

Verhalten bei Tieren

von Prof. Dr. Günter Tembrock

Sektion Biologie, Bereich der Verhaltenswissenschaften
der Humboldt-Universität Berlin

Dritte, neugestaltete Auflage

Mit 110 Abbildungen



Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag · Wittenberg Lutherstadt · 1984

„Freue dich, höchstes Geschöpf der Natur,
du fühlst dich fähig,
ihr den höchsten Gedanken, zu dem
sie schaffend sich aufschwang,
nachzudenken . . .“

Goethe

Vorwort

Dieses Buch ist eine Fortführung des früheren Titels „Tierpsychologie“. Es stellt sich im neuen Gewande vor, dabei auch äußerlich bezeugend, daß die alte Bezeichnungsweise unseres Forschungsgebietes in der heutigen Naturwissenschaft ungebräuchlich geworden ist. Warum dies so ist, wird im ersten Kapitel begründet. Diese Entwicklung gab Anlaß, den gesamten Text neu zu gestalten. Dabei sollte leitend sein, daß es inzwischen eine ganze Anzahl streng wissenschaftlicher Fachbücher über die Verhaltensbiologie gibt, und es uns wünschenswert schien, in dieser Buchreihe einen Text anzubieten, der ohne Abstriche am wissenschaftlichen Gehalt unsere doch so lebendige Wissenschaft in einer Form darstellt, die es erlaubt, sich auch ohne das immer unhandlicher werdende Rüstzeug der Fachsprache mit der Verhaltensbiologie vertraut zu machen. Dazu gehört eine Umgestaltung und Erweiterung des Bildungsangebotes, das veranschaulichen und vertiefen soll, aber auch helfen, zu den Quellen unseres Wissens zurückzufinden, denn man sollte nur über Dinge nachdenken, über die man recht viel Einzelheiten aus eigener Erfahrung kennt. Diese Einzelheiten sollten uns aber den Blick für die großen Zusammenhänge nicht verschließen, die wir aufgrund unseres gegenwärtigen Wissens zu erkennen meinen.

Unsere Quellen sind das lebendige Verhalten tierischer Lebewesen. Die Vielfalt seiner Äußerungen wird hier in Auswahl vorgestellt, geordnet auf einem Hintergrund vermuteter Gesetze des Verhaltens. Verhalten ist ein Vorgang, der das Wechselspiel zwischen Tier und Umwelt über Stammesgeschichte und individuelle Einpassung steuert und regelt und damit die „Lebensqualität“ der Organismen entscheidend bestimmt. Wie der Titel ausweist, sprechen wir hier von Tieren, und werden Menschen vermißt, sollte daran erinnert sein. Gleichwohl haben wir in dem Kapitel „Tier und Mensch“ Fragestellungen vorgestellt, die wir als Menschen an die biologisch orientierte Verhaltensforschung stellen müssen. Denn wir sind heute mehr als je gefordert, über uns selbst und unsere Stellung in der Natur nachzudenken, und die Verhaltensforschung ist wie wohl keine andere Disziplin berufen, diese Zusammenhänge aufzuhellen. Tiere haben „Überzeugungen“, Menschen brauchen sie, getragen von Werten und Normen; die biologischen Motivationen setzen „Können“ voraus, unser Denken jedoch „Kennen“. Dieses Bändchen sollte also auch den Blick auf den Menschen freisetzen, ohne diese Sicht zu verstellen.

Dieses Buch, das der Verlag dankenswerter Weise mit soviel Verständnis betreut hat, ist ein bescheidener Versuch, etwas von dem Bemühen um die neuen Dimensionen der Einsicht in ein Gebiet sichtbar werden zu lassen, das denkende Menschen seit je bewegt. Die Vielfalt tierischer Verhaltensäußerungen wissend zu erfahren sind wir

unserem Menschsein schuldig und nicht minder, uns die Quellen der Erkenntnis in ihrer lebendigen Vielfalt zu erhalten, entwickelt in Jahrtausenden, auch von der kühnsten Technik nicht neu zu bilden. Künftige Generationen werden diese Erkenntnisquellen dringend benötigen, von denen wir so vieles lernen können und noch immer so wenig wissen. Sie sollten aber auch ein Stück lebendiger Umwelt bleiben, die dem Menschen Entspannung, Beglückung und Erleben gewährt.

Berlin,

G. Tembrock

Inhalt

1. Grundfragen, Voraussetzungen	7
2. Was ist Verhalten?	11
3. Verhalten und Raum	38
4. Verhalten und Zeit	55
5. Verhalten und Stoffwechsel	62
6. Verhalten und Schutz	71
7. Verhalten und Information	83
8. Verhalten und Partnerschaft	100
8.1. Geschlechtspartnerschaft	100
8.2. Alterspartnerschaft	109
8.3. Biosozialpartnerschaft (Tiergemeinschaften, Gesellungen)	113
8.4. Artfremde Partnerschaft	126
9. Verhalten und Erfahrung	130
10. Neugier- und Spielverhalten	141
11. Verhalten und Entwicklung	146
11.1. Genetische Voraussetzungen	146
11.2. Evolution und Stammesgeschichte	151
11.3. Entwicklung des Individualverhaltens (Verhaltens-Ontogenese)	157
12. Tier und Mensch	165
13. Verhaltensentartungen	181
14. Methoden und Praxis	187
15. Literatur	206
15.1. Übersichtsdarstellungen	206
15.2. Zitierte Literatur	206
16. Sachwörterverzeichnis	211
17. Tiernamenverzeichnis	213

1. Grundfragen, Voraussetzungen

Die Verhaltensforschung hat eine lange Geschichte, aber nicht unter diesem Namen, der sich erst seit etwa 50 Jahren eingebürgert hat. Vorher (und auch nachher noch) nannte sich das Wissenschaftsgebiet „Tierpsychologie“. Die Ablösung dieses Begriffes hat vielfältige Ursachen, die auch in der Fortentwicklung der wissenschaftlichen Erkenntnisse und Theorien begründet sind. So ist das Wort „Tierpsychologie“ in den letzten Dezennien aus dem biologischen Schrifttum verschwunden, und es gibt kaum noch wissenschaftliche Institutionen, die diesen Begriff in ihrem Namen führen.

Bei Scheitlin (1840), Ziegler (1920) oder Tembrock (1967) finden sich Abrisse der Geschichte der „Tierpsychologie“.

Vielleicht lassen sich die grundlegenden Unterschiede zwischen der Tierpsychologie und der Verhaltensforschung, die ja beide dieselben Naturerscheinungen untersuchen (oder untersucht haben), nicht besser verdeutlichen als mit den Worten ihrer Vertreter: Fischel (1954) als Vertreter der Tierpsychologie sagt es so: „Das Verhalten von Tieren ist so zu prüfen, daß der Vergleich mit dem Handeln verwandter Arten Schlüsse auf das Wirken der vom Menschen her bekannten niederen und höheren seelischen Fähigkeiten ermöglicht.“ Unmißverständlich hat Bierens de Haan (1940) dieses Anliegen formuliert, indem er feststellte, „daß es die subjektiven oder psychischen Erscheinungen bei den Tieren sind, die den Gegenstand der tierpsychologischen Forschung bilden“, während Tinbergen (1956) als Vertreter der Verhaltensforschung meint: „Weil Subjektives sich im Tier nicht objektiv beobachten läßt, ist es unzulässig sein Vorhandensein zu behaupten oder zu leugnen.“ In einem Gespräch mit Evans (1979) sagte er schließlich: „Ethologie ist für mich nicht mehr als die Anwendung bestimmter biologischer Methoden auf Phänomene des Verhaltens, die sehr lange einer genaueren Untersuchung und bestimmten Experimenten nicht zugänglich waren . . .“.

Übrigens hat H. Baer 1937 vielleicht erstmals diesen Grundgedanken formuliert, wenn er für die Tierpsychologie ein „biologisches Denken“ fordert, „das alle Methoden und Ergebnisse benutzt, welche die dabei in Betracht kommenden naturwissenschaftlichen Disziplinen nur zu bieten vermögen.“ Und er führt dann weiter aus: „Je höher nun ein Tier in der Stufenleiter der Organismen steht, desto ausschlaggebender ist für das Zustandekommen und die Beschaffenheit seiner Verhaltensweisen seine Struktur, besonders aber die seiner Aufnahmeorgane für Reize (Sinnsorgane), Einstellungsorgane (Nervensystem) und Ausführungs-(Betätigungs-)Organe (Muskel und Nerven)“. „Und es ist nun eine der Hauptaufgaben einer exakten Tierpsychologie, den jeweiligen Anteil der äußeren und inneren Reizvorgänge am Zustandekommen des für eine bestimmte Tierart wirksamen Reizkomplexes ‚Umwelt‘ so genau als möglich zu bestimmen“. Hier wird ein Programm sichtbar, das Wege zu einer „biologischen Tierpsychologie“ vorzeichnet und damit auch den Übergang einer solchen Richtung in die sich damals gerade weiter entwickelnde vergleichende Verhaltensforschung oder Ethologie erkennen läßt. Wir können hier die interessante Vorgeschichte

nicht nachzeichnen (vgl. aber Tembrock, 1982), die auch durch wichtige Erkenntnisse der Physiologie (Pawlow, Bette, v. Holst) mitbestimmt wird. Es sollte in diesem Zusammenhang jedoch berücksichtigt werden, daß der Inhalt der Psychologie in den Humanwissenschaften in den letzten Jahrzehnten ebenfalls einem tiefgreifenden Wandel unterworfen war und noch ist (vgl. Wörterbuch der Psychologie 1981, Autoren-Kollektiv, Leitung G. Clauss).

Von entscheidender Bedeutung für die Inhaltsbestimmung der vergleichenden Verhaltensforschung ist die Erkenntnis der Evolution der Lebewesen. Das Wort „Evolution“ ist dem Lateinischen entlehnt, *evolutio* heißt „Entwicklung“. Evolutionsideen sind alt, aber eine Evolutionslehre gibt es erst seit dem vorigen Jahrhundert. Dabei wird in der Biologie dieser Begriff auf die überindividuelle Entwicklung bezogen, also die Veränderungen in der Generationsfolge, die Entstehung von „Arten“ (Fortpflanzungseinheiten). Der Entwicklungs-Begriff insgesamt schließt jedoch auch die individuelle Entwicklung ein, in deren Verlauf aus einer (befruchteten) Eizelle ein vielzelliger Organismus entsteht. Entwicklung ist eine Eigenschaft aller Lebewesen. Sie ist eine Veränderung in der Zeit; die Gesetzmäßigkeiten dieser Veränderungen sind in den Eigenschaften der Organismen begründet; ihr Verlauf ergibt sich aus dem Wechselspiel mit der Umwelt, auf die Lebewesen angewiesen sind, und die selbst veränderlich ist. Ein eben abgestorbenes Tier verändert sich auch in der Zeit, aber dies ist nicht mehr eigengesetzlich, sondern „fremdgesetzlich“; es sind allgemeine physikalische und chemische Gesetze, die hier wirksam werden (wenn nicht andere Organismen dabei nachhelfen, was die Regel ist, so Bakterien, die eine „Mineralisierung“ der organischen Substanz herbeiführen). So gesehen beruht (organische) Entwicklung auf Selbstorganisation und Selbstinstruktion: der Organismus schafft selbst seine eigene Struktur, den Bau seines Körpers, die Anordnung der Organe, Gewebe, Zellen, und er informiert sich über die für ihn wichtigen Bedingungen in der Umwelt, aus der er Stoffe, Energie und eben auch Informationen beziehen muß, um leben zu können. Voraussetzung für die Evolution sind zwei Grundeigenschaften der Entwicklung: ein konservatives Element, das bereits Vorhandenes ausbildet und beispielsweise gewährleistet, daß aus einem Hühnerei sich wieder ein Huhn entwickelt, sowie ein progressives Element, das Veränderungen ermöglicht, die sich aus dem Wechselspiel mit der Umwelt ableiten. Wir haben es genutzt, um Bankiwahühner in Haushuhnrasen umzuwandeln.

Dabei gehen wir heute von der Vorstellung aus, daß es keine von außen vorgegebenen Entwicklungsziele gibt, sondern alle Tendenzen und Entwicklungsrichtungen aus den hier genannten Eigenschaften selbst abzuleiten sind. Pittendrigh (1958) hat daher vorgeschlagen, dieses Prinzip als ein „teleonomisches“ zu bezeichnen; die „Ziele“ leiten sich jeweils aus den Eigenschaften der Organismen in ihrer Auseinandersetzung mit der Umwelt ab. Goethe meinte: „So bestimmt die Gestalt die Lebensweise der Tiere, und die Weise zu leben wirkt auf alle Gestalten mächtig zurück.“ Wenn wir mit dem Wort „Gestalt“ nicht nur die äußere Form, sondern die Zusammenfassung aller Eigenschaften meinen, dann ist hier dieses Entwicklungsprinzip klar formuliert. Können die komplexen Eigenschaften, die sich hinter einem so verstandenen „Gestalt“-Begriff verbergen, in ihren grundsätzlichen Wesenszügen so gekennzeichnet werden? Wir wollen es versuchen und fassen die Vielheit der Lebens-eigenschaften, die nur in Form von Lebewesen auftreten, in drei Kategorien zusammen:

Formwechsel: Veränderungen der Gestalt (der Morphe) in der Zeit; das betrifft Zellen, Gewebe, Organe und ganze Organismen mit allen ihren Struktureigenschaften, und zwar sowohl als Individuum, also auch als Generationenfolge. Entwicklungsphysiologische Vorgänge steuern und regeln unter Einschluß verhaltensphysiologischer Prozesse die individuelle Entwicklung; die Fortpflanzung steuert und regelt die Entwicklung in der Generationenfolge, und zwar über Fortpflanzungseinheiten (Populationen).

Stoffwechsel: Veränderungen im physiologischen und biochemischen Zustand des Organismus zur Sicherung des Energiehaushaltes, sowie des Form- und Informationswechsels mittels Stoffaufnahme aus der Umwelt, den Gasaustausch einschließend.

Informationswechsel: Veränderungen im informationellen Status aufgrund von umweltabhängigen Erregungen an den Sinnesorganen, wobei der Physiologe die Informationsparameter auch „Reize“ nennt. Daher deckt sich der Begriff Informationswechsel annähernd mit dem älteren Begriff der „Reizbarkeit“ (Erregbarkeit), die bereits lange als eine Grundeigenschaft der Lebewesen angesehen wird.

Natürlich gehören alle drei Eigenschaften in einem Lebewesen zusammen, auch wenn ihre Anteile im Lebensprozeß bei den einzelnen Organismen verschieden sind. So hat bei den Pflanzen der Informationswechsel eine ungleich geringere Bedeutung als bei den Tieren, fehlt aber keineswegs. Für die Tiere wurde er so wichtig, weil sie selbst auf organische Verbindungen in ihrem Stoffwechsel angewiesen sind und diese sich also aktiv beschaffen müssen. Daher hat bei ihnen die Fähigkeit zur Ortsveränderung (der Wissenschaftler spricht von „Lokomotion“) einen ganz neuen Stellenwert erlangt.

Für Tiere ist die „Raumbherrschaft“ zu einem positiv bewerteten Faktor in der Evolution geworden. Er setzt „Körperbeherrschung“ voraus, denn erst muß es seinen Körper beherrschen, bevor er geordnet im Raum bewegt werden kann; dabei heißt „beherrschen“ hier eigentlich „unter Kontrolle haben“. Wir sprechen in diesem Zusammenhang gern von Regelsystemen, sollten jedoch damit nicht unkritisch unterstellen, daß eine solche Kontrolle bereits eine Art „Selbstbewußtsein“ erfordert, aber sie liegt auf dem Weg zu dieser typisch menschlichen Eigenschaft. Warum erörtern wir dies alles? Wir möchten einsichtig machen, wie es in der Stammesgeschichte der Lebewesen zu jenen Eigenschaften kam, die wir in der Umgangssprache als „Verhalten“ bezeichnen. Dabei sollte noch ein Gesichtspunkt in unsere Überlegungen einbezogen werden. Lebewesen sind Individuen, sie grenzen sich von ihrer Umgebung ab und vollziehen dabei ihren Formwechsel, Stoffwechsel und Informationswechsel. Individuen haben die Fähigkeit, durch Fortpflanzung wieder (im Prinzip) gleichartige Individuen hervorzubringen. Individuen können Einzeller sein, wie eine Amöbe. Diese können mit Haeckel als „Elementarlebewesen“ bezeichnet werden. Dann entstanden daraus in der Stammesgeschichte der Organismen Mehrzeller, die sich aus Zellen, Geweben und Organen zusammensetzen und als Ganzes wieder Individuen darstellen. Übergänge sind zusammenhängende Zellverbände bei Einzellern, die auch „Kolonien“ genannt werden. Bei den Mehrzellern kann es ebenfalls solche Gebilde geben, wie sie bei den Hohltieren (Korallen, „Staatsquallen“, Polypenstöcke) be-

kannt sind, aber auch bei einigen anderen Tiergruppen vorkommen. Aber es gibt auch Gruppierungen von Individuen, die weitgehend aufeinander angewiesen sind ohne körperlich zusammenzuhängen, und dies bis zur Lebensunfähigkeit einzeln gehaltener Exemplare wie dies für die Honigbiene gilt, aber auch für Ameisen oder Termiten. Der Schimpansen-Forscher Yerkes meinte sogar, daß ein Schimpanse kein Schimpanse sei.

Wir wollen damit andeuten, daß es Stufen der Individuation gibt; die zuletzt genannten Beispiele tendieren zu „Supraorganismen“. Aber nicht auf die Begriffe kommt es an, vielmehr auf die Sachverhalte selbst. Zwischen gleichartigen zur selben Fortpflanzungsgemeinschaft gehörenden Individuen besteht eine Wechselwirkung besonderer Art, die nicht nur bei Einzellern zu Mehrzellern, sondern auch bei den Mehrzellern wieder zu höheren sich als Ganzes von der Umgebung abgrenzenden Einheiten tendiert. Außerdem gibt es noch Ausprägungen der Individualität, die zwischen den Extremen einer individuellen Amöbe und der unverwechselbaren Persönlichkeit eines Menschen in vielen Abstufungen auftritt, sich aber wahrscheinlich auf einige grundsätzliche Typen zurückführen läßt, die wir später noch erörtern müssen. Hier ist festzustellen: wir unterscheiden Stufen der Individuation und Stufen der Individualität; sie gehören zu den Grundeigenschaften der Lebewesen und in das Ursachengefüge der Evolution. Dabei möchten wir folgendes festhalten:

- Der Grad der Individuation ist abhängig von der Komplexität des Lebewesens (Einzeller, Mehrzeller, Gemeinschaften von Mehrzellern).
- Individuation beruht auf Unterschieden zwischen Arten oder höheren systematischen Einheiten.
- Der Grad der Individualität ist abhängig von der Komplexität der Umwelt-Beziehung des Einzelorganismus (Individuum); auf jeder Stufe der Individuation kann es nochmals verschiedene Individualitätsstufen geben, doch wird deren Komplexität selbstverständlich auch von der Individuationsstufe mitbestimmt.
- Individualität beruht auf Unterschieden zwischen Lebewesen einer Fortpflanzungsgemeinschaft; es sind also innerartliche Differenzen, die ihr zugrundeliegen. Biologisch vorgegeben können dabei sein: Geschlechtsunterschiede, Altersunterschiede und (bei manchen Arten) Morphotypen (Gestalttypen), wie etwa die „Kasten“ bei Ameisen oder Termiten, sowie andere von Geschlecht und Alter unabhängige individuelle Eigenschaften.

Wir wissen heute, daß die entscheidenden Voraussetzungen für die Entstehung von Lebewesen sowie ihrer Evolution Nukleinsäuren und Eiweiße waren und sind. Dabei können in den Nukleinsäuren Informationen so gespeichert sein, daß sie über die Generationenfolge hinweg weiter erhalten bleiben, aber auch sprunghaften Änderungen unterliegen können, die unter dem Begriff „Mutationen“ zusammengefaßt werden. Damit wollen wir nochmals betonen, daß die Fähigkeit zur „Selbstverdopplung“ und -vervielfachung zu den Grundvorgängen gehört, ohne die Evolution nicht möglich wäre. Die Wahrscheinlichkeit, daß bei solchen Vervielfachungen der Einheiten „Fehler“ oder Abweichungen entstehen, wächst mit ihrer Anzahl und ihrem Komplexgrad. Solche Abweichungen können als progressive Elemente (wenn von der Umwelt „positiv bewertet“) in der Evolution wirksam werden und schließlich

zu neuen Fortpflanzungseinheiten (Arten) führen. Individuen einer Fortpflanzungseinheit sind in Bezug auf ihr Erbgut (also genetisch) austauschbar („kompatibel“), zwischen Individuen verschiedener Fortpflanzungseinheiten jedoch nicht (mehr). Mit diesen Hinweisen wird der genetische Aspekt der Evolution angesprochen. Mit der „Bewertung“ durch die Umwelt jedoch ist der Anpassungswert gemeint, die Möglichkeit in einem bestimmten Faktorengefüge der Umwelt möglichst ökonomisch bestehen und sich vermehren zu können. Solche Faktorengefüge werden als „ökologische Nische“ bezeichnet. Wir wollen hier nicht in die Erörterung dieses Begriffes einsteigen, sondern mit diesem Hinweis nur einen weiteren elementaren Gesichtspunkt für die Evolution ansprechen.

Dies alles erscheint uns unerlässlich, weil ohne die Kenntnis der Vorbedingungen, wie sich in entsprechenden Fachbüchern beliebig vertiefen lassen (z. B. Libbert, Kompendium der Biologie; Kleine Enzyklopädie Leben; Füller, Das Bild der modernen Biologie, 1980; Czihak, Langer, Ziegler: Biologie, 1981), kein wirkliches Verständnis für die allgemeinen Grundlagen des Verhaltens zu gewinnen ist.

2. Was ist Verhalten?

Die Tierpsychologen von einst haben gefragt, wie „erregungstönend“ Umweltereignisse auf ein Tier wirken, ob es Furcht hat, Hunger oder Mut, wie es Probleme löst, Umwege abkürzt, ein Labyrinth fehlerfrei durchlaufen lernt, was Instinkte sind, welche „Gefühle“ es hat, ob es denken kann, ja vielleicht sogar rechnen und symbolisch sprechen. Die Verhaltensforscher (Ethologen) haben die Bewegungsabläufe bei Insekten oder Vögeln beobachtet. Sie haben das Gleiche bei Fischen in möglichst natürlich ausgestatteten Aquarien getan. Sie wollten die artlich verschiedenen Bewegungsweisen erfassen und damit auch einen Einblick in die Stammesgeschichte gewinnen. In diesem Sinn war diese Forschung von Anfang an eine vergleichende Verhaltensforschung mit dem Ziel, die natürlichen, an die Umwelt angepassten Bewegungsmuster so genau wie möglich zu erfassen. Sie betrieben so etwas wie eine „vergleichende Verhaltensmorphologie“. Bei Heinroth (1911) findet sich am Schluß seiner grundlegenden Studien an Entenvögeln der Satz: „Ich glaube, daß wir in Stimme, Verkehrsformen und ähnlichem oft sehr gute Anhaltspunkte für den Verwandtschaftsgrad von Arten, Gattungen und Unterfamilien haben . . .“. Dabei meint er mit „Verkehrsformen“ die wechselweisen Verhaltensbeziehungen zwischen Individuen, vor allem Fortpflanzungspartnern.

Welche auch heute für bestimmte Fragestellungen interessante Einzelheiten aus dieser Arbeit zu entnehmen sind, soll ein anderes Beispiel belegen. Heinroth schildert die verschiedenen Intensitätsstufen der „gangangang“-Rufe bei Graugänsen: „Wir haben hier also ein schönes Beispiel dafür, wie ein und derselbe Laut je nach seiner Stärke drei verschiedene Erregungsgrade, die gewissermaßen der Intensität der vorzunehmenden Ortsbewegung entsprechen, ausdrücken kann.“ So etwas wird heute als „ergomatischer Aspekt“ der Biokommunikation interpretiert, auf deutsch: die Beziehung zwischen den Eigenschaften eines übertragenen Signals und dem dadurch bewirkten Verhalten. Für die damaligen und auch viele spätere Beobachter tierischen

Verhaltens war es klar, daß die angepaßten oft sehr prägnanten Bewegungen sowie die Laute das eigentliche Verhalten darstellen, durch die die freibeweglichen Tiere sich mit ihrer belebten und unbelebten Umwelt auseinandersetzen.

Im „Wörterbuch der Psychologie“ heißt es unter dem Stichwort „Verhalten“: „Im allgemeinen die Gesamtheit der Lebensäußerungen von Organismen. Beim Menschen unterscheidet man äußeres und inneres Verhalten und bezeichnet noch oft das innere als Erleben. . . Inneres und äußeres Verhalten sind aber vom Wesen her nicht verschieden, sie beruhen auf den gleichen neurophysiologischen Prozessen und dürfen deshalb nicht voneinander losgelöst und einander gegenübergestellt werden.“ Nach Klix (1973) muß das Begriffspaar „Verhalten und Information“ in einem Zusammenhang gesehen werden, weil Verhalten sowohl durch Information gesteuert wird als auch Information erzeugen kann. Damit rückt der Informationsaustausch ins Zentrum der Kennzeichnung dessen, was wir mit dem Begriff „Verhalten“ umschreiben. Zugleich wird deutlich, daß dem Informationswechsel dabei eine entscheidende Bedeutung zukommt. Wir können daher in sehr vereinfachender Weise sagen: Verhalten ist Interaktion mit der Umwelt auf der Grundlage eines Informationswechsels. Wir erinnern: Informationswechsel steht für die älteren Begriffe Reizbarkeit und Erregbarkeit. Information wollen wir dabei im umgangssprachlichen Sinne (nicht streng mathematisch definiert) verwenden, genau genommen als „strukturelle Information“.

An dieser Stelle wird deutlich, daß in der Praxis der Begriff des äußeren Verhaltens durchaus noch seine Bedeutung hat: es ist genau jenes „Verhalten“, das die klassische Ethologie untersucht hat, alles, was auch unsere Sinne bei der Beobachtung anderer Tiere als deren „Lebensäußerungen“ wahrnehmen können, oder doch vieles davon, so Bewegungen von Körperteilen zueinander oder mit Ortswechsel, Laute, Absonderungen von Drüsen (Duftstoffe), Farbänderungen, Leuchtsignale und darüber hinaus bei manchen Arten auch elektrische Erscheinungen, für die wir freilich keine Sinnesorgane haben (elektrische Signale). Es sind Vorgänge, die keine „Beiprodukte“ der Lebensvorgänge sind, sondern solche, die vom Tier aus systematisch (also nicht zufällig) in die Umwelt (oder Umgebung) hineinwirken. Wir können sie mit unseren Sinnesorganen und darüberhinaus auch mit noch empfindlicheren Registriergeräten (z. B. für Ultraschall) erfassen. Auch heute beziehen sich viele Darstellungen der Verhaltensforschung auf diese Phänomene, hier muß ja auch die Umwelt-einpassung in besonderem Maße nachweisbar sein.

Doch hat unsere obige Erörterung des Begriffs „Verhalten“ aus heutiger Sicht erkennen lassen, daß wir damit nicht das Ganze erfassen. Es gibt eben auch inneres Verhalten. Wenn wir die Unterlage, auf der ein Laubfrosch sitzt, verkanten, wird er sofort (falls er nicht abspringt) mit Korrekturbewegungen der Körperhaltung reagieren, ein unmittelbar an die Außenbedingungen angepaßtes und durch sie auch hervorgerufenes Verhalten. Wir kennen damit die Ursache. Es kann aber auch sein, daß wir nichts verändern und der Frosch seine Haltung verändert und abspringt. Über die Ursache können wir jetzt nur spekulieren. Es könnte sein, daß es „Zeit ist“ (tageszeitlich oder aus rein physiologischen Gründen), den Ort zur Nahrungssuche zu verlassen. Es könnte aber auch sein, daß seine Sinnesorgane in der Umgebung irgend etwas wahrgenommen haben, was ihn zu diesem Verhalten veranlaßt, ja beide Bedingungen könnten zusammen dazu geführt haben. Es gibt sehr verschiedenartige

Gründe für ein solches Verhalten, sie sind Voraussetzung, daß es überhaupt zu einem äußeren Verhalten kommt, denn dieses hat die Aufgabe, eine bestimmte Bedingung zu verändern. Das kann die erzwungene Schräglage sein, das kann ein innerer Zustand sein, den wir „Hunger“ nennen, das kann die Wahrnehmung eines Schattens gewesen sein, die für den Frosch „Gefahr“ alarmiert hat.

Information und Verhalten gehören in der Tat zusammen. Wenn ein Vogel-Weibchen „brütig“ wird, dann sucht es Nistplatz und Nistmaterial, führt Nestbaubewegungen aus und legt schließlich Eier, wobei im Normalfall noch eine Partnerschaft mit einem Männchen vorangegangen ist. Es ist bekannt, daß sich dabei besonders der Hormonspiegel verändert hat, bei vielen Arten hat sich unter seinem Einfluß ein besonderer Brutfleck entwickelt. Ehe es zu den äußerlich sichtbaren Verhaltensweisen kam, war also im Innern bereits einiges vor sich gegangen. Worte wie „Stimmung“, „Trieb“, „Verhaltensbereitschaft“, „Motivation“, „Drang“ werden in diesem Zusammenhang verwendet, heute meist Motivation.

Hier müssen wir eine Grunderkenntnis der Verhaltensforschung einbringen: „Hunger“ als physiologisches Defizit ist nicht die Motivation der Nahrungssuche! Was wir „Hunger“ nennen ist ein physiologischer Zustand, der bei Tieren, wenn er einen bestimmten Grad erreicht hat (eine Schwelle überschreitet), eine Verhaltensbereitschaft (Motivation – Man liest oft: „Handlungsbereitschaft“, doch wir wollen den Begriff „Handeln“ dem Menschen überlassen) aktiviert. Diese setzt ein äußeres Verhalten (Bewegungsmuster) in Gang; ist dieses beendet, müßte die Nahrung aufgenommen sein. Der Vogel sucht die Nahrung, „um zu fressen“, nicht „um satt zu werden“. Das ist ein grundlegender Unterschied. Er ist sofort einleuchtend, wenn wir das Beispiel der Paarung nehmen. Sie wird mit dem Ziel der Kopulation ausgeführt. Der physiologische Effekt liegt oft zeitlich so weit davon entfernt, daß auch die Menschen erst nach und nach diesen Zusammenhang erkannt haben. In der Evolution wurden aber jeweils die Muster des äußeren Verhaltens so angepaßt, das damit genau die Funktion gewährleistet wurde, unter deren „Druck“ sie zur Ausbildung kam. Noch ein Beispiel: wir haben Füchse in einem Raum mit festem Bodenbelag gehalten. Sie haben hunderte von Malen ihr Fleisch „vergraben“, also das ganze Bewegungsmuster ausgeführt, obwohl „der Zweck“ überhaupt nicht erreicht wurde, wie unter natürlichen Bedingungen sehr wohl.

Der Antrieb zu diesem Verhalten kommt „von innen“; es ist eine spezifische Verhaltensbereitschaft, spezifisch heißt hier mit einer bestimmten Funktion verbunden, die unter natürlichen Bedingungen auch für den Beobachter meist leicht erkennbar ist. Damit haben wir jetzt zwei grundsätzliche Komponenten des „Verhaltens“: das „äußere Verhalten“ (Bewegungsabläufe usw.) sowie das „innere Verhalten“, das Auftreten von Verhaltensbereitschaften oder auch (gewöhnlich zusätzlich) von gewissen Erregungszuständen, deren Ausmaß die Intensität des äußeren Verhaltens, aber auch seine Verlaufsform beeinflussen kann. Diese Erregungszustände werden gewöhnlich als emotionale Zustände bezeichnet. Darüberhinaus haben alle unsere Beispiele aber bereits unterstellt, daß die Tiere etwas sehen, hören, riechen oder schmecken oder sonstwie wahrnehmen.

Zum Verhalten gehört selbstverständlich auch die „Informationsaufnahme“. Und dies ist mehr als nur ein passiver Vorgang wie etwa bei einer Kamera, deren Verschuß wir öffnen. Was und wie wir in einer Umwelt hören oder sehen, bestimmen wir

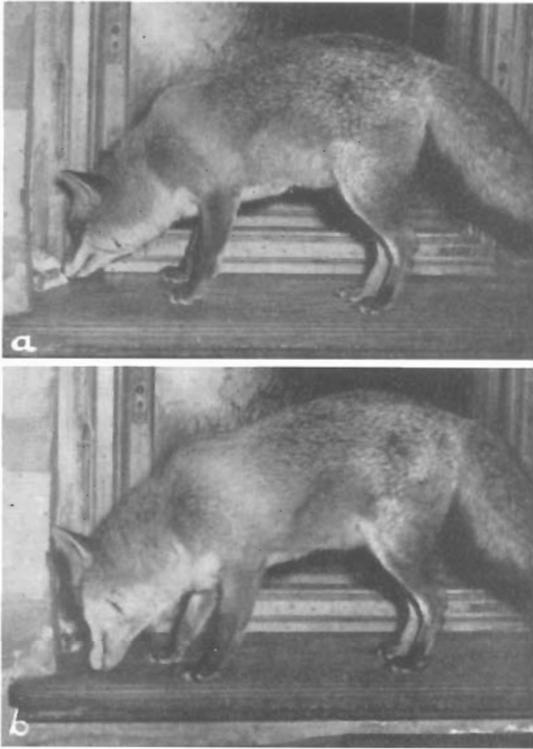


Abb. 1. Beispiel für eine arttypische Verhaltensabfolge, die ohne Einsicht in ihre Funktion abläuft: eine Rotfuchsfähe „versteckt“ Nahrung (Fleisch); das Verhalten wird vollständig ausgeführt, obwohl der Erfolg hier auf dem Fensterbrett ausbleibt. (a) zeigt das Feststoßen mit der Schnauze, (b) das „Zuschieben“, wobei unter natürlichen Bedingungen, auf welche dieses Verhalten in der Evolution angepaßt wurde, Erde darüber geschoben würde. Allgemeine Aussage der Bilder: es gibt arttypische Bewegungsmuster, die wie der Körper der Umwelt angepaßt und also „zweckmäßig“ sind. Die Tiere haben aber keine Einsicht in diese Funktionsziele ihres Verhaltens. Verhaltensweisen dieses Typs wurden früher als „Instinkte“ oder „Instinktbewegungen“ bezeichnet

in erheblichem Ausmaße selbst. Wir können unsere Sinnesorgane so beeinflussen, daß sie in bestimmter Weise aus dem Reizangebot auswählen, verstärken, abschwächen, zusammenfassen und manches andere mehr. Es ist stets eine aktive Informationsaufnahme. Manche Tagfalter sehen während der Balz keine Farben, wohl aber bei der Nahrungssuche. Stare hören im Herbst Frequenzen nur bis etwa 16 Kilohertz (kHz), im Frühjahr verschiebt sich die obere Hörgrenze bis über 20 kHz. Denn jetzt haben die Laute, die bei diesem Vogel hohe Frequenzanteile enthalten, eine besondere Bedeutung für ihn.

Damit haben wir die drei Bausteine des Verhaltens zusammen, die bereits Baege (s. S. 7) deutlich erkannt hat:

- Informationsaufnahme; Arbeit der äußeren Sinnesorgane; wenn wir einen Organismus mit einem System vergleichen, können wir vom „Eingangs-Vektor“ sprechen, seine Arbeit als „Eingangsverhalten“ bezeichnen.
- Informationsverarbeitung unter Nutzung gespeicherter Information; es ist das „innere Verhalten“, an dem vor allem Nervensystem und Hormonsystem beteiligt sind. Es erzeugt innere Zustände, so daß wir auch von einem Zustandsverhalten (im Zustandsvektor) sprechen. Motivationen, Emotionen und auch „Wachheitsgrad“ (Arousal, Aktivierungsniveau) gehören hierher.

- Informationsabgabe, äußeres Verhalten; das ist der „Ausgangsvektor“ mit dem Ausgangsverhalten, aus der Sicht der Physiologie das gesamte efferente System.

Wir haben diesen Sachverhalt im „Drei-Vektoren-Modell“ zusammengefaßt. Es ist erst dann komplett beschrieben, wenn auch die Umwelt als Quelle der Information und Wirkungsfeld des Ausgangsverhaltens mit einbezogen ist (Abb. 2a).

„Umwelt“ ist jener Ausschnitt der realen Außenwelt, der auf den jeweiligen Organismus direkt oder indirekt einwirkt. Dabei können diese Einwirkungen informationell oder nicht-informationell sein. Das müssen wir im Beispiel erläutern. Eine Heuschrecke (*Chorthippus*), die im Gras sitzt und mit den Hinterschchenkeln über die Flügelkanten „geigt“ (sie striduliert), erzeugt dabei ein bestimmtes Geräusch. Die Lufttemperatur mag 25 °C betragen. Die Strophen haben einen bestimmten Rhythmus. An einem anderen Tag sind vielleicht nur 12°. Die Heuschrecke kann über Temperatursinnesorgane diesen Unterschied „messen“ (also eine Information gewinnen); ihr

Abb. 2a. Schematische Darstellung eines Verhaltensvorganges, der durch Bedingungen der Umwelt, etwa einen „Luftfeind“, ausgelöst wird. Die Buchstaben symbolisieren die drei „Vektoren“ des Verhaltens, die auch durch die Schwärzung des Tierkörpers schematisch angedeutet sind. In diesem Fall erzeugt das Ausgangsverhalten (die Flucht) eine negative Rückkopplung auf den Eingang, das heißt, sie erfolgt so lange, bis der Reiz nicht mehr wahrgenommen wird

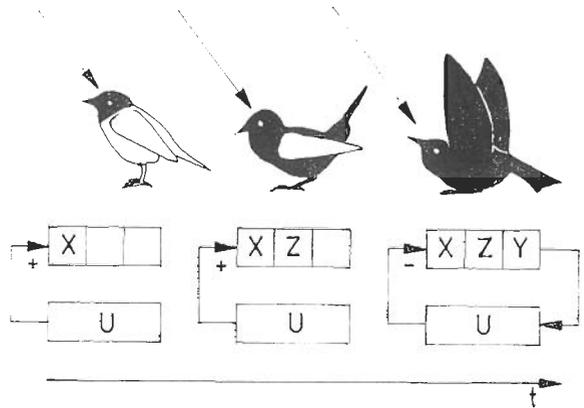
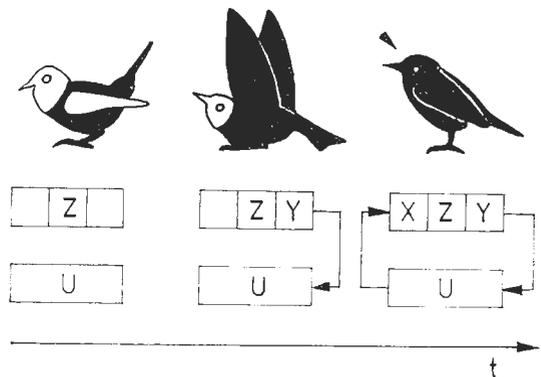


Abb. 2b. Beispiel für ein „Spontanverhalten“, bei welchem zunächst ein spezieller innerer Zustand, etwa die Motivation zur Nahrungsaufnahme entsteht, ohne daß die Umwelt dafür Reize anbietet. Diese werden erst über die Bewegungen (Ausgangsvektor Y) erzeugt



Stoffwechsel wird jedoch indirekt beeinflusst und das Zeitmuster desselben „Gesanges“ ist deutlich verändert (verlangsamt) (Abb. 3). Bei einer Unke im Teich würde zusätzlich auch die Frequenz absinken und damit der Laut tiefer klingen. Wir haben hier also eine informationelle und eine nicht-informationelle Wirkung der Umwelt. Bei den nicht-informationellen Einflüssen „bemerkt“ der Organismus zwar die Folgen, aber nicht die Ursachen, so wie ein Mensch unter Alkohol oder Drogen: die Leistungen der Sinnesorgane selbst werden in ihren „Kennlinien“ verändert. Und die Sinnesorgane sind ja unsere „Meßfühler“, die uns die Information vermitteln.

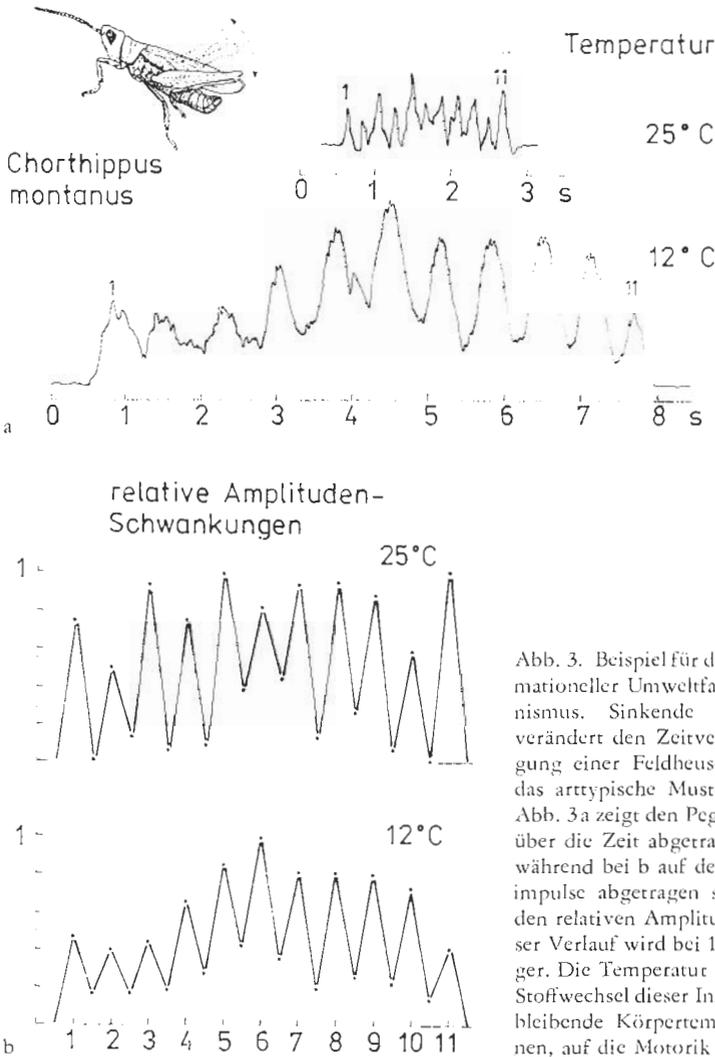


Abb. 3. Beispiel für die Wirkung nicht-informationeller Umweltfaktoren auf einen Organismus. Sinkende Umgebungstemperatur verändert den Zeitverlauf in der Lauterzeugung einer Feldheuschrecke, wobei jedoch das arttypische Muster erhalten bleibt. Die Abb. 3a zeigt den Pegelverlauf der Lautpulse über die Zeit abgetragen für 25° und 12°C, während bei b auf der Abszisse die 11 Lautimpulse abgetragen sind und die Ordinate den relativen Amplitudenwechsel zeigt. Dieser Verlauf wird bei 12 °C deutlich einförmiger. Die Temperatur wirkt indirekt über den Stoffwechsel dieser Insekten, die keine gleichbleibende Körpertemperatur erzeugen können, auf die Motorik

Wir wollen aber nochmals zu unserem Beispiel (Abb. 2) zurückkehren: Der Singvogel sieht einen Greifvogel in der Luft; dieser repräsentiert im Blockschema die Umwelt (U), während beim Singvogel die Sinnesorgane den Greifvogel identifizieren und seine Raumlage erfaßt haben. Wir haben das symbolisiert mit der Schwärzung des Kopfes, im Blockbild durch Einsatz von X, das den Eingangsvektor (Informationsaufnahme) repräsentiert. Jetzt wird die Bedeutung für den Vogel festgelegt: „Luftfeind“. Das löst Flucht-Motivation aus; unser Bild zeigt im Zusammenhang damit eine Änderung der Körperhaltung (das ist jedoch für unsere Darstellung nebensächlich), wir haben symbolisch den Körper geschwärzt und unten ein Z eingesetzt. Denn nun ist das innere Verhalten in Gang gesetzt, der Zustandsvektor (Z) arbeitet. Flucht-Motivation bedeutet Bereitschaft zum Fluchtverhalten. Dies soll bei diesem Vogel der Aufflug sein. Wir haben im dritten Bild daher die Flügel ebenfalls geschwärzt (die Motorik ist in Gang gesetzt), unten wurde das Y eingefügt, es steht für das äußere Verhalten (Ausgangsvektor). Dies bewirkt eine negative Rückwirkung auf den Eingang; der Greifvogel wird durch die Flucht unsichtbar, er verschwindet aus dem Blickfeld, damit kann die Motivation wieder abgebaut werden und der Singvogel anderen Beschäftigungen nachgehen.

Es war ein ausgelöstes Verhalten; jeder Beobachter weiß, daß es auch so etwas wie „spontanes Verhalten“ gibt. Abb. 2b zeigt dessen Ablauf im Schema. In diesem Fall geht der Anstoß vom inneren Zustand aus, etwa einem Stoffwechsel-Defizit („Hunger“). Nun wird die Motivation zum Nahrungsverhalten, das bei jeder Tierart in besonderer Weise spezialisiert ist, entstehen. Nehmen wir die Katze als Beispiel. Sie erhebt sich von ihrem Ruheplatz. Mit der Motivation ist aber in ihr etwas vorgegangen. Sie hat (aufgrund von Erfahrungen) sich darauf festgelegt, eine Ratte zu erbeuten. Jetzt wird sie von einer inneren Bereitschaft angetrieben, Ratten zu suchen. Bildhaft könnten wir sagen, sie hat „Appetit auf Ratten“. Der Verhaltensbiologe spricht vom Appetenzverhalten (Craig 1918). Es ist ein orientierendes Appetenzverhalten (Appetenzverhalten I), denn noch ist keine Ratte im Bereich der Sinnesorgane. Die Katze befindet sich – bezogen auf das Suchziel – im Distanzfeld. Erfahrungen können ihr helfen, eine Gegend aufzusuchen, in der mit großer Wahrscheinlichkeit Ratten vorkommen. Wir können in diesem Fall von einer „Suchstrategie“ sprechen; viele andere Tierarten beschränken sich darauf, intensiv umherzulaufen und dabei Richtungsänderungen einzuschalten, bis ihre Sinnesorgane die Anwesenheit der Nahrung „melden“. Es sind orientierende Reize, die nun eine „Orientiertheit“ zur Folge haben.

Die Katze hat eine Ratte gesehen. Jetzt folgt ein orientiertes Appetenzverhalten (Appetenzverhalten II). Sie befindet sich jetzt – wieder auf das Suchziel bezogen – im Nahfeld. Das Suchziel ist im Sinnesbereich (wenigstens eines Sinnesorgans). Nun ist zu prüfen, ob die Ratte erbeutet werden kann; sie könnte sich ja in einem Mauerspalt befinden, durch den sie für die Katze unerreichbar bleibt. In dieser Phase wird ein „Raubtier“ mittels verschiedener arttypischer Verhaltensweisen die Distanz zu verringern suchen (die Beute immer „im Auge“), bis endlich die auslösenden Reize gegeben sind, die den Kontakt mit der Beute ermöglichen (ein Pflanzenfresser würde in dieser Phase mittels der Sinnesorgane prüfen, ob und welches Nahrungsangebot er aufnimmt). Dann endlich könnte die Endhandlung folgen, das eigentliche Fressen (die Nahrungsaufnahme), bei der Katze allerdings erst nach der Überwältigung der

Ratte. Gelingt dies nicht, dann würde sie ganz „von vorn beginnen“, ein neues Suchziel (sagen wir: „Maus“) festlegen, entsprechend woanders suchen und die eben genannten drei Phasen ablaufen lassen, deren letzte (Endhandlung) in Bezug auf das Verhaltensobjekt als Kontaktfeld bezeichnet werden kann.

In Abb. 4 haben wir diesen Ablauf schematisch dargestellt. Dabei ist hier noch die Aussage enthalten, daß im Distanz- und Nahrungsfeld das Verhalten gewissermaßen „optimiert“ wird, während mit der Endhandlung die Bewertung erfolgt, die einfach über das Maß der negativen Rückkopplung auf die Motivation gegeben ist: höchste Bewertungsstufe wäre Löschung der Motivation. Wir können in diesem Sinn jetzt auch unser Bild 2 deuten: der Singvogel befand sich zu Beginn im Nahfeld des Greifvogels; sein Verhalten ist darauf gerichtet, ins Distanzfeld zu gelangen. Wir haben hier den anderen Partner des „ernsten Spielés“, der eine Gegenstrategie im Interesse des eigenen Überlebens einsetzen muß. Die Katze muß im Fall ihrer Beute ihre Strategie so anlegen, daß die Beute sie möglichst spät (am besten erst beim Kontakt) bemerkt. Hier wirkt bei der Katze arttypisches Verhalten, das in der Evolution ausgebildet wurde, mit individuellen Erfahrungen zusammen.

Wenn die Katze eine Maus zum Zielobjekt des Nahrungsverhaltens gewählt hat, dann ist die Maus das Bezugsobjekt (Lundberg 1981). Wir nennen es auch „relevante Umwelt“. Daneben gibt es Randbedingungen. Werden sie von der Katze (z. B. beim Anschleichen) genutzt, sind es relevante Randbedingungen (funktionelles Umfeld). Bleiben sie unspezifisch wirksam (wie etwa Temperatur, Licht, Bodenbe-

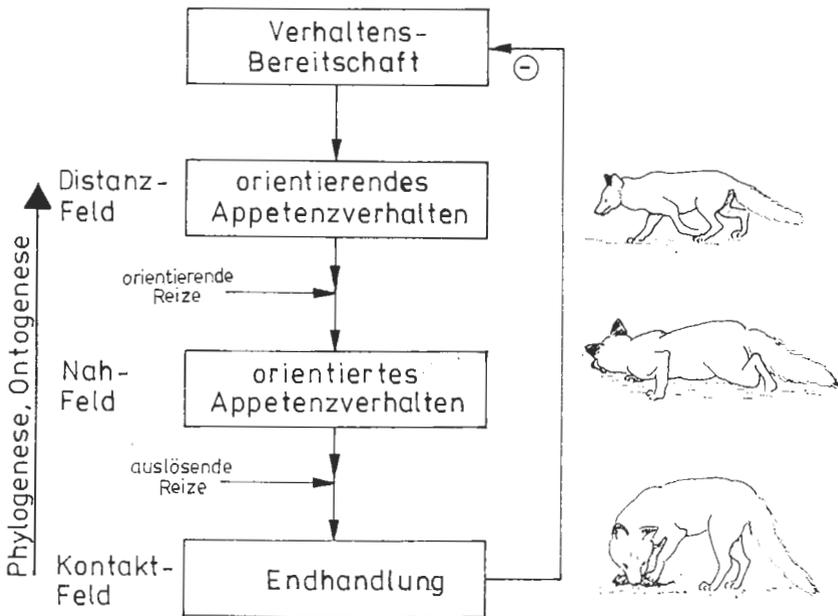


Abb. 4. Grundsätzliche Verlaufsform für ein motiviertes Verhalten bei höher entwickelten Tierarten (Einzelheiten im Text)

schaffenheit), sind es entsprechend unspezifische Randbedingungen (allgemeines Milieu). Diese bestimmen das Distanzfeld, während im Nahfeld das funktionelle Umfeld überwiegt, im Kontaktfeld das Bezugsobjekt. Unsere Abb. 4 sagt zusätzlich aus, daß die drei Ereignisfelder des motivierten Verhaltens in der Stammesgeschichte und damit auch bei der individuellen Verhaltensreifung in umgekehrter Reihenfolge aufgebaut wurden. Das ist eigentlich trivial, denn es kann nur gesucht werden, was als Bezugsobjekt im Prinzip bereits „bekannt“ ist. Viele Tiere, die von keinem anderen belehrt werden, müssen angeborenermaßen „wissen“, was sie jeweils zu suchen haben; solche Kenntnisse müssen also nicht individuell erworben werden. Je differenzierter jedoch das Individuum ist (s. S. 10), desto größer ist auch der Anteil an individueller Erfahrung bei diesem Verhalten, besonders im Distanzfeld. Übrigens: ein Spinnennetz ist ein „eingefrorenes Suchverhalten“, ist die Fliege im Netz besteht das Nahfeld, die Spinne ist orientiert und kann dann den Kontakt aufnehmen. Unsere Darstellung enthält also sehr grundsätzliche Aussagen. Wir vermuten sogar in ihnen Hinweise auf die Entstehung des Denkvermögens, bei dem sich diese Vorgänge als „inneres Tun“ vollziehen.

Was steckt eigentlich alles in diesen Prozessen, die wir als motiviertes Verhalten beschrieben haben? 1. Der Körper mit seinen Funktionen (die Katze, ein Hund, ein Vogel, ein Insekt und was auch immer), 2. Energie (energetischer Aspekt des Verhaltens) und 3. Information, die wir bereits als notwendige Voraussetzung für alle Verhaltens-Interaktionen mit der Umwelt gekennzeichnet haben. Nehmen wir hinzu, daß alle diese Eigenschaften der bereits erwähnten Entwicklung unterliegen, dann wird bereits deutlich, wie komplex das Phänomen ist, das wir „Verhalten“ nennen.

Wir können unser Beispiel der nahrungsmotivierten Katze nun auch in folgender Weise durchdenken:

1. Das Verhalten verläuft nach Regeln und setzt sich aus konkreten Bewegungsmustern zusammen: syntaktischer Aspekt.
2. Das Verhalten bewirkt etwas in der Umwelt des Tieres und/oder wird durch etwas hervorgerufen (Abb. 2), so etwa das Töten der Maus oder die Flucht vor dem Greifvogel: pragmatischer Aspekt.
3. Das Verhalten bedeutet für das Tier, das es ausführt, etwas, in unseren Beispielen „Sättigung“ oder „Schutz“: semantischer Aspekt.

Unsere beiden Beispiele sind dadurch gekennzeichnet, daß die Verhaltensabläufe ausschließlich dem Umweltbezug eines Individuums dienen. Wir sprechen von einem „Gebrauchsverhalten“, das entsprechende Gebrauchsstrukturen (Körperteile, Gebiß usw.) einsetzt. Damit unterscheiden sich diese Verhaltensweisen von solchen, die auf Artgenossen als Signale wirken (Signalbewegungen, Signalverhalten). Würde der Singvogel in Abb. 2, nachdem er den Greifvogel gesehen hat, ein „Luftfeind“-Warnsignal äußern, dann kann damit ein Artgenosse informiert werden, der selbst den Greifvogel nicht bemerkt hat. Wir werden auf diese Vorgänge, die als „Biokommunikation“ zusammengefaßt werden, später zurückkommen, wollten hier aber darauf verweisen, daß bei der elementaren Verhaltensbeobachtung eines Tieres die Kenntnis der Unterscheidung von Gebrauchs- und Signalverhalten für das Verständnis unerläßlich ist. Viele Bewegungsmuster lassen sich nur deuten, wenn bekannt

ist, daß sie Signale sind. Im übrigen kann diese Frage auch noch auf eine andere Weise angegangen werden: Man bezieht sich über die Verhaltensbeobachtung auf den Ort, der Ziel des Kontaktverhaltens, also der Endhandlung ist. Wir sprechen hier auch vom Terminalfeld (= Kontaktfeld, weil es das Endfeld für den motivierten Verhaltensablauf ist). Bezogen auf den sich verhaltenden Organismus lassen sich drei Möglichkeiten für die Herkunft der auslösenden Reize für die Endhandlung unterscheiden:

1. Die auslösenden Reize (Informationen) befinden sich am eigenen Körper und seinem Verhalten. Ein typisches Beispiel sind Verhaltensweisen der Körperpflege, auch Komfortverhalten genannt. Wir sprechen von der „Eigen-Umwelt“ des betreffenden Organismus.

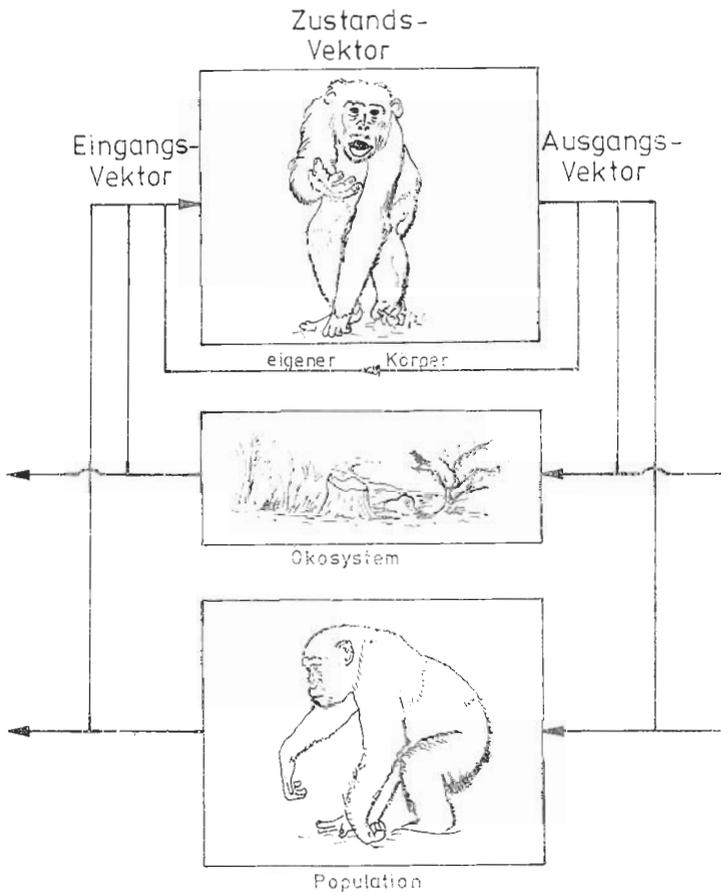


Abb. 5. Schema der „drei Umwelten“ (Umweltklassen) eines Organismus, bezogen auf die Quelle der Information und das Wirkungsfeld des äußeren Verhaltens. Schimpansenskizzen nach v. Hooff 1971

2. Die auslösenden Reize (Informationen) entstammen der Umgebung des Organismus.

2.1. Die Informationen kommen aus der belebten oder unbelebten Umwelt; das Tier legt selbst die Bedeutung dieser Informationen fest. Die durch sie gesteuerten Verhaltensweisen sind Gebrauchsverhalten. Dies nennen wir die informationelle Umwelt. Der Organismus hört, riecht, sieht oder betastet etwas und überprüft, was dies für ihn bedeutet.

2.2. Die Informationen stammen von Artgenossen; die Bedeutung ist damit beim „Sender“ vorgegeben. Diese signalisieren Artzugehörigkeit, ob Männchen oder Weibchen; alt oder jung, oder auch besondere Zustände ihres Verhaltens oder in der Umgebung, wie es der Hahn beim Futterlocken tut. Dies ist die biokommunikative Umwelt.

Wir können es auch so sagen: Die drei Umwelten sind der eigene Körper, das Ökosystem und das Populationssystem (gleichartiges Individuen-Kollektiv). Im Populationssystem werden vorrangig die Signale eingesetzt (Signalverhalten). Damit haben wir dem Umwelt-Begriff noch einige neue Seiten abgewonnen. Jetzt sollten wir versuchen, die Eigenschaften des Verhaltens noch ein wenig präziser zu erfassen. Dazu führen wir fünf Grundprinzipien an, die für die Dynamik, den Ablauf des Verhaltens von entscheidender Bedeutung sind (vgl. auch Lundberg 1981):

- Intensität und Häufigkeit eines äußeren Verhaltens werden von der Reizstärke und dem Grad einer spezifischen Verhaltensbereitschaft (Motivationsstärke) bestimmt: Prinzip der doppelten Quantifizierung.
- Motivationale, emotionale, vegetative und allgemeine Aktivierungskomponenten (Zustandsverhalten) sind verschiedene Erscheinungsformen eines einheitlichen in sich zusammenhängenden (kohärenten) antriebsbezogenen Vorganges: Prinzip der ethophysischen Kovarianz, beim Menschen als psychophysische Kovarianz bezeichnet.
- Gleichzeitig aktivierte Verhaltensbereitschaften hemmen sich gewöhnlich derart gegenseitig, daß sich nur eine motorisch umsetzt: Prinzip der gegenseitigen Hemmung der Antriebsfunktionen.
- Der Vollzug der Verhaltensweisen unterliegt einer inneren Kontrolle: Prinzip der Eigenkontrolle des Verhaltens, Reaffärenzprinzip.
- Verhalten zeigt bei Wiederholung systematische Veränderungen in der Zeit: Prinzip der individuellen Verhaltensadaptation = Lernen im weiteren Sinne.

Selbstverständlich geht es bei diesen Grundprinzipien nur um allgemeine Gesetzmäßigkeiten aller Verhaltensvorgänge. Für eine weitere genauere Kennzeichnung müssen dann zusätzliche Eigenschaften genannt werden, die wir durch die vorstehenden Ausführungen bereits angedeutet haben. Zu den grundlegenden Entdeckungen der Ethologen gehörte, daß im äußeren Verhalten bei vielen Tierarten relativ stereotype Bewegungseinheiten auftreten, die auch „Erbkoordinationen“ genannt werden (Lorenz). Sie sind – wie bereits Heinroth (s. o.) feststellte – arttypische Eigenschaften wie der Körperbau und können entsprechend vergleichend betrachtet wer-

den, was durch die Studien von K. Lorenz und N. Tinbergen in bahnbrechender Weise gezeigt werden konnte. Balzbewegungen der Stockente, von Heinroth und Lorenz eingehend studiert und leicht zu beobachten, seien hier als Beispiel vorgestellt (Abb. 6). Später wurde die Bedeutung der zeitlichen Ordnung in solchen Abläufen erkannt, wieder in Anpassung an innere und äußere Bedingungen. So wird

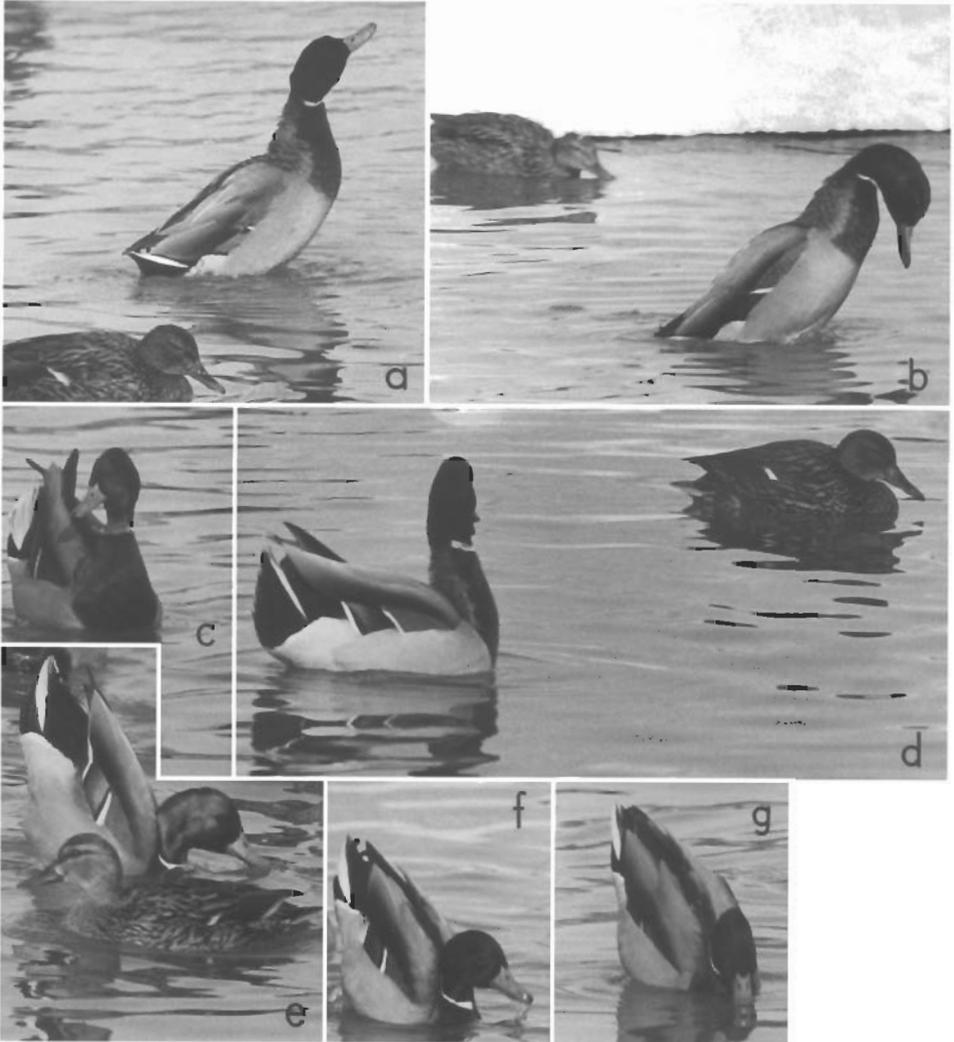


Abb. 6. Beispiele für arttypische Verhaltensnormen bei der Stockente (*Anas platyrhynchos*) aus der Balz des Erpels: a Schüttelstrecken, b Grunzpfiff (mit hellem Kurzlaut verbundene Bewegung), c Kurzhochwerden, d Hinsehen zur Ente, e-g Auf-Ab-Bewegung. Aufn. Schulz im Tierpark Berlin