©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Bedeutung der Organisation angeborenen Verhaltens für das Verständnis der Ökologie der Wirbeltiere

Von Hans Winkler

Mit 3 Abbildungen

(Aus dem Institut für vergleichende Verhaltensforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften)

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 22. Oktober 1970 durch das w. M. W. Kühnelt)

I. Einleitung

Schon früh hat die Verhaltensforschung ihr Augenmerk auf den Zusammenhang zwischen Ökologie und Verhalten der Wirbeltiere gerichtet (O. Koenig 1952). So vielversprechend der Anfang war, haben sich die beiden Arbeitsrichtungen in den letzten Jahren kaum weiter genähert. Umfassende feldzoologische Untersuchungen haben in den letzten Jahren bedeutende Erweiterungen der Kenntnisse zur Ökologie von Vertebraten, namentlich Vögeln, gebracht. Auch in der Ethologie werden laufend neue Ergebnisse zum Verständnis des Verhaltens derselben Tiergruppe bekanntgegeben. Obwohl beide Forschungsrichtungen eng verknüpft sind, werden die Ergebnisse der, jeweils einer der Disziplinen verpflichteten Arbeiten meist nur in der Diskussion mit Befunden der Nachbargebiete in Beziehung gesetzt. Untersuchungen, die gezielt Beziehungen zwischen Verhalten und Ökologie der Wirbeltiere über (durchaus notwendige) Beschreibung hinaus aufzudecken versuchen, sind selten, wie ein Blick in zusammenfassende Arbeiten (Klopfer 1968; Eibl-Eibesfeldt 1967, p. 271—358) lehrt.

Zwar wurde in der Ethologie von jeher danach getrachtet, Tiere unter Freilandbedingungen zu untersuchen (z. B. Lorenz 1931, L. Koenig 1951, 1960), aber meist wohl nur unter dem Aspekte, alle die Triebhandlungen beobachten zu können, die „allen gesunden freilebenden Tieren der betreffenden Arten eigen sind" (Lorenz 1931). Auch mußte von jeher Freilandarbeit betrieben werden, um die Einpassung und die Angepaßtheit von

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Verhaltensweisen studieren zu können. Insofern war gerade die Ethologie schon immer ökologisch orientiert (vgl. WICKLER 1959, 1961). In der Regel geht man bei ethologischen Untersuchungen davon aus, daß die Ökologie einer Tierart deren Verhalten erklärbar macht. Seltener sind Arbeiten, die den umgekehrten Weg beschreiten und ökologische Phänomene ethologisch zu begründen suchen. Eine dem Sachverhalt gerecht werdende Konzeption von Analyse und Darstellung öko-ethologischer Probleme scheint noch zu fehlen. Ein Teilaspekt dieser Forschungsrichtung soll nun herausgegriffen werden, da es darauf ankam, Ansätze zu weiterem Arbeiten aufzuzeigen. An Hand der Besprechung des dynamischen Vorgangs der Anpassung soll gezeigt werden, welche wesentlichen Beiträge die Verhaltensforschung — und nur diese — für die Ökologie der Wirbeltiere liefern kann.

II. Nische und Gilde

Während im deutschsprachigen Schrifttum der Begriff der Nische (ELTON 1926) kaum gebraucht, Begriffe ähnlichen Inhalts jedoch verwendet werden (KÜHNELT 1965: Planstelle; SCHWERDTFEGER 1963: Monotop), hat er im amerikanischen feldzoologischen wirbeltierkundlichen Schrifttum weite Verbreitung gefunden. Durch HUTCHINSON (1957; s. a. MACFADYEN, 1957) neu formuliert, gewann er zusehends an Bedeutung und dadurch angeregte Arbeiten (z. B. SELANDER 1966, ROOT 1967) bieten sich als Grundlage für eine ethologische Interpretation an. Die Planstelle (KÜHNELT 1965) ist als Position in der Nahrungskette definiert. Da aber in vielen Biozönosen, in denen mehrere Arten einer einheitlichen Gruppe vorkommen, sich besonders kleinere Arten wenig bezüglich der Nahrungszusammensetzung unterscheiden können, soll dieser Begriff hier wegen der ethologischen Problemstellung nicht verwendet werden. Der Monotop (SCHWERDTFEGER 1963) ist derjenige Ausschnitt eines Biotops, in dem sich die Lebensfunktionen einer Art abspielen. Dieser Terminus ist für die Beschreibung der Autökologie einer Art sehr nützlich, ist aber zu stark an den Biotopbegriff gebunden, was bei einer vom Tier ausgehenden ethologischen Interpretation stören kann. Bei HUTCHINSON (1957) nimmt die Nische einen vieldimensionalen Raum ein. Jeder Faktor, der die Existenz einer Art bestimmt, stellt eine eigene Dimension dar. Dieser Raum kann sowohl durch quantitative Änderungen der Faktoren als auch durch die Veränderung ihrer Zahl in seiner Größe beeinflußt werden. Damit

ist auch ein Weg vorgezeichnet, die Nische quantitativ zu beschreiben. Da die Definition dieses Nischenbegriffes auch die Ansprüche, die eine Tierart an die Umwelt stellt, berücksichtigt, sind die Schwierigkeiten, die sich aus der Annahme von „leeren" Nischen und beim Vorkommen einer Art in mehreren Biotopen und geographischen Regionen ergeben, weitgehend umgangen und in ein neues Licht gerückt. Er scheint auch für die Verhaltensforschung brauchbar, wenn er auch im Deutschen durch einen weniger vorstellungsbelasteten Begriff ersetzt werden sollte. Eine für verhaltenskundliche Problemstellung zugeschnittene Definition wird im Abschnitt V gegeben.

Einen weiteren Schritt tat ROOT (1967) mit der Formulierung des „Guild"-Konzepts. Eine Gilde (vgl. „Genossenschaft", SCHIMPER 1903) wird von ROOT (1967) als eine Gruppe von Arten, welche die gleiche Klasse von Hilfsquellen (resources) der Umgebung in ähnlicher Weise ausnützt, definiert. Durch diesen Begriff werden Arten, ohne Rücksicht auf verwandtschaftliche Beziehungen, mit deutlich überlappten Nischenansprüchen zusammengefaßt. Die Abgrenzung einer Gilde ist etwas willkürlich; am besten kann dieser Begriff mit dem Gattungsbegriff der Taxonomie verglichen werden. Weiters ist wesentlich, daß eine Art mehreren Gilden angehören kann. Eine Kohlmeise gehört im Winter zum Beispiel der Gilde der Rindenhacker an, im Sommer jener der Blattklauber. Zu ersterer Gilde gehören etwa auch Kleinspecht und Kleiber, während Grasmücken in die zweite gehören. Zudem gehört die Kohlmeise in die Gilde der Höhlenbrüter. Im Bereich der Gilde tritt dann auch Konkurrenz zwischen den Mitgliedern auf. Unter Berücksichtigung des Aktionsprinzips (O. KOENIG 1952) ergäbe sich ein interessantes Feld vergleichender Arbeitsweise. Nun tauchen mit diesen Begriffen neue Probleme für die Verhaltensforschung auf: Wodurch wird die Größe der Nische bestimmt (siehe KLOPFER 1968) und warum ändern sich Nischengröße und Nischenausnutzung in „opportunistischer" (ROOT 1967) Weise. Im Folgenden soll versucht werden, in einer kurzen, subjektiv ausgewählten Übersicht von ethologischer Seite her in die ökologischen Ergebnisse passende Vorstellungen zu entwickeln.

III. Die Plastizität des Verhaltens

O. KOENIG (1952) machte mit seinem Begriff des Aktionsprinzips auf die Tatsache aufmerksam, daß verwandtschaftliche

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gruppen über ein gewisses Verhaltensrepertoire verfügen, das in den einzelnen Arten als Aktionssystem (JENNINGS 1906) seine spezielle Form findet. Einfach ausgedrückt bedeutet dies, daß eine Art wohl genetisch über viele Verhaltensanlagen verfügen kann (FRANK 1969), aber tatsächlich nur einen bestimmten Teil derselben zeigt. Der Evolution stehen also viele Bausteine zur Verfügung, die eine Vielzahl von Kombinationen ermöglichen, wie einfache Rechnungen der Kombinatorik zeigen. Die Frage, die zu stellen wäre, lautet: Wie ist es möglich, neue Kombinationen zu schaffen, ohne bei Neukombination (Artbildung) auch genetisch Elemente zu verlieren. Das gleiche Problem tritt uns entgegen, wenn wir die Anpassung der Lebewesen in der Phylogenie verlassen und uns der Anpassung des Individuums zuwenden. Auch hier sehen wir die Erscheinung der Kombination von vielen Bausteinen als Weg zur Anpassung (vgl. O. KOENIG 1962, p. 122).

Bei der Untersuchung des Beutefangverhaltens verschiedener Katzenarten stellte LEYHAUSEN (1965) die Bedeutung der sogenannten „relativen Stimmungshierarchie" bei höheren Säugern heraus. Eine ähnliche Organisation des Verhaltens konnte auch bei Spechten gefunden werden (WINKLER, in Vorb.). Die Bedeutung dieser Ergebnisse liegt in der Tatsache, daß die Beziehungen der Instinkte untereinander nicht in einem starren Hierarchieschema (TINBERGEN 1952) festgelegt sind, sondern daß die Motivationsstärke und Motivierbarkeit der Einzelelemente des Wirkungsgefüges (HOLST und SAINT-PAUL 1960) eine entscheidende Rolle für den Aufbau eines plastischen Systems spielen. Welche Einflüsse auf einen Instinkt wirken können, verdeutlicht Abb. 1. Die Eingänge bestimmen die jeweilige Höhe der einem Instinkt zugeordneten Bereitschaft (HEILIGENBERG 1963, 1964), die dann auch für die Bedeutung desselben im Wirkungsgefüge entscheidend ist. Die Bereitschaft entspricht dem „Drang" HOLSTS (1960) und ist eine bestimmte, abstrahierte Eigenschaft eines Instinkts. Im dargestellten Schema ist die spezifische Erregungsproduktion (siehe S. 114) als Eingang dargestellt! Während die absolute Größe der Eingänge für Häufigkeit und Ausprägung der zugeordneten Bewegungen verantwortlich ist, wird das Zustandekommen der Bewegungen hauptsächlich von der relativen Stärke der Motivation im Vergleich zu den übrigen Elementen beeinflußt (HEILIGENBERG 1964).

Bei erster grober Analyse dieser Verhältnisse beim Blutspecht (*Dendrocopos syriacus*) kann mit den Ergebnissen eine Vielfalt ökologischer Befunde gedeutet werden. An Hand eines Beispiels sei dies kurz dargestellt:

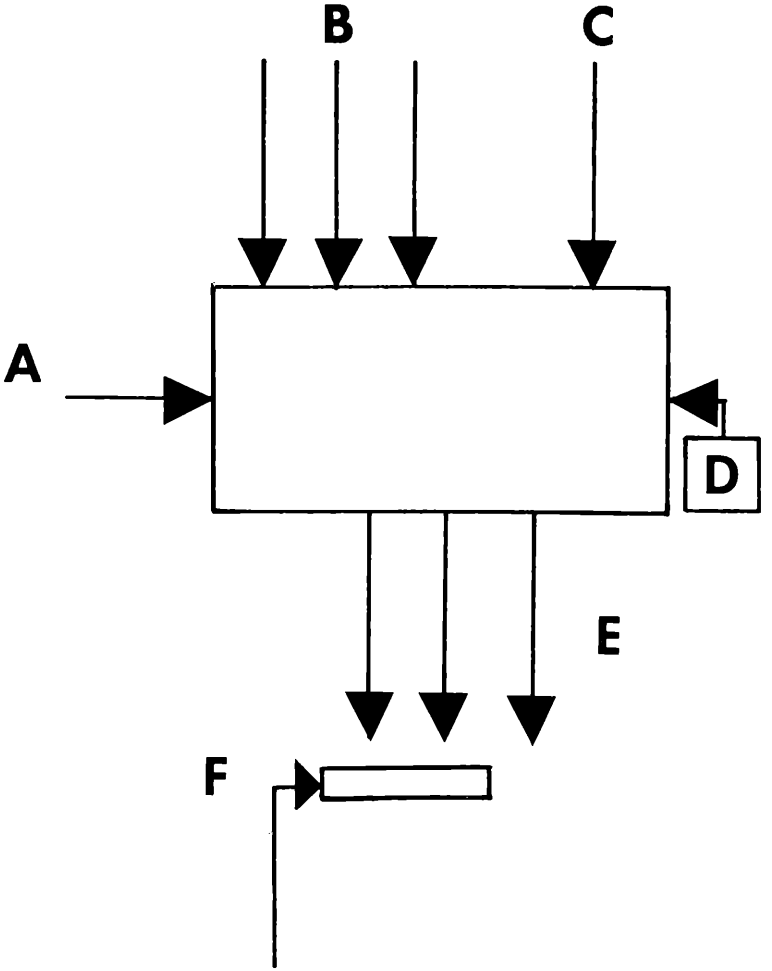

Abb. 1. Ein- und Ausgangsbeziehungen bei einem Instinkte.
A. Äußere Einflüsse. B. Eingänge von anderen Instanzen. C. Hormone. D. Spezifische Erregungsproduktion. E. Ausgangsimpulse. F. Blockierung motorischer Impulse mit zugehöriger Steuerung.

Das Hacken ist eine für Spechte charakteristische Bewegung. Dabei wird der kräftige Schnabel als Meißel eingesetzt, um Bohrgänge holzbewohnender Insektenlarven freizulegen. Dies wird mit weit ausholenden, gezielten Schlägen in bestimmter zeitlicher

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ordnung bewerkstelligt. Hacken tritt schon bei nackten Nestlingen auf und wird lebenslang beibehalten, auch wenn es bei Aufzucht in Gefangenschaft kaum zum Erfolg (hier Nahrungserwerb) führt. Durch diese stark spezifische Erregungsproduktion (Lorenz 1937), wird Hacken selbst „erstrebtes Ziel" vieler Handlungsketten (vgl. Winkler 1968). Eine Instinkthandlung mit geringerer spezifischer Erregungsproduktion ist das Fliegen, das in einem kurzen Abschnitt der Jugendentwicklung spontan aufzutreten scheint, später aber fast nur als Appetenzverhalten (vgl. Eibl-Eibesfeldt 1967, p. 57f.) vorkommt. Gerät ein Specht in Hackstimmung, so wird in den meisten Fällen durch Fliegen oder Klettern ein entsprechender Ort aufgesucht, d. h. Fliegen gerät in den Dienst des Hackens. Die starke Eigenmotivation steht u. a. auch damit im Einklang, daß Hacken in ziemlich regelmäßigen Abständen auftritt und somit eine Unterbrechung anderer Tätigkeiten bewirken kann, auch wenn diese gerade der Nahrungssuche gewidmet sind und mehr Erfolgsaussichten hätten. Bei geringem Nahrungsbedarf und ausreichendem Angebot wie zum Beispiel im Käfig, ist das Bild der Häufigkeiten der Nahrungssuchtechniken weitgehend von den „charakteristischen" Bewegungen Hacken und Stochern gezeichnet. Fressen ist mit diesen Bewegungen locker verbunden: Stößt der Specht beim Hacken auf ein Nahrungsobjekt, so führen die von diesem ausgehenden Reize zum Fressen, ohne daß das Tier hungrig zu sein braucht. Steigt nämlich die betreffende Bereitschaft, wird eine entsprechende Nahrungsquelle angeflogen und die Nahrungsaufnahme erfolgt, und gleich darauf kann eine Nahrungssuchbewegung durchgeführt werden. Dies auch wenn es in experimenteller Situation die letzte „Beute" gar nicht mehr schlucken konnte.

So gesehen wirken die „Nahrungs"-Suchbewegungen oft „sinnlos". Ganz anders verhält sich das System des Nahrungssuchverhaltens bei starkem Druck von innen bzw. außen. Neue Techniken, die physisch auch sehr anstrengend sein können, treten auf; ergiebige Nahrungsquellen werden intensiver ausgenutzt und dazu passende Techniken häufiger ausgeübt. Die Häufigkeiten aller Nahrungssuchbewegungen steigen; ihr Auftreten wird von der Bedeutung für die Erlangung eines Beuteobjektes gekennzeichnet. Im Extremfall wird für kurze Zeit eine Technik fast allein ausgeführt; nur Hacken durchbricht dank seiner Dominanz manchmal die Abfolge und wirkt dann prompt auch „sinnlos". Mit anderen Worten: Die „Relative Stimmungshierarchie" wird durch den Umweltdruck in eine Absolute (Leyhausen 1965) übergeführt bzw. nähert sich wenigstens diesem Zustand. Ein weiterer Unter-

schied sei hier nur kurz vermerkt, nämlich die Erscheinung, daß im ersten Fall angeborene Informationen, im zweiten erworbene die größere Rolle zu spielen scheinen. Unterschiede zwischen den beobachteten Spechtarten im Nahrungserwerb sind somit bei Tieren mit geringerem Nahrungs- oder Futterbedarf größer als bei solchen mit hohem. Die Grenzen bestimmter Techniken werden von den strukturellen Determinanten (KLOPFER 1968), wie Schnabel- und Beinbau, gesetzt.

Die tatsächlich mögliche Leistung morphologischer Strukturen wird nur im Falle extremer Situationen oder in anderen Funktionskreisen offenbar. Ihre Wirksamkeit bestimmt aber die Effizienz in Zeiten hohen Nahrungsbedarfes und nimmt damit auch Einfluß auf die Häufigkeit der dazugehörigen Bewegungen. Der Mittelspecht stochert während des ganzen Jahres weitaus häufiger als er hackt. Gilt es, harte Maiskörner im Winter aufzuhacken, gelingt ihm dies aber sehr gut. Wie leistungsfähig der Schnabel ist, zeigt sich, wenn der Mittelspecht in gesundes Holz seine Nisthöhle schlägt. Hacken wird bei der Nahrungssuche aber nur häufiger eingesetzt, wenn Nahrungsknappheit herrscht und der Nahrungsbedarf nicht zu hoch ist. Bei geringerem Angebot und geringem Bedarf stochert er fast ausschließlich. Der Blutspecht verhält sich ähnlich, nur daß er in der letzteren Situation sehr viel hacken und nur wenig stochern wird. Sind Angebot und Bedarf an Nahrung groß, wird die Nahrungsquelle ausgenutzt und diejenigen Techniken verwendet, die am häufigsten zum Nahrungserwerb führen. Dabei könnten sehr viele Nahrungsquellen von beiden Arten genutzt werden; nur wenige Nahrungsquellen werden nur der einen Art im benötigtem Maße erschließbar sein. Für jede Situation steht also eine bestimmte „Antwort" des Tieres bereit. Die beobachteten Veränderungen im Nahrungserwerb sind eine Folge unmittelbarer Anpassung und nicht allgemeiner saisonaler Umstellungen. Denn bei dem von mir diesbezüglich genauer untersuchten Blutspecht konnten die im Freiland beobachteten Verhältnisse jederzeit im Käfig unter entsprechenden Bedingungen reproduziert werden. Die auch von ROOT (1967) beobachtete Veränderlichkeit der Nischengröße (vgl. S. 110) enthält damit auch ethologische Probleme in Fülle.

Besondere Bedeutung kommt der Eigenmotivation der einzelnen Bewegungsweisen zu. Der Vorteil starker spezifischer Erregungsproduktion liegt u. a. darin, daß hier eine Grundlage für Lernvorgänge besteht. Durch diesen Antrieb können einerseits neue Nahrungsquellen erschlossen und neue Örtlichkeiten in Erfahrung gebracht, anderseits Techniken verfeinert werden;

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dies unabhängig davon, ob die Erfahrung im Momente ihres Erwerbes für den Lebensunterhalt von Bedeutung ist (vgl. HINDE 1953). Weiters wird die einzelne Bereitschaft (siehe S. 112) daran gehindert, durch Nichtgebrauch zu versiegen (HEILIGENBERG 1963, 1964). Wesentlich ist auch die mit der spezifischen Erregungsproduktion verknüpfte periodische Änderung des Zustandes einer Bereitschaft (s. o.), die sich u. a. durch wechselnde Auslösbarkeit kundtut (HEILIGENBERG 1963, 1964, SCHLEIDT 1964a, WEVER 1964). Die Wirkung der Periodizität der Bereitschaften für die Dynamik des Gesamtsystems und damit für ökologische Beziehungen ist evident. Die Erfahrung jedes Tierkenners lehrt, daß ökologisch bedeutsame Bewegungsweisen fast immer, besonders aber in der Jugend hohe eigene Erregungsproduktion aufweisen und, oft durch Lernen verstärkt, ein „typisches" (vgl. LEYHAUSEN 1965) Bild des Verhaltens einer bestimmten Art ergeben. Diese Tatsache kann immer wieder beobachtet werden. Gerade hier tritt die Spontaneität im Verhalten oft in Leerlaufreaktionen zutage. Dies nur, wenn die Umweltelemente, die eigentlich zu den einzelnen Bewegungen gehören, fehlen. Im Freiland ist dieser Charakterzug angeborenen Verhaltens schwer festzustellen, so daß dort das Verhalten nur als Antwort auf eine Umweltgegebenheit erscheint. Das Sandbaden bei Springmäusen (HACKINGER in O. KOENIG 1962), das Totschlagen bei Bienenfressern (L. KOENIG 1951), das Flugjagen bei Staren (LORENZ 1937) und Schnüffeln von Ratten (WELKER 1964), sind nur wenige Beispiele von vielen (vgl. auch EIBL-EIBESFELDT 1967, p. 67). Rohrsänger lassen unabhängig von Alter und augenblicklichem Sättigungsgrad alle Beuteerwerbshandlungen ablaufen, fangen spielerisch Wassertropfen; das „In-Verstecke-Hineinschauen" des Mariskensängers gehört wahrscheinlich auch dazu (LEISLER mdl., eigene Beob.). Rothalsgänse gehen im Tiergarten auf dem Eise grasrupfend zum Futterplatz (LEISLER mdl.). HEUSSER (1969) weist darauf hin, daß „Taxisbewegungen" spontan auftreten können. HINDE (1953) macht bei vielen Nahrungssuchtechniken von Meisen wahrscheinlich, daß sie Endhandlungen mit entsprechendem Appetenzverhalten darstellen können. Dies gilt für das Rindenschälen, Blätterumdrehen, Rindenabreißen und Hacken. Der Autor diskutiert auch die ökologische Bedeutung dieser Verhaltensmuster, bleibt aber gedanklich im TINBERGEN'schen Hierarchieschema.

Zusammenfassend sei festgestellt, daß bestimmte Instinktbewegungen durch spezifische Erregungsproduktion andere Eigenschaften bekommen und dadurch selbst „Endhandlung" werden können. Vergleichen wir die Tätigkeit eines Spechtes oder der

anderen erwähnten Arten mit den Kriterien, die EIBL-EIBESFELDT (1967, p. 243) für das Spiel angibt, finden wir keine wesentlichen Unterschiede! Man kann daraus sehen, daß Tiere mit entsprechender „ökologischer Funktion" (O. KOENIG 1957) lebenslänglich spielähnliche Verhaltensabläufe aufweisen können. Die Notwendigkeit, eine allgemeine Spielbereitschaft (MEYER-HOLZAPFEL 1956) anzunehmen, besteht nicht. Jede Bewegung, die mit spezifischer Erregungsproduktion ausgestattet und nicht fest in ein Hierarchieschema eingespannt ist, kann dazu befähigt sein, spielerisch übertrieben zu werden.

Welche Bedeutung etwa Lernvorgänge und welche ökologischen Konsequenzen sie haben, ist oft nur vom Lernproblem allein her untersucht (RABINOWITSCH 1968, IMMELMANN 1969).

Ein Beispiel, das auch KLOPFER (1968) erwähnt, sei herausgegriffen: KEAR (1962) stellte an wildgefangenen, körnerfressenden Singvögeln fest, daß die Futterbevorzugung durch die Leichtigkeit der Handhabung der Futterkörner bestimmt wird. Die Bevorzugung bestimmter Körnergrößen gehe auf Lernvorgänge, bei denen die morphologische Struktur des Schnabels die entscheidende Rolle spiele, zurück. Die Bedeutung der Lernantriebe und die Tatsache, daß Körnerfresser sehr starre Bewegungsweisen zum Öffnen der Körner besitzen (ZISWILER 1965), werden von der Autorin nicht beachtet.

Wie Lernvorgänge auf das skizzierte Gefüge im Verhalten einwirken, ist wenig bekannt.

Ein weiterer Fragenkomplex ergibt sich daraus, daß Appetenzverhalten eine wichtige Rolle bei der Biotopwahl spielen kann (ROOT 1967, SALE 1969).

Für das Nischenkonzept bedeuten diese Feststellungen, daß die Ansprüche einer Tierart nicht allein von der Umwelt und einigen wenigen Trieben in Verbindung mit morphologischen Strukturen bestimmt werden. Denn bereits auf der Ebene einfacher Bewegungen bestehen dauernde Ansprüche, die entscheidend Einfluß auf Zahl und Größe der Dimensionen einer Nische nehmen, ohne daß eine unmittelbare äußere Notwendigkeit gegeben wäre (vgl. KLOPFERS Beispiel von Katzenvogel und Towhee, 1968, S. 23f.). Eine Menge von Fragen ergeben sich aus den oben erwähnten Vorstellungen. (Eine Übersicht weiterer Ansatzpunkte gewinnt man bei KLOPFER 1968.) Denn all die angeführten Verhaltensweisen kann man als Appetenzverhalten bezeichnen. Appetenzverhalten ist nicht dadurch charakterisiert, daß es eigene „Appetenzverhaltensweisen" gibt, sondern dadurch, daß ein bestimmter Satz von Verhaltensweisen in einer bestimmten Situa-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

tion auftritt; durch eine dieser Verhaltensweisen wird ein neuer Zustand des Tieres erreicht. Das Verhalten wirkt für den Beobachter zweckgerichtet, wobei der Zweck auch nur darin liegen kann, eine bestimmte Verhaltensweise ablaufen zu lassen. Damit es zu dieser Verhaltensweise kommt, müssen die übrigen Verhaltensweisen in einem Zeitmuster geordnet sein. Eine Reihenfolge von Bewegungen zeigt sich, an deren Ende die „erstrebte" Handlung steht. Diesem Zeitmuster muß ein Mechanismus entsprechen, der es bewerkstelligt.

IV. Die Bedeutung des Wirkungsgefüges

Seit der Aufstellung des Schemas der Instinkthierarchie durch TINBERGEN (1952) haben kaum Versuche stattgefunden, diese Hierarchie genauer zu untersuchen, wie schon HEILIGENBERG 1964 betonte. Der Autor selbst stellte allerdings auf Grund seiner eingehenden Analysen an einem Fisch (*Pelmatochromis subocellatus*) ein genaues Wirkungsgefüge auf. Die starke Vermaschung, die sich dabei zeigte, weist auf die Unzweckmäßigkeit der TINBERGENschen Vorstellungen hin. SCHLEIDT (1964b) unternahm als erster den Versuch, die genauen Kopplungsfunktionen zweier Instinktbewegungen zu finden und in einem Wirkungsgefüge darzustellen. Von physiologischer Seite her untersuchten HOLST und SAINT-PAUL (1960) die Beziehungen zwischen den Drängen (siehe S. 112). Untersuchungen von Zeitmustern nahmen u. a. NELSON (1964) und DELIUS (1969) vor, dieser leider an ziemlich ungeeignetem Beobachtungsmaterial. Die Erstellung von Wirkungsgefügen wird kaum betrieben. Wie wichtig dies wäre und welche Bedeutung das Wirkungsgefüge für den Vorgang der Anpassung hat, sollen theoretische Überlegungen zeigen.

In kybernetischer Terminologie (HASSENSTEIN 1966, FLECHTNER 1969, KLAUS 1969) kann man Tier und Umwelt als multistabile Systeme auffassen, die miteinander in Beziehung stehen. Dabei treten bestimmte Teilsysteme des einen mit bestimmten Teilsystemen des anderen multistabilen Systems in feste Beziehung. Da sich Tier und Umwelt ja fortlaufend ändern, wechseln auch die Beziehungen zwischen diesen beiden Systemen. Für diese Erscheinung wurden in der Biologie von BERTALANFFY (1932) die Begriffe Fließgleichgewicht und Dynamisches Gleichgewicht verwendet. HESSE (1924) sprach als Ökologe von der Epharmonie zwischen Lebewesen und Umwelt. Multistabile Systeme können sich anpassen und den Grad ihrer Anpassung laufend verbessern.

Wesentlichen Anteil an den Eigenschaften derartiger Systeme haben Kopplungen, die zwischen den Teilsystemen bestehen. Sie bestimmen die Struktur (vgl. HEILIGENBERG 1963, 1964, 1969; SCHLEIDT 1964) eines Systems.

Die kybernetische Theorie der Adaptation besagt, daß diejenigen Systeme die höchste Form der Adaptationsfähigkeit besitzen, die in der Lage sind, zeitweilig ihre innere Struktur zu verändern. Stufen- und Teilfunktionen ermöglichen bei einer gegenüber der Umwelt geringeren Kompliziertheit (Vielfalt verschiedener Elemente) eine große Zahl stabiler (vgl. HOLST 1939) Verhaltenszustände. Betrachten wir ein einfaches Schema (Abb. 2)

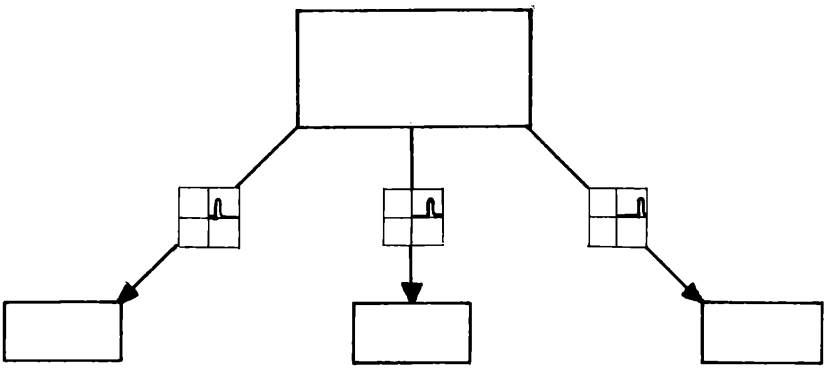

Abb. 2. Aufbau eines einfachen Verhaltensmusters. Großer rechteckiger Kasten stellt übergeordnete Instanz für einfache Verhaltensweisen (kleine rechteckige Kästen) dar; dazwischen sind die Kopplungsfunktionen und ihr Verlauf eingezeichnet. Weiteres siehe Text.

das für eine starre Bewegungsfolge kennzeichnend sein könnte und in weiterer Folge zwei Zustände eines Systems, das zu vielen Bewegungskombinationen fähig ist (Abb. 3a, b), so finden wir, bei gleicher Zahl der Elemente, durchaus verschiedene Eigenschaften. Das erste System wäre im großen und ganzen nur zu einem starren Bewegungsablauf fähig, dessen Reihenfolge durch Schwellen (im Sinne der Kybernetik Teilfunktionen) gesteuert ist. Hohe Adaptationsfähigkeit weist das zweite System auf, das durch neue Eigenschaften (z. B. der Möglichkeit der Selbsterregung) und zahlreiche Veränderliche Kopplungen hohe Kompliziertheit und Komplexität erlangt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Eigentliche Anpassung wird dadurch erreicht, daß sich ein anpassendes System nur mit bestimmten, fest an Teilsysteme der Umwelt gekoppelten Teilsystemen mit der Außenwelt auseinandersetzt. Nur so kann Anpassung vernünftig erzielt werden, da bei größerer Anzahl von Elementen sonst nur in astronomischen Zeiten ein stabiler Zustand erreicht werden könnte.

Im ersten Zustand des in Abb. 3 dargestellten Systems kann eine Vielzahl von Kombinationen der Elemente (a, b, c) auftreten. Die Häufigkeit einer Verhaltensweise wird einerseits von der Höhe ihrer Erregungsproduktion bestimmt. Die nicht speziell ausgeführten Kopplungsfunktionen zwischen den Elementen (a, b, c) beeinflussen die sonst zufällige Reihenfolge; dadurch wird anderseits auch die Häufigkeitsverteilung bestimmt. Solche Reihen könnten z. B. ababccc oder acbbccb lauten. Im zweiten Zustand möge eine bestimmte Umweltsituation aufgetreten sein. Das übergeordnete Zentrum steuert nun die Reihenfolge. Derartige Änderungen des Verhaltens sind nur dann möglich, wenn Kopplungen zeitweise aufgelöst werden. Eine zweite Möglichkeit bestünde auch darin, die Kopplungsfunktion zu ändern. Dies ist wahrscheinlich in gewissen Grenzen auch der Fall (man könnte ja die Aufhebung der Kopplung von vornherein als Änderung der Kopplungsfunktion auffassen). Im Falle des starren Bewegungsablaufes (Abb. 2) müßten die Umweltgegebenheiten so sein, daß sie dieser Reihenfolge entsprechen. Viele Balzhandlungen sind so geartet. Eine solche starre Folge kann durchaus angepaßt sein, wenn von dieser Starrheit eine Signalwirkung ausgeht. Das zweite System (Abb. 3) hat viele Kombinationsmöglichkeiten. Durch Lernprozesse werden bestimmte erfolgreiche Kombinationen festgehalten und dann auch entsprechend eingesetzt. Im übrigen soll bemerkt werden, daß die Verbindung eines Teilsystems mit der Umwelt einem Funktionskreis im Sinne von Uexküll (1921) entspricht. Anpassungsfähigkeit entsteht demnach nicht durch Reduktion von Instinktbewegungen und Zunahme von Lernen, sondern durch Beibehaltung ihrer Zahl (oder einer Zunahme) plus einer Erweiterung durch erlernte Bewegungen, durch mehr Unterschiede in ihren Eigenschaften und durch Steigerung der angeborenen mit zusätzlich erworbenen veränderlichen Kopplungen (s. a. Leyhausen 1954). Kopplungen sind ja schließlich die reelle Grundlage für die Einsetzbarkeit der Bausteine (vgl. O. Koenig 1962, S. 124). Führt man das Computer-Beispiel bei Leyhausen (1965) weiter aus, muß man bedenken, daß Unterprogramme erst zu solchen werden, wenn sie über Namen verfügen, d. h. das Hauptprogramm über Kopplungen zugreifen kann. Kopplungen

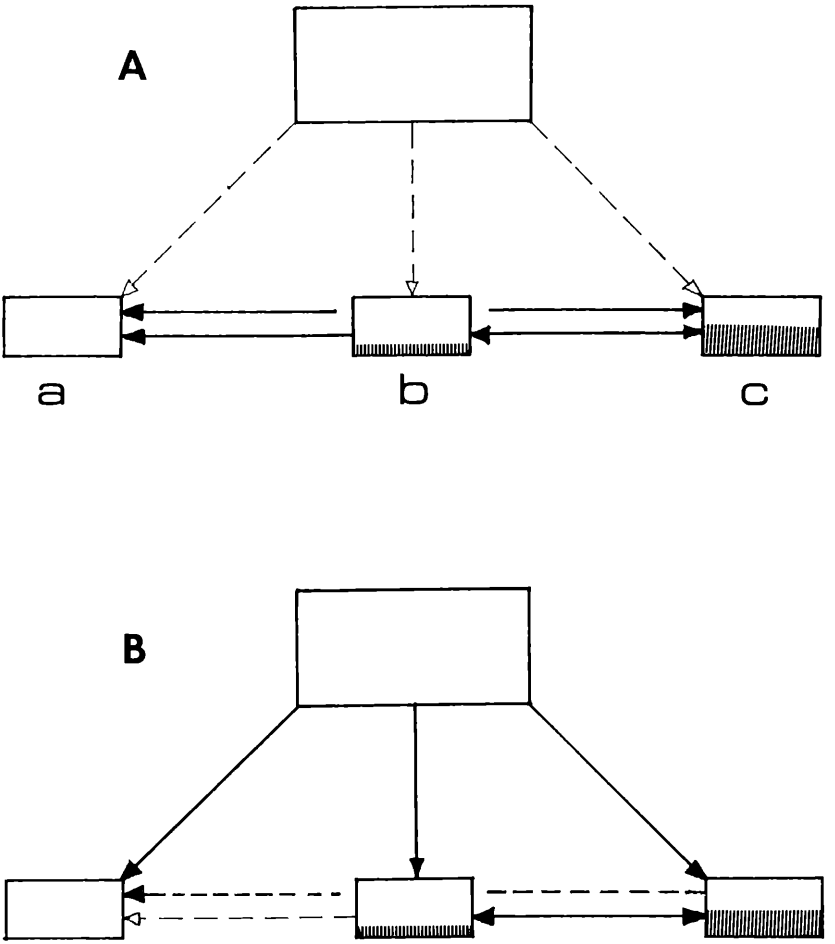

Abb. 3. Aufbau eines komplizierten Verhaltensmusters. Schraffur kennzeichnet autonome Erregungsproduktion. Strichlierte Pfeile symbolisieren geringe Stärke der Kopplungen. In A ist das System im Zustande „Relativer Hierarchie", in B im Zustande „Absoluter Hierarchie". Der Verlauf der Kopplungsfunktionen ist nicht dargestellt. Siehe auch Abb. 2 und Text.

werden allerdings nur dann veränderlich sein, wenn diese Veränderbarkeit von Nutzen ist. Es kann durchaus Fälle geben, wo bestimmte Reihenfolgen notwendig sind (Balz) und gegen allzu

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

große Umstellungen geschützt werden müssen. In solchen Fällen können aber auch bestimmte Interaktionen mit der Umwelt eine Reihenfolge determinieren und eine innere Koppelung vortäuschen.

V. Schlußbetrachtung

Wie an wenigen Beispielen gezeigt wurde, ist ein großer Teil der Beziehungen zwischen Ökologie und Verhalten der Tiere nur einer ganzheitlichen Analyse zugänglich. Würden wir nur die Einpassung einzelner Verhaltensweisen in einzelne Umweltkomplexe betrachten, könnte, wie uns theoretische Überlegungen zeigten, eine Vielzahl von Phänomenen keiner kausalen Analyse zugeführt werden. Beachtet man aber noch zusätzlich die Organisation des Verhaltens (Wirkungsgefüge, Struktur), so werden Anpassung und Evolution des Verhaltens in ein neues Licht gerückt. Für bestimmte Umweltsituationen hat das Tier bestimmte Gruppen von Verhaltensweisen bereit. Je mehr solcher Verhaltenssätze bereitliegen, desto mehr Umweltsituationen werden bewältigt. Anpassungsfähige Tiere haben die Möglichkeit, ihre Struktur „entarten" zu lassen und anderseits durch viele Wechselbeziehungen zu neuen Kombinationen zu gelangen (vgl. Gwinner 1964). Durch angeborene Kopplungen und spezifische Erregungsproduktion hat das Tier einen festen Satz von Instinkten und damit Ansprüchen, die eine minimale Nischengröße bedingen; steht eine „optimale" Umwelt zur Verfügung, verhindern diese eine Erweiterung der Nischengröße. Diese Dinge wären bei rein ökologischer Fragestellung und Betrachtungsweise nicht zu verstehen.

Ein Tier paßt sich nicht einfach an die Umwelt an, deren Störeinflüsse es zu kompensieren trachtet. Im Tier selbst entstehen Störungen, die zu neuen Gleichgewichtszuständen führen, falls die Umwelt die Möglichkeit dazu bietet. Man kann dies geradezu so auffassen, daß das Tier Fragen an die Umwelt stellt. Bietet die Umwelt Möglichkeiten für das Tier, zu einem Gleichgewichtszustand zu kommen (siehe S. 118), ist die Frage beantwortet. Gelingt eine solche Antwort nicht, wird das Tier solange die Umwelt absuchen, wenn es in seiner Möglichkeit steht, bis die Antwort gegeben ist (falls auch die Frage noch aktuell ist). Das ist ein wichtiger Bestandteil der Biotopwahl einer Tierart. Wesentlich ist nun, daß diese „Störungen", die zu Fragen führen, von denjenigen Instinkthandlungen ausgehen, die ständig in regelmäßiger Folge (siehe S. 116) auftreten, und somit einen wesentlichen Teil des Aktionssystems darstellen. Ich möchte die Nische daher für verhaltenskundliche Fragestellungen folgendermaßen definieren:

Die Nische ist jene Menge (hier im Sinne der Mengenlehre als Ganzheit aufgefaßt) von Umweltelementen, die dem Aktionssystem einer Art ein Gleichgewicht ermöglicht. Wie vorher diskutiert wurde, sind die Elemente durch die Ansprüche der Art gegeben. Die Nische kann Teilsystem der verschiedensten Umweltsysteme sein und ist raum-zeitlich geordnet.

Die Anpassungsfähigkeit des Nervensystems machte schon BETHE (1931; BETHE & FISCHER 1931) zum Gegenstand seiner Untersuchungen. Er sprach von gleitenden Kopplungen, die z. B. die Anpassung einer Hand an verschieden geformte Objekte bewerkstelligen. HOLST & MITTELSTAEDT (1950) führten genaue Untersuchungen zu diesem Thema durch. Ähnliche Phänomene werden in dieser Arbeit besprochen, wobei aber zu berücksichtigen ist, daß ein anderes Integrationsniveau im Nervensystem betrachtet wurde. BETHE sprach den Satz aus, daß nichts im Nervensystem geschehen könne, das nicht Auswirkungen auf das ganze System hätte. Diesen Schluß, wenn vielleicht auch mit kleinen Einschränkungen, muß man auch auf Grund der angeführten Gegebenheiten ziehen. Im Gegensatz zu BETHE aber soll festgestellt werden, daß dieser Grundsatz nicht im Widerspruch zur Zentrenlehre steht. Es muß nur streng beachtet werden, daß Kopplung und Leitungsbahn zwei verschiedene Dinge sind. Zwar setzen Kopplungen irgendwelche Leitungen voraus, doch ist ihre Wirksamkeit nicht aus einem einfachen Schaltwerk heraus zu erklären. Ein Vergleich soll das Gesagte verdeutlichen. Gegeben sei ein städtisches Telephonnetz. Die Leitungen sind prinzipiell so gelegt, daß jeder Telephonbesitzer mit jedem anderen Teilnehmer sprechen könnte. Kopplung zwischen zwei Teilnehmern liegt aber erst dann vor, wenn der eine gewählt hat und beide ihre Hörer abgehoben haben und jetzt in Frage und Antwort ein Gespräch abführen. Kopplung aber läge nicht vor, wenn beide nur abgehoben hätten und jeder, ohne auf den anderen einzugehen, spräche. Bei einem solchen Gespräch könnte der eine über das Wetter, der andere über Politik reden und keine gegenseitige Beeinflussung (obwohl beide einander hören) wäre erkennbar. Vergleichbar damit wäre die Verbindung zweier Verhaltenselemente, die zwar schon „verbunden" sind, sich aber erst vor Erreichung einer Schwelle (vgl. Abb. 2) befinden.

Unter dem Gesichtspunkt der Strukturanalyse sind experimentelle Untersuchungen im Verein mit umfassender Freilandarbeit Voraussetzung für ein neues Verständnis der ökologischen Bedeutung tierischen und menschlichen Verhaltens und seiner angeborenen Grundlage.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung

1. Die Begriffe der Nische und der Gilde werden auf ihre Brauchbarkeit für die Verhaltensforschung hin diskutiert. Eine neue Definition für die Nische (S. 123) wird vorgeschlagen.

2. Die relative Stimmungshierarchie, bisher nur von höheren Säugern beschrieben, wurde speziell auch beim Blutspecht (*Dendrocopus syriacus*) gefunden. Ein wesentlicher Bestandteil derselben ist die spezifische Erregungsproduktion einfacher Verhaltensweisen. Derartige Verhaltensweisen werden auch bei einigen anderen Wirbeltierarten angeführt und ihre ökologische Bedeutung herausgestellt.

3. Die Nischengröße und ihre Veränderung als adaptive Antwort werden behandelt. Durch die Eigenart des Verhaltens wird die Nischengröße nach unten und oben begrenzt.

4. Die Anpassung eines Tieres ist ein dynamischer Vorgang. Für die Dynamik des Anpassungsgeschehens ist auf Seite des Tieres die spezifische Erregungsproduktion einfacher Verhaltensweisen hauptsächlich verantwortlich. Die Anpassungsfähigkeit ist eine Funktion des Wirkungsgefüges der dem Verhalten zugrunde liegenden Mechanismen.

Literatur

Bertalanffy, L. (1932): Allgemeine Theorie, Physikochemie, Aufbau und Entwicklung des Organismus. Theoretische Biologie, Bd. 1. Berlin.

Bethe, A. (1931): Plastizität und Zentrenlehre. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, 15; 1175—1220.

Bethe, A. und E. Fischer (1931): Die Anpassungsfähigkeit (Plastizität) des Nervensystems. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, 15; 1045—1130.

Delius, J. D. (1969): A stochastic analysis of the maintenance behaviour of Skylarks. Behaviour, 33; 137—178.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1967): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. München.

Elton, Ch. (1926): Animal Ecology. London.

Flechtner, H. J. (1969): Grundbegriffe der Kybernetik. Stuttgart.

Franck, D. (1969): Genetische Grundlagen der Evolution tierischer Verhaltensweisen. Zool. Anz., 183; 31—46.

GWINNER, E. (1964): Untersuchungen über das Ausdrucks- und Sozialverhalten des Kolkraben (*Corvus corax corax* L.). Z. Tierpsychol., 21; 657—748.

HASSENSTEIN, B. (1966): Kybernetik und biologische Forschung. Handb. d. Biologie, 1; 631—719. Frankfurt.

HEILIGENBERG, W. (1963): Ursachen für das Auftreten von Instinktbewegungen bei einem Fische (*Pelmatochromis subocellatus kribensis*). Z. vergl. Physiol., 47; 339—380.

— (1964): Versuch zur ganzheitsbezogenen Analyse des Instinktverhaltens eines Fisches (*Pelmatochromis subocellatus kribensis*). Z. Tierpsychol., 21; 1—52.

— (1969): The Effect of Stimulus Chirps on a Cricket's Chirping (*Acheta domesticus*). Z. vgl. Physiol., 65; 70—97.

HESSE, R. (1924): Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.

HEUSSER, H. (1969): Den Taxien gleichende Spontanbewegungen. Z. Tierpsychol., 26; 623—628.

HINDE, R. A. (1953): Appetitive Behaviour, Consummatory Act and the Hierarchical Organisation of Behaviour-with special Reference to the Great Tit (*Parus major*). Behaviour, 5; 189—224.

HOLST, E. v. (1939): Die relative Koordination als Phänomen und Methode zentralnervöser Funktionsanalyse. Erg. Physiol., 42; 228—306.

HOLST, E. v. und H. MITTELSTAEDT (1950): Das Reafferenz-Prinzip. Naturwiss., 37; 464—476.

HOLST, E. v. und U. v. SAINT-PAUL (1960): Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss., 47, 409—422.

HUTCHINSON, G. E. (1957): Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quant. Biol., 22; 415—427.

IMMELMANN, K. (1969): Ökologische und stammesgeschichtliche Betrachtungen zum Prägungsphänomen. Zool. Anz., 183; 1—12.

JENNINGS, H. S. (1906): The Behavior of the Lower Organisms. New York.

KEAR, J. (1962): Food selection in finches with special reference to interspecific differences. Proc. zool. Soc. London, 138; 163—204.

KLAUS, G. (Hsg., 1969): Wörterbuch der Kybernetik. Frankfurt.

KLOPFER, P. H. (1968): Ökologie und Verhalten. Stuttgart.

KOENIG, L. (1951): Beiträge zu einem Aktionssystem des Bienenfressers (*Merops apiaster* L.). Z. Tierpsychol., 8; 169—210.

— (1960): Das Aktionssystem des Siebenschläfers (*Glis glis* L.). Z. Tierpsychol., 17; 427—505.

KOENIG, O. (1952): Ökologie und Verhalten der Vögel des Neusiedler See-Schilfgürtels. J. Orn., 93; 207—289.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Koenig, O. (1957): Werden und Wesen des Menschen aus der Perspektive der vergleichenden Verhaltensforschung. Mitt. d. Anthropol. Ges. in Wien, 87; 87—90.

— (1962): Kif-Kif. Wien.

Kühnelt, W. (1965): Grundriß der Ökologie. Jena.

Leyhausen, P. (1954): Die Entdeckung der relativen Koordination. Studium Generale, 7; 45—60.

— (1965): Über die Funktion der relativen Stimmungshierarchie (dargestellt am Beispiel der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Beutefangs von Raubtieren). Z. Tierpsychol., 22; 412—494.

Lorenz, K. (1931): Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. J. Orn., 79; 67—127.

— (1937): Über die Bildung des Instinktbegriffes. Naturwiss., 25; 289—300, 307—318, 325—331.

Macfadyen, A. (1957): Animal Ecology: Aims and methods. London.

Meyer-Holzapfel, M. (1956): Über die Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen. Z. Tierpsychol., 13; 442—462.

Nelson, K. (1964): The temporal patterning of courtship behaviour in the glandulocaudine fishes. Behaviour, 24; 90—146.

Rabinowitsch, V. E. (1968): The Role of Experience in the Development of Food Preferences in Gull Chicks. Anim. Behav., 16; 425—428.

Root, R. B. (1967): The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. Ecol. Monographs, 37; 317—350.

Sale, P. F. (1969): A suggested mechanism for habitat selection by the juvenile manini Acanthurus triostegus sandvicensis Streets., Behaviour, 35; 27—44.

Schimper, A. F. W. (1903): Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena.

Schleidt, W. M. (1964a): Über die Spontaneität von Erbkoordinationen. Z. Tierpsychol., 21; 235—256.

— (1964b): Über das Wirkungsgefüge von Balzbewegungen des Truthahnes. Naturwiss., 51; 445—446.

Schwerdtfeger, F. (1963): Autökologie. Hamburg und Berlin.

Selander, R. (1966): Sexual dimorphism and differential niche utilisation in birds. Condor, 68; 113—151.

Tinbergen, N. (1952): Instinktlehre. Hamburg und Berlin.

Uexküll, J. v. (1921): Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.

Welker, W. I. (1964): Analysis of sniffing of the Albino Rat. Behaviour, 22; 223—244.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

WEVER, R. (1964): Ein mathematisches Modell für biologische Schwingungen. Z. Tierpsychol., 21; 359—372.

WICKLER, W. (1959): Die ökologische Anpassung als ethologisches Problem. Naturwiss., 46; 505—509.

— (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. Zool., 13; 303—365.

WINKLER, H. (1968): Das Schmiedeverhalten des Blutspechtes (*Dendrocopos syriacus*). Egretta, 10 (2); 1—8.

ZISWILER, V. (1965): Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des hörnernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. J. Orn., 106; 1—48.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: 179_5-10

Autor(en)/Author(s): Winkler Hans Christoph

Artikel/Article: Die Bedeutung der Organisation angeborenen Verhaltens für das Verständnis der Ökologie der Wirbeltiere. 109-127