



Wolfgang Wickler

# Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik

*2. Auflage*



Springer Spektrum

---

# Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik

---

Wolfgang Wickler

# Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik

2. Auflage

Mit einem Geleitwort von Ernst Mayr und einer  
neuen Einführung von Wolfgang Wickler



**Springer** Spektrum

Wolfgang Wickler  
Max Planck Institut Seewiesen  
Starnberg, Deutschland

ISBN 978-3-662-45265-3  
DOI 10.1007/978-3-662-45266-0

ISBN 978-3-662-45266-0 (eBook)

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

Springer Spektrum

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2015

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Der Verlag, die Autoren und die Herausgeber gehen davon aus, dass die Angaben und Informationen in diesem Werk zum Zeitpunkt der Veröffentlichung vollständig und korrekt sind. Weder der Verlag noch die Autoren oder die Herausgeber übernehmen, ausdrücklich oder implizit, Gewähr für den Inhalt des Werkes, etwaige Fehler oder Äußerungen.

*Zeichnungen:* H. Kacher

Gedruckt auf säurefreiem und chlorfrei gebleichtem Papier.

Springer-Verlag GmbH Berlin Heidelberg ist Teil der Fachverlagsgruppe Springer Science+Business Media

([www.springer.com](http://www.springer.com))

---

## Geleitwort

Dear Wolfgang,

Perhaps your most influential publication, although rather neglected was your contribution to the third edition (1967) of Heberer's *Evolution der Organismen*. Here, under the title "Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik", you attempted to clarify the evolutionary history of behavior elements. This review is remarkable for a number of reasons. First, it contains a detailed analysis of 171 publications on behavior, at that time by far the best survey of current behavior literature. The information is organized by themes – a first attempt at such a classification in behavior literature. Special attention is given to a discrimination between homologous and convergent similarities, putative recapitulation, differences in homologous behaviors of related species, the information content of signals, and duetting of mates, to mention only a few topics. You at once recognized the importance of the recently (1964) published papers by Hamilton and undertook a detailed analysis of the evolution of altruism with a strong emphasis on inclusive fitness. I do not know who was the first to make the observation that behavior is very often "the pacemaker of evolution", but I adopted this metaphor from your 1967 paper. All in all, I learned a great deal from this excellent summary.

In old friendship,  
Yours Ernst Mayr

2 August, 1996

---

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einführung</b>	1
1.1	Verhaltensbiologie	2
1.2	Phylogenetisch orientierte Verhaltensforschung	3
1.3	Instinktforschung und Tierpsychologie	4
1.4	Ethologie und Ökologie	5
1.5	Die Bio-Logik des Stammbaums	7
1.6	Verhalten im phylogenetischen Vergleich	7
1.7	Kultur-Stammesgeschichte	9
<b>2</b>	<b>Merkmalsvergleiche</b>	11
2.1	Das Verhaltensmerkmal	11
2.2	Das Erkennen gleicher (homologer) Verhaltensweisen	15
2.2.1	Voraussetzungen	15
2.2.2	Das Homologisieren	17
2.2.3	Die Leistung der Homologiekriterien	19
2.2.4	Homonomien	22
2.2.5	Analogien	24
2.2.6	Homologes und analoges Fehlen von Merkmalen	29
<b>3</b>	<b>Gruppenphylogenetische Verhaltensforschung</b>	31
3.1	Merkmal und Merkmalsträger	31
3.2	Verhaltenstraditionen	33
3.2.1	Innerartliche Traditionen	33
3.2.2	Folgerungen	36
3.2.3	Zwischenartliche Traditionen	38
3.3	Zwischenartlich tradierte Stoffe und Organe	40
3.4	Folgerungen aus den vorhergehenden Abschnitten	42
3.4.1	Grenzfragen der Homologieforschung	42
3.4.2	Unscharfe Grenzen zwischen Homologie und Analogie	43
3.4.3	Einschränkung der Hauptmethode der Phylogenetik	44
3.5	Der taxonomische Wert von Verhaltensweisen	46

<b>4</b>	<b>Merkmalsphylogenetische Verhaltensforschung</b> . . . . .	51
4.1	Unterschiede, Änderungen sowie Richtung und Ursache der Änderung von Merkmalen . . . . .	51
4.2	Typische Entwicklungserscheinungen . . . . .	55
4.2.1	Ökologische Anpassungen . . . . .	55
4.2.2	Mosaikentwicklung . . . . .	59
4.2.3	Verhaltenseigentümlichkeiten als Schrittmacher in der Evolution . . . . .	59
4.2.4	Historische Reste . . . . .	62
4.2.5	Spezialisationskreuzungen . . . . .	65
4.3	Domestikation . . . . .	67
4.4	Allgemeines über die Phylogenese des Verhaltens . . . . .	68
4.5	Die Evolution einfacher Verhaltensweisen . . . . .	72
4.6	Funktionswechsel von Verhaltensweisen . . . . .	75
<b>5</b>	<b>Leistungsphylogenetische Verhaltensforschung</b> . . . . .	79
5.1	Allgemeines . . . . .	79
5.2	Die Ritualisierung . . . . .	81
5.2.1	Phylogenetische Ritualisierung . . . . .	82
5.2.2	Ontogenetische Ritualisierung . . . . .	83
5.2.3	Kulturelle Ritualisierung . . . . .	84
5.3	Die Semantisierung . . . . .	86
5.4	Die Evolution von Signalen . . . . .	87
5.5	Individuelles Kennen . . . . .	91
5.6	Rangordnung, Tötungshemmung und Revierverhalten . . . . .	93
5.7	Die Paarbindung . . . . .	95
5.8	Die Phylogenese „altruistischen“ Verhaltens . . . . .	97
5.9	Die Evolution des Soziallebens . . . . .	101
5.9.1	Neumotiviertes Brutpflegeverhalten . . . . .	103
5.9.2	Neumotiviertes Sexualverhalten . . . . .	109
	<b>Literatur</b> . . . . .	113
	<b>Sachverzeichnis</b> . . . . .	123

„In der Biologie ergibt nichts Sinn, außer im Licht der Evolution“, lautet ein berühmtes Diktum von Theodosius Grygorovych Dobzhansky (1973). Entsprechend gilt: „Kein Detail an einem Organismus ergibt Sinn, außer im Lichte seines Verhaltens“. Denn die Körperstrukturen und physiologischen Prozesse werden erst im Hinblick auf ihre funktionale Rolle im Verhalten des lebenden Organismus verständlich. Zugrunde liegt der Biologie insgesamt deshalb die Berücksichtigung des Verhaltens und seiner Evolution. Und immer wieder erweisen sich Verhaltensweisen als Schrittmacher in der Evolution von körperlichen Merkmalen.

Von alters her war die Stammesgeschichte der Eigenschaften und Fähigkeiten des Menschen ein unter Geistes- wie Naturwissenschaftlern viel diskutiertes Thema. Ein Bestreben, Aufbau und Herkunft des menschlichen Verhaltens immer besser zu verstehen, steht auch im Hintergrund der vergleichenden Verhaltensforschung, wie ihre maßgeblichen Gründer Konrad Lorenz und Nikolaas Tinbergen bei der Annahme des Nobelpreises 1973 bestätigten. Menschen sind die bislang höchstorganisierten Lebewesen und bilden am seit etwa vier Milliarden Jahren wachsenden Stammbaum der Organismen einen relativ jungen Zweig neben vielen anderen Zweigen. Um den evolutionären Stammbaum zu rekonstruieren, muss man Ähnlichkeiten und Unterschiede in den Merkmalen von heute lebenden oder in fossilen Resten erhalten gebliebenen Organismen mit Methoden der Phylogenetik auswerten. Doch nicht überall, wo nach den historischen Ursprüngen besonderer Fähigkeiten und Leistungen von Tieren und Menschen gesucht wird, werden diese Methoden beachtet. Sie sind im Folgenden dargestellt, zusammen mit charakteristischen Vorgängen und Ergebnissen bei der Verhaltensevolution (entnommen Heberer 1967).

Evolution beruht auf einem Fluss von Information, nicht von Substanz oder Energie, und spielt sich ab an verschlüsselter Information, die im Lebewesen vielfältigt und an andere Lebewesen weitergegeben wird. Ihre Ausprägung findet sie in Merkmalen der Organismen. Codiert ist übertragbare Information in den Lebewesen entweder in organischen Molekülen der Gene oder in Verschaltungen von Neuronen. Daraus ergeben sich organische und kulturelle Evolution.

## 1.1 Verhaltensbiologie

Die klassische Verhaltensforschung als Biologie des Verhaltens (Tinbergen 1963, S. 418, 430) „always starts from an observable behaviour“ und sucht für jedes beobachtbare Verhalten Antworten auf die vier biologischen Kernfragen, a) welche Mechanismen es antreiben, b) wie es sich ontogenetisch im Individuum entwickelt, c) welche überlebenswichtige Funktion es erfüllt und d) auf welchem Weg es im Laufe der Stammesgeschichte entstand. Die ersten beiden Fragen lassen sich durch Beobachtung und Experimente im Labor beantworten. Die dritte Frage erfordert Experimente im natürlichen Lebensraum, um Selektionsfaktoren zu finden, die heute das betreffende Verhalten aufrechterhalten – was nicht besagt, dass dieselben Faktoren ursprünglich zu diesem Verhalten führten; „morphostatische“ Faktoren können von „morphogenetischen“ verschieden sein. Die vierte Frage zielt auf Rekonstruktion der Historie. Das liegt im Schwerpunkt der „vergleichenden Verhaltensforschung“ und verlangt Schlussfolgerungen aus systematischen Artvergleichen.

Wie ich aus Gesprächen mit Niko Tinbergen weiß, hoffte er, alle vier Fragen (nach Mechanismus, Ontogenese, Funktion und Evolution) für jeweils ein und dieselbe Verhaltensweise beantworten und diese damit vollständig erklären zu können. Bis heute ist das noch für keine einzige Verhaltensweise an irgendeinem Tier erreicht. Eine Übersicht über die aktuellen Trends der Verhaltensforschung seit 1968 ergab zwar (Ord et al. 2005), dass regelmäßig alle vier Fragebereiche bearbeitet werden, aber weil unterschiedliche Forschungsmethoden entsprechend unterschiedene Spezialisten erzeugen, die sich je auf andere zur Untersuchung besonders geeignete Arten konzentrieren, zerfiel die anvisierte generelle und kohärente Verhaltensbiologie in verschiedene Sparten mit den für sie eigentümlichen Tierarten. Wo im Einzelfall alle vier Fragestellungen auf eine Tierart konvergieren, nimmt jede ein anderes Verhalten in den Fokus (Taborsky 2006); an der Honigbiene beispielsweise wurden der Mechanismus an Brut- und Körperpflegehandlungen, die Ontogenese am Sammelverhalten, die Funktion an bestimmten Signalen und die Evolution an der Polyandrie untersucht.

Die Erforschung der Verhaltensevolution, ursprünglich ein zentrales Arbeitsgebiet der Verhaltensforschung, erfordert genaue Beobachtungen und Verhaltensbeschreibungen. Das ist heute in den Hintergrund geraten; immer seltener werden elementare Verhaltensweisen bearbeitet, wie zum Beispiel die Fellpflegehandlungen und ihre typischen Abfolgen bei Nagetieren (Berridge 1990). Die Thematiken haben sich vielmehr verschoben zu funktionell definierten Verhaltenskategorien (wie Aggression, Paarungssysteme, Brutpflege). Schon auf den internationalen Konferenzen 1957 und 1965 mahnten Niko Tinbergen und Gerard Baerends, es fehle an *beast watchers*, die den funktionsorientierten *why wonderers* das zu analysierende Material liefern. *First watch, then wonder!*

## 1.2 Phylogenetisch orientierte Verhaltensforschung

An den Lebewesen kommen die Merkmale von Körperbau und Verhalten nicht in allen denkbaren Kombinationen bunt zusammengewürfelt vor, sondern sind in hohem Maße untereinander gekoppelt. Zum Beispiel treten echte Haare, rote Blutkörperchen ohne Kern, ein vierkammeriges Herz mit linksseitigem Aortenbogen sowie Hammer und Amboss im Ohrskelett immer zusammen auf. Aber es gibt kein Insekt mit Füßen nach Art eines Wirbeltieres, und nirgends findet man ein Strickleiternnervensystem zusammen mit Dentinzähnen. Es gibt vielmehr charakteristische, große Gruppen kennzeichnende Baupläne. Schon die Alltagserfahrungen aus der menschlichen Familiengenealogie oder aus der Pflanzen- und Tierzucht belegen, wie häufig Eltern biologische Merkmale auf Kinder und Kindeskinde übertragen. Umgekehrt verweisen Übereinstimmungen in solchen Merkmalen an den Nachkommen auf gemeinsame Herkunft. Entsprechend erlauben die an Organismen beobachteten abgestuften Mengen gebündelter Bauplanmerkmale den Schluss auf eine abgestufte genealogische Verwandtschaft dieser Organismen. Zeitlich interpretiert unter der Annahme, dass ein Merkmal umso älter ist, je größer die Zahl der Arten, die es aufweisen, liefert das einen Stammbaum der Merkmalsträger, der Organismen. Stammbäume sind an einem natürlichen Baum orientierte Darstellungen der Abstammungsgeschichte von Personen, Familien oder Organismenarten. Unten von einer Ahnenform ausgehend, verzweigen sich die aufeinanderfolgenden Generationen entsprechend ihrer Verwandtschaftsbeziehungen immer weiter nach oben. Ein phylogenetischer Stammbaum zeigt, zu welchen relativen Zeitpunkten sich die verschiedenen Gruppen trennten.

Beim Vergleichen von Vertretern verschiedener Arten findet man an ihnen allerdings auch Merkmalsähnlichkeiten, die nicht auf gemeinsamer Abstammung beruhen, sondern als Anpassungen an Erfordernisse der Umwelt in verschiedenen Arten unabhängig voneinander entstanden. Knochenfische, Haie und Wale etwa sind durch die gebündelten Merkmale ihres Grundbauplans als Wirbeltiere gemeinsamer Abstammung ausgewiesen; nicht zum Bauplan der Wirbeltiere, sondern zur Sonderanpassung an die Fortbewegung im Wasser gehört jeweils eine stabilisierende Rückenflosse am torpedoförmigen Körper. Bei naiver Betrachtung können auch solche Körperteile, die an verschiedenen Arten unabhängig als ökologische Anpassung entstanden sind, zu Kriterien für eine Taxonomie (ein Klassifikationsschema) werden, wie der volksübliche Name „Walfisch“ bezeugt.

Aus gemeinsamer Abstammung ähnliche Merkmale heißen Homologien; ähnliche Merkmale, die unabhängig entstanden, heißen Analogien. Sofern sie, ökologischen Erfordernissen zufolge, durch anpassende Selektion aus verschiedenen Wurzeln auf konvergierenden Wegen zu übereinstimmender Form gezogen wurden, nennt man sie auch Konvergenzen.

Wesentlich für die Rekonstruktion eines Stammbaums der Lebewesen, der ihre Evolution wiedergeben soll (Hennig 1950), ist deshalb die Unterscheidung zwischen homologen und anlogen Ähnlichkeiten, zwischen Homologien und Konvergenzen. Homologie oder Konvergenz bezeichnen nicht Eigenschaften von Merk-

malen, sondern logische Beziehungen zwischen ihnen. Die klassischen Kriterien, mit deren Hilfe sich Merkmalshomologien identifizieren lassen, bilden deshalb die Grundlage der Phylogenetik. Homologisieren ist ein empirisches Verfahren, das an den verglichenen Merkmalen den komplexen Aufbau, die Größe der Übereinstimmung in Untermerkmalen und die Vernetzung mit anderen Merkmalen berücksichtigt. Das Verfahren (im Detail siehe Remane 1956; Wiley 1981; Felsenstein 1985; Roth 1991; Wiesemüller et al. 2002) liefert ein Maß für Gleichheit, die dann mit gemeinsamer Abstammung interpretiert wird. Homologisieren ist also kein Selbstzweck, sondern ein Hilfsmittel zur Stammbaumrekonstruktion. Anwendbar sind die Homologiekriterien überall da, wo es Merkmale gemeinsamer historischer Herkunft gibt, auch in der Technik, der bildenden Kunst, der Musik oder den Sprachen. Mit dieser Methode führte August Schleicher (1848, 1853) die indoeuropäischen Sprachen auf eine Urform zurück, und Dunn et al. (2005) deckten in austronesischen Sprachen Verwandtschaften auf, die über 10.000 Jahre zurückreichen.

„Die Entdeckung der Homologisierung von Bewegungsweisen ist der archimedische Punkt, von dem aus die Ethologie oder vergleichende Verhaltensforschung ihren Ursprung genommen hat“ (Lorenz 1978, S. 3). Diese bildete ursprünglich eine Ergänzung zur vergleichenden Morphologie, insofern als arttypische Verhaltensweisen zusätzlich zu Körperbaumerkmalen halfen, in kleinen Tiergruppen die Feinsystematik (Taxonomie) nahe verwandter Arten zu klären. Damit erzielten Oskar Heinroth (1910) an Enten und Charles Otis Whitman (1919) an Tauben gute Erfolge. Verhaltensweisen, die sich taxonomisch auswerten lassen, müssen zum Bauplan der betreffenden Arten gehören, müssen „angeboren“ sein. Außerdem sind sie (zumindest ursprünglich) biologisch zweckmäßig, zählen also zu den sogenannten Instinkten. Deshalb hatte Whitman (1898) gefordert, Instinkte ebenso wie Organe unter dem Abstammungsgesichtspunkt zu behandeln.

---

### 1.3 Instinktforschung und Tierpsychologie

„Instinkt“ ist ein altes hypothetisches Konstrukt, mit dem man scheinbar planvolles Handeln der Tiere vom einsichtigen Verhalten des Menschen zu unterscheiden suchte. Nicht überzeugt von solchem Mensch-Tier-Unterschied hatte ab 1864 der deutsche Zoologe Alfred Edmund Brehm in seinem vielbändigen *Brehms Tierleben* den Tieren, und besonders Vögeln, Einsicht und hohe moralische Qualitäten zugesprochen. Sein wissenschaftlicher und persönlicher Gegner Bernard Altum (1868) glaubte als katholischer Priester im Gegensatz dazu zwar irrtümlich an die schöpfungsgemäße Einzigartigkeit des Menschen, suchte aber gerade deshalb nach physiologischen Erklärungen für die vielfältigen sozialen Aktivitäten der Vögel. Das war biologisch korrekt im Sinne von Charles Darwin: Der nannte in der ersten Ausgabe von *The Origin of Species* im Kapitel über Instinkte (1859, S. 207–244) als Ziel, sie wissenschaftlich durch genaue Beobachtungen und Vergleiche und gezielte Experimente zu untersuchen. Den dafür wichtigen Schritt vom anekdotischen zum systematischen Vergleichen und Sammeln von Beobachtungen betonte Charles-Georges Le Roy (1802), der eine komplette Biografie aller Tiere wünschte.

Ebenso forderte der deutsche Zoologe David Friedrich Weinland (1858) in seiner *Method of Comparative Animal Psychology*, man müsse, bevor man einzelne Vergleiche zwischen Tierarten anstellt, deren gesamtes Verhaltensinventar aufnehmen (also ein „Aktionssystem“ oder „Ethogramm“ erstellen, wie es später in der klassischen Ethologie hieß), was dann Jennings (1904, 1906) für die einfachsten Lebewesen versuchte.

Der angloamerikanischen Bezeichnung *animal psychology* entsprach „Tierpsychologie“ im Deutschen. Konrad Lorenz, den Julian Huxley (1963) als „Vater der Verhaltensforschung“ titulierte, wünschte an der philosophischen Fakultät der Universität Wien 1937 über „Vergleichende Verhaltensforschung und Tierpsychologie“ zu habilitieren. Dann, als Privatdozent am Wiener Institut für Wissenschaft und Kunst, wollte er die menschliche Psychologie zu einem Gebiet induktiver Naturforschung machen und hätte am liebsten den Wiener Lehrstuhl für Psychologie zu Tierpsychologie umgewidmet.

---

## 1.4 Ethologie und Ökologie

Heinroth verwendete für seine Arbeit über Enten statt „Instinktforschung“ die Begriffe „Ethologie und Psychologie“. Im Sprachgebrauch der französischen Akademie der Wissenschaften galt *l'éthologie* seit 1762 als *science des mœurs*. Von da übernahm Friedrich Dahl (1898) Ethologie als „Lehre von den gesamtten Lebensgewohnheiten der Thiere“ und verlangte – um zufällige Einzelbeobachtungen vom Normalen zu unterscheiden – die Methode „einer draußen im Freien ausgeführten, auf längere Zeiträume ausgedehnten Statistik“ unter Angabe, „zu welcher Zeit und genau unter welchen Verhältnissen und an welchem Orte“ beobachtet wurde. Erich Wasmann (1901) meinte, innerhalb dessen, was im Deutschen „Biologie“ genannt wird, gehörten die inneren „Lebensfunktionen der einzelnen Organe, Gewebe und Zellen der Organismen“ zur Physiologie, und „die äußeren Lebensaktivitäten, die den Organismen als Individuen zukommen, und die zugleich auch ihr Verhältnis zu den übrigen Organismen und zu den anorganischen Existenzbedingungen regeln“, zur Ethologie. Aber Ernst Haeckel (1866, Bd 2, S. 236) hatte definiert: „Unter Oecologie verstehen wir die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle ‚Existenz-Bedingungen‘ rechnen können. Diese sind teils organischer teils anorganischer Natur“. So definiert, würden sich aber Ökologie und Ethologie innerhalb der herkömmlichen „Biologie“ (*natural history*) verwirrend überschneiden, obwohl Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (1860, Bd III) gerade eine Kombination von Ethologie und Ökologie als zukünftige biologische Wissenschaft ansah. Schließlich beschränkt William Morton Wheeler (1902) „Ethologie“ auf das, was man unter *animal behavior* einschließlich *instinct* und *intelligence* versteht, wobei *comparative psychology*, *physiology*, *morphology* und *embryology* in die ethologische Forschung einbezogen werden müssen; damit stünden wir dann „am Vorabend einer Wiedergeburt in der Zoologie“ (S. 926). Das entspricht weitgehend Tinbergens Definition von Ethologie als Biologie des Verhaltens.

Der französische Paläontologe Louis Dollo übernahm 1895 „Ethologie“ für das Erforschen aller physiologischen und morphologischen Anpassungen, und zwar am Beispiel seiner Analyse der Lebensweise von Lungenfischen im Zusammenhang mit vergleichend anatomischer und genetischer Betrachtung. Günther Schlesinger (1911) führte das an Knochenfischen weiter als „Darlegung der Lebensweise auf Grund direkter Beobachtungen und vergleichend morphologisch-ethologischer Studien“, nach den Gesichtspunkten Aufenthaltsort, Locomotionsart und Nahrungsweise. Dollo erkannte in desorganisierten bis rudimentären Organen Überbleibsel früherer Lebensweisen, sogenannte „historische Reste“ aus der Stammesgeschichte, was dann Adolf Remane als „ethologisch-phylogenetische Methode“ bezeichnet, nämlich die Analyse von Inkongruenzen zwischen Lebensraum und Organisation vieler Tiere: „Wechselt ein Tier seinen Lebensraum, so bleiben die Merkmale des ursprünglichen Lebensformtyps oder Funktionstyps oft länger erhalten als den ökologischen Anforderungen des neuen Lebensraumes entspricht“ (Remane 1956, S. 280).

Dollo und Schlesinger bezogen die Ökologie in die Ethologie ein, studierten Anpassungen an die physikalische Umwelt, ließen dabei aber soziale Verhaltensweisen außer Betracht, obwohl der *Zoological Record* (London) seit 1907 (bis 1940) in der Sparte „Ethology“ für jede Tierklasse unter anderem auch „sex-relations, breeding, parental care, defensive processes, sound-production, ornament and colour“ führte. Also umfasste „Ethologie“ seit 1762 körperliche Umweltanpassungen und denjenigen Zweig der vergleichenden Verhaltensforschung, der heute „Verhaltensökologie“ (*behavioural ecology*) heißt (Wickler 1959; Tinbergen 1970).

Die Phänomene, die vormals unter dem vagen Begriff „Instinkt“ liefen, hatte Konrad Lorenz zwischen 1935 und 1941 in einer klassischen Synthese (Lorenz 1937) der wissenschaftlichen Untersuchung zugänglich gemacht und so die moderne Ethologie als eigenständige Wissenschaft begründet. Doch weiterhin standen homologe Verhaltensweisen im Vordergrund. Konvergenzen im Verhalten blieben jahrzehntelang unbeachtet. Lorenz als Ornithologe hatte, wie der Historiker Richard Burkhardt (2005, S. 275) bescheinigt, sogar so etwas wie einen „blinden Fleck“, wenn es um ökologische Einflüsse auf die Evolution von Verhaltensweisen ging. Und das, obwohl Vögel bevorzugte ethologische Studienobjekte waren und man von ihnen unabhängig entwickelte Verhaltensanpassungen an bestimmte Umweltbedingungen kannte, nämlich Gleichklänge von Gesängen, die als „Melozöosen“ (Stadler 1926) oder „Stimme der Landschaft“ (Frieling 1937) bezeichnet wurden. Sie entstehen, wenn unterschiedliche Vogelarten sich zur lautlichen Kommunikation auf das sogenannte „akustische Fenster“ im jeweils landschaftstypischen (zwischen Wiese, Laubwald und Meeresbrandung sehr verschiedenen) Geräuschkontext spezialisieren.

## 1.5 Die Bio-Logik des Stammbaums

Die Stammesverwandtschaft von Organismen bestimmt man heute nicht mehr nur nach Körpermerkmalen, den Ausprägungen der Gene im Phänotyp, sondern direkt nach der Ähnlichkeit ihrer Gene. Deren Homologie („Selbigkeit“) ist durch den unwahrscheinlichen, aber universellen genetischen Code sichergestellt: Die Information für die Bildung eines bestimmten Eiweißmoleküls ist in allen Lebewesen auf dieselbe Art und Weise in (selbstreplizierenden) DNS-(Desoxyribonukleinsäure)-Biomolekülen verschlüsselt, was beweist, dass diese Moleküle alle aus ein und demselben Urform hervorgegangen sind. Durch Genvergleiche erhält man einen evolutionären Stammbaum der Gene.

Alle Eukaryonten (Organismen, deren Zellen einen Zellkern besitzen) enthalten DNS, außer im Zellkern (Nuklear-DNS) auch in Zellorganellen, zum Beispiel in den Mitochondrien (mtDNS). Letztere aber wird nicht in phänotypischen Merkmalen des Organismus ausgeprägt. Deshalb stimmen auf Mitochondriengene gestützte Artenstammbäume oft nicht überein mit Stammbäumen, die sich auf Nukleargene oder deren phänotypische Merkmalsausprägungen stützen (Schliwen und Klee 2004; Irestedt et al. 2006). Selbst ein auf Nukleargene gestützter Stammbaum kann abweichen von einem, der in herkömmlicher Weise aus der Ähnlichkeit von Körpermerkmalen erschlossen wird. Dafür gibt es zwei Gründe: 1) Die Information in einem Stück Nukleargen-DNS wird kontextabhängig und deshalb zuweilen in Arten oder Unterarten unterschiedlich ausgeprägt. 2) Durch Verschiebungen und Überlappungen von Einflussbereichen der Gene, die für die Ausprägung von phänotypischen Merkmalen verantwortlich sind, können nach Struktur und Funktion ununterscheidbare Merkmale dennoch Ausprägungen nicht identischer Genkomplexe sein (Roth 1991). Homologie von Phänotypmerkmalen bedeutet nicht Gleichheit der Genotypen. Um die tatsächliche stammesgeschichtliche Verwandtschaft von irgendwelchen Organismen zu klären, sollte man die Übereinstimmung zwischen genetischen und anderen Merkmalsstammbäumen prüfen.

---

## 1.6 Verhalten im phylogenetischen Vergleich

Manche „Tierpsychologen“ haben lange Zeit für das Vergleichen der Fähigkeiten und Verhaltensleistungen von Tieren deren relative „Nähe“ zum Menschen benutzt, eine modernere Variante der berühmten *scala naturae* (Lovejoy 1936). Die führt einspurig von Schwämmen über Insekten, kalt- und warmblütige Wirbeltiere zum Menschen und positioniert die Arten auf dieser Skala entsprechend als mehr oder weniger weit fortgeschrittene, niedere und höhere. Harlow (1958, S. 283) als Beispiel meinte, dieser Aufwärtsskala würde an Tieren die Fähigkeit folgen, komplexe und zunehmend schwierigere Lernaufgaben zu bewältigen. Als Bitterman (1960, 1965) solche „Evolution der Intelligenz“ in der Reihe Fisch – Schildkröte – Taube – Ratte – Affe untersuchte, landete die Taube je nach Aufgabe auf gleicher Stufe mit dem Fisch oder aber mit der Ratte. Das ist aus phylogenetischer Sicht zu erwarten, denn ebenso wenig wie die Organismen Ameise – Goldfisch – Taube –