

Biologie 2 für Nebenfachbiologen

- Ethologie, Verhaltensbiologie -



Gelesen von **Bern Kramer** im **SS 2008**; in Schrift gesetzt von
Michael Schafberger und Johannes Wild

INHALTSVERZEICHNIS

1	Einführung	6
1.1	Verhaltensforschung als Teilgebiet der Biologie	6
2	Reflexe.....	6
2.1	Einfaches Verhalten im Gegensatz zum komplexen Verhalten.....	6
2.2	Mono- und polysynaptische Reflexe.....	6
2.3	Gemeinsamkeiten zwischen komplexen Verhalten und polysynaptischen Reflexen.....	7
3	Orientierungsreaktionen	7
3.1	Kinesis-Orientierung.....	7
3.2	Taxien	7
3.3	Räumliches Wahrnehmungsvermögen	8
3.4	Neuroethologie der Orientierung mit Hilfe abgestrahlter Energie.....	8
4	Verhaltensentwicklung.....	8
4.1	Wissenschaftsgeschichte: Ethologen-Behavioristen	8
4.2	Gesangsentwicklung bei Finkenvögeln	8
4.3	Sensible Phasen.....	8
4.4	„neutrales Schema“	8
4.5	Prägung.....	8
4.6	Prägung auf einen Elternteil.....	9
4.7	Prägung (positiv oder negativ) auf den künftigen Geschlechtspartner	9
4.8	Sensible Phasen in der Entwicklung von Säugetieren.....	9
4.9	Verhaltensreifung: Hormon abhängige Verhaltensentwicklung	9
4.10	Genotypische und phänotypische Festlegung des Geschlechts.....	9
4.11	Entwicklung sensorischer Systeme.....	9
4.12	Entwicklung von arttypischen, stereotypen Verhaltensweisen.....	9
5	Auslöser und Schlüsselreize.....	10
5.1	Angeborenes und erlerntes Verhalten.....	10
5.2	Instinkthandlungen	10
5.3	Attrapenversuche.....	10

Ethologie, Verhaltensbiologie

5.4	Filtereigenschaften von (angeborenen) Auslösemechanismen	10
5.5	Appetenzverhalten	11
5.6	Endhandlung vs. „desicion making“ und „OFT“	11
5.7	Bereitschaftsabhängige Reaktion.....	12
5.8	Plastizität von AMs	12
5.9	Übernormaler Schlüsselreiz.....	12
5.10	Komplexere Reiz- und Handlungssituationen am Beispiel der Brutparasitismus.....	12
6	Motivation (Fluktuation der Antwortbereitschaft).....	12
6.1	Beziehungen zwischen Reizen und Reaktionen können sich laufend ändern.....	12
6.2	Funktionen triebhaften Verhaltens.....	12
6.3	Rolle der allgemeinen Gesundheit.....	12
6.4	Psychohydraulisches „Triebstau“-Modell von K. Lorenz.....	12
6.5	Spontanes Verhalten.....	13
6.6	Circadiane Verhaltensrhythmen	14
6.7	Sequentielle Organisation des Verhaltens	14
6.8	N. Timbergens Zentrenhierarchie.....	14
6.9	Modifikationen von G.P. Baerends.....	14
6.10	Verhaltensanalysen von Entscheidungsstrukturen.....	14
6.11	Aggressionstrieb (Konkurrenz Falken und Tauben).....	14
6.12	„Messung“ von Motivation	14
6.13	Reizsummenregel.....	14
6.14	Doppelte Qualifizierung	14
7	Physiologische Korrelate und Grundlagen von Motivation	14
7.1	Methoden	15
7.2	Stereotaktisch Orientierte Mikroläsionen des Gehirns.....	15
7.3	Ableitung vom Gehirn freibeweglicher Tiere	15
	Hypothalamus des Zwischenhirns als wichtiges Kontrollzentrum für.....	15
7.4	Hormone.....	15
7.5	Aufgaben und Regelkreise der Hypophyse.....	15
	Experimentelle Analyse der Bedeutung verschiedener	15

Ethologie, Verhaltensbiologie

7.6	Kommunikation	15
	Beeinflussung des Verhaltens eines anderen Lebewesens in adaptiver	15
7.7	Die verschiedenen Kommunikationskanäle.....	15
7.8	Taktile Reizung.....	15
7.9	Chemische, optische, akustische, elektrische Kommunikation	15
7.10	Kommunikation zwischen verschiedenen Arten	16
7.11	Täuschung des Räubers oder der Beute durch kryptisches Aussehen	16
7.12	Warn-Signale.....	16
7.13	Bate'sches Mimikry	16
7.14	Müllersche Mimikry.....	17
8	Evolution und Verhalten.....	17
8.1	Konfliktverhalten	17
8.2	Überspungshandlungen	17
8.3	Unorientierte Reaktion.....	17
8.4	Physiologische Begleiterscheinungen.....	17
8.5	Ritualisation von Verhaltensweisen verbunden mit Funktionswechsel nach Veränderung in Form, Betonung oder Häufigkeit.....	17
8.6	Emanzipation ritualisierter Verhaltensweisen.....	18
9	Lernen	18
9.1	Klassifikation d. Lernens:.....	18
9.2	Mechanismen des Lernens.....	18
9.3	Habituation	19
9.4	Bedingter Reflex.....	19
9.5	Versuchs- und Irrtumslernen	19
9.6	Latentes Lernen	19
9.7	Lernen durch Einsicht.....	19
9.8	Prägung.....	19
9.9	Lernen durch Adaptive Verhaltensänderung	19
9.10	Spontanes Reproduzieren	19
9.11	Mechanismen des Lernens.....	19
9.12	Behaviourismus	19

Ethologie, Verhaltensbiologie

9.13	Für assoziatives Lernen wichtige Begriffe	20
9.14	Spontane Erholung	20
9.15	Vergleichende Untersuchung des Lernens	20
9.16	Evolution des Lernens.....	20
9.17	„Lerning sets“	21
10	Das Kybernetische Modell:	21
10.1	Instinkthandlung	21
11	Verhaltensgenetik	22
11.1	Genetische Missbildungen und Defekte	22
11.2	Schwierigkeiten genetischer Versuchsanalysen	22
11.3	Versuche mit genetischen Verhaltensvarianten.....	22
11.4	Hybridisierungsexperimente	23
11.5	Mikroevolutive Konsequenzen von genetischen Verhaltensvarianten	23
11.6	Sexuelle Isolation.....	23
11.7	Kontrastbetonung	23
11.8	Erblichkeit menschlicher Intelligenz.....	23
12	Altruistisches Verhalten und Gesamt-Fitness.....	23
12.1	Fitness - Gesamt-Fitness	23
12.2	Individuelle Selektion vs. Verwandtschaftsselektion	24
12.3	Prädispositionen sozialer Hautflügler für die Evolution von Sozialverhalten.....	24
13	Soziale Organisationen.....	24
13.1	Doppelte Qualifizierung	24
14	Evolution des Soziallebens	24

1 EINFÜHRUNG

1.1 VERHALTENSFORSCHUNG ALS TEILGEBIET DER BIOLOGIE

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

Wichtige Vertreter: Tinbergen, Konrad Lorenz

Teilgebiete der Verhaltensforschung

Deskriptive Ethologie: fehlt

Experimentelle Ethologie: fehlt

Neuroethologie: Sucht nach den **exogenen** proximativen (unmittelbar auslösenden) Verhaltensweisen.

Ethoendokrinologie: Sucht nach den **endogenen** proximativen Verhaltensweisen.

Verhaltensgenetik: Untersucht, ob Verhaltensweisen erlernt oder vererbt sind und deren Vererbung.

Ethoökologie: fehlt

Soziobiologie: fehlt

2 REFLEXE

2.1 EINFACHES VERHALTEN IM GEGENSATZ ZUM KOMPLEXEN VERHALTEN

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

2.2 MONO- UND POLYSYNAPTISCHE REFLEXE

Die beteiligten neuroanatomischen Bahnen bezeichnet man als **Reflexbogen**. Ein **monosynaptischer Reflexbogen** besteht aus einem afferenten und einem efferenten Neuron.

Es ist nur eine Synapse beteiligt. Solche Reflexe laufen schnell und unbewußt ab, es kommt nicht zu Ermüdung.

Bsp.: Kniesehenreflex:

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

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

Man unterscheidet:

1. **Eigenreflexe**, Rezeptor und Erfolgsorgan liegen hierbei in dem selben Organ

(Kniesehnenreflex)

2. **Fremdreflexe** sind immer polysynaptisch, Reiz und Reaktion erfolgen in unterschiedlichen Organen (Hustenreflex, Niesreflex). Am Ablauf sind sog. Interneurone beteiligt.

2.3 GEMEINSAMKEITEN ZWISCHEN KOMPLEXEN VERHALTEN UND POLYSYNAPTISCHEN REFLEXEN

- Nachentladen
- Summation
- „Sichaufheizen“
- Ermüdung
- Hemmung

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

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

Unbedingte Reflexe sind angeboren und müssen nicht erlernt werden.

3 ORIENTIERUNGSREAKTIONEN

3.1 KINESIS-ORIENTIERUNG

Unter **Kinesen** (Einzahl. Kinesis) versteht man die Orientierung von frei lebenden Tieren, die dadurch zustande kommt, dass sich die Tiere zwar ungerichtet bewegen, aber dennoch in einem bestimmten Bereich ansammeln. Dies kann dadurch geschehen, dass die Aktivität der Tiere von äußeren Parametern, wie Temperatur oder Lichtintensität gesteuert wird. Diese Parameter sind z.B. Temperatur, pH-Wert oder Lichtintensität.

Bsp: Pantoffeltierchen

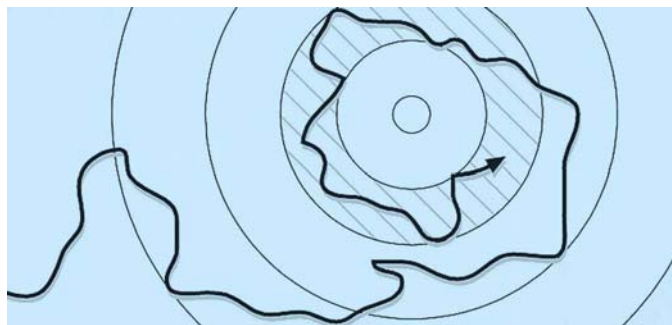


ABBILDUNG 1: PANTOFFELTIERCHEN

3.2 TAXIEN

Klinotaxis: „sukzessiver Intensitätsvergleich“

Bsp.: Schmeißfliegenlarve, Jagdhund

Telotaxis: „simultaner Intensitätsvergleich“

Bsp.: Rollassel, Honigbiene

3.3 RÄUMLICHES WAHRNEHMUNGSVERMÖGEN

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

3.4 NEUROETHOLOGIE DER ORIENTIERUNG MIT HILFE ABGESTRAHLTER ENERGIE

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

Funktionsweise:

<i>Objektentfernung</i>	erkennt die Fledermaus an der Laufzeit des Echos
<i>Richtung</i> Links	erkennt die Fledermaus an der Laufzeitdifferenz zwischen Rechts und Links
<i>Objektgröße</i>	Lautstärke des reflektierten Schalls
<i>Bewegung/Flügelschlag</i>	Frequenzänderung des reflektierten Schalls (Doppler-Effekt)

4 VERHALTENSENTWICKLUNG

4.1 WISSENSCHAFTSGESCHICHTE: ETHOLOGEN-BEHAVORISTEN

fehlt

4.2 GESANGSENTWICKLUNG BEI FINKENVÖGELN

fehlt

4.3 SENSIBLE PHASEN

fehlt

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

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

4.4 „NEUTRALES SCHEMA“

fehlt

4.5 PRÄGUNG

fehlt

Darunter versteht man Lernprozesse, die nur in einer sensiblen Phase ablaufen können und irreversibel sind. Das Objekt einer Prägung muss ins Schema passen (Vogel kann nicht auf Elefant als

Ethologie, Verhaltensbiologie

Geschlechtspartner geprägt werden) und es liegt meist eine Disposition für arttypische Verhaltensweisen vor.

Verlauf:

- eine bestimmte Schlüsselreizkombination wird von einem **AAM** (=angeborener auslösender Mechanismus) „erkannt“ und schließlich in einem **EAM** (=erworbener auslösender Mechanismus) festgelegt
- vorher: AAM
- Lernphase: **EAAM** (durch Erfahrung ergänzter angeborener auslösender Mechanismus)
- Nachher: EAM

Beispiel:

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

4.6 PRÄGUNG AUF EINEN ELTERNTEIL

Beispiel:

- **Silbermöveneier** können leicht vertauscht werden, da sich die Eltern erst 5 Tage nach dem Schlüpfen ihre Jungen merken.
- **Schafe** oder **Rehe** müssen ihr Kind von Anfang an bei sich haben, sonst stoßen sie es ab

4.7 PRÄGUNG (POSITIV ODER NEGATIV) AUF DEN KÜNFTIGEN GESCHLECHTSPARTNER

fehlt

4.8 SENSIBLE PHASEN IN DER ENTWICKLUNG VON SÄUGETIEREN

Versuche mit Rhesusaffen.

Beim Menschen ist das 2. Halbjahr kritisch für die Entwicklung

4.9 VERHALTENSREIFUNG: HORMON ABHÄNGIGE VERHALTENSENTWICKLUNG

fehlt

4.10 GENOTYPISCHE UND PHÄNOTYPISCHE FESTLEGUNG DES GESCHLECHTS

fehlt

4.11 ENTWICKLUNG SENSORISCHER SYSTEME

fehlt

4.12 ENTWICKLUNG VON ARTTYPISCHEN, STEREOTYPEN VERHALTENSWEISEN

fehlt

5 AUSLÖSER UND SCHLÜSSELREIZE

5.1 ANGEBORENES UND ERLERNTES VERHALTEN

Kennzeichen von angeborenen Verhaltensweisen:

Eine angeborene Verhaltensweise ist in den Erbanlagen vorgegeben und wurde durch die natürliche Selektion angepasst. Sie liegt mit Sicherheit vor, wenn Tiere eine hochgradig angepasste Verhaltensweise bereits bei der ersten Durchführung in vollendeter Form zeigen. Solche Verhaltensweisen sind starr und unabhängig von Umwelteinflüssen und bei allen Individuen einer Art gleich.

Nachweis angeborener Verhaltensweisen:

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

Beispiele für angeborene Verhaltensweisen:

- Frosch fängt Fliegen
- Grille singt ohne jemals einen Artgenossen gehört zu haben
- **Kaulquappen**, die unter Dauernarkose gehalten worden sind, zeigen gleich gut ausgebildete Schwimmbewegungen, wie Artgenossen gleich alte Artgenossen, die nicht unter Narkose gehalten worden sind.
- **Eintägige Küken** treffen beim Picken schlechter als ältere Artgenossen. Durch Aufsetzen einer Prismenbrille lässt sich Lernen am Erfolg verhindern. Trotzdem picken diese Küken nach 4 Tagen genauso gut wie die ohne Brille.

5.2 INSTINKTHANDLUNGEN

fehlt

5.3 ATTRAPENVERSUCHE

Beispiel:

Versuche mit Rhesusaffenbabys. Sie werden von der Mutter getrennt in einen Käfig gesteckt. Im Käfig befinden sich 2 Attrappenmütter, eine aus Plüsch die andere aus Draht aber mit einer Milchflasche. Die Rhesusaffenbabys halten sich die meiste Zeit bei der Attrappe aus Plüsch auf, gehen nur zum Trinken zur anderen.

5.4 FILTEREIGENSCHAFTEN VON (ANGEBORENEN) AUSLÖSEMECHANISMEN

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

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

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

Bsp.: Untersuchung am Frosch

Auf der Retina des Froschs konnten durch Ableitungen verschieden Ganglienzellentypen gefunden werden, die auf visuelle Reize unterschiedlich reagieren und als Detektoren bezeichnet werden. Eine weitere wichtige Filterinstanz stellt das tectum opticum dar.

Ausdehnung in Bewegungsrichtung bedeutet Beute, quer zu Bewegungsrichtung Nichtbeute.

Kröten reagieren auf diese Schlüsselreize bereits kurz nach der Metamorphose; diese Reaktion scheint also angeboren zu sein.

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

Trennt man tectum opticum und Thalamus, so geht die Fähigkeit Beute zu unterscheiden verloren. Daraus kann geschlossen werden, dass die Selektivität durch hemmende Eingänge aus der Thalamusregion erzielt wird, die durch nicht-adäquate Feindreize erregt wird. Beim Säugetier wird die von der Retina gebotene Information über das Zwischenhirn in die Großhirnrinde geleitet, wo die Reizfilterung von dem visuellen Cortex übernommen wird. In den weiter zentral liegenden Nervennetzen erfolgt die Integration von Reizen aus anderen Sinneszellen. Bereits auf der Retina erfolgt eine erste Filterung, eine weitere dann an den Detektoren.

5.5 APPETENZVERHALTEN

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

Beispiel: Hungriges Wolfsrudel streift im Wald umher um Beute zu finden / Angreifen / Fressen

Man unterscheidet:

1. Orientierendes A. (=Suche im Distanzfeld, Objekt ist noch nicht wahrgenommen worden)
2. Orientiertes A. (=Suche im Nahfeld, Objekt ist bereits sichtbar). Nach der Endhandlung ist die Reaktionsbereitschaft erniedrigt, nicht jedoch nach dem Appetenzverhalten.

5.6 ENDHANDLUNG VS. „DECISION MAKING“ UND „OFT“

Neue Ethologie: **decision making / Altruismus(Egoismus):**

Jedes Tier handelt so, dass es persönlich am meisten Vorteile hat.

Optimal Foraging Theory:

fehlt

sensorische Adaption:

- zentralnervöse Ermüdung durch Schwellenanstieg
- Verhaltensreifung

- Motivationsänderung bei: Hunger, Durst, Flucht u. Angriff, Sexualtrieb, Körperpflege, Schlaf, Nestbau

5.7 BEREITSCHAFTSABHÄNGIGE REAKTION

fehlt

5.8 PLASTIZITÄT VON AMS

fehlt

5.9 ÜBERNORMALER SCHLÜSSELREIZ

fehlt

5.10 KOMPLEXERE REIZ- UND HANDLUNGSSITUATIONEN AM BEISPIEL DER BRUTPARASITISMUS

fehlt

6 MOTIVATION (FLUKTUATION DER ANWORTBEREITSCHAFT)

6.1 BEZIEHUNGEN ZWISCHEN REIZEN UND REAKTIONEN KÖNNEN SICH LAUFEND ÄNDERN

fehlt

6.2 FUNKTIONEN TRIEBHAFTEN VERHALTENS

fehlt

6.3 ROLLE DER ALLGEMEINEN GESUNDHEIT

fehlt

6.4 PSYCHOHYDRAULISCHES „TRIEBSTAU“-MODELL VON K. LORENZ

Psychohydraulisches Modell (K. Lorenz)

Ein Reservoir wird allmählich mit Wasser gefüllt, das normalerweise nur durch die Betätigung eines Ventils abfließen kann. Das Öffnen des Ventils wird sowohl durch die Menge an Wasser im Reservoir (aktionspezifische Energie), als auch durch den Außenreiz (Öffnen des Ventils) beeinflusst. Ist das Reservoir leer, können keine Reaktionen ausgelöst werden. Je mehr Wasser im Reservoir ist, um so schwächer muss die Kraft zum Öffnen des Ventils sein. (Je größer die Handlungsbereitschaft, um so geringer muss die Stärke des Auslösereizes sein.)

Endhandlungen führen demnach zu einer Schwellenerhöhung für den Auslösereiz; nach einiger Zeit sinkt dieses Niveau dann wieder ab (Nach Begattung Bereitschaft zum nochmaligen Begatten sehr gering).

Kritik: Auch sensorische Rückkopplung (z.B. der Füllungszustand des Magens bei Hunden mit Halsfistel) führt zum Absinken der Handlungsbereitschaft. Nach Kopulation mit sterilem Männchen steigt die Bereitschaft zur nochmaligen Kopulation schneller an. Auch die Beendigung der Nahrungsaufnahme ist von der sensorischen Rückkopplung über den Füllungszustand des Magens beeinflusst (ebenfalls Versuch mit Hund mit Halsfistel).

Psychohydraulisches Modell:

Mit diesem Modell veranschaulichte Konrad Lorenz 1937 seine Theorie der Doppelten Quantifizierung: Instinktbewegungen sind ihm zufolge das Ergebnis einer spontan ansteigenden Handlungsbereitschaft (Wasserstand im Gefäß), die von einer im Nervensystem produzierten aktionsspezifischen Energie (Zufluss) gespeist wird.

Ausgelöst wird die Instinktbewegung (abfließendes Wasser) normalerweise durch einen Schlüsselreiz (Gewicht), der aber erst eine Reizschwelle (Feder, die das Ventil gegen die Abflussöffnung drückt) überwinden muss. Zwischen Reiz und Reaktion vermittelt schließlich noch ein angeborener Auslösemechanismus.

Dem Modell zufolge besteht ein Zusammenhang zwischen Reaktionsstärke einerseits und der Stärke der Reize und inneren Faktoren andererseits:

- Je stärker ein Reiz ist, desto stärker fällt die Reaktion aus.
- Je stärker der innere Antrieb (die Motivation) ist, desto stärker fällt die Reaktion aus.
- Ein sehr starker Reiz kann auch bei fehlender Motivation eine Reaktion auslösen.
- Eine sehr hohe Motivation kann auch bei fehlendem Reiz eine Reaktion auslösen.

Eine längere Zeit nicht durchgeführte Instinktbewegung „versetzt den Organismus als Ganzes in Unruhe und veranlasst ihn, aktiv nach den sie auslösenden Reizkombinationen zu suchen.“ Nach dem englischen Begriff appetitive behaviour bezeichnete Lorenz diese Verhalten als Appetenzverhalten. Führt diese Suche nicht zum Erfolg, staut sich Lorenz zufolge soviel aktionsspezifische Energie auf, dass die Instinktbewegung infolge einer Schwellenwerterniedrigung auch ohne auslösenden Schlüsselreiz ausgeführt wird. Konrad Lorenz war der erste Forscher, der solche Instinktbewegungen ohne Auslöser beschrieb und als Leerlaufhandlung bezeichnete.

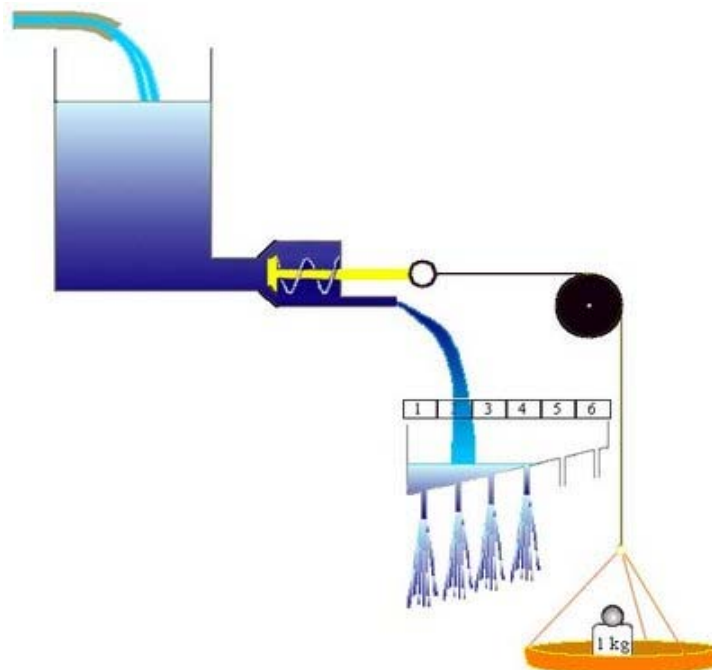


ABBILDUNG 2: PSYCHOHYDRAULISCHES MODELL

6.5 SPONTANES VERHALTEN

fehlt

6.6 CRICADIANE VERHALTENSRYTHMEN

fehlt

6.7 SEQUENTIELLE ORGANISATION DES VERHALTENS

fehlt

6.8 N. TIMBERGENS ZENTRENHIERARCHIE

fehlt

6.9 MODIFIKATIONEN VON G.P. BAERENDS

fehlt

6.10 VERHALTENSANALYSEN VON ENTSCHEIDUNGSSTRUKTUREN

fehlt

6.11 AGGRESSIONSTRIEB (KONKURRENZ FALKEN UND TAUBEN)

Beispiel: Konkurrenzverhalten Tauben-Falken

Wir betrachten das Aggressionsverhalten einer Tauben- und Falkenpopulation, die sich den gleichen Lebensraum teilen. Die Falken kämpfen immer wenn sie auf einen Rivalen stoßen und erleiden damit im Mittel große Verluste wenn es viele Falken gibt. Die Tauben drohen zwar, rennen aber weg, wenn der Gegner angreift. Wenn wir annehmen, dass die Konflikte zwischen Individuen aus irgendeinem materiellen Grund entstehen, z. B. Nahrung oder Gelegenheit zur Paarung, kann man willkürlich Punkte für den Erfolg oder die Niederlage verteilen, die in der Summe ein Maß für den genetischen Erfolg darstellen. Einzelne Falken in einer Taubengesellschaft haben dann immer gute Chancen. Eine zufällig zu einem Falken mutierte Taube vermehrt sich deshalb in einer Taubengesellschaft zunächst rasch, während eine reine Falken - Gesellschaft wegen großer Verluste nicht lebensfähig ist. In einer Falken- Gesellschaft haben aber einzelne Tauben die besseren Chancen, weil sie keine Kämpfe führen. Im Ergebnis stellt sich stets eine Mischung zwischen Tauben und Falken ein, es bildet sich die evolutionär stabile Population. Ein Bourgoise (Feigling) bei den Tauben hat die beste Überlebenschance.

6.12 „MESSUNG“ VON MOTIVATION

fehlt

6.13 REIZSUMMENREGEL

fehlt

6.14 DOPPELTE QUALIFIZIERUNG

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

7 PHYSIOLOGISCHE KORRELATE UND GRUNDLAGEN VON MOTIVATION

7.1 METHODEN

Beispiel:

Messung des Singdrangs bei Vögeln in Abhängigkeit der Temperatur.

7.2 STEREOTAKTISCH ORIENTIERTE MIKROLÄSIONEN DES GEHIRNS

fehlt

7.3 ABLEITUNG VOM GEHIRN FREIBEWEGLICHER TIERE

fehlt

HYPOTHALAMUS DES ZWISCHENHIRNS ALS WICHTIGES KONTROLLZENTRUM FÜR TRIEBHAFTES VERHALTEN BEI WIRBELTIEREN

fehlt

7.4 HORMONE

fehlt

7.5 AUFGABEN UND REGELKREISE DER HYPOPHYSE

fehlt

EXPERIMENTELLE ANALYSE DER BEDEUTUNG VERSCHIEDENER_HORMONSYSTEME IM VERHALTEN

fehlt

7.6 KOMMUNIKATION

fehlt

BEEINFLUSSUNG DES VERHALTENS EINES ANDEREN LEBEWESENS IN ADAPTIVER WEISE

fehlt

7.7 DIE VERSCHIEDENEN KOMMUNIKATIONSKANÄLE

fehlt

7.8 TAKTILE REIZUNG

fehlt

7.9 CHEMISCHE, OPTISCHE, AKUSTISCHE, ELEKTRISCHE KOMMUNIKATION

Elektrosensibilität:

- entdeckt an Nilhechten und Messerfischen
- können elektrische Impulse senden und Empfangen

Empfang: (ursprünglich: Elektrozeporzellen)

- bei Spannung Abnahme der Entspannungsrate
 - besitzen Kinocelium
 - bei Spannung Anstieg der Entspannungen (**neu**)
 - besitzen kein Kinocilium, dafür Mikrovilli durch hohen Räuberdruck der Tropen → viele Arten → Fische werden nachtaktiv
- elektrisches Sinnesorgan

7.10 KOMMUNIKATION ZWISCHEN VERSCHIEDENEN ARTEN

fehlt

7.11 TÄUSCHUNG DES RÄUBERS ODER DER BEUTE DURCH KRYPTISCHES AUSSEHEN

Beispiele von potentieller **Beute**:

Schrecken, Birkenspanner (durch Industrie), Flunder († durch Hai)

Beispiele von potentiellen **Räubern**:

Gottesanbeterin, Seespinne (beschrücken sich mit Gegenständen), Orleanderschwärmer

7.12 WARN-SIGNALE

fehlt

7.13 BATE'SCHES MIMIKRY

Bates bezeichnete die **Nachahmung** eines wehrhaften oder ungenießbaren Tieres durch harmlose Tiere zur Täuschung von Feinden als Mimikry.

Beispiel: **Monarchfalter-Vizekönig**

Im Larvenstadium ernährt sich der Monarchfalter nur von Wolfsmilchgewächsen. Wird er dann gefressen, führt dies zum Erbrechen oder sogar zum Tod. Ein Tier, das einen Monarchfalter isst, wird es also kein 2. Mal machen, dadurch überleben die auffälligen Falter.

Der Vizekönig ist ein Falter, der durch Mutationen dem Monarchfalter sehr ähnlich geworden ist und sich dadurch schützt.



ABBILDUNG 3: BILD EINES MONARCHFALTERS

7.14 MÜLLERSCHE MIMIKRY

Funktioniert im Gegensatz zur Bateschen Mimikry auf **Gegenseitigkeit**.

Der deutsche Biologe Johann Friedrich Theodor Müller (1821–1897) fand bei seinen Beobachtungen von Schmetterlingen heraus, dass gleich aussehende Tiere nicht immer der selben Gattung angehören mussten. Im Laufe der Stammesgeschichte hatten sich ungenießbare Schmetterlinge eine gemeinsame Warntracht zugelegt, so dass die Fressfeinde sie nicht mehr auseinander halten konnten. Daher musste der Fressfeind nur bei einem Tier die schlechte Erfahrung machen und mied in Zukunft alle gleich aussehenden Tiere. Hiervon profitieren beide Arten.

8 EVOLUTION UND VERHALTEN

8.1 KONFLIKTVERHALTEN

fehlt

8.2 ÜBERSPUNGSHANDLUNGEN

Übersprungsreaktionen

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

1. **Überflusshypothese**, diese geht davon aus, dass in Konfliktsituationen die Erregung gestaut wird und schließlich über eine dritte Bahn abfließt. Das Übersprungsputzen ist nach dieser Hypothese also fremd motiviert.

2. **Enthemmungshypothese**, diese geht davon aus, dass beide am Konflikt beteiligte

Verhaltensweisen getrennt eine Verhaltensweise hemmen. Wenn die Handlungsbereitschaften für die beiden Verhaltensweisen aber im Gleichgewicht sind, dann hemmen sie sich gegenseitig und die hemmende Wirkung auf die vorher gehemmte Handlung fällt weg. Diese Handlung läuft dann ab.

Weitere Beispiele: Mensch will flüchten, kann aber nicht → Nagelkauen

Scheinbar sinnloses Verhalten kann auch fremd gesteuert (z.B. durch Parasitenbefall) sein.

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

8.3 UNORIENTIERTE REAKTION

fehlt

8.4 PHYSIOLOGISCHE BEGLEITERSCHEINUNGEN

fehlt

8.5 RITUALISATION VON VERHALTENSWEISEN VERBUNDEN MIT FUNKTIONSWECHSEL NACH VERÄNDERUNG IN FORM, BETONUNG ODER HÄUFIGKEIT

fehlt

8.6 EMANZIPATION RITUALISierter VERHALTENSWEISEN

fehlt

9 LERNEN

9.1 KLASSIFIKATION D. LERNENS:

Thorper:

Lernen ist eine adaptive Verhaltensänderung auf Grund von Erfahrung.

Unterscheide: Artintelligenz und Individualintelligenz.

Klassifikation des Lernens

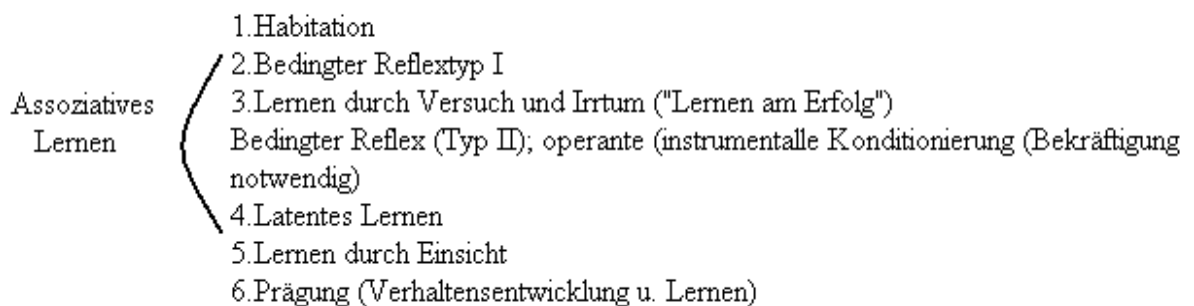


ABBILDUNG 4: KLASSIFIKATION DES LERNENS

9.2 MECHANISMEN DES LERNENS

Anatomie:

„Reizvollere“ Umgebung führt zu größeren Gehirnen, Dendriden und Synapsen (Darwin 1964).

Biochemie:

- erhöhte neuronale Aktivität führt zu vermehrten RNA
- keine Gedächtniskonsolidierung ohne Proteinsynthese
- zelluläre Effekte des Gebrauchs bei Synapsen

Elektrophysiologie:

- Widerstand gegen Elektroschock
- Änderung der EEG-Aktivität bei Lernvorgängen
- (Thetarhythmus des Hippocampus, - hochfrequente EEG-Rhythmen
- Im Vorderhirn, - langsam; Potentiale bei Arousal)
- Aktivitätsänderung einzelner Neuronen beim Lernen während der

- Bekräftigung durch Eigenreizung
- Kurzzeit-, Mittelzeit-, Langzeitgedächtnis (STM, ITM, LTM)

Lücken zwischen den verschiedenen Gedächtniszeiten

9.3 HABITUATION

fehlt

9.4 BEDINGTER REFLEX

fehlt

9.5 VERSUCHS- UND IRRTUMSLERNEN

fehlt

9.6 LATENTES LERNEN

fehlt

9.7 LERNEN DURCH EINSICHT

Dabei werden beispielsweise Werkzeuge ohne vorheriges Ausprobieren oder durch

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

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

Man weiß aber im Allgemeinen sehr wenig über die Gründe des Lernens durch Einsicht, hat jedoch festgestellt, dass einige Arten bessere Fähigkeiten besitzen als andere.

9.8 PRÄGUNG

fehlt

9.9 LERNEN DURCH ADAPTIVE VERHALTENSÄNDERUNG

fehlt

9.10 SPONTANES REPRODUZIEREN

fehlt

9.11 MECHANISMEN DES LERNENS

fehlt

9.12 BEHAVIOURISMUS

Bedingter Reflextyp I:

Reinforcement, sowohl positiv als auch negativ.

Müllersche Mimikri:

gelb-schwarz => meist giftig.

Generalisation:

Situationen werden auch trotz Abstraktion wieder erkannt.

Lernen durch Versuch u Irrtum:

Häufig, wenn Verhalten sich verändern muss: d.h Lernen durch neue Verhaltensweisen (Skinner-Box, oder eingesperrte Katze)

Bei Typ II: Lernen nach neue Reize

- zeitliche Kontinuität
- bedingter Reiz muss unbedingten Reiz ankündigen

Typ II mit Typ III in Natur verbunden.

Hauptsätze des Behaviourismus:

Jede Reaktion kann mit jedem Reiz ausgelöst werden, solange Kontinuität und Bekräftigung eingehalten wird (nachgewiesen falsch).

Lerntendenzen sind artspezifisch.

Wiederholung

Generalisierung:

Wichtig für Wiedererkennung trotz kleiner Abweichungen

Diskriminierung: zB: Hund:

- Ton 1000 Hz => Futtern
- Ton 1200 Hz => etwas schwächerer Speichelfluss
- Ton 2000 Hz => keine Reaktion

Durch schrittweises Reduzieren der Hz-Unterschiede folgt Leistungsfähigkeit von Sinnesorganen

9.13 FÜR ASSOZIATIVES LERNEN WICHTIGE BEGRIFFE

fehlt

9.14 SPONTANE ERHOLUNG

fehlt

9.15 VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNG DES LERNENS

fehlt

9.16 EVOLUTION DES LERNENS

fehlt

9.17 „LERNING SETS“

fehlt

10 DAS KYBERNETISCHE MODELL:

Der äußere Reiz der Nahrung (1) wird im Koinzidenzelement (2) mit der Stärke der Motivation verrechnet. Sind beide hoch genug, wird das Verhalten der Nahrungsaufnahme (3) ausgelöst. Über einen Fühler (4) wird das Ausführen des Verhaltens an das Instinktzentrum zurückgemeldet und die Motivation gesenkt. Durch die Nahrungsaufnahme wird dem Körper Substanz zugeführt (5), dies erhöht die Regelgröße den Versorgungszustand.

Ein Messfühler(6) registriert ggf. die Verschlechterung des Versorgungszustandes und meldet dies an das Instinktzentrum, woraufhin die Motivation zur Nahrungsaufnahme wieder steigt

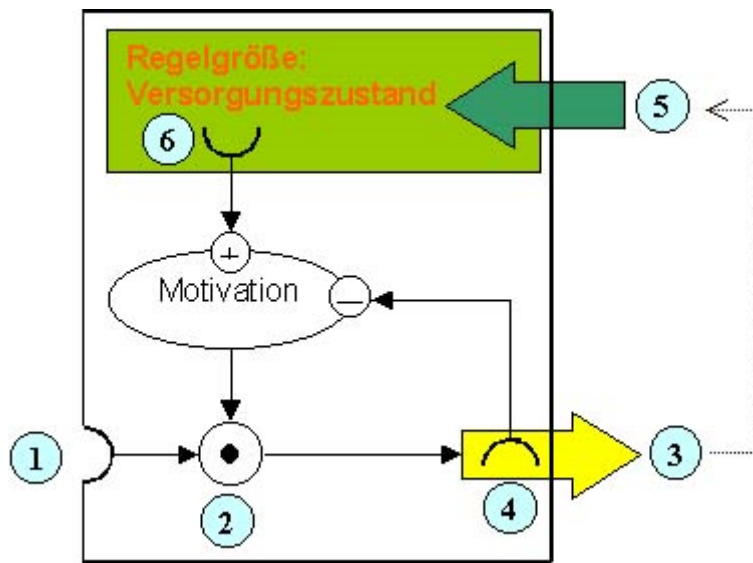


ABBILDUNG 5: DAS KYBERNETISCHE MODELL

Psychohydraulisches Modell → Instinkthirarchie → Kybernetisches Modell.

Multifaktorielles Modell:

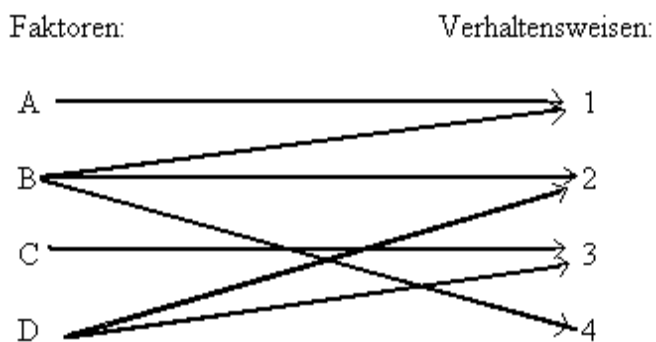


ABBILDUNG 6: MULTIFAKTORIELLES MODELL

10.1 INSTINKTHANDLUNG

a) Phasen

- **Appetenz:** ungerichtetes Suchen

- **Taxis:** gerichtete Ausrichtung und Annäherung
 - **Endhandlung** (= Erbkoordination): starr (vgl. Reflex), nach dem „Alles-oder-nichts-Prinzip“
- b) Attrappenversuche (z.B. Fütterungsverhalten)
- **Reizkomponenten:** Form, Farbe, Größe, Bewegung
 - **Reizsummenregel:** Die Wirksamkeit der einzelnen Reizkomponenten addiert sich zu der Reizwirkung des *Schlüsselreizes* (SR).
 - **Angeborener Auslösemechanismus (AAM):** Im ZNS vermuteter Filter, der gezielt auf Schlüsselreize anspricht.
 - **Übernormale Attrappe:** man kann in Versuchen die Reizkomponenten so wählen, dass die Reizwirksamkeit größer als 100% (= natürliches Objekt) ist.

11 VERHALTENSGENETIK

11.1 GENETISCHE MISSBILDUNGEN UND DEFEKTE

Beispiele:

- Die Mutation Mutante-Bar bei der Drosophilafliege verringert die Zahl der Augenelemente. Dadurch ist die Fliege in ihrer Orientierungsfähigkeit eingeschränkt und hat weniger Erfolg bei der Balz.
- Microcephalie bei Menschen führt zu einem zu kleinen Gehirn. Dadurch sind betroffene Menschen schwachsinnig und haben auch Verhaltensstörungen.
- (Früher gab es in abgelegenen Alpendörfern immer einen „Dorfdeppen“. Durch die zunehmende Vermischung ist dies besser geworden.)

11.2 SCHWIERIGKEITEN GENETISCHER VERSUCHSANALYSEN

fehlt

11.3 VERSUCHE MIT GENETISCHEN VERHALTENSVARIANTEN

Beispiele:

Kreuzung von hygienischen und unhygienischen Bienen:

Hygienische Bienen öffnet bei verstorbenen Larven die Wabe und bringt die Leiche aus dem Nest. Unhygienische tun dies einfach nicht.

Kreuzt man diese beiden Bienen, so erhält man als F1 Generation zu gleichen Teilen:

- Hygienische Bienen
- Unhygienische Bienen
- Bienen, die die Wabe öffnen, die Leiche aber nicht entfernen
- Bienen, die die Leiche entfernen können, aber nicht die Wabe öffnen

Kreuzung von Hahn und Fasan:

Man kreuzt Hähne, die deren Hals und die Horizontale beim Krähen den Winkel β einschließen mit Fasanen, deren Winkel $\beta=0$ ist, miteinander. Das Ergebnis sind Mischlinge mit „Krähwinkel“ $\beta/2$.

11.4 HYBRIDISIERUNGSEXPERIMENTE

fehlt

11.5 MIKROEVOLUTIVE KONSEQUENZEN VON GENETISCHEN VERHALTENSARIANTEN

fehlt

11.6 SEXUELLE ISOLATION

fehlt

11.7 KONTRASTBETONUNG

fehlt

11.8 ERBLICHKEIT MENSCHLICHER INTELLIGENZ

Man entwickelte einen „Intelligenztest“, also einen normierten Test bei dem versch. Fähigkeiten getestet werden. Dann untersuchte man viele Menschen in Bezug auf deren Geschwister, Eltern usw. und entwickelte einen Korrelationskoeffizienten, der die Korrelation zwischen den Probanden in Bezug auf deren „Intelligenz“ darstellt.

Gleichzeit betrachtete man den Schulerfolg der Testpersonen und Umwelteinflüsse. Hier das Ergebnis:

	Gene	Umwelt
IQ	80%	20%
Schulerfolg	40%	60%

ABBILDUNG 7: VERERBTE INTELLIGENZ

12 ALTRUISTISCHES VERHALTEN UND GESAMT-FITNESS

12.1 FITNESS - GESAMT-FITNESS

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

1. Durch **indirekte Fitness**, d.h. Verwandte, die keine eigenen Nachkommen haben, unterstützen solche mit Nachkommen. Wächterinnen opfern sich für das Überleben des Stocks. Da Verwandte, je nach Verwandtschaftsgrad, die gleichen Gene haben, kommt das altruistische Verhalten auch den eigenen Genen zugute.
2. Durch **direkte Fitness** (Anzahl der eigenen Nachkommen) Gesamtfitness setzt sich aus den Punkten 1. und 2. zusammen.

12.2 INDIVIDUELLE SELEKTION VS. VERWANDSCHAFTSSELEKTION

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

Beispiel:

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

12.3 PRÄDISPOSITIONEN SOZIALER HAUTFLÜGLER FÜR DIE EVOLUTION VON SOZIALVERHALTEN

fehlt

13 SOZIALE ORGANISATIONEN

13.1 DOPPELTE QUALIFIZIERUNG

fehlt

14 EVOLUTION DES SOZIALLEBENS

15 ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abbildung 1: Pantoffeltierchen.....	7
Abbildung 2: Psychohydraulisches modell	13
Abbildung 3: Bild eines Monarchfalters	16
Abbildung 4: Klassifikation des Lernens	18
Abbildung 5: Das kybernetische modell.....	21
Abbildung 6: Multifaktorielles modell.....	21
Abbildung 7: Vererbte Intelligenz	23