

Von der Ethologie zur Verhaltensbiologie

ein Paradigmenwechsel¹

B. Kramer

Praxis der Naturwissenschaften – Biologie in der Schule
53 (6): 42-47 (2004)

„Verhalten bei Tier und Mensch“ wird in erheblichem Umfang in der Kollegstufe der Gymnasien in Grund- und Leistungskursen unterrichtet. Der Unterrichtsstoff ist in einem amtlichen Lehrplan festgelegt. Aus den Formulierungen des Lehrplans sind inhaltliche Festlegungen deutlich erkennbar. Solche Lehrpläne werden von Zeit zu Zeit dem Stand der Wissenschaft entsprechend aktualisiert. Das Anliegen dieses Vortrages ist es deutlich zu machen, dass akuter Änderungsbedarf besteht.

Noch im frühen 20. (und erst recht im 19.) Jahrhundert war die Verhaltensforschung die alleinige Domäne der Psychologie, Biologen waren auf diesem Gebiet so gut wie nicht vertreten. Selbst die frühen Beiträge von *Charles Darwin* (1872) fanden kaum Beachtung. Nicht viel besser erging es den Biologen *Charles O. Whitman* und *Wallace Craig* aus den USA sowie *Oskar Heinroth*, dem vielleicht wichtigsten Lehrer von *Konrad Lorenz*, und einigen anderen. Erst mit *Konrad Lorenz*, *Niko Tinbergen* und *Karl von Frisch* änderte sich die Lage. Diese drei Wissenschaftler erwarben sich besondere und bleibende Verdienste darin, die Ethologie, die Lehre von den Sitten und Gebräuchen vor allem der Tiere, als zoologische Teildisziplin naturwissenschaftlicher Prägung fest in der Biologie zu verankern. Besonders *Lorenz* machte erfolgreich die Ethologie populär; seine Bücher sind weltbekannt. *Konrad Lorenz*, *Niko Tinbergen* und *Karl von Frisch* erhielten 1973 den Nobelpreis für Medizin für ihre herausragenden Arbeiten auf dem Gebiet der biologisch orientierten Verhaltensforschung.

Die junge Disziplin Ethologie, die in erster Linie mit den Namen *Lorenz* und *Tinbergen* verbunden wird, stand zunächst im Gegensatz zu jahrhundertealten vitalistischen, teleologischen und anthropomorphen Vorstellungen über das Verhalten der Tiere, die heute in der Fachwelt zumindest keine Rolle mehr spielen. Einen Gegner ganz anderen Kalibers hatte die Ethologie mit dem Behaviorismus aus der Psychologie, einer an den strengsten naturwissenschaftlichen Standards physikalischer Stringenz ausgerichteten Disziplin, die bereits etabliert war und breite Akzeptanz genoss.

Das Anliegen der Ethologen war es, Tiere in ihrer natürlichen Umwelt zu beobachten in möglichst allen Lebensäußerungen. *Lorenz* war vorwiegend philosophisch orientiert und seine vielen Theorien erlangten große Bedeutung. Der Freilandbiologe *Tinbergen* führte viele geniale Experimente im natürlichen Lebensraum der Tiere durch. Kennzeichnend für die Ethologie war ihr Versuch, evolutionäre Erklärungen des Verhaltens mit mechanistischen zu vereinen. *Tinbergen* formulierte dies am klarsten in seiner Veröffentlichung von 1963 „On the aims and methods of ethology“.

Eine einfach klingende Frage wie z. B. „warum singt ein Star im Frühjahr?“ beinhaltet seiner Meinung nach gleich vier Fragen, und jeder Ethologe sollte sich darum bemühen, alle vier zu beantworten. Es sind dies die Fragen nach der Ursache, der ontogenetischen Entwicklung, dem Überlebenswert und der Evolution.²

Während Evolutionsbiologen nach – wie sie es nennen – funktionalen (ultimaten) Erklärungen suchen und Psychologen nach mechanistischen (proximaten), sind die Ethologen dem Beispiel von *Lorenz* und *Tinbergen* gefolgt und beschäftigen sich nach wie vor mit allen vier Ansätzen zur Erklärung des Verhaltens. Auf diesem anspruchsvollen Weg warteten allerdings einige Richtungswechsel auf die Ethologie. Die traditionsreiche „Zeitschrift für Tierpsychologie“, 1937 von *Konrad Lorenz* mitbegründet, änderte 1985 ihren weltbekannten Namen in das englische „Ethology“ um. Dem Verlag war ein englischer Titel recht – fast alle deutschen Zeitschriften mit Anspruch auf internationale Verbreitung und Beachtung taten das um jene Zeit –, die Gelegenheit wurde aber auch ergriffen, sich von dem zur Last gewordenen Anspruch der Ethologie, die Psychologie der Tiere erforschen zu wollen und auch zu können, zu verabschieden. Der Änderungswille war sicher auch eine Spätfolge der Auseinandersetzung mit dem Behaviorismus. Niemand hatte bisher wirklich psychologisch fundierte Einblicke in das Antriebsgefüge von Tieren vorlegen können, dem wollte man Rechnung mit der Titeländerung tragen, zumal eine Änderung dieses Zustands nicht absehbar erschien.

Ein tiefgreifender Paradigmenwechsel war schon vorher mit dem Erscheinen einer neuen Forschungsrichtung, die aus der Evolutionsbiologie und der Populationsgenetik stammt und später Soziobiologie genannt wurde, eingeleitet worden. Die Ethologen hatten bisher geglaubt, der Grund für eine Selbstbeschränkung, wie man sie (wenn schon nicht gerade oft bei uns Menschen) immerhin wenigstens im Tierreich finden kann, sei eine besondere Form von Selektion, die sog. Gruppenselektion. *Zum Wohle der Art* würde das Moorschneehuhn in karger, subarktischer Umwelt nur ein Ei pro Jahr legen, und der Wolf seinen unterlegenen Rivalen (der ihm sogar die Kehle weist) nicht tot beißen. Besonders eindringlich vertreten und umfangreich be-

¹ Vortrag anlässlich der Jahrestagung des Landesverbandes Bayern des Verbandes deutscher Biologen und biowissenschaftlicher Fachgesellschaften e. V. (vdbiol) am 8.3.2002 an der Universität Regensburg

² Vgl. Beitrag von *U. Gansloßer* „Tinbergens vier Fragen – ein Plädoyer für eine saubere Trennung von Erklärungsebenen in der Biologie“ in PdN-BioS Heft 6/49 (2000), S. 38

legt hat diese unter den damaligen Ethologen allgemein und oft implizit akzeptierte These der britische Ethologe *Vero Wynne-Edwards* (1962). (*Wynne-Edwards* starb 1997 im Alter von 91 Jahren). Dieses sofort breit anerkannte Buch rief die Kritik einiger vereinzelter, wie es schien, rechthaberischer und streitsüchtiger Populationsgenetiker und Darwinisten hervor, die sich an dem darin vertretenen Mechanismus der Evolution von Altruismus, der Gruppen Selektion, störten. Die Kritiker behaupteten, dass die Evolution altruistisch erscheinenden Verhaltens mit Gruppen Selektion nicht erklärt werden kann. Die ganz normale Individuelle Selektion anstelle von Gruppenselektion reiche zur Erklärung aus, wie ab Mitte der sechziger Jahre – angestoßen insbesondere durch *William Hamilton* (1964) – immer deutlicher wurde (*W. D. Hamilton*, 1.8.1936–7.3.2000). Je nach Fallbeispiel kann die Individuelle Selektion noch ergänzt werden durch die Verwandtschafts Selektion, wie *William Hamilton* ebenfalls erkannte. Diese Arbeiten waren so innovativ und schwierig zu lesen, dass sie beinahe ein Jahrzehnt lang ignoriert wurden, nachdem sie um ein Haar gar nicht publiziert worden wären. Die Darwinsche Tauglichkeit (Fitness) bemisst sich nicht nur an der Zahl der eigenen Nachkommen, andere nahe Verwandte wie jüngere Geschwister, deren Aufzucht man unterstützt, tragen indirekt auch zum gesamten eigenen Fortpflanzungserfolg bei. Solche sogenannten „Helfer“ – ihrer Eltern bei der Aufzucht jüngerer Geschwister – sind vielfach gut belegt z. B. beim Florida-Buschblauhäher (*Wolfenden* and *Fitzpatrick* 1984). Besonders eindrucksvoll vertreten und breit dargestellt wird die neue Theorie im 1975 erschienenen monumentalen Buch „Sociobiology – the new synthesis“ von *Edward O. Wilson*. Bei knappen Ressourcen würde das Moorschneehuhn mit zwei Eiern häufig gar keinen Nachwuchs hochbringen können, daher ist die Ein-Ei-Strategie bei dieser Umwelt die erfolgreichere gemessen an der Zahl der lebens- und ihrerseits fortpflanzungsfähigen Nachkommen. Auch das brillante Buch von *Richard Dawkins* „The Selfish Gene“ (Das egoistische Gen) von 1976 hat zur Verbreitung der neuen Thesen viel beigetragen, allerdings zunächst bei uns eine Welle der Empörung und Ablehnung hervorgerufen, die aus heutiger Sicht völlig unverständlich ist. Alle darin vertretenen damals provokant erscheinenden Thesen sind längst akzeptiert. Die zweite Auflage dieses Buches von 1989 ist unverändert, nur in den Fußnoten am Ende des Buches um den seither gemachten Fortschritt ergänzt. Nach dem amerikanischen Wissenschaftshistoriker *Thomas S. Kuhn* vollzieht sich Fortschritt in der Wissenschaft nicht durch kontinuierliche Veränderung, sondern durch Revolutionen. Anlass für Revolutionen gibt es immer dann, wenn die alte Theorie, das alte Paradigma, unlösbare theoretische Probleme aufwirft oder mit experimentellen Befunden nicht mehr in Einklang zu bringen ist. Beispiele für Paradigmenwechsel sind die Ablösung der Ptolemäischen Kosmologie durch das heliozentrische Weltbild des *Kopernikus*, oder die Ablösung der *Newtonschen* Mechanik durch die Quantenphysik und Relativitätstheorie. Meiner Überzeugung nach müssen wir für die Ethologie einen bereits ab Mitte der sechziger Jahre einsetzenden und etwa 10 Jahre später teilweise vollzogenen Paradigmenwechsel feststellen. Historische Grundfragen der Kosmologie sind inzwischen im Prinzip durch geniale Physiker und Mathematiker und durch die Raumfahrt abschließend geklärt. Im Gegensatz dazu bedarf die Aufklärung unseres inneren Kosmos, der Gesetze des Fühlens und Handelns, ganz offensichtlich noch erheblicher Forschungsanstrengungen.

Wenig betroffen von den Änderungen des wissenschaftlichen Umfeldes in der Verhaltensforschung war *Karl von Frisch* und seine Schule. Dieses im Wesentlichen verhaltensphysiologisch orientierte Werk konnte sich wenig angefochten kontinuierlich und ungebrochen vervollkommen bis hin zu der außerordentlichen Reife und Vielfalt, wie wir sie nicht erst seit heute bewundern. Die Bienenforschung hat auch den an völlig anderen Tieren, wie z. B. elektrischen Fischen, Interessierten Beispiel und Vorbild gegeben, z. B. mit der Methode der konditionierten Diskriminierung zur Erforschung von Sinnesleistungen. Das Geheimnis dieses Erfolges lag wahrscheinlich in der Gabe *Karl von Frischs*, fruchtbare, d. h. falsifizierbare, einer experimentellen Überprüfung zugängliche Hypothesen zu bilden und auch anderen diese Gabe zu vermitteln, wie die eindrucksvolle Reihe ihrerseits bedeutender Schüler belegt. Experimentelles Geschick und die ständige selbstkritische Überprüfung der Theorie durch das Experiment gehörten sicher auch dazu.

Im Gegensatz zu *Lorenz* hat *Tinbergen* die neue Richtung begrüßt und auch noch aktiv dazu beigetragen; einmal mit seinem schon erwähnten Artikel von 1963, „On the aims and methods of ethology“, aber auch durch seine Feldforschung vor allem an Möwen. Die Ethoökologie ist zu besonderer Blüte entwickelt und innerhalb der Wissenschaft populär gemacht worden vor allem durch Sir *John Krebs* und *Nicholas Davies*.

Konrad Lorenz (†1989) hat diesen Paradigmenwechsel weg von der Gruppen-Selektion hin zur Individuellen Selektion (mit allen seinen Konsequenzen) nicht mehr nachvollziehen können und ihn abgelehnt. Darin sind ihm deutsche Lehrbücher zunächst ganz oder teilweise noch recht lange gefolgt, stellenweise gelegentlich bis heute noch. Es kam aber noch schlimmer. Dass der Hausseggen auch in anderen Bereichen der Ethologie schon seit längerer Zeit schief hing, machte die inzwischen verstorbene *Hanna-Maria Zippelius* deutlich mit ihrem 1992 erschienenen wissenschaftskritischen Buch „Die vermessene Theorie“, das eine regelrechte Abrechnung darstellt. Für Forschungsartefakte hält sie zentrale Konzepte der klassischen Ethologie, wie Schlüsselreiz, aktionsspezifische Energie, Instinktbewegung, angeborener Auslösemechanismus und übernormaler Schlüsselreiz, wie sie vor allem an Stichlingen und Möwen erarbeitet wurden. Als „modernes Phlogiston“ soll Prof. *W. Wickler* 1990 die aktionsspezifische Energie des Triebstaumodells bezeichnet haben. Frau Professor *Zippelius* war eine „in der Wolle gefärbte Ethologin“, wie Professor *Hans Schneider* von der Universität Bonn einmal sagte; die Kritik kam also diesmal von innerhalb der Ethologie. Eine ausgleichende, ausgewogene Stellungnahme von Prof. *Franz Huber* im Jahr 1995 konnte den Eindruck nicht ganz verwischen, dass nicht alles zum Besten bestellt war in der Ethologie. Die meisten unserer angelsächsischen Kollegen halten schon länger kritische Distanz zu manchen Konzepten der klassischen Ethologie.

Im Lehrplan für die Kollegstufe der Gymnasien können wir trotz mehrmaliger Überarbeitung, die letzte wohl vor zehn Jahren, immer noch Elemente dieser oft „klassisch“ genannten Phase der Ethologie finden, die heute für das Fach nicht mehr repräsentativ sind. Daraus resultiert verständlicherweise manche Frustration für die Lehrenden, wenn sie teilweise überholten Stoff unterrichten und prüfen müssen. Der Lehrplan teilt den Stoff auf in drei Oberthemen: „erbbedingte Verhaltensanteile“, „erfahrungsbedingte Verhaltensanteile“, und „Erscheinungsformen des Sozialverhal-

tens und ihre Bedeutung“. Betrachten wir zunächst die Zweiteilung in erbbedingte und erfahrungsbedingte Verhaltensanteile, die meiner Ansicht nach gleich ein Beispiel darstellt für den angesprochenen Änderungsbedarf. Die Unterpunkte für „erbbedingt“ sind unbedingter Reflex, Instinkthandlung, Nachweis erbbedingter Verhaltensweisen, erbbedingte Verhaltensanteile beim Menschen.

Der Fachausdruck „unbedingter Reflex“ bezieht sich auf den russischen Physiologen *Pawlow*, dessen am Anfang des letzten Jahrhunderts entstandenes, bedeutendes Werk üblicherweise dem Thema „Lernen“ zugeschlagen wird; eine gewisse Originalität ist dem Lehrplan also nicht abzuspüren. In das Maul eines Hundes gepustetes Fleischpulver löst Speichelfluss aus. Beim entsprechend dressierten Hund kann dieser Speichelreflex schließlich allein durch einen Glockenton ausgelöst werden, *Pawlow* nannte dies einen „bedingten Reflex“. Der bedingte Reiz Glockenton kann den unbedingten Reiz Fleischpulver ersetzen. Auch der unbedingte Reflex, der durch Fleischpulver ausgelöst wird, dürfte kaum ein monosynaptischer Reflex sein, bei dem zwischen Sinneszellen und Effektororgan nur eine Synapse liegt. Das legt bereits die Anatomie nahe. Auf jeden Fall ist selbst ein monosynaptischer Reflex wie der Kniesehnenreflex ein komplexes anatomisch/physiologisches System aus fein aufeinander abgestimmten Elementen, über dessen genetische Grundlage wir so gut wie nichts wissen, außer, dass sie auf jeden Fall komplex ist. Wir können auch nicht ausschließen, dass die ontogenetische Entwicklung eines solchen Reflexes von Faktoren der inneren oder sogar der äußeren Umwelt nachhaltig beeinflusst wird. In einem solchen Fall von erbbedingtem Verhalten wie von gesichertem Wissen zu sprechen, ohne wenigstens den Zusatz „wie wir glauben“ anzubringen, verstößt meiner Meinung nach gegen die Regeln guten wissenschaftlichen Arbeitens. Leider hat es die klassische Ethologie oft versäumt, Hypothesen deutlich genug als solche zu kennzeichnen; sie wurden ohne klare Abgrenzung durch ständige Wiederholung schließlich in den Rang von Theorien, also gesichertem Wissen, erhoben; das war ja eine m.E. berechtigte Kritik des Behaviorismus. Daher konnten Vermutungen Eingang selbst in amtliche Dokumente wie Lehrpläne finden, gerade so, als ob es sich um gesicherten Wissensstoff handeln würde. Schülern und Studenten ein solches Beispiel für wissenschaftliches Arbeiten zu geben halte ich für nicht vertretbar.

Nicht anders beim nächsten Punkt, Instinkthandlung. Interessanterweise findet sich im ersten ethologischen Lehrbuch überhaupt, der Instinktlehre von *Niko Tinbergen* von 1951, eine Instinktdefinition ohne die glaubensbekenntnishaft vorgetragene Behauptung erblicher Bedingtheit. Spätere Fassungen der Definition, wie z. B. diejenige aus einem führenden deutschen Lehrbuch von 1976, sind der originalen von *Tinbergen* deutlich und gleich mehrfach unterlegen aus heutiger Sicht. Im Lehrplan wird zwar nicht mehr gefordert, das psychohydraulische Instinktmodell von *Konrad Lorenz* (1950) zu unterrichten, trotzdem ist es implizit vertreten durch die auf der rechten Seite abgedruckten Erläuterungen zu den links abgedruckten Themengebieten. Unter dem Thema „Phasen und Voraussetzungen“ sollen das gerichtete und ungerichtete Appetenzverhalten, Endhandlung sowie Handlungsbereitschaft abgehandelt werden. Diese Konzepte sind seit 50 Jahren unverändert, neue Erkenntnisse liegen nicht vor.

Das Konzept des Appetenzverhaltens in verschiedenen Phasen, das in eine Endhandlung mündet, ist vor allem auf

den Nahrungserwerb zugeschnitten, konnte aber selbst mit dieser Beschränkung nur auf eine begrenzte Zahl von Tieren und Verhaltensweisen Anwendung finden (am besten noch auf den hungrigen Löwen, nicht jedoch das grasende Pferd). Dieses Konzept hat während seiner langen Laufzeit keine mir bekannten Hypothesen geliefert, die durch beobachtende Analyse oder Experiment hätten überprüft werden können; sterile Konzepte aber bringen uns nicht weiter. Daher war es nur folgerichtig, dass die Ethoökologie, ein Zweig der Soziobiologie, mit völlig anderen Ansätzen Bewegung in die erstarrte Landschaft brachte (z. B. *Krebs* und *Davies* 1987). Sie analysiert Entscheidungsfindung und Nahrungssuche u. a. mit den Konzepten Decision Making und Optimal Foraging.

Beispiele. (1) Decision Making (A und B). (A) Rothirsche vermeiden offensichtlich sinnlose Kämpfe zwischen ungleichen Gegnern durch Röhr-Duelle aus großer Distanz, der Überlegene setzt einem sich zurückziehenden Rivalen selbst nach einem Schiebekampf, falls er bei gleichstark röhrenden Gegnern doch einmal stattfindet, nicht nach. Dies nützt auch dem Überlegenen, der seine Kräfte schonen muss für den nächsten Rivalen (*Clutton-Brock* und *Albon* 1979). (B) Im Stibitzen von Futter bei Anwesenheit eines überlegenen Feindes sind Hausspatzen im Trupp sehr viel mutiger als einzeln; durch lautes Schilpen locken sog. Pioniere Artgenossen herbei. Die Gefahr wird so geringer für den Einzelnen. Auch die Temperatur spielt eine Rolle (*Elgar* 1986).

(2) Optimal Foraging: Eine Kohlmeise sammelt einen Busch um so länger und vollständiger von Blattläusen ab, je schwieriger und energieaufwendiger es ist, einen neuen, ergiebigen Futterplatz zu finden (*Cowie* 1977).

Solche Arbeiten haben gezeigt, dass Tiere sich in Konfliktsituationen und beim Nahrungs-Erwerb so verhalten, als ob sie ganz rationale Nutzen-/Kosten-Analysen aufstellen würden. Dabei berücksichtigen Tiere mehrere für sie relevante Umwelt-Faktoren in adaptiver Weise gleichzeitig, ein starrer Schematismus wie vom Appetenz-Konzept unterstellt ist ganz offensichtlich unzutreffend und unrealistisch.

Als nächstes im Lehrplan kommt das Prinzip der Doppelten Quantifizierung oder: in der Not frisst der Teufel Fliegen. Die modellhafte Veranschaulichung des Doppelten Quantifizierens wie auch die des zugrundeliegenden psychohydraulischen Instinktmodells sind ja an sich nicht falsch; zu kritisieren ist - neben der pompösen Wortwahl - die Verallgemeinerung und die unzulässige Vereinfachung eines komplexen Vorgangs. Es ist die Reduktion des Tieres, wenn nicht gar des Menschen, auf eine Maschine, *Descartes* lässt grüßen. Eher funktioniert ein Münzautomat so, aber kein lebendes Tier oder gar ein Mensch. Münze rein, Cola raus. Eine schreckliche Vereinfachung war es auch, das menschliche Aggressionsverhalten - wie im 1963 erschienenen Buch von *Konrad Lorenz* „Das Sogenannte Böse“ geschehen -, nach diesen Vorstellungen erklären zu wollen. Da alles, was Biologen tun, plötzlich und unvorhergesehen in die Politik Eingang finden kann, passen wir besser auf, dass unsere Wissenschaft in Ordnung ist und nicht etwa durch Verwirrung zusätzliches Unheil stiftet.

Welche Wohltat dagegen der Ansatz von *John Maynard Smith*, einem britischen Flugzeugingenieur, der zu einem der bedeutendsten Biologie-Professoren werden sollte (*Maynard Smith* 1982; *Maynard Smith* und *Price* 1973). Er erkannte, dass die mathematische Spieltheorie, insbesondere das Prisoner's Dilemma des Mathematikers *Albert W. Tucker*, auch für das Verständnis der Evolution von Ver-

halten nutzbringend angewendet werden kann. Die klassische Ethologie war der Ansicht, Beschädigungskämpfe gefährdeten wegen der vielen Verletzten die Existenz einer Art, daher seien beschädigungsfreie Kommentkämpfe als Anpassung entstanden. Die am Individuum ansetzende Selektion kann aber ein solches Resultat nicht hervorbringen. *Maynard Smith* erkannte, dass die Annahme miteinander konkurrierender, individueller Kampfstrategien (wie z. B. „Tauben“ und „Falke“) eine Lösung ermöglicht: weder eine reine Tauben- noch eine reine Falken-Strategie sind evolutionsstabil (keine ESS, evolutionsstabile Strategie). Gleichgültig von welcher man ausgeht, es würden immer durch Mutationen neue Individuen des alternativen Typus entstehen (im Fachjargon „Betrüger“ genannt), dessen Fitness so lange höher ist, wie er selten ist. Langfristig stellt sich in der Population ein konstantes Mischungsverhältnis beider ein, bei dem beide Strategien gleich erfolgreich sind. Verdrängen kann keine die andere, da die Fitness-Chancen eines seltener werdenden Phänotyps steigen. Erst ein neu hinzukommender, dritter Phänotyp, Bourgeois genannt, der Elemente beider Strategien miteinander verbindet, wäre erfolgreicher als beide und könnte sie verdrängen. Diese Strategie, die eine ESS darstellt, konnte man in Konkurrenz- oder Konfliktsituationen, z. B. beim Werbeverhalten von Schmetterlingen (*Davies* 1978) oder der Paarbindung bei Pavianen (*Kummer* et al. 1974) tatsächlich beobachten und experimentell untersuchen. Um die Erfolge einer Kampf- oder sonstigen Verhaltens-Strategie vorherzusagen zu können, müssen wir also stets berücksichtigen, welcher Strategie die anderen Populationsmitglieder folgen, und wieviele es sind (genauer, wie hoch ihr relativer Anteil ist). Eigentlich wissen wir das alles. Als Spitzensportler Erythro-poetin zu sich zu nehmen verhilft nur dann zu einer echten Siegeschance, wenn es sonst niemand tut.

Im Leistungskurs sollen dann noch Leerlaufhandlung, Übersprunghandlung und umorientierte Handlung besprochen werden. Diese Konzepte gehören zum psychohydraulischen Modell; die Leerlaufhandlung soll neuerdings im Lehrplan gestrichen worden sein. Auch über die anderen wissen wir nach wie vor wenig. Gegen Handlungsketten ist nichts einzuwenden.

Zum Nachweis angeborener Verhaltensweisen kann ich hier nur anmerken, dass dies auch mit der *Kaspar-Hauser*-Methode nicht völlig zweifelsfrei gelingt, wenigstens nicht bei Vögeln und Säugetieren, an die ja vorzugsweise gedacht wird, wenn von Ethologie die Rede ist. Daher kommt dem Zusatz „Grenzen“ im Lehrplan besondere Bedeutung zu. Ob ein isoliert aufgezogenes Singvogelmännchen einen artfremden Tutorgesang annimmt oder nicht, darüber entscheiden außer der Ähnlichkeit mit dem arteigenen Gesang vor allem Umweltfaktoren (so wirkt ein lebender Tutor besser als die Tonbandkonserve usw.; *Baptista* and *Morton* 1988; *Baptista* and *Petrinovitich* 1984, 1986). Natürlich könnte man hier auf die Defektmutanten zu sprechen kommen, doch das ist sicher nicht das, was im Lehrplan gemeint ist. Wenn eine *Drosophila*-Fliegen-Mutante mit verkümmerten Flügeln (vestigial oder dumpy) den artcharakteristischen Balzgesang durch Flügelvibrierten nicht richtig erzeugen kann und demnach auch keinen Fortpflanzungserfolg hat, so ist das trivial. Oder das Marfan-Syndrom beim Menschen: ein falsches Bindegewebs-Protein hat weitreichende Auswirkungen auf viele Organ-Systeme, sichtbar z. B. an Spinnenfingrigkeit, die das normale Leben einschließlich des Verhaltens stark beeinträchtigen. Unter dem „Hinweis auf andere Methoden“ könnten vielleicht Hybriden zwi-

schen nahverwandten Arten abgehandelt werden, deren Verhalten Zwischenzustände dokumentiert, sowie Selektionsexperimente auf divergierende Verhaltensvarianten (s. Lehrbücher, z. B. *Manning* und *Dawkins* 1998). Man kann zwar auch bei diesen eine subtile Umwelt-Beteiligung nicht sicher ausschließen, aber wenigstens hat man eine starke genetische Beteiligung demonstriert. Diese Gene müssen aber keineswegs diejenigen sein, die man zu untersuchen glaubt; es kann sich um bloße Schaltallele handeln, wie offenbar bei den *Rothenbuhlerschen* (1964a, b) hygienischen und unhygienischen Bienen, oder um Allele des *per*-Gens, das Geschwindigkeiten steuert, auch diejenige des Balzgesangs bei einer *Drosophila*-Art. Wenige unterschiedliche Allele können bereits einen Artunterschied bedingen, wie etwa bei dem Paar *D. melanogaster* und *D. simulans*, das sich genetisch wahrscheinlich lediglich in einem einzigen Allel, eben demjenigen für das *per*-Gen unterscheidet (*Wheeler* et al. 1991 in *Futuyma* 1998).

Entsprechend vorsichtig sollte m. E. der nächste Punkt, erbbedingte Verhaltensanteile beim Menschen, behandelt werden. Den Begriff „Mann-Frau-Schema“ unter diesem Thema finde ich problematisch. Wie schon lange bekannt, wird das Gehirn des menschlichen Embryos auf männlich umgestellt unter dem Einfluss des Y-Chromosoms, das für eine kurzfristig erhöhte Testosteron-Konzentration lange vor der Geburt sorgt (Übersichten *Ward* 1974; *Short* und *Balaban* 1994). Bleibt zu diesem Zeitpunkt das Testosteron aus, entwickelt sich das Gehirn zu einem weiblichen. Experimentell ausgelöst oder beim Vorliegen einer seltenen Erbkrankheit der Hormonphysiologie (Congenitale adrenale Hyperplasie, CAH) kann das so determinierte Geschlecht des embryonalen Gehirns vom genetischen Geschlecht abweichen. Es ist also eine Frage der „inneren Umwelt“ und der Ontogenie, in welche Richtung sich das Gehirn unter genetischem Einfluss und normalerweise entsprechend dem genetischen Geschlecht entwickelt. Dies ist aber nicht immer der Fall. Von einem erbbedingten Mann-Frau-Schema kann also nicht so positiv und definitiv die Rede sein, wie im Lehrplan offenbar unterstellt wird.

Die normale ontogenetische Entwicklung unserer Sinnes-systeme ist auf eine ausreichend lange und vielfältige, an Reizen genügend reiche Interaktion mit der Umwelt angewiesen; schon bei einer an Reizen verarmten Umwelt kann es für das Sehen und offenbar auch Hören keine normale Entwicklung geben (für das Sehen von Kätzchen bereits 1970 nachgewiesen von *Blakemore* und *Cooper*). Die im Lehrplan angesprochenen angeborenen Auslösemechanismen (AAMs) bilden sich nicht oder in einer veränderten Form aus. Das „angeboren“ ist also wiederum nicht wirklich belegt. Der Begriff AAM wird in der Verhaltensbiologie so gut wie nicht mehr verwendet.

Bei dem im Lehrplan aufgeführten Kindchenschema kann man m. E. nach wie vor nicht eindeutig entscheiden, ob es angeboren ist; das Insistieren auf dem „Angeboren“ ohne Argumente wirkt auch hier nicht überzeugend. Es hat sich seit der Einführung dieses Begriffes durch *Katharina Heinroth* und *Lorenz* vor vielen Jahrzehnten (1943) nichts getan. Erst die neue Theorie war in der Lage, Forschungsansätze zu generieren, z. B. den genauso witzigen wie ernstzunehmenden Beitrag „The survival of the cutest: who's responsible for the evolution of the teddy bear?“ Danach betrachten Vierjährige Teddy-Bären mit Baby-Merkmalen eher als Konkurrenz und lehnen sie oft ab, während sie bei Sechs- und Achtjährigen Zuwendung und

Pflegeverhalten auslösen. Das hatten sich die Erwachsenen, die die Teddy-Bären entwarfen, anders vorgestellt (Morris et al. 1995).

Den erbbedingten Verhaltensanteilen werden im Lehrplan die erfahrungsbedingten Verhaltensanteile gegenübergestellt. Das klingt so, als ob das fertige Verhalten eine Art Mosaik aus beidem sei. Dies dürfte nur ausnahmsweise der Fall sein, es ist im Gegenteil von einer gegenseitigen Bedingtheit während der Ontogenie auszugehen, das Ergebnis ist nicht mehr in Anteile zu trennen. Dies konnte man schon 1969 und vorher lesen, z. B. in einem Scientific-American-Artikel von Jack P. Hailman von der Universität von Wisconsin mit dem – damals – provokanten Titel: „How an instinct is learned“. Ich würde es daher begrüßen, wenn die Zweiteilung „erbbedingt-erfahrungsbedingt“ in einer zukünftigen Fassung des Lehrplans entfallen würde zugunsten eines Kapitels „Verhaltensentwicklung“. Dies gilt gerade für das Thema Prägung, wobei das Thema Verhaltensreifung auffälligerweise fehlt.

Beim Punkt „reiz- und verhaltensbedingte Konditionierung“ fällt mir auf, dass eine zumindest international weniger übliche Terminologie verwendet wird. Diese vereinfachend zu aktualisieren wäre ein Anliegen.

Spätestens bei den höheren Lern- und Verstandesleistungen (nächster Punkt) sind wir beim Menschen angelangt. Wir sollten uns aber hüten in diesem Zusammenhang den Ball „besondere Stellung des Menschen“ aufzugreifen; erstens waren wir schon immer anthropozentrisch, das wäre gar nichts neues, zweitens hat jedes Tier eine besondere Stellung. Unglücklicherweise ist das Gebiet „höhere Lern- und Verstandesleistungen“ wohl das Gebiet größter Unsicherheit über Formen und Mechanismen; auf eine Aufzählung von Geschichten über die Intelligenz des eigenen Papageis, Hundes oder Pferdes sollte man meiner Meinung nach verzichten. Eine Beschäftigung mit Kognitionsforschung – wie sie Donald Griffin mit seinem Buch „The Question of Animal Awareness: Evolutionary Continuity of Mental Experience“ im Jahre 1976 angestoßen hat, würde mir sehr viel lohnender erscheinen. Dieser Ansatz ist biologie- und faktenorientiert. Von dort aus gibt es einen fließenden Übergang zum Konzept „Theory of Mind“, das besonders innerhalb der Primatenforschung weit in den psychologischen Bereich hineinreicht. Kontrollierte Langzeit-Studien gibt es allerdings nur wenige, und die kritische Aufarbeitung der verschiedenen Theorien und Ansätze in einer wahren Literaturflut findet weit außerhalb der Biologie statt.

Das Spiel- und Neugierverhalten (Lehrplan) bringt uns wieder zurück zur Tierpsychologie, von der wir mit Recht gesagt hatten, dass wir sie nicht leisten können. In das Lernen durch Einsicht fehlt uns bis zum heutigen Tage leider jede Einsicht, insofern ist dieser Punkt wohl schnell abgehandelt.

Das dritte und letzte Oberthema ist „Erscheinungsformen des Sozialverhaltens und ihre Bedeutung“. Bei dem ritualisierten Verhalten haben wir es m. E. mit einer plausiblen Hypothese zu tun, für die vieles spricht, allerdings sind die Evidenzen eher indirekter Art und eindeutige Beweise fehlen nach wie vor. Da Verhalten nicht fossilisiert, fehlt auch die vielleicht wichtigste Erkenntnisquelle.

Das Thema „Imponier-, Droh- und Demutsverhalten, Komment- und Beschädigungskampf“ bringt uns zum Stichpunkt Konflikte, der schon beim Appetenzverhalten angesprochen worden war. An dieser Stelle möchte ich nur wiederholen, dass wir Kommentkämpfe nicht mehr als An-

passungen zum Wohle der Art verstehen, sondern als solche zum eigenen Wohle.

Insgesamt wünsche ich mir einen realistischeren, bescheideneren Zielen verhafteten Lehrplan, der stärker die augenblickliche und nicht so sehr die vergangene Verhaltensbiologie widerspiegelt. Manche der alten Theorien konnten bis auf den heutigen Tag nicht eingelöst werden oder wurden als falsch erkannt. Sie haben allerdings weiterhin wissenschaftshistorisches Interesse. Realistischer wünsche ich mir den Lehrplan auch darin, dass Verhaltensbiologie nicht so stark, wie es augenblicklich der Fall ist, seitens des Lehrplans mit Forderungen nach der Behandlung biologiefremder Themen überfrachtet wird. Zumal da ja auch reichlich Festlegungen oder Empfehlungen in bestimmter weltanschaulicher Richtung gegeben sind, wie aus den kryptischen Zusätzen des Lehrplans hervorgeht. Welche andere biologische Teildisziplin wird weltanschaulich oder gar politisch derart in die Pflicht genommen hinsichtlich des Unterrichts an den Gymnasien? Gute, richtige, ausreichend selbstkritische Verhaltensbiologie, auf deren Ergebnisse man sich verlassen kann, abzuliefern ist meines Erachtens schwierig genug und ein Wert, auch Erziehungswert, an sich; man sollte die Mehrfachnutzung der Biologie-Lehrer für das Miterledigen gewiss interessanter, aber fachfremder Aufgaben auf ein Minimum beschränken. Dafür gibt es ja die einschlägigen Fächer, die doch sicherlich ihre Aufgaben gerne selber wahrnehmen möchten.

Wenn dem (Verhaltens-) Biologie-Unterricht ausreichend Gelegenheit gegeben wurde, solide fachliche Grundlagen unbeeinflusst von fach- oder sachfremden Gesichtspunkten zu legen, dann hätte ich allerdings nichts gegen eine Ethik-Diskussion oder Auseinandersetzung mit gesellschaftlichen Fragen einzuwenden.

Literatur

- [1] Baptista L. F., Morton M. L. (1988) Song learning in montane white-crowned sparrows: from whom and when. *Anim Behav* 36: 1753–1764.
- [2] Baptista L. F., Petrinovitch L. (1984) Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the white-crowned sparrow. *Anim Behav* 32: 172–181.
- [3] Baptista L. F., Petrinovitch L. (1986) Song development in the white-crowned sparrow: social factors and sex differences. *Anim Behav* 35: 1359–1371.
- [4] Blakemore C., Cooper G. F. (1970) Development of the brain depends on the visual environment. *Nature* 228: 477–478.
- [5] Clutton-Brock T. H., Albon S. D. (1979) The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behav* 69: 145–170.
- [6] Cowie R. J. (1977) Optimal foraging in great tits, *Parus major*. *Nature* 268: 137–139.
- [7] Darwin C. R. (1872) The expression of the emotions in man and animals. Harper Collins
- [8] Davies N. B. (1978) Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Anim Behav* 26: 138–147
- [9] Dawkins R. (1989) The selfish gene (2. Aufl.). Oxford University Press, Oxford (1. Auflage 1976)
- [10] Elgar M. (1986) House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible. *Anim Behav* 34: 169–174.
- [11] Futuyma D. J. (1998) Evolutionary biology (3. Aufl.). Sinauer, Sunderland (Mass.)
- [12] Griffin D. R. (1976) The question of animal awareness: Evolutionary continuity of mental experience. The Rockefeller University Press, New York
- [13] Hailman J. P. (1969) How an instinct is learned. *Sci Am* 221(6): 98–106.
- [14] Hamilton W. D. (1964) The genetical evolution of social behavior. I and II. *J Theor Biol* 7: 1–52.
- [15] Huber F. (1995) 40 Jahre Ethologie aus der Sicht eines Insekten-Neuroethologen. *Biologen in unserer Zeit* 416(1): 1–7.
- [16] Krebs J. R., Davies N. B. (1987) An introduction to behavioural ecology (2. Aufl.). Blackwell Scientific Publications, Oxford
- [17] Kuhn T. S. (1962) The structure of scientific revolutions. The University of Chicago, Chicago.
- [18] Kummer H., Götz W., Angst W. (1974) Triadic differentiation: an inhibitory process of protecting pair bonds in baboons. *Behav* 49: 62–87

- [19] Lorenz K. (1950) The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symp Soc exp Biol* 4: 221-268
- [20] Lorenz K. (1963) Das sogenannte Böse. Borotha-Schoeler, Wien
- [21] Manning A., Dawkins M. S. (1998) An introduction to animal behaviour (5. Aufl.). Cambridge University Press, Cambridge (UK)
- [22] Maynard Smith J. (1982) Evolution and the theory of games. Cambridge University Press, Cambridge
- [23] Maynard Smith J., Price G. R. (1973) The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15-18
- [24] Morris P. H., Reddy V., Bunting R. C. (1995) The survival of the cutest: who's responsible for the evolution of the teddy bear? *Anim Behav* 50: 1697-1700
- [25] Rothenbuhler W. C. (1964a) Behaviour genetics of nest-cleaning in honey-bees. I. Responses of four in-bred lines to disease-killed brood. *Anim Behav* 12: 578-583
- [26] Rothenbuhler W. C. (1964b) Behaviour genetics of nest-cleaning in honey-bees. IV. Responses of F₁ and backcross generations to disease-killed brood. *Amer Zool* 4: 111-123.
- [27] Short R. V., Balaban E. (eds) (1994) The differences between the sexes. Cambridge University Press, Cambridge
- [28] Tinbergen N. (1951) The study of instinct. Oxford University Press, London (Deutsch: Instinktlehre. Parey, Berlin 1966 (4. Aufl.))

- [29] Tinbergen N. (1963) On the aims and methods of ethology. *Z Tierpsychol* 20: 410-433
- [30] Ward I. L. (1974) Sexual behaviour differentiation: prenatal hormonal and environmental control. In: Friedman RC, Richart RM, Van de Wiele RL (eds) Sex differences in behavior. Wiley, New York, pp. 3-17
- [31] Wilson E. O. (1975) Sociobiology. The new synthesis. Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.)
- [32] Woolfenden G. E., Fitzpatrick J. W. (1984) The Florida Scrub Jay. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- [33] Wynne-Edwards V. C. (1962) Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- [34] Zippelius H-M. (1992) Die vermessene Theorie: Eine kritische Auseinandersetzung mit der Instinkttheorie von Konrad Lorenz und verhaltenskundlicher Forschungspraxis. Vieweg, Braunschweig

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Bernd Kramer, Zoologisches Institut, Universität Regensburg, 93040 Regensburg

BÜCHER

Am anderen Ende des Mikroskops

Elmer W. Coneman

Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg-Berlin 2003. 256 S., 32 s/w Abb. € 19,95. ISBN 3-8274-1459-8.

Das Buch zeigt eine ungewöhnliche Sicht auf die Welt der Bakterien, nämlich von der Seite der Bakterie selbst, wie der Untertitel verdeutlicht: Bericht vom Ersten Außerordentlichen Bakterienkongress. Die Themen der Sitzungen (Kapitel) lauten: Lebensräume und Nischen; Struktur und Funktion der Bakterien; Mikrobielle Pathogenese und menschliche Infektionskrankheiten; Antimikrobielle Mechanismen und Abwehrstrategien. Es werden also hauptsächlich die Probleme angesprochen, wie werden Bakterien zu Krankheitserregern, wie werden sie bekämpft und wie wehren sich die Bakterien. Und alles dies aus dem Blickwinkel der Bakterien. Eine interessante, amüsante und anregende Darstellung, vorgetragen z. B. von *Legionella pneumophila* oder *Helicobacter pylori*. Eingerahmt werden die Betrachtungen von Beschwerden der Bakterien über die menschliche Nomenklatur, die dann dazu führt, dass die Bakterien auch den wissenschaftlichen Namen des *Homo sapiens* ändern. Dies scheint mir zu breit ausgewalzt und oft angeschnitten. Dafür hätte man sich gewünscht, mehr über die dem Menschen positiven Seiten der Mikroorganismen zu finden. Auch wären bei der Schilderung des Baues Zeichnungen wünschenswert, die das Geschilderte verdeutlichen.

Das schmälert nicht den originellen Einfall dieser Sichtweise. Die Herkunft des Autors als Wissenschaftler kann er nicht verleugnen, das Buch ist mit einem Register ausgestattet und mit einem Literaturverzeichnis, das für die deutsche Ausgabe noch erweitert wurde. ■

Kurt Baumann

Der Brockhaus Gesundheit

Hildegard Hogen (Projektleiterin)

F. A. Brockhaus Mannheim - Leipzig 2003. 1348 S., über 2000 Abb., Graph. u. Tab. € 49,95. ISBN 3-7653-1576-1.

Verständlich geschrieben informiert das voluminöse Nachschlagewerk den Laien über medizinische Fragen und schlägt so eine Brücke zwischen Patient und Arzt. Es geht aber nicht nur um die Verständigung. Durch 160 Symptomtabellen zu häufigen Beschwerden von Kopfschmerzen bis zu Analbeschwerden besteht die Möglichkeit zu einer (nicht unproblematischen) Selbstdiagnose. Bei den Therapieformen fehlen keineswegs Naturheilverfahren und alternative Heilkonzepte. Dies zeigen schon einige Titel der 27 Sonderartikel, die zu besonderen Schwerpunkten verfasst wurden (Akupunktur, Heilpflanzen, Homöopathie). Sie sind zum leichteren Auffinden am Rand blau markiert, während die Seiten mit den Anleitungen zur Ersten Hilfe am Rand rot markiert wurden. Rot sind auch im Text Hinweise auf Gefahren unterlegt, während nützliche Ratschläge grün hervorgehoben sind. Die 16.000 Stichwörter sind durch zahlreiche Abbildungen illustriert und durch Graphiken und Tabellen ergänzt.

Ein informatives Nachschlagewerk auch für den Gebrauch in der Schulbibliothek. ■

Kurt Baumann

Bienen, Hummeln, Wespen im Garten und in der Landschaft

H. und M. Hintermeier

Obst- und Gartenbauverlag, München, 4. Auflage 2002, ISBN 3-87596-098-X, 140 Seiten, 163 Farbfotos, 38 Zeichnungen, 7 Farbtafeln, Preis 10,00 €.

Diese vom Bayerischen Landesverband für Gartenbau und Landespflege e.V. nun in 4. Auflage herausgegebene Schrift wendet sich in erster Linie an Biologielehrer, Schüler, Freizeitentomologen und andere Naturfreunde und versucht anhand exemplarisch ausgewählter Hautflüglergruppen (Honigbiene, Hummel, Solitärbiene, Solitärwespen, Soziale Faltenwespen) einen ersten Einblick in die umfassende ökologische Bedeutung dieser Insekten zu vermitteln. Vorgestellt in Bild und Wort wird eine kleine Auswahl von Arten, die als Kulturfolger auch im Siedlungsbereich (z. B. in blütenreichen Schulgärten) mehr oder wenig regelmäßig angetroffen werden können. Breiter Raum wurde u. a. der in der Öffentlichkeit noch immer nicht genügend gewürdigten Bestäubungsarbeit der Hummeln und Wildbienen gewidmet. Als intensive Blütenbesucher schließen sie viele Bestäubungslücken der Honigbiene, die durch ihre Blütenstetigkeit vorwiegend an sog. „Massentrachten“ interessiert ist. Zahlreiche Wildpflanzen, darunter auch seltene und gefährdete Arten, können aufgrund ihres besonderen Blütenbaues ohnehin nur

von langrüsseligen Solitärbienen und Hummeln bestäubt werden. Weitab von Bienenständen gehören Wildbienen mit über 80 % aller Blütengästen aber auch zu den wichtigsten Bestäubern von Obstbäumen, Beerensträuchern und Feldfrüchten. - Ebenfalls weithin unterschätzt wird die nicht minder bedeutsame regulative Funktion der Solitärwespen und Sozialen Faltenwespen (einschließlich der Hornissen) im komplexen Artengefüge des Naturhaushaltes. Auch ihr Wirken ist für den Menschen vorwiegend positiv, denn sie fangen Fliegen, Bremsen und andere lästige Insekten in so großen Mengen, dass ihr Fehlen zu einer Störung des ökologischen Gleichgewichtes führen würde. Am Ende jedes Kapitels findet sich daher eine Auflistung wichtiger Schutz- und Fördermaßnahmen für den Siedlungs- und Außenbereich. Hinzu kommen Verhaltensregeln für den problemlosen Umgang mit diesen Insekten. Spezielle, „einsehbar“ Nistgeräte erschließen darüber hinaus ein breites Beobachtungs- und Experimentierfeld für Jugendliche und entomologisch interessierte Erwachsene. Vor allem die sich selbst auf kleinstem Raum (Balkon) an den Nisthilfen zuverlässig einstellenden Wildbienen vermitteln wie kaum eine andere Insektengruppe unmittelbare Einsichten in Nestbauverhalten und Brutfürsorge. Als völlig harmlose Untermieter erlauben sie schon Kindern eine gefahrlose Beobachtung aus nächster Nähe und helfen so Berührungängste mit Insekten abzubauen. Das nach Themenkreisen gegliederte Literaturverzeichnis will anhand ausgewählter Aufsätze, Broschüren und Bücher interessierte Leser zu eigener vertiefter Lektüre anregen. ■

W. Jungbauer