

Christoph Randler

utb.

Verhaltens- biologie



basics

Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Böhlau Verlag • Wien • Köln • Weimar
Verlag Barbara Budrich • Opladen • Toronto
facultas • Wien
Wilhelm Fink • Paderborn
A. Francke Verlag • Tübingen
Haupt Verlag • Bern
Verlag Julius Klinkhardt • Bad Heilbrunn
Mohr Siebeck • Tübingen
Ernst Reinhardt Verlag • München
Ferdinand Schöningh • Paderborn
Eugen Ulmer Verlag • Stuttgart
UVK Verlag • München
Vandenhoeck & Ruprecht • Göttingen
Waxmann • Münster • New York
wbv Publikation • Bielefeld



basics

A vertical strip on the left side of the cover shows a close-up of a blue whale's head, focusing on its large, curved, greyish-brown horn and the surrounding blue skin.

Christoph Randler

Verhaltens- biologie

Haupt Verlag

Prof. Dr. Christoph Randler ist Professor für Didaktik der Biologie an der Eberhard Karls Universität Tübingen. Zuvor lehrte und forschte er als Professor an der Universität Leipzig und der Pädagogischen Hochschule Heidelberg. Seine Schwerpunkte in der Verhaltensbiologie sind Räuber-Beute-Beziehungen, Kommunikation, Chronobiologie und Hybridisierung.

1. Auflage 2018

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek:

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Angaben sind im Internet über <http://dnb.dnb.de> abrufbar.

Copyright © 2018 Haupt Bern

Das Werk ist einschließlich aller seiner Teile urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlags unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Fachlektorat: Claudia Huber, D-Erfurt

Umschlagsgestaltung und Satz: Atelier Reichert, D-Stuttgart

Umschlagsfoto: Christoph Randler, D-Tübingen

Printed in Germany

UTB-Band-Nr.: 4817

ISBN: 978-3-8252-4817-8

Inhaltsverzeichnis

	Dank	8
1	Was ist Verhaltensbiologie	9
1.1	Wie wird «Verhalten» definiert?	12
1.2	Verhaltensbiologie – eine junge Disziplin	13
1.3	Was tun Verhaltensbiologen?	15
1.4	Berufsfelder für Verhaltensbiologen	16
1.5	Was müssen Verhaltensbiologen können?	16
2	Methoden der Verhaltensbiologie	19
2.1	Verhaltensbiologen testen Hypothesen	19
2.2	Forschungsansätze	20
2.3	Methodenrepertoire der Verhaltensbiologie	21
2.4	Integrative Funktion der Verhaltensbiologie	35
2.5	Probleme bei verhaltensbiologischen Studien	35
3	Terminologie und Ansätze der Verhaltensbiologie	39
3.1	Klassische Ethologie	39
3.2	Verhaltensökologie	42
3.3	Soziobiologie	45
3.4	Kognitive Ethologie	46
3.5	Verschiedene Typen von Faktoren: Die Fragen nach dem «Warum?»	46
4	Proximate Faktoren/Wirkmechanismen	49
4.1	Verhaltensgenetik	49
4.2	Verhaltensphysiologie	60
4.3	Verhaltensontogenie	65
4.4	Außenreize und Innenreize wirken bei der Steuerung des Verhaltens zusammen	69

5	Nahrungssuche	73
5.1	Welche Nahrung fresse ich? Nahrungswahl	74
5.2	Strategien der Nahrungssuche	77
5.3	Habitatwahl: Wo suche ich nach Nahrung?	84
5.4	Wie lange verweile ich, bis ich den Ort wechsele?	91
5.5	Nahrungssuche in Gruppen	92
6	Räuber-Beute-Beziehungen: Anti-Prädatationsverhalten	95
6.1	Überblick und Definitionen	96
6.2	Der Ablauf der Prädation	97
6.3	Erkennen von Prädatoren	98
6.4	Körperliche Anpassungen, um einer Entdeckung zu entgehen	100
6.5	Verhaltensmechanismen vermeiden Entdeckung durch Beutegreifer	103
6.6	Die Vorteile des Gruppenlebens und die Beziehung zur Wachsamkeit	104
6.7	Signale an den Beutegreifer	111
6.8	Signale, die eine Verfolgung verhindern sollen	114
6.9	Fluchtverhalten und Fluchtstrategien	116
6.10	Morphologische und physiologische Verteidigungsmechanismen	119
6.11	Mobbing	121
7	Partnerwahl und Fortpflanzung	125
7.1	Sexuelle vs. asexuelle Fortpflanzung	125
7.2	Sexuelle Konflikte	128
7.3	Revierwahl und Revierverteidigung	130
7.4	Sexuelle Selektion: Balzverhalten und Partnerwahl	132
7.5	Alternative Fortpflanzungsstrategien	142
7.6	Paarungssysteme	144
7.7	Balzplätze	150

8	Brutfürsorge und Brutpflegeverhalten	153
8.1	Parentale Fürsorge	153
8.2	Eltern-Kind-Konflikte bei der Nahrung	162
8.3	Geschwisterkonkurrenz	164
8.4	Sonderformen	165
9	Lernen, Gedächtnis und Kognition	171
9.1	Formen des Lernens	173
9.2	Das Gehirn als Basis der Kognition	182
9.3	Kognitive Ethologie	186
9.4	Komparative Studien	193
10	Kommunikation	195
10.1	Was sind Signale?	196
10.2	Bau und Ökologie von Signalen	198
10.3	Sender und Empfänger	205
10.4	Warum sind Signale zuverlässig und ehrlich?	208
10.5	Funktionale Referenz und Bedeutung von Signalen	210
11	Sozialverhalten, Soziobiologie und soziale Evolution	215
11.1	Aspekte des Sozialverhaltens	215
11.2	Warum helfen sich Tiere gegenseitig?	219
11.3	Helfersysteme	230
11.4	Eusozialität	232
11.5	Infantizid	234
12	Angewandte Aspekte	237
12.1	Arten- und Naturschutz und Verhalten	237
12.2	Angewandte Aspekte	253
	Literatur	257
	Register	275

Dank

Bei einigen Kolleginnen und Kollegen möchte ich mich bedanken, da sie ein oder mehrere Kapitel durchgesehen und mir sehr wertvolle Hinweise und Korrekturen geschickt haben. Die Verantwortung für die jeweiligen Texte liegt dennoch beim Autor des Buches. Folgenden Personen danke ich sehr herzlich: Prof. Dr. Franz Bairlein, Dr. Henrik Brumm, MSc. Nadine Kalb, Prof. Dr. Uwe Maier, PD Dr. Gilberto Pasinelli, Dr. Constanze Pentzold, Dr. Stefan Pentzold, Dr. Susanne Rohrmann, PD Dr. Heiko Schmaljohann, Dr. Vanessa Schmitt. Prof. Dr. Petra Quillfeldt danke ich für weitere Hinweise sowie meinen Studentinnen und Studenten für ihr Interesse, ihre Aufgeschlossenheit und so manche Frage, über die bisher zu wenig geforscht wurde.

Was ist Verhaltensbiologie?

1

Inhalt

- 1.1 Wie wird «Verhalten» definiert?
- 1.2 Verhaltensbiologie – eine junge Disziplin
- 1.3 Was tun Verhaltensbiologen?
- 1.4 Berufsfelder für Verhaltensbiologen
- 1.5 Was müssen Verhaltensbiologen können?

Verhaltensbiologie beschäftigt sich mit der Frage, was ein Tier macht und auf welche Weise es etwas macht. Die Verhaltensbiologie verfolgt dabei einen integrativen Ansatz, bei dem Zoologie, Evolutionsbiologie und Ökologie eine wichtige Rolle spielen. Die Verhaltensbiologie verwendet bei der Erforschung ihrer Fragestellungen zahlreiche Methoden, die sowohl Beobachtungen als auch komplexe Experimente umfassen und die entweder im Freiland oder im Labor stattfinden können. Die in der Verhaltensbiologie am häufigsten untersuchten Tiergruppen sind in absteigender Reihenfolge Vögel, Insekten, Fische und Säugetiere. Aktuell eher stark beforschte Themen sind die sexuelle Selektion, Kommunikation und Signale.

Verhaltensbiologie ist so alt wie die Menschheit selbst: In der Zeit der Jäger (Paläolithikum) hatte es für die Menschen Vorteile, wenn sie das Verhalten von Tieren beobachten, erklären und vorhersagen konnten, da sich auf diese Weise der Jagderfolg steigern ließ. Ebenso war es überlebenswichtig, selbst Beutegreifern, wie etwa den Säbelzahnkatzen (Machairodontinae), zu entkommen. Verhaltensbiologische Kenntnisse halfen, etwas zu essen zu bekommen, anstatt selber zur Speise zu werden; verhaltensbiologische Kenntnisse verhalfen der Spezies Mensch zu einem Überlebensvorteil (Manning & Dawkins 2012).

Verhalten findet ständig statt: «Man kann sich nicht *nicht* verhalten.» lautet die Abwandlung eines Axioms von Paul Watzlawick. Eine

Feldmaus (*Microtus arvalis*) etwa, die sich nicht bewegt, zeigt womöglich **adaptives Verhalten**: Sie erhöht z. B. ihre Überlebenswahrscheinlichkeit beim Vorbeilaufen eines Fuchses, weil sie sich nicht durch Bewegung verrät. Ihr Verhalten kann aber auch **nicht adaptiv** sein; z. B. dann, wenn ihre Überlebenswahrscheinlichkeit durch Flucht vor dem Fuchs in ein Erdloch größer gewesen wäre als durch Tarnung. Aber unabhängig davon, ob die Feldmaus adaptives oder nicht adaptives Verhalten zeigte: Verhalten hat sie sich auf jeden Fall.

Verhalten ist also das, was ein Tier macht, und Verhaltensbiologie fragt danach, was, wie und warum es dies macht. Während die Frage nach dem «**Was?**» auf eine möglichst neutrale Beschreibung des Verhaltens abzielt, stehen beim «**Wie?**» die verschiedenen Taktiken, Strategien, Mechanismen und Prozesse des tierischen Verhaltens im Vordergrund. Die Frage nach dem «**Warum?**» soll schließlich erklären, weshalb es zu einem spezifischen Verhalten eines Tieres kommt.

Ein Beispiel: Beobachtet wird, wie ein Dachs (*Meles meles*) herumläuft und mit der Schnauze in der Erde bohrt. Eine mögliche Antwort auf die Frage, **was** der Dachs macht, ist, dass er nach Nahrung sucht. Die Frage nach dem «**Warum?**» kann aus zwei Perspektiven beantwortet werden: aus einer physiologischen und einer evolutionstheoretischen. Die physiologische Perspektive weist darauf hin, dass der Dachs nach Nahrung sucht, weil er Hunger hat, während die evolutionstheoretische Perspektive besagt, dass die Nahrungszufuhr ihm das Überleben sichert und damit Fortpflanzung möglich macht. Die Frage nach dem «**Wie?**» kann auf verschiedene Weise beantwortet werden, da manche Dachse eher an ganz bestimmten Orten nach Nahrung suchen, während andere bestimmte Vorlieben für eine bestimmte Nahrung haben (Requena-Mullor et al. 2016). Damit werden Unterschiede zwischen Individuen thematisiert.

Box 1.1

Verhalten illustriert am Jahreslauf einer Blaumeise

Eine Blaumeise (*Cyanistes caeruleus*) sucht an einem sonnigen Wintermorgen nach Nahrung. Sie muss fressen, um ihre Energiebilanz ausgewogen zu halten, d. h., um nicht zu verhungern (Homöostase, → Kap. 4). Am besten sucht und frisst sie energiereiche Nahrung, weil sie auf diese Weise in kurzer Zeit viel Energie aufnehmen kann (→ Kap. 5). Ihre Präferenz für energiereiche Nahrung beeinflusst also die Entscheidung, wann, was und wo sie frisst. Gerne frisst sie zudem im Verbund mit anderen Blaumeisen, weil dies mehr Sicherheit vor Beutegreifern (→ Kap. 6) mit sich bringt. Damit verschärft sich aber die Konkurrenz ums Futter, da sie dieses mit



Abb. 1-1

Ein Jahr im Leben der Blaumeise (*Cyanistes caeruleus*). A) Blaumeise bei der Nahrungssuche im Winter, B) bettelnde Jungmeise, C) Sperber (*Accipiter nisus*) als Prädator von Blaumeisen, D) Kohlmeise als Begleitart in gemischten Winterschwärmen. Fotos: C. Randler.

Artgenossen und gegebenenfalls Vertretern anderer Arten teilen muss. Da Blaumeisen oft im Verbund mit anderen Vögeln bei der Nahrungsaufnahme beobachtet werden können, ist der Nutzen der verbesserten Feindwahrnehmung offenbar größer als der Schaden durch die erhöhte Futterkonkurrenz. Beim Erscheinen von Feinden warnen sich Blaumeisen gegenseitig mit Alarmsrufen; diese werden über die Artgrenzen hinweg verstanden, sodass auch andere Arten auf diese Warnrufe reagieren (→ Kap. 10). Fliegt ein Sperber (*Accipiter nisus*) vorbei, bleiben die Blaumeisen regungslos sitzen. Entdecken sie hingegen eine Eule, wird diese angegriffen und gemobbt. Warum das so ist, wird mit verschiedenen Hypothesen erklärt, darunter auch mit Altruismus (→ Kap. 11).

Im Frühjahr suchen und besetzen die Blaumeisen-Männchen Reviere und singen, um Weibchen anzulocken, aber auch, um anderen Männchen zu signalisieren, dass das Revier bereits besetzt ist. Manchmal kämpfen die Männchen um ein Revier. Erscheint ein Weibchen im Territorium, zeigen die Blaumeisen ein Balzverhalten, da – wie übrigens bei den meisten Meisenarten – Damenwahl herrscht. Weibchen wählen ein Männchen nach verschiedenen Gesichtspunkten aus, oft nach dem Ultraviolettanteil im Gefieder (→ Kap. 7). Brutpflege und Jungenaufzucht finden generell durch beide Eltern statt, obwohl Blaumeisen nicht unbedingt treu sind, sondern gerne mittels «außerehelicher» Kopulationen versuchen, ihre Gene breiter zu streuen. Erscheint ein Beutegreifer in der Nähe der Nisthöhle, so wird er angegriffen (Brutverteidigung). Blaumeisen legen sehr viele Eier, was mit der hohen Sterblichkeit der Jungvögel im ersten Lebensjahr zusammenhängen dürfte.



1.1 | Wie wird «Verhalten» definiert?

Wie die bisherigen Ausführungen gezeigt haben, ist Verhalten eine vielt gestaltige Sache. Entsprechend schwierig ist es, eine Definition zu formulieren, die alle relevanten Facetten umfasst. Als Beispiel seien hier zwei Definitionen aufgeführt; zuerst die umfassende und komplexe von Kappeler (2012, p. 4):

«Verhalten bezieht sich auf die intern koordinierte Kontrolle von Bewegungen oder Signalen, mit denen ein intakter Organismus mit Artgenossen oder anderen Komponenten seiner belebten und unbelebten Umwelt interagiert sowie auf Aktivitäten, die der Homöostase eines Individuums dienen».

Nach dieser Definition wird Verhalten **intern gesteuert**, d.h. über Hormone und Nervenzellen. Das Verhalten wird dann in Signalen oder Bewegungen ausgeprägt. Wichtig bei dieser Definition sind neben der Interaktion mit der unbelebten Umwelt auch die Beziehungen zu anderen Tierarten (Räuber, Beute) sowie zu Tieren der eigenen Art. Ein weiterer Punkt, der Verhalten steuert, ist die **Homöostase**, d.h., die Aufrechterhaltung der Körperfunktionen, wenn etwa ein Tier auf einen inneren Reiz (z. B. Hunger) reagiert und auf Nahrungssuche geht oder bei sehr hohen Temperaturen den Schatten aufsucht.

Ein anderer Ansatz definiert Verhalten als **beobachtbaren Prozess**, mit dem ein Tier auf innere und äußere Reize reagiert. Untersucht werden kann in diesem Zusammenhang neben der direkten Beobachtungen der Tiere auch die Untersuchung resp. Messung von Herzschlag oder die Bestimmung von Hormonspiegeln. Wichtig ist, dass die Tiere Reize des eigenen Körpers (interne Reize), wie auch Umweltreize (und damit eingeschlossen andere Tiere und die von diesen ausgehenden Reize und Signale) zuerst einmal **wahrnehmen** müssen. Man könnte also auch sehr vereinfacht sagen, dass **Verhalten eine messbare Reaktion auf Reize ist**.

Keine der beiden Definitionen trifft völlig zu oder ist vollständig falsch; sie zeigen vielmehr die Bandbreite von Verhalten und die Schwierigkeit, dieses in einer kurzen, prägnanten Definition einzufangen. Die Tatsache, dass wir aktuell also über keine allseits anerkannte Definition des Begriffs «Verhalten» verfügen, ist zwar bedauerlich und verkompliziert die Arbeit der Verhaltensbiologen, macht sie aber zugleich auch außerordentlich spannend. Außerdem bedeutet das Fehlen einer allgemein akzeptierten Definition nicht, dass gar kein Konsens darüber besteht, was Verhalten ist. → [Tab. 1-1](#) stellt Komponenten des Begriffs «Verhalten» dar, die allgemein als solche anerkannt werden.

Tab. 1-1

Definition und Komponenten von Verhalten (basierend auf Kappeler 2012, Dugatkin 2014).

Komponente	Beispiel
Prozess	
beobachtbar messbar	Bewegung (Tier flüchtet)/Signale Veränderung im Hormonspiegel
Stimuli	
aus der Außenwelt (external) aus der Innenwelt (internal)	Nahrung, Fressfeind, Artgenosse Hunger/Homöostase
Wahrnehmung	
Stimuli müssen wahrgenommen werden	Tier hört einen Warnruf, sieht den Fressfeind, riecht Futter
Koordinierte Reaktion/Integration	
Zusammenhang zwischen dem Prozess und dem Stimulus	Flucht eines Tieres (Prozess), wenn sich ein Fressfeind nähert (Stimulus)
Physiologische Koordination im Tier	Muskeln, Gelenke etc. arbeiten koordiniert mit den Sinnesorganen zusammen, letztere zeigen an, aus welcher Richtung ein Fressfeind sich nähert

Demnach lässt sich als Merksatz Folgendes zusammenfassen:

Merksatz

Verhalten umfasst alle beobachtbaren/messbaren Prozesse, mit denen ein Tier auf wahrgenommene Veränderungen innerhalb seines Körpers oder der Außenwelt reagiert.

Verhaltensbiologie – eine junge Disziplin

1.2

Bereits Aristoteles (384–322 v. Chr.) machte sich Gedanken über das Lernen und die Emotionen von Tieren. Die wissenschaftliche Sicht der Verhaltensbiologie ist dagegen erst etwa 150 Jahre alt. Charles Darwin (1809–1882) stellte klare Bezüge zwischen Verhalten und Evolution her; beispielsweise interpretiert er das Balzverhalten von Vögeln bzw. die ausgeprägte Gefiederfärbung derselben als Versuche, die Partnerwahl des Weibchens zu beeinflussen (sexuelle Selektion; → Kap. 7). Einen Aufschwung erlebte die Verhaltensbiologie aber erst im 20. Jahrhundert mit den Begründern der **Ethologie** (→ Kap. 3), die die Bedeutung von Endursachen (ultimaten Faktoren, der Interpretation des Zwecks des jeweiligen Verhaltens) betonten und die Auffassung vertraten, dass sich Verhaltensmerkmale klar identifizieren und messen lassen. Als besonderer Erfolg der Ethologie kann die Entzifferung der Bienenspra-

che durch Karl von Frisch (1886–1982) gelten, der 1973 zusammen mit Konrad Lorenz (1903–1989) und Nikolaas Tinbergen (1907–1988) den Nobelpreis für Medizin/Physiologie erhielt. Lorenz und Tinbergen werden auch als die Gründerväter der Ethologie bezeichnet.

Während die Ethologie in Europa lange Zeit die dominierende verhaltensbiologische Forschungsrichtung war, entwickelte in den USA Burrhus Skinner (1904–1990) den **Behaviorismus**, eine alternative Forschungsrichtung, der die Annahme zugrunde liegt, dass alles Verhalten erlernt sei. Ethologie und Behaviorismus unterscheiden sich stark, was sich nicht nur in ihren unterschiedlichen Grundannahmen manifestiert, sondern auch in der Art und Weise, wie geforscht wird: Während Behavioristen sich in der Regel auf Laborexperimente beschränken und dort die Beziehung zwischen Reizen und Reaktionen analysieren, dominieren bei den Ethologen Feldversuche, von denen man sich erhofft, dass durch das genaue Beobachten ein und desselben Verhaltens bei unterschiedlichen Individuen – z.B. das Beutefangverhalten bei der Erdkröte (*Bufo bufo*) – allgemeingültige Aussagen über dieses Verhalten generieren lässt.

Einen anderen Ansatz verfolgt die **Vergleichende Psychologie**, welche weniger auf das Verhalten bei einzelnen Arten fokussiert, sondern nach artübergreifenden allgemeinen Grundsätzen des Verhaltens sucht. Die vergleichende Psychologie entstand in den USA parallel zur klassischen Ethologie in Europa. Erfolgversprechende Ansätze der Vergleichenden Psychologie untersuchen beispielsweise Unterschiede im Verhalten oder in der Entstehung von Verhalten (der sogenannten «Verhaltensontogenese») von Menschenaffen und Menschen. Da sich die Ethologie und die Vergleichende Psychologie recht nahe sind, kam es mehrfach zu fruchtbarer Zusammenarbeit, wodurch u. a. die Forschungsrichtungen der **Verhaltensökologie** und der **Soziobiologie** entstanden. Beiden Forschungsrichtungen ist gemeinsam, dass sie die Fitnessmaximierung ins Zentrum ihrer Untersuchungen stellen, d. h., den Überlebensvorteil und – noch wichtiger – den möglichst hohen **Fortpflanzungserfolg** als wichtigste Messgrößen untersuchen. Während die Verhaltensökologie auf die Wechselwirkungen zwischen dem sich verhaltenden Tier und seiner (belebten und unbelebten) Umgebung fokussiert, richtet sich der Blick der Soziobiologie auf die biologischen Grundlagen von sozialem Verhalten. Einen veritablen Aufschwung erlebte die Soziobiologie 1975 durch das Buch *Sociobiology: The new synthesis* von Edward O. Wilson (*1929), in dem der Autor Verhalten als etwas Egoistisches bezeichnete, nämlich als Mittel zu dem Zweck, den eigenen Fortpflanzungserfolg zu maximieren.

Was tun Verhaltensbiologen?

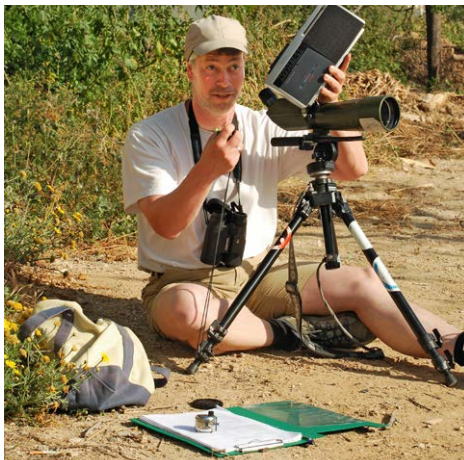
| 1.3

Verhaltensbiologen stellen in erster Linie allgemeine oder abstrakte Fragen, die sie dann mit verschiedensten Methoden und an verschiedenen Tiergruppen/-arten untersuchen. Es gibt generell zwei Vorgehensweisen in der Verhaltensbiologie (Lehner 1996):

1. Im Zentrum steht das Interesse an einer bestimmten **Tierart**
2. Im Zentrum steht die Untersuchung einer bestimmten **Forschungsfrage**

Obwohl viele Verhaltensbiologen eine bevorzugte Tierart haben, ist es in der Regel die Forschungsfrage (oder ein generelles Konzept), die im Zentrum ihrer Forschung steht, und nicht die bevorzugte Tierart. Bei der Auswahl der zu untersuchenden Tierart spielt primär deren **Eignung** und **Verfügbarkeit** eine Rolle. Aus diesem Grund werden oft Tierarten ausgewählt, die häufig sind und in vielen Habitaten vorkommen und daher Stichproben ermöglichen, die groß genug sind, um zu statistisch signifikanten Resultaten zu kommen. Auch werden häufig Tierarten gewählt, die leicht im Labor zu halten sind oder bereits als Labortiere zur Verfügung stehen, wie z. B. Mäuse und Ratten.

Die Schwerpunkte in der Verhaltensbiologie verschieben sich von Zeit zu Zeit, wobei sich die Themen stärker ändern als die untersuchten Tiergruppen. Auf einer typischen Konferenz (International Behavioral Ecology Congress 2012) beschäftigten sich 37% der vorgestellten Arbeiten mit Vögeln, 26% mit Insekten, 15% mit Fischen und 15%



| Abb. 1-2

Verhaltensbiologen arbeiten teilweise im Freiland (Zypern 2008).
Foto: C. Randler.

mit Säugetieren. Die Beliebtheit der Vögel mag daher rühren, dass sie meist tagaktiv, oft auffallend gefärbt und auch rufaktiv sind und sich deshalb gut im Freiland beobachten lassen, während sich Fische und Insekten gut für Experimente im Labor eignen.

Aktuell stark beforschte **Themen** sind die sexuelle Selektion, Kommunikation und Signale sowie die «Life History». Owens (2006) unterzog Publikationen in der Verhaltensbiologie einer genaueren Analyse und zeigte, dass der Anteil von Themen wie «optimale Nahrungssuche», «Paarungssysteme» und «fluktuierende Asymmetrie» zwischen 1980 und 2004 abnahm, während «sexuelle Selektion», «Wirt-Parasit-Interaktionen» und «Signale bei Tieren» häufiger untersucht wurden.

1.4 | Berufsfelder für Verhaltensbiologen

Die meisten Stellen im Bereich der Verhaltensbiologie sind an wissenschaftlichen Instituten oder Universitäten lokalisiert und damit naturgemäß zahlenmäßig beschränkt. Alternativ gibt es einige Stellen in den angewandten Biowissenschaften, so z.B. im Naturschutz, oder bei Behörden, vereinzelt auch in Zoos. Um die Chancen auf dem Arbeitsmarkt zu erhöhen, kann es sinnvoll sein, sich nicht nur auf eine einzelne Tierart/-gruppe zu fokussieren, aber dennoch klare Schwerpunkte zu setzen. Hilfreich sind auch Aufenthalte an ausländischen Instituten und Universitäten. Aufgrund des interdisziplinären Charakters der Verhaltensbiologie gibt es auch «verschlungene» Pfade in der Berufswelt, z. B. im Bereich der Endokrinologie.

1.5 | Was müssen Verhaltensbiologen können?

Die Arbeit von Verhaltensbiologen ist äußerst vielfältig, weshalb die Anforderungen sehr unterschiedlich sind. Wer viel im Freiland arbeitet, benötigt ein gewisses Improvisationstalent, da technische Geräte manchmal ein «Eigenleben» führen und im Regenwald oder der Antarktis der Kundendienst oder die Hotline nicht funktionieren oder erreichbar sind. Im Gegensatz dazu sind bei der Laborarbeit andere Fähigkeiten und Fertigkeiten erforderlich, so z.B. Geduld und die Fähigkeit, ermüdende Tätigkeiten konzentriert und gewissenhaft durchzuführen. Generell haftet der Verhaltensbiologie – zumindest in der Bevölkerung – etwas romantisch Verklärtes an und es wird vergessen, dass Verhaltensbeobachtung auch das akribische Registrieren von Verhaltensweisen umfasst und manchmal endlose Stunden des

langweiligen Wartens mit sich bringt, z.B. dann, wenn sich die zu untersuchende Schimpansenhorde tagelang nicht zeigen will. Hier hilft eine hohe Frustrationstoleranz weiter. Gute Kenntnisse der verschiedensten Tierarten sind von Vorteil und – weil die Datenanalysen oft einen gewichtigen Teil der Büroarbeit ausmachen – auch umfangreiche Statistikkenntnisse.

Weiterführende Literatur

Alcock J (2005): *Animal Behaviour. An evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Sunderland, 579pp.
Breed MD, Moore J (2012): *Animal Behaviour*. Academic Press, Burlington, 475pp.
Kappeler, PM (2012): *Verhaltensbiologie*. 3. Aufl. Springer, Heidelberg, 641pp.

Online

www.bachelor-bio.de
www.master-bio.de

Methoden der Verhaltensbiologie

| 2

Inhalt

2.1	Verhaltensbiologen testen Hypothesen
2.2	Forschungsansätze
2.3	Methodenrepertoire der Verhaltensbiologie
2.4	Integrative Funktion der Verhaltensbiologie
2.5	Probleme bei verhaltensbiologischen Studien

Die Verhaltensbiologie testet Hypothesen und verfügt über ein reichhaltiges Repertoire an Methoden der Datensammlung sowie der Analyse von Original- und Sekundärdaten. Bei Originaldaten handelt es sich um Messwerte, die ein Wissenschaftler selbst erhoben, gemessen oder beobachtet hat. Bei Sekundärdaten erfolgt eine (Re-)Analyse bereits veröffentlichter und/oder frei zugänglicher Daten. Verhaltensbiologen vergleichen sowohl Individuen einzelner Arten untereinander als auch verschiedene Arten miteinander. Hypothesen-geleitete Beobachtungen und Experimente stehen dabei im Vordergrund. Verhaltensbiologen arbeiten sowohl im Freiland als auch im Labor, oft sogar in Kombination, und benutzen vielerlei Methoden, von relativ simplen Beobachtungen mittels Fernglas bis hin zu automatischen Registrierungen und molekularen Analysen.

Verhaltensbiologen testen Hypothesen

| 2.1

In der Verhaltensbiologie steht das Testen von **Hypothesen** im Vordergrund. Die wichtigsten Typen von Hypothesen in der Verhaltensbiologie sind:

- adaptive (ultimate) Hypothesen, die den Überlebenswert bestimmter Verhaltensweisen betreffen,
- kausale (proximate) Hypothesen, die sich mit Fragen beschäftigen, die das «Funktionieren» bzw. die Mechanismen bestimmter Verhaltensweisen betreffen,

- entwicklungsbiologische (ontogenetische) Fragen, bei denen es um die Entwicklung von Verhalten *beim Individuum* geht und
- phylogenetische Hypothesen, die sich mit dem Entstehen von Verhalten *im evolutiven Zusammenhang* beschäftigen.

Wissenschaftler formulieren Hypothesen so, dass sie widerlegt (falsifiziert) werden können. Sie tun dies deshalb, weil ein einziges Beispiel genügt, um eine Hypothese zu widerlegen, während man unendlich viele Belege benötigen würde, um Hypothesen zu bestätigen (verifizieren). Da Letzteres im Prinzip also gar nicht möglich ist, kann wissenschaftlicher Fortschritt besser auf dem Weg der Falsifikation als auf dem Weg der Verifikation erlangt werden. In der Praxis wird diesem Ansatz allerdings nicht in aller Strenge gefolgt; sprechen sehr viele Daten für eine Hypothese, so gilt sie als bestätigt, auch wenn es theoretisch noch immer möglich ist, dass ein weiteres Beispiel sie falsifiziert.

2.2 | Forschungsansätze

Forschungsmethodische Ansätze können konzeptuell, theoretisch oder empirisch sein (Dugatkin 2014). **Konzeptuelle Ansätze** entstehen, wenn verschiedene Aspekte, die bislang nicht miteinander in Verbindung gebracht wurden, miteinander verknüpft werden oder bislang schon Bekanntes «neu gedacht» wird (wie z.B. in der Soziobiologie; vgl. → Kap. 11). **Theoretische Ansätze** basieren hingegen in der Regel auf Modellierungen, statistischen Annahmen und (Gedanken-)Modellen (wie beim Thema optimale Nahrungssuche; vgl. → Kap. 5.2), während **empirische Ansätze** auf Beobachtungen und Experimenten beruhen. Oft beginnt die Forschung mit konzeptuellen und theoretischen Ansätzen, die in der Folge empirisch untersucht werden (**deduktives Verfahren**). Die empirischen Ansätze folgen meist einem **induktiven Verfahren**. Häufig steht an dessen Anfang die Beobachtung eines Verhaltens, welches die Forscherin verstehen will. Um dahin zu gelangen, formuliert sie Hypothesen, die sie in der Folge empirisch prüft und damit falsifiziert oder verifiziert (→ Kap. 2.1). Dieses Verfahren ist als **Bottom-up-Strategie** bekannt. Sie steht allerdings im Gegensatz zu dem, was die **Wissenschaftstheorie** als ideale Vorgehensweise postuliert. Gemäß der wissenschaftstheoretischen Doktrin sollte nämlich am Beginn eines Erkenntnisvorgangs stets eine Theorie stehen, aus der dann Hypothesen abgeleitet werden (Buss 2008). Der Kerngedanke dieser **Top-down-Strategie** ist es, dass es bei der Formulierung von Hypothesen sinnvoll ist, auf den bereits bestehenden Wissenskörper der Forschung

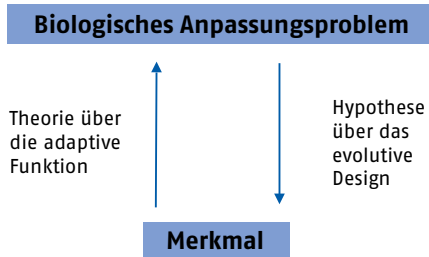


Abb. 2-1

Interdependenz-Modell (Wechselwirkungen). Der Bottom-up-Ansatz schließt aus Beobachtungen auf eine allgemeingültige Theorie, der Top-down-Ansatz dagegen geht von einer allgemeingültigen Theorie aus und untersucht dann ein einzelnes Merkmal/Verhalten bzw. versucht, dieses durch eine Hypothese vorherzusagen. (Neu gezeichnet nach Voland 2013.)

zurückzugreifen, und die Hypothesen zur Erklärung eines Verhaltens also aus dem Wissen herzuleiten, welches bereits als wissenschaftlich gesichert gilt. In der Praxis wird diesem Widerspruch in der Regel mit einem «sowohl als auch» begegnet; verhaltensbiologische Forschung setzt also sowohl auf die Bottom-up- als auch auf die Top-down-Strategie; dieses «sowohl als auch» wird auch das **Interdependenz-Modell** genannt (vgl. → Abb. 2-1).

Methodenrepertoire der Verhaltensbiologie

2.3

Die Verhaltensbiologie verfügt über ein reichhaltiges Repertoire an Methoden, das in unterschiedliche Kategorien eingeteilt werden kann. An erster Stelle steht die Unterscheidung zwischen **Originaldaten** und **Sekundärdaten**. Bei **Originaldaten** handelt es sich um Daten, die der Wissenschaftler selbst erhoben, gemessen oder beobachtet hat. Sie werden durch **Beobachtungen** oder durch **Experimente** gewonnen. Bei **Sekundärdaten** erfolgt eine (Re-)Analyse bereits veröffentlichter und/oder frei zugänglicher Daten.

Beobachtungen

2.3.1

Bei **Beobachtungen** wird das Verhalten von Tieren beschrieben und analysiert. Aus diesen Beschreibungen werden dann Schlussfolgerungen gezogen, wie z. B. Erklärungen und Vorhersagen. Ein Beispiel: Beobachtet man, dass Amseln (*Turdus merula*) flüchten, sobald sich ihnen eine Hauskatze (*Felis catus*) nähert, so kann man die Fluchtdistanz von Amseln ermitteln, in dem man bei zahlreichen «Amsel-flieht-vor-Katze»-Beobachtungen misst, wie nahe die Amsel die Katze herankommen lässt, bevor sie davonfliegt. Die anschließend ermittelte durchschnittliche Distanz – die Fluchtdistanz – erlaubt dann Voraussagen über künftige

ges Verhalten von Amseln. In anderen Worten: Sie erlaubt die Prognose, dass eine Amsel davonfliegen wird, falls sich ihr eine Katze auf eine bestimmte Distanz nähert (Wenn-Dann-Logik). Beobachtungen dieser Art sind fast immer beschreibend. Sie können zwar hilfreich sein, um erste Anhaltspunkte zur Erklärung von Verhalten zu generieren, sind aber oft sehr allgemein und bringen nur beschränkte Erkenntnis.

Verhaltensbiologen testen solche, auf Beobachtung basierende Hypothesen auf verschiedene Weisen (verändert nach Dawkins 2007):

- **Vergleiche von Individuen innerhalb einer Art (Variation zwischen Individuen):** Dabei werden verschiedene Individuen beobachtet, um zu einer Schlussfolgerung zu gelangen; man würde also jeweils verschiedene Amseln beim Zusammentreffen mit einer Katze beobachten, um zu sehen, ob die Amsel ab einer bestimmten Distanz immer vor der Katze flieht oder nicht. Man kann davon ausgehen, dass zwischen den Individuen Unterschiede in der Fluchtdistanz bestehen, dass also nicht alle Amseln bei der exakt gleichen Entfernung flüchten.
- **Vergleiche desselben Individuums in verschiedenen Kontexten:** Hierbei werden dieselben Individuen betrachtet, aber in verschiedenen Situationen, um herauszufinden, welchen Einfluss diese haben. Bei derselben Amsel wird also einmal die Fluchtdistanz beobachtet, wenn sie Junge zu versorgen hat, und ein weiteres Mal, wenn diese ausgeflogen sind. So kann man den Einfluss der Jungenaufzucht auf die Fluchtdistanz untersuchen.
- **Vergleiche zwischen verschiedenen Arten:** Hier werden z. B. verschiedene Vogelarten beobachtet und ihre Reaktion auf Katzen protokolliert, um zu vergleichen, ob baumbewohnende Vogelarten anders auf die Anwesenheit einer Katze reagieren als bodenbewohnende.

Abb. 2-2

A) Katze (*Felis catus*), B) Amsel (*Turdus merula*). Fotos: C. Randler.



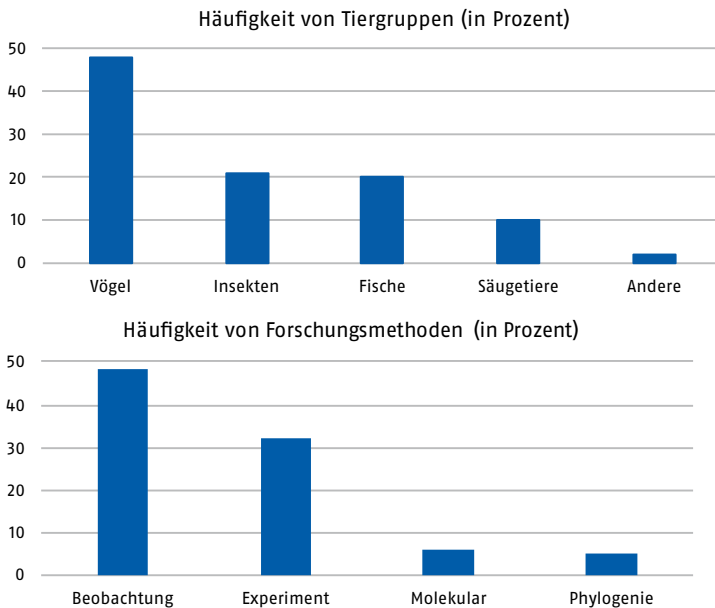


Abb. 2-3

Häufigkeit verschiedener Tiergruppen und Methoden in der Verhaltensbiologie. (Neu gezeichnet nach Owens 2006.)

Lässt sich weiter feststellen, dass Amseln bei einer Katze eine größere Fluchtdistanz haben als bei einem Menschen, so kann aus den Beobachtungen selbst keine Erklärung für dieses Verhalten hergeleitet werden; es bleibt bei der rein **deskriptiven** Feststellung, dass sich die Amsel so verhält, wie sie es nach den Beobachtungen eben tut. Man könnte aber vermuten, dass Menschen für die Amsel weniger bedrohlich sind. Eine weitere Schwierigkeit von Beobachtungen besteht darin, dass nicht ausgeschlossen werden kann, dass die unterschiedliche Fluchtdistanz bei Katzen und Menschen gar nichts mit dem Typus eines Prädatoren zu tun hat, sondern die Ursache eine andere ist – beispielsweise, dass Katzen auf die Amsel bedrohlicher wirken als Menschen, weil sie sich anders bewegen (z. B. anschleichen).

Weil solche **unbekannten Variablen** also stets einen Einfluss haben können, muss bei Beobachtungen **klar getrennt werden zwischen Datenauswertung und Interpretation**. In unserem Beispiel könnte man also aussagen, dass Amseln vor Katzen früher fliehen als vor Menschen. Dies wäre die korrekte Darstellung. Eine Interpretation wäre dann, dass dies an der unterschiedlichen Gefährdungssituation liegt. Solche Interpretationen sind zulässig, dürfen jedoch nicht mit der reinen Sachaussage vermengt werden. Um die Hypothesen genauer zu untersuchen, könnte man schauen, ob Amseln im Wald eine andere Flucht-

distanz gegenüber Menschen haben als Amseln in der Stadt, und wiederum vermuten, dass ein solcher Unterschied an der Gewöhnung an den Menschen liegt (Habituation, → [Kap. 9.1](#)). Man könnte aber genauso gut vermuten, dass im Wald generell ängstlichere Amseln leben und nur die «mutigeren» es geschafft haben, in der Stadt zu leben. Es gibt also stets viele verschiedene Variablen, die bei einer Beobachtung nicht erfasst und kontrolliert werden können. Ungeachtet vieler moderner Methoden und Arbeitsweisen werden in der Verhaltensbiologie vornehmlich Beobachtungen eingesetzt (Owens 2006, → [Abb. 2-3](#)).

2.3.2 Erkenntnisgewinn durch Experimente

Experimente gelten als der Königsweg der naturwissenschaftlichen Forschung, da die Hypothesen, die in Experimenten getestet werden, von den Forschern direkt aus der Theorie (oder aus der Literatur) entwickelt werden. Die Hypothesen werden in einer kontrollierten Umgebung getestet und dabei meist in einer, seltener auch in zwei oder mehreren Faktoren systematisch variieren. In unserem Amsel-Katzen-Beispiel würde man also versuchen, alle Aspekte möglichst gleich zu halten und nur eine Variable – den Prädator – zu ändern. Das beobachtete Verhalten der Amsel (d. h. deren Fluchtdistanz) wird dabei beobachtet und protokolliert. In einem zweiten Experiment (an einem anderen Tag) würde man dann einen Menschen in den Lebensraum der Amsel einbringen und wiederum ihr Verhalten protokollieren. Aus den durch diese beiden Experimente gewonnenen Daten könnte dann die Hypothese getestet werden, dass Amseln vor einem Menschen später fliehen als vor einer Katze. Da dieses Beispiel von einem Freilandexperiment ausgeht, gibt es viele weitere Faktoren, die nicht experimentell konstant gehalten werden können, wie z. B. das Wetter oder andere Kontextfaktoren (wie den Ernährungszustand der Amsel). Deswegen werden Experimente oft im Labor durchgeführt, sodass möglichst viele (am besten alle) Bedingungen konstant gehalten werden können. Unser Experiment muss man auch bei verschiedenen Amselindividuen durchführen (**Replikation**), damit man eine allgemeine Aussage treffen kann. Führt man es nur bei einer Amsel durch, so kann man lediglich zur Aussage kommen, dass *diese* spezifische Amsel ein bestimmtes Fluchtverhalten zeigt. Wird das Experiment hingegen bei einer größeren Stichprobe (z. B. 10 oder mehr Amseln) durchgeführt, und zeigen alle Amseln ein ähnliches Verhalten, so kann man das Ergebnis **generalisieren** (verallgemeinern). Auf diese Weise kann das Experiment **kausal** betrachtet werden, d. h. die Ursache für eine bestimmte Wirkung (in unserem Beispiel die Flucht der Amsel) kann identifiziert werden.

Vergleich zwischen experimentellen und beobachtenden Studien.

Tab. 2-1

	Beobachtung	Experiment
Ursache/Wirkung	nur korrelativ	kausal
Natürliches Verhalten	weitgehend ungestörtes natürliches Verhalten	Tiere unter Labor- bzw. experimentellen Bedingungen
Kosten	gering	für Laborexperimente z. T. hoch (Pflege und Haltung)
Zeit	je nach Tierart können Beobachtungen oder Experimente zeitaufwändiger sein	
Stichprobe	oft größere Stichprobe nötig	geringere Stichprobe bei klarer Experimentplanung möglich
Kontrollvariablen	möglichst umfassend beachten	weniger wichtig, oft hilfreich
Ort	meist Freiland	Labor und Freiland

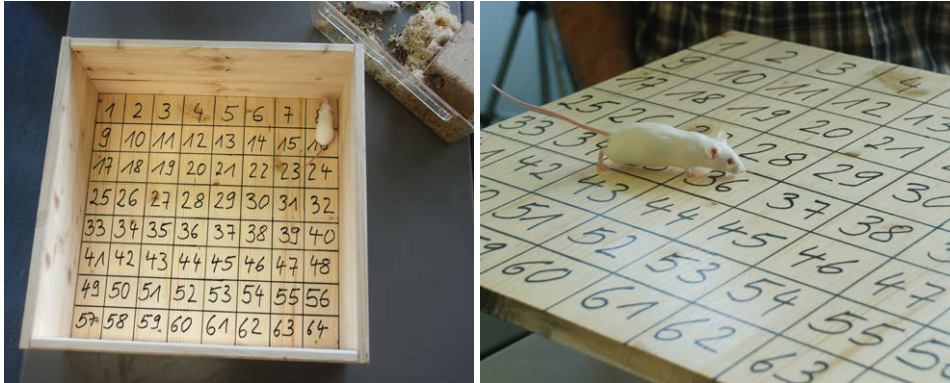
Oft wird das Experiment als «höherwertig» als andere Untersuchungsmethoden betrachtet, da mit Experimenten – anders als bei Beobachtungen – Kausalitäten überprüft werden können. Soweit Experimente gut durchgeführt werden, sind sie tatsächlich besser geeignet, um Schlussfolgerungen zu ziehen. Allerdings können bei Experimenten auch Probleme auftreten. Geht man beispielsweise von einer Stichprobe von 10 Amseln aus, so muss der Hälfte der Amseln zuerst eine Katze präsentiert werden, den anderen fünf hingegen zuerst ein Mensch, um **Reihenfolgeeffekte** oder **Habituation** (→ Kap. 9) auszuschließen sowie um festzustellen, ob die Amsel immer bei der ersten Begegnung früher flieht, unabhängig davon, ob es sich dabei um eine Katze oder um einen Menschen handelt. Des Weiteren müssen verschiedene Katzen (z. B. mit einer unterschiedlichen Fellfarbe) und verschiedene Menschen in diesem Experiment teilnehmen, um Pseudo-Replikation zu vermeiden (→ Kap. 2.5). Schließlich kann auch nicht ausgeschlossen werden, dass beispielsweise schwarze Katzen ein anderes Verhalten zeigen als graue (weil z. B. das Gen für die Fellfärbung mit dem Gen für Aggression gemeinsam vererbt wird). Diese Vorbehalte zeigen, dass es sehr schwierig ist. Bei der Planung von Experimenten kommt es also sehr darauf an, genau denjenigen Faktor zu identifizieren und zu variieren, der überprüft werden soll. Dazu sind vorab alle möglichen Fehlerquellen sorgfältig zu durchdenken.

Merksatz

Ein Experiment bezeichnet die Isolation und systematische Variation von Variablen.

Abb. 2-4

Hausmaus (*Mus musculus*) bei einem Open-Field-Test und mit einer Wand. Beobachtet man lediglich das Wandkontaktverhalten, handelt es sich noch nicht um ein Experiment. Vergleicht man das Verhalten, wenn die Wand entfernt wird, so haben wir es hingegen mit einem Experiment zu tun, weil nun die Variable Wand systematisch variiert wird. Fotos: C. Randler.



Arbeitsorte in der Verhaltensbiologie

Verhaltensbiologische Studien können sowohl im **Labor** als auch im **Freiland** durchgeführt werden. Im Labor herrschen kontrollierte Bedingungen, die leichter variiert werden können, weshalb Experimente im Labor leichter möglich sind. Beispielsweise kann man Tieren im Labor durch Beleuchtung vortäuschen, dass bereits die Sonne aufgeht, obwohl es noch Nacht ist. Eine solche Studie ist im Freiland nur unter erschwerten Bedingungen machbar, wenn nicht gar unmöglich. Viele Messapparaturen sind nur im Labor und nicht im Freiland einsetzbar. Allerdings können Laborstudien nicht immer direkt auf die Freilandsituation übertragen werden. Im Freiland kommen viele Störvariablen hinzu, die sich kaum kontrollieren, bestens aber wenigstens zum Teil erfassen und quantifizieren lassen. Zu diesen Störvariablen gehört, dass Tiere sich im Freiland verstecken können, dass man nichts über die Vorerfahrungen (z.B. Lernprozesse) der beobachteten Tiere weiß und nichts über ihren inneren Zustand (z.B. Hunger). Allerdings zeigen Tiere im Freiland ihr natürliches Verhalten, was ein Vorteil gegenüber Laborversuchen ist. Des Weiteren gibt es Arten, die sich im Labor nicht halten lassen (z.B. einige große Huftiere). Meist sind die Forschungsorte gekoppelt an die Unterscheidung experimentell/observational, da im Labor eher Experimente, im Freiland eher Beobachtungen durchgeführt werden. Dennoch gibt es auch observationale Laborstudien. Wird beispielsweise eine Hausmaus (*Mus musculus*) im Labor in einen Kasten gesetzt und beobachtet, ob sie sich eher an der