verteidigen **zu monopolisieren**. Diese Art der Konkurrenz ist energieaufwendiger als die Ausbeutungskonkurrenz.

Bsp.: Gänse; erst Ausbeutungskonkurrenz bis eine bestimmte Grenze an Nahrung erreicht ist, dann Übergang zu Interaktionskonkurrenz, wobei ranghöhere Tiere zunächst damit beginnen, die rangniedereren zu verdrängen.

7.4.5 Sichern

Wenn ein Feind auftaucht, dann zeigen Gänse zunächst ein sehr auffälliges Verhalten. Damit soll dem Feind mitgeteilt werden, daß er entdeckt worden ist. Es wird mit dieser Strategie versucht, einen Kampf zu vermeiden.

8 Fortpflanzungsverhalten

8.1 Vergleich Sexuelle / Vegetative Fortpflanzung

Sexuelle Fortpflanzung	Vegetative Fortpflanzung
Neue Merkmalskombinationen durch:	Produktion von genet. ident. Nachkommen
- 50% Vater + 50% Mutter	Mutationen sind einzige Quelle von Variation
- Mitose	
- crossing-over bei Meiose	geringe Variabilität
hohe Variabilität	keine rasche Anpassung möglich
bessere, raschere Anpassung möglich	

Durch die hohe Variabilität ist die Wahrscheinlichkeit höher, daß zufällig ein Individuum mit einer besser angepaßten Merkmalskombination entsteht.

8.2 Die Reduktion auf zwei Geschlechtszellen

Diese Reduktion ist über Zwischenschritte aus der Isogamie entstanden. Bei der Isogamie liegen mehrere (ca. 10) gleich große Gameten vor. Zwei dieser Gameten paaren sich und es entsteht eine Zygote.

Die Überlebenschance der Zygote steigt mit der Größe der Gameten, aus deren Verschmelzung sie entstanden ist. Aufgrund dieses Selektionsdrucks entstand ein Trend zur großen Gamete und es kam zur Anisogamie (= es gibt mehrere verschieden große Gameten).

Die Reduktion auf zwei Gameten entstand aufgrund des folgenden Prozesses:

Zwei kleine Gameten sind nicht überlebensfähig. Sie suchen große Gameten, mit denen sie überlebensfähige Zygoten bilden können. Große Gameten suchen ebenfalls große Gameten, sind aber unbeweglicher als die kleinen. Die großen Gameten enthalten mehr Nährstoffe, wohingegen die kleineren wesentlich schneller sind.

Mittelgroße Gameten konnten sich nicht durchsetzen, da sie sowohl für kleine als auch für große Gameten nicht attraktiv waren.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung zeigt sich eine zunehmende Arbeitsteilung. Die weibliche Eizelle übernimmt die erste Ernährung des neuen Lebewesens, sie ist deshalb größer und nicht mehr selbst beweglich wie die männliche Geschlechtszelle.

8.3 Strategie der Fitnessmaximierung

Fitnessmaximierung beim Weibchen

- Das Weibchen produziert viele Eier, wählt den Partner aber nicht aus. Die Investition pro Ei ist dabei klein.

Sog. „Big-Ben-Strategie“ □ Weibchen steckt alle Energie in die Produktion von möglichst vielen Eiern und stirbt danach.

Hauptsächlich bei Insekten

Oder:

- Das Weibchen produziert nur wenige Eier und wählt den Partner sorgfältig aus. Dabei ist die Investition pro Ei sehr groß.

Bei allen Säugetieren und Vögeln

Die **Fitnessmaximierung beim Männchen** erfolgt durch eine möglichst große Anzahl an Weibchen, die befruchtet werden. Eine Fehlinvestition ist dabei nicht tragisch, da sich das Männchen eine neue Partnerin suchen kann.

Aufgrund der **Asymmetrie im Investment** haben die beiden Geschlechter unterschiedliche Interessen. Männchen suchen Weibchen, die überlebensfähige Nachkommen produzieren können und gute Brutfürsorge leisten. Weibchen suchen Männchen mit Bereitschaft zum Folgeinvestment und guten Ressourcen (Revier, hoher soz. Rang, Schutz, Nahrungsversorgung).

Weibchen investieren immer in die eigenen Gene. Männchen müssen Strategien entwickeln, um sicherzustellen, daß es sich auch tatsächlich um die eigenen Nachkommen handelt. Um das Männchen zur Brutpflege zu bringen, müssen Weibchen den Vater von den Vaterschaft überzeugen.

Vergleich von Anfangs- und Folgeinvestment:

Anfangsinvestment (AI) Bis zur Paarung
 Folgeinvestment (FI) Ab Paarung bis zur Entwöhnung der Jungen
 Männchen bietet Schutz und Nahrungsversorgung
 Weibchen bietet Milch

AI	FI wenn Männchen nicht an Brutpflege beteiligt ist.	FI wenn Männchen an der Brutpflege beteiligt ist.
M gering W hoch	M gering W hoch	M hoch W hoch

Beispiele einiger Strategien:

■ Männchen

Um Fehlinvestment zu vermeiden Einmauern des Weibchens nach der Kopulation oder permanente Bewachung. (**Bsp.:** Stieglitz)

Bildung eines Harems und damit Monopolisierung der Weibchen (Hirsche)

■ Weibchen

Versuch der Verschleierung der Vaterschaft nach Kopulation mit mehreren Männchen.

Wattvogelweibchen überlassen das Gelege dem Männchen.

8.4 Sexuelle Selektion

8.4.1 Intrasexuelle Selektion

Konkurrenz innerhalb eines Geschlechts um die Zeugung von Nachkommen.

a) Der Paarung gehen kämpferische Auseinandersetzungen zwischen den Männchen voraus. Dies führt zur Ausbildung von unterschiedlich großen Männchen (**Geschlechtsdimorphismus**) mit kleinen Hoden. Die Männchen investieren hauptsächlich in einen kampfstarken Körper, da nur der Stärkste zur Paarung kommt.

Bsp.: Löwen

b) Es finden keine kämpferischen Auseinandersetzungen zwischen den Männchen statt. Die Weibchen kopulieren mit mehreren Männchen. Dies führt dazu, daß die Männchen fast alle gleich groß sind und große Hoden haben. Am erfolgreichsten ist der, der zum richtigen Zeitpunkt eine möglichst große Menge an Sperma in das Weibchen einbringt (Spermakonkurrenz).

Bsp.: Schimpansen kopulieren mit mehreren Männchen

Bsp.: Untersuchung bei Stockenten.

Dabei wird in unterschiedlichen Zeitabständen Sperma eines zweiten Männchens in das Weibchen eingebracht.

Geschieht dies in enger zeitl. Abstand \square 50% vom einen Vater, 50% vom anderen

Um so größer der zeitl. Abstand zwischen den Kopulationen ist, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß der Vater, der das Weibchen als erstes begattet hat, auch tatsächlich der Vater ist.

Die Überlebensdauer der Spermien liegt bei Vögeln bei etwa 10 Wochen, beim Menschen hingegen bei nur 3 Tagen. Die lange Überlebensdauer der Spermien bei Vögeln ist sinnvoll, weil Vögel immer nur ein Ei nach dem anderen produzieren können.

Es können auch **Mischstrategien** zwischen vorkommen. So kommt es bei festen Beziehungen der Tiere häufig zu Seitensprüngen, das Männchen versucht jedoch sein Weibchen während der fruchtbaren Tage von der Kopulation mit anderen Männchen abzuhalten.

Vorteile der Spermakonkurrenz:

Auch unverpaarte Männchen können ihr Erbgut weitergeben. Der Hauptvorteil ist die liegt aber in der Risikostreuung. Falles ein Gelege zerstört wird, besteht immer noch die Chance, daß das Erbgut über ein anderes Weibchen mit einem anderen Nest weitergegeben wird.

8.4.2 Intersexuelle Selektion

Sexuelle Selektion durch Konkurrenz zwischen den beiden Geschlechtern. Das Männchen wird vor der Paarung sorgfältig ausgewählt. Auswahlkriterium ist dabei die Fitnesssteigerung.

a) Direkter Energiebeitrag des Männchens

Dabei wählt das Weibchen danach aus, was das Männchen als Hochzeitsgeschenk mitbringt.

Bsp.: Skorpionsfliege

Das Männchen bringt ein Beutetier mit und kann so lange kopulieren wie das Weibchen frißt. Die Männchen verfolgen dabei 3 Strategien:

- Sie fangen die Beute selbst
- Sie klauen die Beute bei anderen Männchen
- Vergewaltigen das Weibchen, ohne Nahrung zu bringen

Nachteil: die Kopulationszeit ist nur kurz, der Erfolg geringer

Bsp.: Gottesanbeterin

Nach der Kopulation frißt das Weibchen das Männchen

b) Lieferung bestimmter Substanzen

Bsp.: Feuerkäfer

Das Männchen bringt einen Stoff (Chantaridin), der später das Gelege schützt und vom Weibchen nicht selbst produziert werden kann.

Das Männchen gewinnt das Gift, indem es Käfer frißt, die dieses Gift produzieren. Bei der Kopulation übergibt er das Gift an das Weibchen, das die Kopulation auch nur dann zuläßt, wenn das Gift vorhanden ist.

c) Prüfen der Brutfürsorge des Männchens

Die Brutfürsorge versucht das Weibchen durch anhand des Balzfütterns zu erkennen.

d) Prüfen des Überlebenswertes des Männchens

Da es keine äußerlich sichtbaren Merkmale für die Güte der Gene des Männchens gibt, wählt das Weibchen z.B. nach der Prächtigkeit des Gefieders aus.

- Lange Flugfedern bedeuten größere Flugkraft. Überlange Flugfedern bringen aber auch Nachteil, der Längenentwicklung sind also Grenzen gesetzt. (**Bsp.:** Schwanzfedern des Paradiesvogels)
- Schwächliche Tiere haben kein Prachtgefieder oder glänzendes Fell
- Bei Krankheit verlieren Fell und Federkleid an Dichte und Glanz. Ebenso ist Parasitenbefall am Federkleid erkennbar.
- Symmetrische Merkmale werden bevorzugt, da dann von einem störungsfreien Entwicklungsverlauf ausgegangen werden kann.

8.5 Sexualdimorphismus

Die beiden Geschlechter einer Art sehen unterschiedlich aus.

Bsp.: Sperber Männchen klein
 Weibchen groß

Bei Vögeln ist im allgemeinen das Weibchen unscheinbarer als das Männchen

Der S. ergibt sich aufgrund des Auswahlverhaltens der Weibchen. Die Investition der Weibchen in ein Prachtkleid würde sich nicht lohnen.

Nutzen des Sexualdimorphismus:

- Die Geschlechter müssen durch unterschiedliches Aussehen unterscheidbar sein.
- Ökologische Anpassung:
 Bsp.: Sperber: die kleinen Männchen fressen kleinere Beutetiere, die größeren Weibchen eher größere.
- Weibchen bei der Brutfürsorge durch unauffälliges Gefieder besser geschützt.

Beim Bornellia-Wurm lebt das Männchen (ca. 1 mm) im Eileiter des Weibchens (ca. 1 m). Es heftet sich an das Weibchen und verliert alles bis auf den Fortpflanzungsapparat. Obwohl die Energiebilanz sehr günstig ist, ergibt sich der Nachteil, daß die Auswahl des Männchens nicht nach Fitness-Kriterien erfolgen kann.

8.5.1 Sexualdimorphismus bei Sperbern

Die Männchen sind kleiner und jagen in Gebüsch kleinere Beutetiere. Die Weibchen sind größer und jagen im freien Feld größere Beutetiere.

Die kleineren Männchen fallen aber häufiger Feinden oder Weibchen zum Opfer. Es gibt weniger Männchen als Weibchen, die Weibchen müssen deshalb um die Männchen werben.

Ein Weibchen wird wegen der großen Anzahl an Eiern sehr schwer und muß deshalb vom Männchen gefüttert werden. Es entstehen monogame Verbindungen, da Männchen immer nur ein Weibchen füttern können.

8.5.2 Verhaltenspolymorphismus

Dabei treten in einer Population Individuen mit unterschiedlichen Strategien auf.

Bsp.: Kampfläufer (Waldvogel)

Es gibt Männchen, die ein Revier verteidigen und sog. Satelliten, die sich immer in der Nähe eines territorialen Männchens aufhalten. Das Satellitenmännchen kommt dann zum Zug, wenn das andere Männchen gerade damit beschäftigt ist, sein Territorium gegen andere Männchen zu verteidigen. Die beiden Männchentypen unterscheiden sich auch in der Färbung.

8.6 Zweck der Balz

1. Anlockung eines Geschlechtspartners
2. Abwehr von Konkurrenten Balzender Vogel signalisiert, daß er bereit ist, sein Revier zu verteidigen

3. Arterkennung □ Es soll die Paarung mit einem Artfremden vermieden werden um Durchmischung der Gene zu verhindern. Partner reagieren nur ausschließlich auf arteigenes Balzverhalten.
4. Weibchen kann sich das beste Männchen aussuchen
5. Abbau aggressiver Tendenzen
6. Synchronisation von hormonellen Vorgängen (vgl. Lachtaube, Balz des Männchens löst Hormonausschüttung beim Weibchen aus, ohne die es weder ein Ei bildet noch ein Nest baut)
7. Zusammenhalt des Paares

8.6.1 Methoden, wie ein benachteiligtes Männchen zur Fortpflanzung kommt

1. Vergewaltigung

Vergewaltigung richtet sich im biologischen Sinne gegen die Fitnessinteresse des Weibchens. Sie ist eine Möglichkeit, wie gehandicappte Männchen doch noch zur Fortpflanzung gelangen.

Allerdings kann die Vergewaltigung auch durch die Selektion entstanden sein. Sie stellt sicher, daß sich das Weibchen nur mit einem Männchen verpaart, das stark ist und sich gegen das Weibchen durchsetzen kann.

2. Täuschung

Ein unterlegenes Männchen kann aber auch versuchen, durch Täuschung zur Kopulation mit einem Weibchen zu kommen.

Bsp.: Hirsch wartet, bis der Platzhirsch abgelenkt ist (z.B. durch Kampf)

8.7 Unterscheidung der Paarungssysteme

8.7.1 Unipaare Fortpflanzung

Die Tiere pflanzen sich nur einmal fort und sterben danach. Alle Energie wird für die Fortpflanzung verbraucht.

Bsp.: besonders bei Wirbellosen verbreitet / Beutelmaus

8.7.2 Multipaare Fortpflanzung

1. **Monogamie**

Bleibt die Verbindung für nur einen Fortpflanzungszyklus bestehen, so spricht man von **Saisonehen**. Bei den **Dauerehen** bleiben die Partner ein Leben lang zusammen (**Bsp.:** Rosenköpfchen). **Ortsehen** ergeben sich eher zufällig, weil die Partner an den Ort zurückkommen, an dem sie im Vorjahr gebrütet haben.

Monogam sind: Gibbon, Biber, fast alle Vogelarten (mit vermehrter Tendenz zum Seitensprung)

Warum ist Monogamie bei Vögeln häufiger als bei Säugetieren ?

Vögel sind in der Regel deshalb monogam, weil die Eiablage meist kurz nach der Befruchtung erfolgt. Das Männchen muß sich mit dem Weibchen beim Bebrüten der Eier abwechseln und das Weibchen, sowie später die Jungen, mit Nahrung versorgen. Es wäre mit mehreren Weibchen überfordert. Polygamie wäre nur bei sehr gutem Nahrungsangebot möglich und das Weibchen müßte vom Männchen angelockt werden. Seitensprünge nur dann möglich, wenn eine Kolonie nicht zeitgleich mit dem Brüten beginnt. Bei der Polygynie stellt sich das Problem, daß sich das Männchen bei plötzlicher Nahrungsknappheit nur noch dem Weibchen zuwendet, das es zuletzt begattet hat. Die anderen würden in dieser Situation verhungern.

Säugetiere haben eine viel längere Tragzeit, in der sich das Weibchen auch selbst versorgen kann.

2. Polygamie

2.1. Polygynie □ ein Männchen mit mehreren Weibchen

Dadurch kann das Männchen seine Nachkommenzahl erhöhen, geht aber dabei kein Risiko ein. Falls die Nahrung knapp wird, wendet es sich nur noch ausschließlich dem Erstweibchen zu. Die anderen Weibchen haben nur bei einem sehr guten Männchen und/oder bei konstant gutem Nahrungsangebot keinen Nachteil. Vorteile für das Männchen überwiegen.

Die Polygynie kann in folgenden Formen auftreten:

■ Ressourcen-Verteidigungs-Polygynie

Das Männchen verteidigt bestimmtes Nahrungsgebiet und lockt damit Weibchen an. Diese kommen um Nahrung zu hohlen und verpaaren sich dabei mit dem Männchen.

Bsp.: Bienen / Kohlibries

■ Weibchen-Verteidigungs-Polygynie

Männchen schartert einen Harem um sich herum und verteidigt diesen gegenüber von Konkurrenten.

■ Opportunistische Polygynie

Männchen, ohne festes Revier, streifen umher auf der Suche nach Weibchen.

■ Leck-Polygynie

Tritt beim Arena-Balzverhalten auf. Weibchen paaren sich bevorzugt mit dem Männchen in der Mitte der Arena. Ziel der Männchen ist es in die Mitte zu kommen. Das Männchen in der Mitte paart sich mit mehreren Weibchen.

Bsp.: Birkhühner

2.2. Polyandrie

Ein Weibchen hat mehrere Männchen. Es können dabei folgende Formen auftreten:

■ Spermaersatzpolyandrie

Dabei speichert das Weibchen den Samen, da die Menge einer einmaligen Begattung nicht ausreicht. Durch die mehrfache Verpaarung steigt die Nachkommenzahl.

Bsp.: Fliegen

■ Ressourcenverteidigungspolyandrie

Weibchen verteidigt ein Revier und lockt damit Männchen an. Nach der Paarung überläßt das Weibchen dem Männchen die Aufzucht der Brut. Strategie ist besonders sinnvoll, wenn die Verlustrate der Gelege sehr hoch ist.

Bsp.: Indischer Wasserfasan

■ Opportunistische Polyandrie

Je mehr Männchen mit einem Hochzeitsgeschenk kommen, um so größer ist der Nahrungsgewinn für das Weibchen.

Bsp.: Kolobrie

■ Kooperative Polyandrie

Dabei helfen mehrere Männchen bei der Aufzucht der Jungen. Weibchen locken die Männchen mit der Aussicht auf Fortpflanzung an.

Vorteil für das Weibchen ist dabei am höchsten.

2.3. **Promiskuität**

Damit bezeichnet man die wahllose Verpaarung innerhalb einer Population. Nach der Verpaarung haben die Partner keine Bindung.

2.4. **Polygynandrie**

Feste Bindung zwischen mehreren Männchen und Weibchen.

Den **Anteil des Männchens** an der **Brutpflege** untersucht man, in dem man das Männchen kurz nach der Eiablage entfernt. Weibchen ziehen dann durchschnittlich weniger Junge auf.

8.7.3 Untersuchung an der Heckenbraunelle

Bei dieser Vogelart kommen alle Paarungssysteme (außer Promiskuität) vor.

Männchen und Weibchen errichten jeweils eigene Territorien im selben Gebiet. Sie verteidigen diese aber nur gegen das eigene Geschlecht. Kommt es zur Überlappung mit gleichgeschlechtlichen Artgenossen, dann übernehmen sie gemeinsam die Verteidigung.

Überlappung zwischen	Paarungssystem
M & W	Monogamie
Revier eines M mit vielen W	Polygynie
Ein W und zwei M	Polyandrie
Mehrere M und mehrere W	Polygynandrie

Bei der Überlappung W mit 2 M verteidigen zwei Männchen das Revier auch gemeinsam. Sie konkurrieren dabei aber immer um das Weibchen.

Das Engagement des Männchens ist um so höher, je höher die Wahrscheinlichkeit ist, daß es sich um die eigenen Nachkommen handelt. Maß dafür ist die Häufigkeit der Kopulation. Weibchen versucht beide von der Vaterschaft zu überzeugen, um beide zur Brutpflege zu bewegen.

8.7.4 Andere Beispiele für Fortpflanzungsverhalten:

■ Bei Rothirschen bringen rangniedere Kühe hauptsächlich weibliche Nachkommen zur Welt, ranghohe hauptsächlich männliche. Erklärt wird dies über die bessere Ernährungssituation.

- Bei Wölfen pflanzen sich nur die ranghöchsten Tiere fort.
- Bei Mäusen stammen 95% der Nachkommen vom ranghöchsten Männchen ab.

8.7.5 Sexuelle Bindung und Rolle der Sekundären Geschlechtsmerkmale

Bei weiblichen Primaten sind die Brüste auch dann vorhanden, wenn momentan keine Milch produziert wird. Damit signalisiert das Weibchen seinen hohen reproduktiven Wert.

Die Fortpflanzung ist nur zur Zeit des Eisprungs möglich. Dieser ist aber an äußeren Merkmalen für das Männchen nicht erkennbar.

Funktion:

- Männchen muß das Weibchen ständig bewachen □ verstärkte Bindung
- Schutz vor anderen W, da während fruchtbarer Tage attraktiver
- Ständige Paarung verstärkt die Bindung und sichert Nachkommen
- Endogenes Opiatsystem wird durch Geschlechtsverkehr beeinflusst

8.7.6 Infantizid (=Kindstötung)

■ Männchen will nur eigene Nachkommen aufziehen

Löwen haben nur 3 Jahre lang die Möglichkeit sich fortzupflanzen. Der Abstand zwischen zwei Geburten beträgt bei Löwenweibchen 2-3 Jahre. Wenn ein Löwe ein Rudel übernimmt, so tötet er alle Jungtiere, da er keinen Nutzen davon hat, die Jungen eines anderen Männchens aufzuziehen. Dadurch wird das Weibchen wieder fortpflanzungsbereit. Der weibliche Zyklus ist bei Löwen synchronisiert über Pheromone.

■ Bei Nahrungsmangel

Hausmäuse töten Junge, wenn die Nahrung knapp wird.

Beutelratten töten Junge, wenn deren Anzahl größer ist als die der Zitzen.

■ Wenn neues Männchen auftritt

Für das Weibchen ist es sinnvoller, bei einer Veränderung der soz. Struktur in den neuen Anführer zu investieren und mit ihm Junge zu zeugen.

■ Wenn die Anzahl der Embryonen zu gering ist

Bei Hausschweinen kommt es durch hormonelle Steuerung zum Abbruch der Schwangerschaft, wenn zu wenig Embryonen vorhanden sind.

■ Um neuen Brutzyklus zu starten

Findet ein Schwalbenmännchen ein unbewachtes Nest, so tötet es die Jungen und startet dadurch beim Weibchen einen neuen Brutzyklus.

8.7.7 Eltern-Kind-Konflikt

Kinder wollen die Fürsorge der Eltern möglichst lange in Anspruch nehmen. Eltern wollen die Zeit für die Fürsorge möglichst kurz halten, um neue Nachkommen produzieren zu können. Fitnessmaximierung der Eltern durch große Anzahl an Nachkommen.

Brutpflege: Eltern haben direkten Kontakt zu den Nachkommen, füttern, beschützen und wärmen sie. **Bsp.:** Säugetiere, Vögel

Die Brutpflege läuft in 3 Phasen ab:

1. Phase Maßnahmen gehen hauptsächlich von der Mutter aus
2. Phase Initiative von Mutter und Kind
3. Phase Forderung des Kindes, die von der Mutter verweigert wird □ Ablösung

Brutfürsorge: Eltern haben keinen direkten Kontakt zu den Nachkommen. Sie beschränken sich darauf, ein Nest zu bauen, die Eier an den richtigen Platz abzulegen oder Eier zu verstecken. **Bsp.:** Schmetterlinge, Schildkröten

Wenn sowohl die Brutpflege als auch die Brutfürsorge minimiert werden soll, dann muß die Anzahl der Eier erhöht werden. □ Froschlaich

9 Sozialverhalten

9.1 Verschiedene Typen von sozialen Strukturen

1. Dauerhafte Paarbindung

2. Tieransammlung

Diese entstehen durch äußere Faktoren (Nahrung, Wasser). Die Tiere kennen sich untereinander nicht. **Bsp.:** Tiere am Wasserloch

3. Anonyme Verbände

Dabei handelt es sich um offene Verbände, die durch soziale Attraktion zusammengehalten werden. (Beweis: Entfernt man z.B. Vogel aus dem Schwarm, versucht er immer wieder zurückzukommen). Zwischen den Tieren wird immer eine Individualdistanz eingehalten, die ausschließlich bei Gefahr oder Kälte unterschritten werden darf.

4. Individualisierte Verbände

Dabei sind die Mitglieder miteinander vertraut. Das Zusammenleben in der Gruppe ist durch eine Rangordnung geregelt, nach außen hin wird die Gruppe verteidigt. Die Aufnahme von fremden Tieren in der Verband erfolgt erst nach Kämpfen.

5. Insektenstaaten

Es handelt sich dabei um absolut geschlossene Verbände, in die ein Tier hineingeboren wird und denen es ein Leben lang angehört. Die Rollen sind strikt verteilt.

Bsp.: Bienen □ nur Königin ist fruchtbar und erzielt Sterilität der anderen durch Hormonabgabe / Drohnen, Arbeiterinnen haben spezielle Aufgaben.

□ bei 4. & 5. handelt es sich um geschlossene Verbände, wobei man Insektenstaaten als anonyme Gruppen bezeichnet, da sich die Individuen untereinander nicht kennen, sie erkennen nur anhand des Nestgeruchs, daß ein Individuum zu ihrem Nest gehört.

9.2 Vor- und Nachteile des Gruppenlebens

Vorteile	Nachteile
Verminderung der Gefahr durch erhöhte Wachsamkeit in der Gruppe	Höheres Risiko von Parasiten- und Krankheitsbefall

Nahrungssuche leichter durch gemeinsame Jagd / gemeinsame Verteidigung der Beute / schnelleres Entdecken einer Nahrungsquelle	Futterkonkurrenz / Futter muß geteilt werden.
Verdünnungseffekt □ je größer die Gruppen, um so geringer ist Wkt. für den einzelnen einem Feind oder Parasit zum Opfer zu fallen.	Konkurrenz um Fortpflanzungsmöglichkeit
Verwirrungseffekt □ Räuber kann verwirrt werden	
Gemeinsame Verteidigung □ Jungtiere in der Mitte der Herde, die schwächeren außen	
Temperaturregulation (Pinguine)	

9.3 Mechanismen der Koordination in Tiergesellschaften

Soziale Erleichterung : Sie führt zu einer Synchronisation des Verhaltens innerhalb einer Gruppe und bezeichnet eine Art „ansteckende Wirkung“ des Verhaltens von Einzeltieren.

Bsp.: Trinken an der Wasserstelle, Schreckreaktion beim Auftreten eines Feindes, Bereitschaft zum Aufbruch

Soziale Hemmung: Das Verhalten des einen hemmt die Ausführung des gleichen Verhaltens bei den übrigen Gruppenmitgliedern.

Bsp.: Das Leittier in einer Gruppe hemmt die Führungstätigkeit bei den übrigen Gruppenmitgliedern
 Stirbt das Leittier, fällt die Hemmung weg □ das Leittier wird ersetzt

Auf dem Prinzip der sozialen Hemmung beruht auch die Ausbildung einer **Rangordnung**. Sie regelt die Interaktion der Gruppenmitglieder und verhindert offene Auseinandersetzungen. Dabei hängt der soziale Status eines Einzeltieres von dessen Größe, Alter, Kraft, Aggressivität und evtl. der Bindung an ein anderes ranghohes Tier ab.

Nachdem im offenen Kampf über die Ränge der Tiere entschieden worden ist, genügen **Droh-** und **Demutsverhalten** als wesentliche Strategien zur Aufrechterhaltung der sozialen Ordnung.

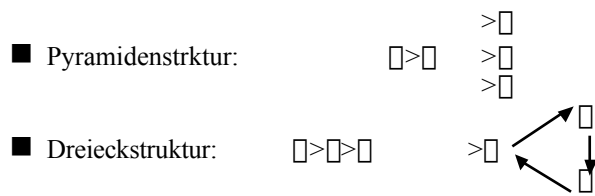
Bsp.:

- ranghohes Tier kommt, rangniedereres räumt seinen Platz
- rangniederere Tiere können ohne Gegenwehr aggressiv behandelt werden. Ihre Gegenaggression ist fast vollständig gehemmt.

Ranghohe Tiere müssen aber auch die Verteidigung der Gruppe gegenüber Angreifern übernehmen.

Rangordnungsbeziehungen in einer Gruppe:

- Lineare Hierarchie: □ > □ > □ > > □



In größeren Verbänden sind die Spitzenpositionen klar abgegrenzt, während die Basis nur noch grob oder gar nicht mehr gegliedert ist.

Nach den Prinzipien der sozialen Hemmung erfolgt auch die **Einteilung in Territorien**. Zunächst werden in aggressiven Auseinandersetzungen die Gebiete zunächst erkämpft und verteidigt. Sobald die Abgrenzung stattgefunden hat, beschränken sich die Nachbarn auf Drohverhalten. Erscheint jedoch ein Neuling an der Grenze, so kommt es zu erbitterten Auseinandersetzungen.

9.4 Altruismus

Darunter versteht man uneigennütige Handlungen, die für das Tier selbst nachteilig, für die Artgenossen im sozialen Verband aber von Vorteil sind.

Bsp.: Brutpflege- und Verteidigungsverhalten der sterilen Kasten im Insektenstaat

Die Evolution von Altruismus ist nur aufgrund von Verwandtenselektion möglich. Es tritt am ausgeprägtesten bei staatsbildenden Insekten auf. Diese leben in einer großen Familie zusammen, die alle von der selben Mutter abstammen. Alle Tiere haben deshalb zu einem großen Teil gemeinsame Gene und das Verhalten kommt so indirekt den eigenen Genen zugute. Der direkten genetischen Eignung (Anzahl der eigenen Nachkommen) steht somit die indirekte genetische Eignung gegenüber, in der der Fortpflanzungserfolg der Verwandten, nach Verwandtschaftsgrad gewichtet, zum Ausdruck kommt.

Den Altruismus zwischen Verwandten bezeichnet man als **Nepotistischer Altruismus**.

Bsp.:

- Verteidigt eine Mutter ihre Jungen, so kommt das auch den eigenen Genen zugute, da sie mit den Jungen 50% der Genen gemeinsam hat.
- Arbeiterbiene hat mit der Königin mehr gemeinsame Gene als mit eigenen Jungen.
 - Siehe auch Bestimmung des Verwandtschaftsgrades
- Raupen leben in einer Gruppen, wenn eine Raupe einem Räuber zum Opfer fällt, dann steigert sie damit die Fitness der anderen Raupen aus dem Gelege.

Als **Reziproken Altruismus** bezeichnet man den Altruismus zwischen Nicht-Verwandten. Es stellt sich dabei aber die Frage, ob sich der andere tatsächlich revangieren. Dieses Verhaltensform beschränkt sich deshalb auch auf Tiere die sich gut kennen.

Bsp.: Vampirfledermaus gibt erfolglosem Tier Blut ab, da es nach 3 Tagen ohne Nahrung sterben würde.

Dabei muß der, mit dem geteilt wird, in mindestens 60% der Fälle am gleichen Schlafplatz geschlafen haben oder verwandt sein.

Nebenhenne schiebt der Haupthenne ein Ei unter. Für sie ist das die einzige Möglichkeit sich fortzupflanzen. Die Haupthenne legt diese Eier zum Schutz der eigenen an den Rand, wo sie Freßfeinden als erstes zum Opfer fallen.

Bei Vögeln gibt es Bruthelfer, die selbst keine eigenen Eier haben.

Bei Hausmäusen ziehen die Weibchen eines Männchens die Jungen gemeinsam in einem Nest auf. Alle Weibchen säugen die Jungen.

$\text{Gesamtfitness} = \text{Direkte Fitness} + \text{Indirekte Fitness}$
--

9.5 Bestimmung des Verwandtschaftsgrades

Diploid-Diploide-Fortpflanzung:

Verwandtschaftsgrad Eltern-Kinder:	0,5
Verwandtschaftsgrad Großeltern-Enkel	0,125

Bei Insekten haben die Männchen einen Haploiden, die Weibchen einen Diploiden Chromosomensatz.

Haploid-Diploide-Fortpflanzung:

Verwandtschaftsgrad Eltern-Kinder	0,75 (Vater \square 0,25+Mutter \square 0,5)
-----------------------------------	--

9.6 Kommunikation

Alle Reize, die der Verständigung zwischen den Individuen dienen, werden als Signale oder Auslöser bezeichnet. Die Signale des Senders passen zu den Auslösemechanismen des Empfängers.

Signalhandlungen werden auch als Ausdrucksbewegungen bezeichnet, da sie eine Information über den Erregungszustand des Senders übermitteln.

Der Schwänzeltanz der Bienen enthält keine Information über den Erregungszustand der Senderin und ist deshalb keine Ausdrucksbewegung.

9.6.1 Arten der Kommunikation

- Vögel locken ihre Jungen mit speziellen Lockrufen, bei Schafen halten Mutter und Kind durch Rufe Kontakt, in Gefahrensituationen genügt ein Signallaut eines Vogels um die ganze Gruppe auffliegen zu lassen.
- Dominanz- und Beschwichtigungsverhalten regeln das Zusammenleben in Gruppen und verhindern unnötige Kämpfe, indem diese durch Signalhandlungen ersetzt werden. Bewegungen und Stellungen des Körpers spielen eine wichtige Rolle. (geduckt vs. Aufrecht)
 - Drohverhalten wirkt distanzvergrößernd. Es erfolgt entweder optisch (durch Präsentation des Körpers oder der Waffen) oder akustisch (durch Rufe)
 - Beschwichtigungshandlungen oder Demutsstellungen ermöglichen es dem unterlegenen Tier, in der Nähe des überlegenen zu bleiben. (Unterlegener Wolf läßt Schwanz hängen und duckt sich)
- Morphologische Auslöser in Form von auffälliger Farbe und Form spielen hauptsächlich bei der Balz eine große Rolle.
Bsp.: Balzendes Birkhuhn zeigt den weißen Schwanz
- Auf chemischem Weg werden Informationen über Pheromone weitergegeben.
Bsp.: Hunde erkennen sich am Geruch / Bienenkönigin hält die Arbeiterinnen unfruchtbar / Territorien werden durch Duftmarken abgegrenzt / Sexuallockstoffe beim Seidenspinner.

Zwischenartliche Signale sind meist weniger spezifisch und dienen der Feindabwehr oder regeln das Zusammenleben von Symbiosepartnern.

Bsp.: Augenfleck beim Schmetterling schützt vor Freßfeinden/ Putzerfisch wird an der Farbe erkannt.

9.6.2 Ritualisierung und stammesgeschichtlicher Funktionswechsel

Signalhandlungen leiten sich häufig von Übersprungshandlungen oder Intentionsbewegungen ab und beruhen auf einer verstärkten Aktivierung des autonomen Nervensystems.

Aus Intentionshandlungen sind zum Beispiel Drohgebärden entstanden.

Bsp.: Aufstellen der Haare, Sträuben der Federn sind Signalhandlungen, die in Konfliktsituationen (Angst, Angriff) auftreten. / Zähnefletschen beim Hund ist Intentionsbewegung des Angriffs ebenso der geöffnete Schnabel beim Vogel.

Ritualisierte Übersprungshandlungen sind besonders während der Balz von Vögeln häufig.

Bsp.: Scheinputzen bei Entenerpeln während der Balz

Von infantilen Verhaltensweisen leitet sich das Betteln des Weibchens bei Singvögeln während der Balz ab. Das Weibchen gibt dabei die typischen Laute des Jungvogels von sich und bewegt sich auch so.

Beim stammesgeschichtlichen Funktionswechsel ändert sich die Bedeutung einer Handlung, während der Bewegungsablauf unverändert bleibt.

Bsp.: In der frühen Phase der Paarbildung reagieren die Partner noch aggressiv aufeinander. Diese Aggression muß zunächst zugunsten der Sexualbereitschaft abgebaut werden. Im Balzrepertoire sind deshalb häufig aggressive Signalhandlungen eingebaut.

9.6.3 Trends im Ritualisierungsprozeß

■ Übertreibung

Bsp.: Buntbarsch lockt Junge durch übertriebenen Davonschwimmbewegung

■ Wiederholung

Bsp.: Schwertträgermännchen schwimmen während der Balz vor dem Weibchen hin und her

■ zusätzliche morphologische Auslöser

Bsp.: Weißer Schwanzspiegel beim Birkhuhn

Damit soll erreicht werden, daß die Signalhandlungen auffälliger werden.

Weitere Trends:

■ Normierung

Damit soll erreicht werden, daß das Signal eindeutig und unverwechselbar wird. Dies kann auf verschiedenen Wegen erreicht werden:

- typische Intensität □ die Handlung wird ausgeführt oder nicht

Bsp.: Grunzpiff des Erpels

- Reduktion auf typische Kompromisse bei ambivalenter Motivation

Bsp.: Möwe □ Stößeln tritt bei einem Konflikt zwischen Angriffs- und Fluchtbereitschaft auf. Überwiegt Angriffsbereitschaft

- Aufrechtstellung, überwiegt Bereitschaft zur Flucht
- Vorwärtsstellung (Buch Abb. 26)
- Variable Verhaltensfolgen erstarren zu formalisierten Bewegungen
Bsp.: Paarbildungszeremonieen

Der Nachteil liegt darin, daß durch die Normierung keine Information mehr über den Grad der Handlungsbereitschaft gegeben werden kann.

Eine viel differenziertere Verständigung zwischen Artgenossen ermöglichen **graduierte Signalhandlungen**, die besonders bei Säugetieren häufig auftreten.

Bsp.: In der Drohmimik des Hundes spiegelt sich graduell das Verhältnis von Angriffs- und Fluchtbereitschaft.