

# Biologie Jahrgangsstufe 12 im LehrplanPLUS

## III Verhaltensökologie

Thomas Nickl, Oktober 2023, überarbeitet Dezember 2024

Bitte lesen Sie meine allgemeinen Anmerkungen zur Jahrgangsstufe 12 [\[docx\]](#) [\[pdf\]](#) zu den Aspekten: Situation in der 12. Jahrgangsstufe Biologie, Kompetenzen, Berufsbilder und Medien.

### Allgemeine Vorbemerkungen zur Verhaltensökologie

### Zeitplan

## III Verhaltensökologie – Evolution und Anpasstheit von Verhalten

### 1 Adaptiver Wert von Verhalten: Fitness

#### 1.1 Verhalten als Anpasstheit

#### 1.2 Formen der Fitness

#### 1.3 Ursachen von Verhalten

### 2 Verhaltensökologische Forschung

#### 2.1 Verwandtschafts-Koeffizient $r$

#### 2.2 Kosten-Nutzen-Betrachtung

#### 2.3 Optimalitätsmodell

#### 2.4 Vergleichende Methoden (fakultativ)

### 3 Überleben des Individuums

#### 3.1 Energieeffizientes Verhalten

#### 3.2 Nahrungserwerb

#### 3.3 Habitatwahl

#### 3.4 Weitere Lebensbereiche (fakultativ)

### 4 Kooperation und Altruismus

#### 4.1 Begriffsklärung

#### 4.2 Nahrungserwerb

#### 4.3 Verteidigung

#### 4.4 Jungenaufzucht

#### 4.5 Eusoziale Gruppen (fakultativ)

### 5 Aggression

#### 5.1 Aggression und ihre Ursachen

#### 5.2 Intensitätsstufen der Aggression

#### 5.3 Aggressionskontrolle

### 6 Fortpflanzung

#### 6.1 Partnerwahl

#### 6.2 Paarungssysteme

#### 6.3 Elternaufwand

### 7 Kommunikation (nur eA)

#### 7.1 Sender-Empfänger-Modell

#### 7.2 Signale

#### 7.3 Signalfälschung

### 8 Sozialverhalten von Primaten (nur eA)

#### 8.1 Exogene und endogene Ursachen von Sozialverhalten

#### 8.2 Fortpflanzungsverhalten

#### 8.3 Kooperationsverhalten (fakultativ)

#### 8.4 Kommunikationsverhalten (fakultativ)

#### 8.5 Aggressionsverhalten (fakultativ)

## Allgemeine Vorbemerkungen zum Lernbereich 4 „Verhaltensökologie“

### **Unterschiede zum Vorgänger-Lehrplan:**

Der Lernbereich „Verhaltensökologie“ im LehrplanPLUS unterscheidet sich deutlich vom Aufbau der Abschnitte „Verhalten“ bzw. „Evolution“ des G8-Lehrplans für die Oberstufe und verlangt deshalb neu entwickelte Unterrichtskonzepte:

- Die Gegenüberstellung vorwiegend genetisch bedingter und erworbener Verhaltensweisen entfällt samt den zugehörigen Beispielen (in die 8. Klasse verschoben).
- Ebenfalls fehlt die angewandte Verhaltensbiologie mit Kindchen- oder Mann-Frau-Schema usw., auch wenn diese Aspekte fakultativ beim Sozialverhalten des Menschen thematisiert werden können.
- Die Fitness (im G8-Lehrplan bei „Evolution“) wird betont und an den Anfang gestellt.
- Das Verhalten von Individuum und sozialer Gruppe bleibt, wird aber nicht eins zu eins übernommen, sondern steht unter dem Leitgedanken der Anwendung verhaltensökologischer Methoden.
- Während die klassische Ethologie das Verhalten von Tieren als eigenes Fachgebiet beschreibt, ist die Verhaltensökologie ein Teil der Evolutionsforschung, d. h. es wird insbesondere der Aspekt der Weitergabe genetischer Information (Fitness) in den Fokus genommen. (Die rein ethologischen Themen wurden teilweise in den LehrplanPLUS der 8. Klasse integriert.)
- Beim Sozialverhalten von Primaten einschließlich des Menschen treten gänzlich neue Lehrplan-Formulierungen auf.

### **Grundwissen:**

Eine Wiederholung von ethologischem Grundwissen aus der Mittelstufe ist für die Unterrichtsinhalte im Kurs nicht notwendig. (In der 8. Klasse stand das Zusammenwirken von reaktionsauslösenden Reizen und inneren Faktoren im Fokus. Der LehrplanPLUS schreibt in der 8. Klasse keinen Verhaltensbereich als verbindlich vor, sondern nennt als mögliche Beispiele Beutefang- und Balzverhalten sowie Brutpflege. Weitere Aspekte in der 8. Klasse sind: Attrappenversuche, Hinweise für überwiegend genetisch bedingten Verhalten, Konditionierungstypen und höhere Lernleistungen.)

### **Roter Faden:**

Bei der Verhaltensökologie nach LehrplanPLUS besteht erhebliche Gefahr, sich in Details, Beispielen und einer Fülle von Begriffsdefinitionen zu verlieren. Das kann für die Kursteilnehmer frustrierend sein sowie zu Unsicherheiten in Hinsicht auf die Prüfungsvorbereitung (Klausur; Abitur) führen. Wie stets finden Sie in den Schulbüchern ganz erheblich mehr Inhalte, als vom Lehrplan verlangt werden. Lassen Sie sich davon nicht verführen!

Stellen Sie deshalb immer die wesentlichen Lerninhalte deutlich heraus und grenzen Sie diese eindeutig von Zusatzinformationen ab, die keinen Lerninhalt darstellen. Lassen Sie immer wieder typische Aufgabenstellungen bearbeiten, damit klar wird, welche Fachbegriffe und welche Methoden Lerninhalte darstellen und wie sie anzuwenden sind.

### **Buchner-Buch:**

Das Biologiebuch des Buchner Verlags für die 12. Jahrgangsstufe Biologie in Bayern (2024) deckt im Lernbereich „Verhaltensökologie“ sämtliche Kompetenzen und Lerninhalte des LehrplanPLUS ab, übernimmt aber nicht strikt dessen Reihenfolge.

Die Aufgaben im Abschnitt „Verhaltensökologie“ des Buchner-Buchs sind teilweise sehr anspruchsvoll, so dass etliche Kursteilnehmer für die Bearbeitung Einhilfen benötigen werden. Fragen Sie diesbezüglich nach, zeigen Sie Verständnis und helfen Sie, wenn nötig.

**Weitere Literatur:**

- Unterricht Biologie kompakt 460 (November 2020): Moderne Verhaltensbiologie (v. a. Jürgen Langlet: Tiere zeigen erstaunliche Problemlösungen, S. 25-28)
- Verhaltensbiologie Sekundarbereich II (grüne Reihe), Schroedelverlag 1998 (Manche Formulierungen sollten überarbeitet werden, z. B. statt: „Da die Vaterschaft des einzelnen Jungtiers ungewiss ist, kümmern sich die Männchen um jedes Junge.“ besser: „Die Vaterschaft des einzelnen Jungtiers ist ungewiss. Die Männchen kümmern sich um jedes Junge und erhöhen dadurch ihre Gesamtfitness.“)

**Aufbau des Lernbereichs in meinem Skript:**

Ich halte mich im vorliegenden Skript grundsätzlich an die Reihenfolge im LehrplanPLUS:

- Zunächst wird der zentrale Begriff „Fitness“ im Detail geklärt, der im Abschnitt Evolution bereits angeklungen ist..
- Dann werden wesentliche Methoden der verhaltensökologischen Forschung vorgestellt.
- Schließlich werden Faktoren betrachtet, die das Überleben des Individuums beeinflussen.
- Nachdem alle Voraussetzungen geklärt sind, werden in den übrigen Abschnitten Beispiele aus den verschiedenen Verhaltensbereichen untersucht, indem die einschlägigen Forschungsmethoden angewendet werden, um Aussagen zur Fitness zu erreichen.
- Innerhalb dieses Kapitels stelle ich in meinem Skript die Reihenfolge so um, dass erst alle Bereiche abgehandelt werden, die im gA- und eA-Kurs vorkommen, und erst danach die Bereiche, die dem eA-Kurs vorbehalten sind, um eine sinnvolle Nummerierung zu erreichen (konkret: der Bereich „Kommunikation“ rutscht um zwei Stellen nach hinten). Selbstverständlich können Sie auch eine andere Reihenfolge wählen.
- Im vorliegenden Skript sind viele Beispiele aufgeführt, aus denen die Lehrkraft eine Auswahl treffen muss, weil die Zeit bei weitem nicht reicht, um alle zu besprechen.

**Zeitplan**

Der LehrplanPLUS sieht für den Lernbereich 4 „Verhaltensökologie – Evolution und Anpasstheit von Verhalten“ im grundlegenden Anforderungsniveau (gA) ca. 15 und im erweiteren Anforderungsniveau (eA) ca. 24 Unterrichtsstunden vor (alle Formulierungen für den gA-Kurs gelten auch für den eA-Kurs). Die folgende Tabelle zeigt einen Vorschlag für einen Zeitplan:

Nummer	Abschnitte	Stunden gA	Stunden eA
1	Fitness	1	1
2	Verhaltensökologische Forschung	2	2
3	Überleben des Individuums	3	3
4	Kooperation und Altruismus	3	3
5	Aggression	3	3
6	Fortpflanzung *)	3	4
7	Kommunikation	–	3
8	Sozialverhalten von Primaten	–	3
	weitere Übungszeit **)	–	2
	<b>Summe</b>	<b>15</b>	<b>24</b>

\*) Teile in diesem Abschnitt betreffen nur den eA-Kurs

\*\*) z. B. für schülerzentrierte Arbeitsformen, bzw. weitere Übungsbeispiel

### III Verhaltensökologie – Evolution und Anpasstheit von Verhalten

#### 1 Adaptiver Wert von Verhalten: Fitness

(ca. 1 Stunde)

Inhalte zu den Kompetenzen	Kompetenzerwartungen: Die Sch. ...
adaptiver Wert von Verhalten; direkte und indirekte reproduktive Fitness	erklären das Auftreten verschiedener Verhaltensweisen, indem sie deren Einfluss auf die Gesamtfitness des Lebewesens beurteilen. <i>erklären Sachverhalte aus proximater und ultimer Sicht, ohne dabei finale Begründungen zu nutzen.</i> (Lernbereich 1)

*An dieser Stelle werden die im LehrplanPLUS genannten Begriffe eingeführt, ohne dass dafür Beispiele betrachtet oder Berechnungen durchgeführt werden. Die Anwendung und Vertiefung dazu erfolgt erst in den anschließenden Abschnitten.*

##### Hintergrund:

- Lange Zeit beschränkte sich die Wissenschaft beim Verhalten von Tieren auf die bloße Beschreibung (bis weit ins 20. Jahrhundert hieß das Unterrichtsfach nicht Biologie, sondern „Naturbeschreibung“).
- Im frühen 20. Jahrhundert wurde die „klassische“ vergleichende Verhaltensforschung (Ethologie) als eigene Disziplin gegründet. Sie erstellte Modelle (wie das Instinkt-Modell) für die proximatoren Ursachen von Verhalten, die teilweise noch gültig sind, teilweise aber widerlegt wurden (wie das hydraulische Aggressions-Stau-Modell von Konrad Lorenz).
- In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts richtete man das Augenmerk auf die ultimatoren Ursachen des Verhaltens, also auf die Frage des evolutiven Nutzens von Verhalten (seinen adaptiven Wert). Das geschah mehr als hundert Jahre nach der Veröffentlichung von Darwins Werk *Origin of Species*, in dem er u. a. der gleichen Fragestellung nachgegangen war.

#### 1.1 Verhalten als Anpasstheit

Verhaltensweisen, die ganz oder teilweise genetisch bedingt sind, unterliegen – wie auch anatomische Strukturen – der Natürlichen Selektion. Günstige Verhaltensweisen sollen Fressfeinde erfolgreich abwehren, gute Nahrungs-Ressourcen erschließen, die Chancen bei der Fortpflanzung erhöhen und eine erfolgreiche Aufzucht der Jungtiere gewährleisten (das sind die vier hauptsächlichsten Herausforderungen, die der Selektion unterliegen).

Somit stellt Verhalten (soweit es eine genetische Grundlage hat) eine evolutiv entstandene Anpasstheit (= Adaptation) dar. Die Verhaltensökologie untersucht den evolutiven Nutzen, also den adaptiven Wert, von Verhalten, indem sie den Einfluss eines Verhaltens auf die Fitness des agierenden Tieres bestimmt.

Wenn ein Verhalten einen hohen adaptiven Wert hat, so dass es das Überleben der Population fördert, indem es die Fitness erhält bzw. erhöht, nennt man es ein evolutionär stabiles Verhalten.

## 1.2 Formen der Fitness

*Der Begriff Fitness wurde im Lernbereich „Mechanismen der Evolution“ unter 2.2.5 eingeführt. Er wird hier differenziert.*

Die reproduktive Fitness (kurz: Fitness) ist das Maß für den Fortpflanzungserfolg, also für das Ausmaß, in dem die eigenen Allele in den Genpool der nächsten Generation eingebracht werden. *Achten Sie sorgfältig darauf, dass in diesem Zusammenhang von Allelen gesprochen wird und nicht von Genen, denn alle Individuen einer Art haben die gleichen Gene, nicht aber die gleichen Allele.*

Innerhalb der reproduktiven Fitness können folgende Unterscheidungen getroffen werden:

Die direkte Fitness bezieht sich auf das Ausmaß der Weitergabe eigener Allele an die eigenen Nachkommen. Eltern geben je 50 % ihrer Allele an den Nachwuchs weiter (vgl. 2.1).

Die indirekte Fitness bezieht sich auf das Ausmaß eigener Allele im Nachwuchs anderer Individuen. Die Allele von Neffen und Nichten stimmen im statistischen Mittel zu 25 % mit denen ihrer Onkel und Tanten überein (vgl. 2.1).

Die Gesamtfitness ist die Summe aus direkter und indirekter Fitness. Sie entspricht dem Anteil eigener Allele am Genpool der nachfolgenden Generation.

Zusatzinformation:

Fitness kann auf ein Individuum bezogen sein (individuelle Fitness) oder auf eine Population (Gruppen-Fitness).

Einflüsse:

Die Gesamtfitness eines Lebewesens wird von dessen Überlebens- und Fortpflanzungs-Strategien\* beeinflusst. Dabei müssen der dafür getriebene Aufwand und der Fortpflanzungserfolg in einem ausgewogenen Verhältnis stehen. Die Anzahl der Nachkommen hängt v. a. ab von der Effizienz der Nahrungsbeschaffung (Ernährungszustand der Eltern, Nahrung für die Kinder), dem Erfolg bei der Paarung („geschlechtliche Zuchtwahl“), aber auch von der Lebensdauer (je länger man lebt, desto öfter kann man sich fortpflanzen) sowie der Generationslänge (zeitlicher Abstand bis zum ersten Nachwuchs).

Bereits relativ geringe Unterschiede in der Fitness (z. B. 10 %) können im Laufe weniger Generationen die Allelfrequenz bedeutend verändern (dies zeigen Computersimulationen).

\* „Strategie“ ist streng genommen ein finalistischer Begriff, der bei evolutionsbiologischer Argumentation nichts verloren hat. Besser wäre „Methode“. Man sollte diesen Aspekt mit den Kursteilnehmern kurz diskutieren und sie auffordern, bei der nächsten Verwendung des Begriffs „Strategie“ Einspruch zu erheben.

## 1.3 Ursachen von Verhalten

*Die Begriffe **proximat** und **ultimat** stehen im LehrplanPLUS nicht bei den Inhalten, sondern nur bei den Kompetenzerwartungen (Lernbereich 1: Kommunikationskompetenz). Normalerweise stellen nur die Fachbegriffe aus dem Bereich „Inhalte zu den Kompetenzen“ Lerninhalte dar, aber in diesem Fall gehe ich davon aus, dass die Fachbegriffe **ultimat** und **proximat** als Lerninhalte zu betrachten sind, nicht zuletzt, weil sie die unmissverständliche Formulierung von Prüfungsaufgaben sehr erleichtern.*

Die unmittelbaren Auslöser eines Verhaltens werden als dessen proximate Ursachen bezeichnet. Diese können exogen sein, wie ein über die Sinnesorgane aufgenommenes Signal, oder endogen, wie eine Veränderung des Hormonspiegels.

Dagegen beschreiben die ultimaten Ursachen eines Verhaltens die evolutionsbiologischen Gründe für dieses Verhalten; in der Regel ist dies die Sicherung bzw. eine Steigerung der Gesamtfitness.

*Hierbei ist streng darauf zu achten, dass keine finalistischen Formulierungen auftreten wie z. B.: „Wölfe jagen im Rudel, um den Jagderfolg zu steigern.“ Richtig dagegen ist: „Wölfe jagen im Rudel. Dadurch steigern sie den Jagderfolg.“ Finalistische Formulierungen setzen eine Absicht voraus, die in eine (gewollte) Strategie mündet. So funktioniert Evolution aber nicht, sondern es entsteht aufgrund genetischer Variation ein etwas anderes Verhalten, das sich langfristig entweder etabliert, wenn es die Gesamtfitness steigert, oder das verschwindet, wenn es sie verringert.*

**Unterrichtsergebnis von Abschnitt 1:**

(Reproduktive) Fitness ist das Maß für den Erfolg, die eigenen Allele in den Genpool der nächsten Generation einzubringen. Die direkte Fitness beschreibt den Anteil eigener Allele beim eigenen Nachwuchs, die indirekte Fitness den Anteil eigener Allele beim Nachwuchs anderer Individuen. Die Gesamtfitness setzt sich aus direkter und indirekter Fitness zusammen.

Die unmittelbaren Auslöser eines Verhaltens sind dessen proximate Ursachen; als seine ultimaten Ursachen bezeichnet man seinen Effekt hinsichtlich einer hohen Gesamtfitness.

## 2 Verhaltensökologische Forschung

(ca. 2 Stunden)

Inhalte zu den Kompetenzen	Kompetenzerwartungen: Die Sch. ...
verhaltensökologische Forschung: Kosten-Nutzen-Analyse, Optimalitätsmodell, ggf. vergleichende Methode	-

*In diesem Abschnitt sollen wesentliche Methoden (und Größen) der verhaltensökologischen Forschung vorgestellt werden. Die Anwendung dieser Methoden ist Gegenstand der folgenden Abschnitte.*

Mit dem verhaltensökologischen Ansatz wird untersucht, inwiefern sich ein Verhalten im statistischen Mittel langfristig auf die Gesamtfitness auswirkt (ultimate Ursachen von Verhalten). Dieser Einfluss kann – je nach Untersuchung – mehr oder weniger genau quantifiziert (d. h.: in Zahlen ausgedrückt) werden.

### 2.1 Verwandtschafts-Koeffizient r

*Der Verwandtschafts-Koeffizient steht zwar nicht im LehrplanPLUS, bildet aber eine mathematische Grundlage, um altruistisches Verhalten interpretieren zu können. Dabei ist zu beachten, dass die Hamilton-Regel, die den Verwandtschafts-Koeffizient beinhaltet, heute von der Wissenschaft stark hinterfragt wird. Wenn Sie diesen Koeffizienten in Ihrem Kurs verwenden wollen, sollten Sie ihn an dieser Stelle explizit einführen, so dass er an späterer Stelle wiederholt und angewendet werden kann („lernen → zeitlicher Abstand → anwenden“ ist eine sehr effektive Lernmethode). Besonderheiten wie der Verwandtschafts-Koeffizient bei Bienen-Arbeiterinnen sollten allerdings noch nicht an dieser Stelle besprochen werden.*

*Alternativ können Sie auf eine quantitative Betrachtung auch verzichten, diesen Abschnitt 2.1 ignorieren und in Abschnitt 4 (Kooperation und Altruismus) lediglich erwähnen, dass Kinder*

mit jedem Elternteil jeweils die Hälfte ihrer Erbinformation teilen, mit ihren Großeltern bzw. Cousins/Cousinen entsprechend weniger.

Der Verwandtschaftskoeffizient  $r$  gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit der zwei Individuen ein bestimmtes Allel aufgrund gemeinsamer Abstammung tragen.

**Eltern und deren Kinder:**

Weil bei der Meiose nach der Reduktionsteilung nur noch die Hälfte der eigenen Allele in die Keimzelle gelangt, erhält ein Nachkomme je 50 % seiner Allele von jedem Elternteil. *Wenn man dabei vernachlässigt, dass das Y-Chromosom wesentlich weniger Gene trägt als das X-Chromosom, gilt die Angabe 50 % wörtlich für jeden Nachkommen.*

Der Verwandtschafts-Koeffizient zwischen Elternteil und Kind beträgt 50 % bzw. 0,5.

**Vollgeschwister:**

Geschwister mit den selben Eltern haben im statistischen Mittel 50 % der Allele gemeinsam. *Bei Geschwistern usw. ist die Prozentangabe ein theoretischer Wert, der nur bei sehr großen Zahlen an Individuen erreicht wird. Einzelne Vollgeschwister können in ihren Allelen auch zu 43 % oder zu 67 % übereinstimmen, je nachdem wie oft sie von jedem Elternteil zufällig die gleichen Allele bekommen haben oder nicht.*

Der Verwandtschafts-Koeffizient zwischen Vollgeschwistern liegt – im statistischen Mittel – bei 50 % bzw. 0,5.

**Großeltern und Enkel:**

Jedes Großeltern teil hat 50 % seiner Allele an das eigene Kind weitergegeben; dieses gibt wiederum 50 % seiner Allele an das Enkelkind weiter, das sind im statistischen Mittel 25 % der Allele von jedem Großeltern teil.

Der Verwandtschafts-Koeffizient zwischen einem Großeltern teil und einem Enkelkind liegt – im statistischen Mittel – bei 25 % bzw. 0,25.

**Onkel/Tante und Neffe/Nichte:**

Ein Individuum stimmt mit einem Kind seines Vollgeschwisters – im statistischen Mittel – zu einem Viertel überein:  $r = 0,25$  (25 %).

*Bei den oben genannten Beispielen kann die Herleitung des Verwandtschafts-Koeffizienten von den Kursteilnehmern gut nachvollzogen werden. Die folgende Tabelle kann zur Verfügung gestellt werden, stellt aber keinen Lerninhalt dar.*

Verwandtschaftsverhältnis	$r =$	Übereinstimmung (real* bzw. statistisch)
eineiige Zwillinge	1,00	100 %*
Elternteil und Kind	0,50	50 %*
Vollgeschwister	0,50	50 %
Halbgeschwister	0,25	25 %
Großeltern teil und Enkelkind	0,25	25 %
Onkel/Tante und Neffe/Nichte	0,25	25 %
Cousin/Cousine 1. Grades untereinander	0,125	12,5 %
Urgroßeltern teil und Urenkelkind	0,125	12,5 %

## 2.2 Kosten-Nutzen-Betrachtung

*Streng genommen führen die Kursteilnehmer letztlich nur eine Kosten-Nutzen-Betrachtung durch (wie das im G8-Lehrplan formuliert war), eine echte Analyse müsste erheblich genauer durchgeführt werden und sprengt den Rahmen des Schulunterrichts.*

### Prinzip:

Für ein bestimmtes Verhalten werden die Kosten (z. B. Energieeinsatz, Zeitaufwand, Verzicht, Gefahren) dem Nutzen (z. B. Nahrungsversorgung oder Erhalt bzw. Steigerung der Fitness) gegenübergestellt. Die Kosten beeinträchtigen die Überlebens-Chancen, der Nutzen erhöht sie. Die Selektion bevorzugt solche Verhaltensweisen, bei denen (zumindest langfristig) der Nutzen größer ist als die Kosten und die somit einen adaptiven Wert besitzen.

### Beispiel zur Veranschaulichung:

Amselmännchen besetzen Reviere. Indem sie in kurzen Abständen laut singen und sich dabei oft auf einer hohen Warte sehen lassen, markieren sie ihr Revier. Gegen Eindringlinge verteidigen sie es durch Drohen bzw. Kampf. Die Kosten dabei sind erheblich, denn der laute Gesang benötigt viel Energie, Singen und Sich-Sehen-Lassen bindet Zeit, die nicht für die Nahrungssuche zur Verfügung steht, auf der Warte ist das Männchen auch für Fressfeinde gut sichtbar, im Kampf können die Tiere verletzt werden. Der Nutzen besteht in einem Revier, das gute Nistmöglichkeiten sowie genügend Nahrung für beide Elterntiere und den Nachwuchs bereitstellt.

## 2.3 Optimalitätsmodell

In einem Optimalitätsmodell werden die wesentlichen Kosten-Faktoren wie auch der Nutzen quantitativ oder halbquantitativ einander gegenübergestellt, z. B. in Form eines Diagramms. Damit können die Werte für ein optimales Verhältnis von Kosten und Nutzen graphisch ermittelt werden.

Hierbei ist zu beachten, dass die Natur nie auf Nutzen-Maximierung abzielt, sondern auf Optimierung des Kosten-Nutzen-Verhältnisses (= bester Kompromiss zwischen Kosten und Nutzen = maximaler Fitnessgewinn), wobei in der Realität das Optimum meist nicht genau getroffen wird.

Optimalitätsmodelle ermöglichen Vorhersagen und können deshalb experimentell überprüft werden, indem z. B. ein Kostenfaktor künstlich verändert wird (z. B. anderes Nahrungsangebot, andere Färbung). Damit können die Vorhersagen des konkreten Modells verifiziert oder falsifiziert werden.

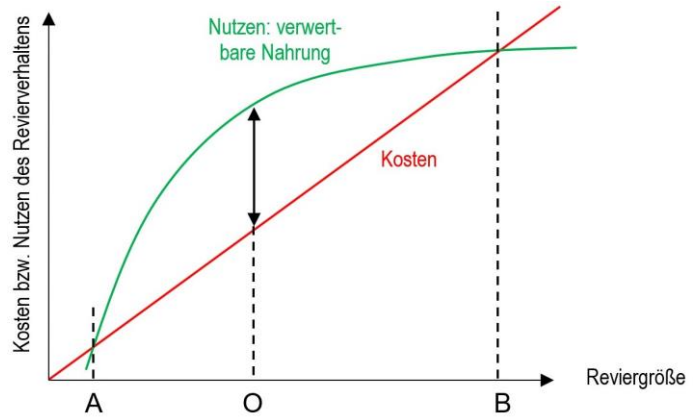
Drei Hauptkomponenten bestimmen ein Optimalitätsmodell:

- die „Währung“: z. B. Energieeinsatz, Zeitaufwand, Risiko von Verletzung und Tod
- die „Zwänge“, also die Gegebenheiten des Körpers wie die Größe des Magens oder die Tragfähigkeit der Flügel
- die „Entscheidungsvariable“: z. B. Wahl der Größe einer Beute, Entscheidung zum Abbruch der Nahrungssuche, Wahl der Reviergrenzen

### Beispiel zur Veranschaulichung: Revierverhalten bei der Amsel

Im folgenden Diagramm sind die Kosten zusammengefasst. Als Nutzen ist die von der Amselfamilie verwertbare Menge an Nahrung eingetragen (die Kurve erreicht einen maximalen Wert, weil die Tiere nicht mehr als eine bestimmte Menge verzehren können). Das Revierverhalten hat nur dann einen adaptiven Wert, wenn der Nutzen die Kosten übersteigt (= Bereich zwischen A und B). Das Optimum liegt dort, wo zwischen A und B die Differenz zwischen Kosten und Nutzen am größten ist (= O).





Link zur **Abbildung** [\[docx\]](#) [\[jpg\]](#)

[ergänzt nach einer Darstellung in Biologie 12 Bayern, Buchner Verlag 2024, S. 283, B4]

In biologie heute, Westermannverlag 2024, Seite 255 ist in M3 eine Graphik zur optimalen Reviergröße darstellt.

## 2.4 Vergleichende Methoden (fakultativ)

*Ich bin mir nicht sicher, was mit der LehrplanPLUS-Formulierung „vergleichende Methode“ hier konkret gemeint ist. Vielleicht, dass das Verhalten nah verwandter Arten miteinander verglichen wird. Ich empfehle, die Lehrplan-Formulierung „ggf.“ wörtlich zu nehmen und diesen Abschnitt einfach wegzulassen.*

## 3 Überleben des Individuums

(ca. 3 Stunden)

Inhalte zu den Kompetenzen	Kompetenzerwartungen: Die Sch. ...
Überleben des Individuums: energieeffizientes Verhalten, Nahrungserwerb, Habitatwahl, ggf. weitere	wenden Methoden der verhaltensökologischen Forschung an, um Verhaltensweisen zum Überleben des Individuums [...] zu analysieren und deren Bedeutung für die Weitergabe der genetischen Information zu erklären. <i>erklären Sachverhalte aus proximaler und ultimer Sicht, ohne dabei finale Begründungen zu nutzen. (Lernbereich 1)</i>

*Voraussetzung für eine erfolgreiche Aufzucht von Nachkommen ist das Überleben der Eltern, das von unterschiedlichen Faktoren abhängt, von denen mindestens die drei im LehrplanPLUS genannten besprochen werden sollen. Die Formulierung „Überleben des Individuums“ weist darauf, dass an dieser Stelle nicht die Population im Fokus der Betrachtungen steht, sondern das Individuum. Dies entspricht dem Wandel der Betrachtungsweise in der Wissenschaft weg von der Gruppenselektion hin zur Individual-Selektion. Zudem ist es methodisch besser, konkret die Situation des Individuums zu betrachten statt über statistische Durchschnittswerte, mit denen die Verhältnisse größerer Gruppen beschrieben werden.*

*Hinweis: Der britische Evolutionsbiologie Richard Dawkins wäre mit der LehrplanPLUS-Formulierung nicht einverstanden, denn er hat 1976 in seinem Buch „Das egoistische Gen“ („The Selfish Gene“) überzeugend dargestellt, dass die Selektion eigentlich nur auf der Ebene der Gene greift, wobei die Lebewesen lediglich „Vehikel“ darstellen, welche dafür sorgen, die Gene (genauer: die erfolgreichen Allele) weiter zu erhalten. Aber ich denke, man kann die Selektion auch auf anderen Ebenen diskutieren (man wird damit halt früher an die Grenzen stoßen als auf der Ebene der Gene). Der Lehrkraft bleibt hier ohnehin keine Wahl, denn der Lehrplan schreibt hierfür die Ebene des Individuums vor.*

Das von Darwin formulierte Prinzip der natürlichen Selektion fördert Angepasstheiten, die das Überleben des Individuums fördern.

### 3.1 Energieeffizientes Verhalten

Der Energiehaushalt hängt von zwei Faktoren ab: von der Beschaffung von Energiestoffen durch die Nahrung sowie von der Entwertung dieser Energie durch Lebensvorgänge. Optimierung kann also einerseits durch Optimierung bei der Beschaffung von Energie (in Form energiereicher Nahrung) und andererseits durch Minimierung des Energiebedarfs erreicht werden.

Energieeffizientes Verhalten sorgt dafür, dass der Energiebedarf des Individuums möglichst gering ist. Dadurch wird letztlich der Nahrungsbedarf gesenkt.

*Achten Sie streng auf korrekte Fachsprache! Energie kann weder erzeugt, noch vernichtet (verbraucht), sondern nur von einer Form in die andere umgewandelt werden. Seit einiger Zeit wird die Umwandlung wertvoller Energieformen (z. B. chemische Energie in Nährstoffen) in weniger wertvolle bzw. nicht verwertbare Energieformen (wie Wärme-Energie) als Energie-Entwertung bezeichnet.*

#### 3.1.1 Winterschlaf

Stoffwechsel-Vorgänge sind temperaturabhängig: Je höher die Temperatur ist, desto intensiver laufen sie ab.

In der kalten Jahreszeit halten Igel Winterschlaf, indem sie aktiv ihre Körpertemperatur auf Werte bis knapp über 0 °C absenken. Dadurch reduzieren sie ihre Stoffwechselvorgänge massiv und senken damit entsprechend massiv ihren Energiebedarf. Auf diese Weise genügen ihnen die Energievorräte, die sie sich im Herbst angefressen haben, um den Winter zu überdauern.

Bei Störung von außen werden Hormone ausgeschüttet, die dafür sorgen, dass durch Abbau von erheblichen Mengen an Fett der Körper rasch wieder auf Normaltemperatur erwärmt wird. Deshalb verhungern Igel, wenn sie im Winterschlaf häufig gestört werden.

Weitere Säugetiere, die Winterschlaf halten, sind Siebenschläfer, Haselmaus, Murmeltier und manche Fledermäuse.

Kolibris fahren bei Nahrungsmangel oder zu kalter Witterung ihren Stoffwechsel zurück und verfallen in eine aktiv erreichte Kältestarre, die dem Winterschlaf ähnelt.

#### 3.1.2 Sundkrähen und Wellhornschnellen

Der Biologie Reto Zach von der Universität von British Columbia in Vancouver beobachtete Sundkrähen (*Corvus caurinus*) bei der Nahrungsbeschaffung: Sie suchten bei Ebbe am Meeresufer nach Wellhornschnellen, packten eine und ließen sie auf einen nahegelegenen Felsen fallen. Mit etwas Glück sprang dabei die Kalkschale auf und die Krähen konnten das Weichtier verzehren. In der Regel waren mehrere Fallversuche nötig, um das Gehäuse zu knacken.

Zach beobachtete, dass die Krähen möglichst große Schnecken bevorzugten und diese aus etwa 5 Metern Höhe auf den Felsen fallen ließen. Er vermutete darin eine Optimierung und untersuchte das Verhalten experimentell:

Er ließ Wellhornschnellen unterschiedlicher Größe auf eine Plattform fallen, die in der Höhe verstellbar war, und zählte die Anzahl der Fallversuche bis zum Knacken des Gehäuses. Dies testete er bei Fallhöhen zwischen 1 und 15 Metern. Er fand heraus, dass die Schalen großer Wellhornschnellen bei einer Fallhöhe von 5 Metern nach durchschnittlich 6 Fallversuchen zerbrochen waren; eine weitere Steigerung der Fallhöhe erbrachte eine nur unerhebliche Verringerung der nötigen Fallversuche. Bei Fallhöhen unter drei Meter waren erheblich mehr Fallversuche notwendig.

Die Gehäuse kleiner Wellhornschncken zerbrechen nach durchschnittlich 10 Fallversuchen erst bei einer Fallhöhe von 8 Metern.

Das mehrfache Aufsteigen auf mehrere Meter über dem Felsen kostet die Krähen relativ viel Energie. Sie wählen große Wellhornschncken, bei denen die optimale Fallhöhe erheblich niedriger liegt als bei kleinen Schncken und bei denen die Schalen bereits bei weniger Fallversuchen zerbrechen. Fallhöhen unter 5 Metern werden nicht gewählt (sie würden zu viele Fallversuche nötig machen), Fallhöhen über 5 Metern auch nicht (der für das Aufsteigen in größere Höhe nötige Energiebedarf geht nicht mit einer entsprechenden Steigerung des Erfolgs einher). Die Sundkrähen optimieren also ihren Energieeinsatz bei der Nahrungsbeschaffung.

[vgl. auch Buchner-Buch, Seite 282, M1; dort ist eine detaillierte Graphik dazu abgebildet; eine alternative Abbildung finden Sie in Biosphäre 12, Cornelsen-Verlag, auf Seite 216]

### 3.1.3 Optimale Bewegung

Geier suchen ihre Nahrung, indem sie hoch in der Luft weite Kreise ziehen. Jeder Flügelschlag, den sie dabei machen, kostet viel Energie. Deshalb nutzen sie Aufwinde, die an bestimmten Orten (z. B. vor Felswänden) und zu bestimmten Tageszeiten besonders effektiv sind (Segelflug).

## 3.2 Nahrungserwerb

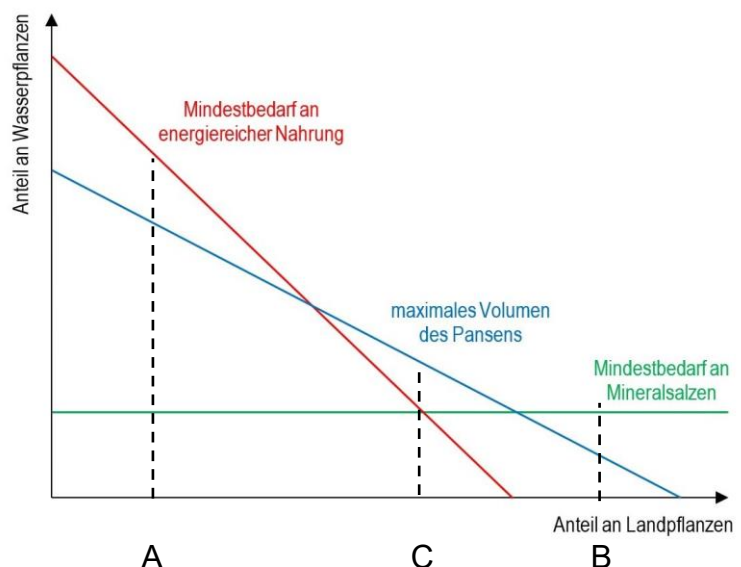
Der Nahrungserwerb dient der Beschaffung von Baustoffen und Energieträgern.

### 3.2.1 Elche

Der Elch (*Alces alces*) stellt die größte lebende Hirschart dar; er bewohnt die nördlichen Regionen von Nordamerika, Europa und Asien. An Land fressen Elche gezielt besonders energiereiche Pflanzennahrung wie junge Baumtriebe. Als einzige Hirschart nehmen Elche auch unter Wasser Nahrung auf; die Wasserpflanzen enthalten zwar wenig energiereiche Stoffe, dafür aber reichlich Mineralsalze (v. a. Natrium-Ionen). Der Pansen der Elche ist relativ klein, was damit zusammen hängt, dass die energiereiche Nahrung ziemlich schnell verdaut wird.

Um den Energiebedarf des Körpers zu decken, müssen Elche genügend Landpflanzen äsen; um ihren Mineralsalzbedarf zu decken, müssen sie genügend Wasserpflanzen verzehren. Der kleine Pansen begrenzt die Nahrungsmenge, die maximal aufgenommen werden kann.

[nach einer Darstellung in Biologie 12 Bayern, Buchner Verlag 2024, S. 279, B6]



Link zur **Abbildung** (ohne gestrichelte Linien und Buchstaben) [\[docx\]](#) [\[jpg\]](#)

**Filmdoku** (3:28): Mai mit Biss – Wolf auf der Jagd

<https://www.youtube.com/watch?v=L7IK9EKFCmw>

Ab 1:00 sieht man eine Elchkuh bei der Nahrungsaufnahme im Wasser

Optimalitätsmodell:

„Währung“: Energiebedarf, Mineralsalzbedarf

„Zwänge“: kleine Füllmenge des Pansens

„Entscheidungsvariable“: Nahrungsaufnahme an Land oder im Wasser

Einhilfen für die Kursteilnehmer zur Interpretation:

Fall A: geringer Anteil an Landpflanzen

Bereits bei einer geringen Menge an Wasserpflanzen wird der Mindestbedarf an Mineralsalzen gedeckt (Schnittpunkt der gestrichelten Linie mit der grünen Linie). Bei einer Steigerung des Anteils an Wasserpflanzen wird auch der Energiebedarf weiter gedeckt. Damit der Mindestbedarf an energiereicher Nahrung gedeckt wird (Schnittpunkt der gestrichelten Linie mit der roten Linie), müssten allerdings mehr Wasserpflanzen aufgenommen werden, als der Pansen fassen kann. Bei A ist der Anteil an Landpflanzen in der Nahrung in jedem Fall zu gering für die Versorgung mit energiereicher Nahrung.

Fall B: hoher Anteil an Landpflanzen

Der Bedarf an energiereicher Nahrung ist weit über das Minimum hinaus gedeckt. Aber zur Deckung des Mineralsalzbedarfs müssten mehr Wasserpflanzen aufgenommen werden, als der Pansen fassen kann. Bei B ist der Anteil an Wasserpflanzen in jedem Fall zu gering für die Versorgung mit Mineralsalzen.

Fall C: mittlerer Anteil an Landpflanzen

Bereits bei einem geringen Anteil an Wasserpflanzen wird der Mindestbedarf an Mineralsalzen gedeckt. Gleichzeitig ist auch der Mindestbedarf an energiereicher Nahrung aus Landpflanzen gedeckt, ohne die Kapazität des Pansens ganz auszuschöpfen. Es kann also über den Minimalbedarf hinaus Nahrung aufgenommen werden. Dies unterstützt das Wachstum und die Gesundheit des Elchs.

### 3.2.2 Nektarsammeln bei Honigbienen

*Das Beispiel passt eigentlich nicht genau zur Vorgabe „Überleben des Individuums“, weil Honigbienen nicht nur für sich selbst, sondern auch für andere Mitglieder des Stocks Nahrung sammeln. Aber das sollte man nicht so eng sehen. Zwar sind mit keine Untersuchungen zum Sammelverhalten von Solitärbienen bekannt, aber das unten stehende Diagramm wird wohl auch für sie gelten; dann wäre man wieder auf der Ebene des Individuums.*

Eine gewisse Zeitspanne ihres Lebens widmen Arbeiterinnen der Honigbiene dem Sammeln von Pollen und Nektar. Hier soll nur das Sammeln von Nektar betrachtet werden, der durch seinen hohen Zuckergehalt einen hohen Energiegehalt besitzt. Je mehr Nektar eine Biene gesammelt hat, desto schwerer wird sie, desto mehr Energie benötigt sie zum Fliegen. Bei einem zu lang ausgedehnten Sammelflug würde sie den größten Teil des Nektars für ihren eigenen Flug benötigen. Der Netto-Gewinn an Nektar ergibt sich aus der Menge des gesammelten Nektars abzüglich der für den Flug benötigten Nektarmenge. Es gibt also einen optimalen Kompromiss zwischen „möglichst viel Nektar sammeln“ und „möglichst wenig Energie für das Fliegen einsetzen“.

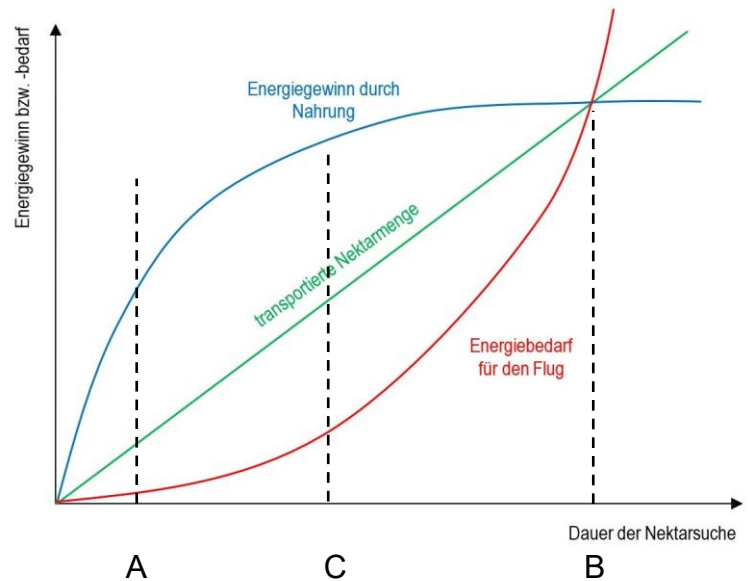
Optimalitätsmodell:

„Währung“: Energiebedarf für den Flug

„Zwänge“: Gewicht des Nektars

„Entscheidungsvariable“: optimales Frachtgewicht bzw. optimale Dauer des Sammelflugs

[verändert, nach einer Darstellung in Biologie 12 Bayern, Buchner Verlag, 2024, S. 312, B1]



Link zur **Abbildung** (ohne gestrichelte Linien und Buchstaben) [\[docx\]](#) [\[jpg\]](#)

### Einhilfen zur Interpretation:

#### Fall A: geringe Dauer des Sammelflugs

Der Energieaufwand für den Flug ist gering, der Energiegewinn ist zwar relativ hoch, aber die absolute Menge des eingetragenen Nektars ist gering.

#### Fall B: lange Dauer des Sammelflugs

Die gesammelte Nektarmenge ist zwar groß, wird aber vollständig für den Flug verwendet, sodass kein Nettogewinn übrig bleibt.

#### Fall C: mittlere Dauer des Sammelflugs

Hier ist die Differenz zwischen Energieaufwand und Energiegewinn (Abstand zwischen der roten und der blauen Linie) am größten.

## 3.2.3 Austernfischer

In biologie heute, Westermannverlag 2024, Seite 256 ist in M4 das Beispiel von Austernfischern dargestellt, die Muscheln öffnen, um an deren Fleisch zu gelangen. Zwei Diagramme zeigen die Größenverteilung der vorhandenen bzw. der geöffneten Muscheln (bei zu kleinen Muscheln lohnt sich die Arbeit nicht, weil zu wenig Fleisch erbeutet wird, bei zu großen auch nicht, weil die Schale zu dick ist.)

## 3.3 Habitatwahl

Das Habitat ist der Aufenthaltsbereich einer Art innerhalb eines Biotops. Ein Habitat kann für das gesamte Leben, für eine längere Spanne während des Lebens oder für eine kurze Aufenthaltsdauer gewählt werden.

### 3.3.1 Zecken: temporäre Habitate

Zecken bilden eine Ordnung innerhalb der Klasse der Spinnentiere. Die häufigste Art in Europa ist der Gemeine Holzbock (*Ixodes ricinus*), der Säugetiere befällt und ihr Blut saugt. Dies muss in einem Zeckenleben mindestens drei Mal geschehen.

Zunächst wird als Habitat ein Startplatz gewählt, meist die Spitze eines Grashalms. Je höher dieser Platz liegt, desto größer kann der Wirtsorganismus sein, aber desto größer ist auch die Gefahr, dass die Zecke austrocknet.

Ein vorbei streifendes Säugetier wird durch ein chemisches Signal erkannt: eine winzige Menge an Buttersäure, die in seinem Schweiß vorkommt. Dann geht die Zecke auf den Wirtsorganismus

mus über und sucht auf ihm ein geeignetes Habitat zum Blutsaugen. Das Habitat soll möglichst eine hohe Temperatur und eine hohe Feuchtigkeit aufweisen sowie eine dünne Haut (das ist beim Menschen vor allem in der Leisten- und Kniekehle, an den Haaransätzen gewährleistet). Dort wird der Stechapparat angesetzt und die mehrere Tage dauernde Blutmahlzeit durchgeführt.

### 3.3.2 Grasfrosch: Habitate für Lebensabschnitte

Der Grasfrosch (*Rana temporaria*) laicht im Februar und März in stehenden oder langsam fließenden Gewässern ab. Die aus den befruchteten Eiern schlüpfenden Kaulquappen bewohnen dieses Gewässer als Habitat während ihrer gesamten Entwicklung. Sie nehmen zunächst Algen mit ihren kleinen Mund auf, in späteren Stadien auch tierische Nahrung, darunter auch den Laich von Amphibien, die später ablaichen.

Wenn sie eine Größe von eineinhalb Zentimetern erreicht haben und die Metamorphose zum (winzigen) Frosch vollzogen ist, verlassen sie das Gewässer, entfernen sich weit von ihm und wählen ein Dauerhabitat in feuchten Wiesen, Gärten oder Wäldern.

Auf diese Weise wird Konkurrenz zwischen Jung- und Alttieren vermieden.

### 3.3.3 Hirsche: Habitate in Abhängigkeit vom Fressfeind

Hirsche weiden gern auf offenen Wiesen in Waldnähe, weil dort die Nahrung gehaltvoller ist als im Wald selbst.

Wenn im gleichen Biotop Wölfe vorkommen, vermeiden die Hirsche den Aufenthalt auf offenen Wiesen und wählen als Habitat den Wald. Die Gefahr durch den Fressfeind, der die Hirsche auf der Wiese erheblich leichter entdeckt und erjagt als im Wald, überwiegt hierbei den Nutzen durch das bessere Nahrungsangebot.

### 3.3.4 Größe des Habitats

Bei einer Neubesiedlung werden zunächst die Habitate besetzt, die mit den besten Ressourcen ausgestattet sind. Solche Habitate können vergleichsweise klein sein. Habitate mit geringerer Ausstattung an Ressourcen müssen eine größere Fläche haben, damit insgesamt genügend Ressourcen zum Überleben vorhanden sind.

Beispiele für Reviergrößen:

Wölfe in der Schweiz: 350 km<sup>2</sup>

Amselmännchen in der Großstadt: 2000 m<sup>2</sup>

Wölfe in den Abruzzen: 120-180 km<sup>2</sup>

Amselmännchen im Buchenwald: 12 000 m<sup>2</sup>

## 3.4 Weitere Lebensbereiche

(fakultativ)

*Der LehrplanPLUS stellt frei, Beispiele aus weiteren Lebensbereichen zu thematisieren wie z. B. optimierte Methoden im Umgang mit Fressfeinden. Dies kann aber auch an anderer Stelle bei der Behandlung eines anderen Gesichtspunkts (z. B. kooperatives Verhalten) geschehen.*

*Der folgende Link führt zu einem Arbeitsblatt zur **Begabtenförderung**, in dem es um epigenetische Markierung geht, die bei Tüpfelhyänen mit dem sozialen Status korrelieren:*

**Arbeitsblatt plus** Sozialer Status epigenetisch [\[docx\]](#) [\[pdf\]](#)

## 4 Kooperation und Altruismus

(ca. 3 Stunden)

Inhalte zu den Kompetenzen	Kompetenzerwartungen: Die Sch. ...
Kooperation und Altruismus: bei Nahrungserwerb, Verteidigung, Jungenaufzucht, ggf. weitere	wenden Methoden der verhaltensökologischen Forschung an, um Verhaltensweisen zum Überleben des Individuums bei Kooperation [...] zu analysieren und deren Bedeutung für die Weitergabe der genetischen Information zu erklären. <i>erklären Sachverhalte aus proximaler und ultimer Sicht, ohne dabei finale Begründungen zu nutzen. (Lernbereich 1)</i>

Während es in Abschnitt 3 um das Überleben des Individuums ging, wird ab hier seine Gesamtfitness in den Fokus genommen. Im Abschnitt 4 wird Verhalten betrachtet, das vordergründig uneigennützig erscheint, es wird also die indirekte Fitness diskutiert und zwar in mindestens drei Lebensbereichen. Weil Kooperation und Altruismus bei Primaten nur im eA-Kurs ein eigenes Kapitel gewidmet ist, sollten **im gA-Kurs** im Abschnitt 4 auch Beispiele von Primaten thematisiert werden (Infos in Abschnitt 8).

### 4.1 Begriffsklärung

Kooperation bedeutet gegenseitige Hilfe innerhalb der selben Art (intraspezifisch). Charakteristisch für kooperatives Verhalten (= Mutualismus = Hilfe auf Gegenseitigkeit) ist, dass alle Beteiligten davon unmittelbar profitieren bzw. der Helfer durch sein Verhalten keine zusätzlichen Kosten auf sich nimmt.

Altruismus (*alter*, lat.: der Andere) dagegen ist ein uneigennütziges Verhalten eines Individuums (= Geber, Helfer) zum Wohl anderer Individuen der gleichen Art (= Empfänger), bei dem der Geber keinen unmittelbaren Profit erzielt. In der Regel wird durch altruistisches Verhalten die Fitness der Empfänger auf Kosten des Gebers erhöht.

Zur Erklärung von Altruismus gibt es vor allem zwei Erklärungs-Ansätze:

- Verwandten-Selektion (englisch: *kin selection*): Der altruistische Geber hilft sehr nahen Verwandten (Eltern, Geschwistern) bei der Jungenaufzucht. Weil dabei der Verwandtschafts-Koeffizient  $r$  relativ groß ist, unterstützt der Geber die Weitergabe eines Teils seiner eigenen Allele in die nächste Generation.  
*Sie können auf die quantitative Betrachtung ( $r$ ) auch verzichten. Es genügt auch, wenn den Kursteilnehmern bewusst ist, dass Kinder mit jedem Elternteil jeweils die Hälfte ihrer Erbinformation teilen, mit ihren Großeltern bzw. Cousins/Cousinen entsprechend weniger.*
- Reziproker Altruismus (reziprok: wechselseitig, gegenseitig): Der altruistische Geber ist dabei nicht nah mit dem Empfänger verwandt. Hierbei kann der Geber mit hoher Wahrscheinlichkeit damit rechnen, dass er zu einem anderen Zeitpunkt die Rolle des Empfängers einnimmt, d. h. dass er seine altruistische Hilfeleistung zurück erhält. Diese Strategie\* wird im Englischen auch mit „*tit for tat*“ bezeichnet (eigentlich: *this for that* im Sinne von „Wie du mir, so ich dir.“).

\* „Strategie“ ist streng genommen ein finalistischer Begriff, der bei evolutionsbiologischer Argumentation nichts verloren hat. Besser wäre „Methode“. Man sollte diesen Aspekt mit den Kursteilnehmern kurz diskutieren und sie auffordern, bei der nächsten Verwendung des Begriffs „Strategie“ Einspruch zu erheben.

William Donald „Bill“ Hamilton (1936-2000) veröffentlichte 1968 in seiner Doktorarbeit die nach ihm benannte Hamilton-Regel: Die **Gesamtfitness** eines Lebewesens kann als die Anzahl der eigenen Allele, die an die nachfolgende Generation weitergegeben wird, gemessen werden. Die Hamilton-Regel wird von der Wissenschaft heute allerdings stark kritisiert.

John Maynard Smith benannte die Komponenten der **Gesamtfitness**: **direkte** und **indirekte** Fitness. *Diese drei Begriffe stehen nicht im LehrplanPLUS, könnten aber hilfreich sein, um den Effekt des Altruismus besser zu verstehen.*

Der große Evolutionsbiologe Richard Dawkins kritisiert diesen Ansatz, bei dem die Selektion auf der Ebene des Individuums bzw. der Gruppe ansetzt. Dawkins sieht vielmehr die Wirkung der Selektion auf der Ebene des einzelnen Allels (vgl. sein grundlegendes Werk „Das egoistische Gen“, 1976). Nach seiner Ansicht ist die Verwandtenselektion zwar nicht falsch, aber nicht ganz bis zu Ende gedacht.

## 4.2 Nahrungserwerb

### 4.2.1 Rudeljagd

Beispiele: Wölfe, Löwinnen, Hyänen, Schimpansen, Orcas ...

Form: Kooperation

Kosten:

- Beute muss mit anderen geteilt werden
- Kommunikation notwendig (Kommunikations-Einrichtungen sind aufwendig; Beute wird ggf. durch Kommunikation gewarnt)
- Hierarchie notwendig, zumindest sehr effektiv (Aufstellung und Aufrechterhaltung sind energieaufwendig)

Nutzen:

- mehr Nahrungsquellen werden erschlossen (z. B. Beute, die so groß ist, dass sie von einem Individuum allein nicht erlegt werden kann); dadurch bessere Ernährungsmöglichkeiten für Muttertiere und Nachwuchs

**Filmdoku**: Wolfsrudel gegen Bisons (4:00)

<https://www.youtube.com/watch?v=QXrX-6XpKbU>

Ein Rudel Wölfe formiert sich zum Angriff, eine Herde Bisons formiert sich zur Verteidigung. Die Wölfe greifen die Bisons an, die sich eng zusammenhalten, einmal greifen sie die Wölfe an. Dann fliehen die Bisons, wobei ein Jungtier zurückbleibt und erfolgreich von den Wölfen erlegt wird. (Ton: englisch)

### 4.2.2 Vampirfledermäuse

Vampirfledermäuse bilden eine ausschließlich in Amerika beheimatete Unterfamilie der Fledermäuse. Sie sind die einzigen Säugetiere, die sich ausschließlich von Blut ernähren, das sie Säugetieren (wie z. B. Rindern) oder Vögeln entnehmen. Dazu schwärmen sie nachts aus ihren Gemeinschafts-Schlafplätzen aus. Ein Teil der Tiere einer Vampirfledermaus-Kolonie kehrt im Morgengrauen ohne Jagderfolg zurück, vor allem unerfahrene Jungtiere. Ohne Nahrungsaufnahme verlieren die Tiere sehr schnell an Gewicht und sterben nach kurzer Zeit. Hungerige Tiere betteln am Schlafplatz deshalb ihre Nachbarn um eine Blutmahlzeit an. In der Regel würgen diese eine Portion Blut hervor und füttern die hungrigen Tiere. Dadurch vermindern sie ihren eigenen Ernährungszustand, aber ohne ihr eigenes Überleben damit zu gefährden. Ohne diese Hilfe würden jährlich geschätzt 82 % der Tiere sterben, während die tatsächliche jährliche Sterberate bei etwa 24 % liegt. [vgl. dazu M3 auf Seite 287 im Buchner-Buch]



Form: reziproker Altruismus

Kosten: Der Geber verliert einen Teil seiner Nahrung.

Nutzen: Der Geber kann damit rechnen, im Falle einer erfolglosen Jagd selbst gefüttert zu werden.

### 4.2.3 Honigbiene

*Es kann auch sinnvoll sein, mehrere Lebensaspekte (Nahrungserwerb, Verteidigung, Jungenaufzucht) der Honigbienen zusammen zu besprechen und an das Ende des Abschnitts 4 zu stellen.*

Bei Honigbienen wird die Nahrung durch unfruchtbare Weibchen (Arbeiterinnen) beschafft, die einen Teil ihres Lebens als Sammlerinnen arbeiten. Diese Nahrungsbeschaffung stellt somit ein altruistisches Verhalten dar, weil die direkte Fitness von Individuen, die keine eigenen Nachkommen hervorbringen, gleich Null ist.

Form: Verwandten-Selektion

Kosten: hoher Energieaufwand für den Flug bei der Nahrungssuche; Gefahr durch Fressfeinde (z. B. den Bienenfresser, *Merops apiaster*, der in Südeuropa vorkommt)

Nutzen: Förderung der indirekten Fitness, weil der Verwandtschafts-Koeffizient zwischen den Arbeiterinnen und ihren Eltern ungewöhnlich hoch ist:

Das einzige fruchtbare Weibchen (Königin) ist diploid und gibt somit 50 % ihrer Allele an ihre Nachkommen weiter. Die Männchen (Drohnen) sind haploid und geben somit 100 % ihrer Allele an ihre Nachkommen weiter. Daraus ergibt sich ein Verwandtschafts-Koeffizient von  $r = 0,75$  (bzw. 75 %).

[vgl. dazu M2 auf Seite 287 im Buchner-Buch]

Die gleichen Verhältnisse finden sich auch bei **Ameisen**, bei denen ebenfalls aus befruchteten Eizellen diploide Weibchen entstehen und aus unbefruchteten Eizellen haploide Männchen.

## 4.3 Verteidigung

### 4.3.1 Termiten

*Es kann auch sinnvoll sein, mehrere Lebensaspekte (Nahrungserwerb, Verteidigung, Jungenaufzucht) der Termiten zusammen zu besprechen und an das Ende des Abschnitts 4 zu stellen.*

Termiten leben, ähnlich wie Ameisen, in Staaten, sind aber nicht näher mit ihnen verwandt, sondern stehen den Schaben nahe. Ein Termitenstaat kann mehrere Millionen Individuen umfassen, die drei sogenannte Kasten bilden, in denen jeweils beide Geschlechter vertreten sind: Geschlechtstiere (die Königin besitzt einen abstrus angeschwollenen Hinterleib zur massenhaften Produktion von Eiern und wird in der Regel von genau einem Männchen begattet), Arbeiter und Soldaten. Die Soldaten weisen einen besonderen Körperbau auf, der Anpassungen an die Verteidigung zeigt, bei den meisten Termitenarten v. a. einen extrem vergrößerten Kopf mit sehr starken Beißwerkzeugen (Mandibeln). Die Soldaten vieler Arten besitzen am Kopf eine Giftdrüse, mit deren Sekret Feinde bekämpft werden. All dies dient v. a. der Verteidigung des Nestes gegen Eindringlinge.

Form: Verwandten-Selektion

Kosten: hoher Energieaufwand bei der Entwicklung der körpereigenen Waffen und bei der Abwehr, Verletzungs-Risiko

Nutzen: Förderung der indirekten Fitness, weil die unfruchtbaren Soldaten mit ihren Eltern bzw. Geschwistern einen hohen Verwandtschafts-Koeffizienten von  $r = 0,5$  haben (beide Geschlechter sind diploid)

### 4.3.2 Honigbienen

*Es kann auch sinnvoll sein, mehrere Lebensaspekte (Nahrungserwerb, Verteidigung, Jungenaufzucht) der Honigbienen zusammen zu besprechen und an das Ende des Abschnitts 4 zu stellen.*

Einen Teil ihres Lebens verbringen die unfruchtbaren Arbeiterinnen als Wächterinnen vor dem Eingang zum Bienenstock, um Eindringlinge zu vertreiben. Außerdem ist jede Arbeiterin imstande, mit ihrem Stachel Feinde zu bekämpfen. Der Stachel kann sogar die relativ dicke Haut von Säugetieren mühelos durchdringen. Dann wird das Gift eingespritzt. Der Stachel kann aus der Säugetierhaut – im Gegensatz zum glatten Wespenstachel – nicht mehr herausgezogen werden, weil er an seiner Spitze Widerhaken besitzt. Beim Versuch des Gestochenen, die Biene zu entfernen, wird oft der gesamte Stechapparat samt Giftdrüse herausgerissen; in der Regel stirbt eine Biene nach dem Stich. Dennoch überwiegt auch bei diesem Opfertod der Nutzen in Form indirekter Fitness die hier maximalen Kosten. (Details: vgl. 4.2.3)

### 4.3.3 Huftiere

Huftiere leben in Herden und verteidigen sich kooperativ gegen Fressfeinde, beispielsweise Bisons gegen Wölfe. Dabei werden Jungtiere und schwangere Weibchen in die Mitte genommen, während außen herum die übrigen Individuen mit Hufritten und dem Einsatz der Hörner Angriffe abwehren. (Die Strategie\* der Wölfe besteht darin, diese Formation zu stören und einzelne Tiere von der Gruppe zu isolieren.)

\* „Strategie“ ist streng genommen ein finalistischer Begriff, der bei evolutionsbiologischer Argumentation nichts verloren hat. Besser wäre „Methode“. Man sollte diesen Aspekt mit den Kursteilnehmern kurz diskutieren und sie auffordern, bei der nächsten Verwendung des Begriffs „Strategie“ Einspruch zu erheben.

Form: Kooperation (innerhalb der Gruppe der Kämpfer) bzw. Verwandten-Selektion (gegenüber den Jungtieren und schwangeren Weibchen)

Kosten: hohe Verletzungsgefahr für die außen befindlichen Individuen

Nutzen: Jungtiere und schwangere Weibchen werden geschützt, aber auch weniger Kämpfer fallen den Fressfeinden zum Opfer, so dass die indirekte Fitness der Kämpfer gesteigert wird.

### 4.3.4 Erdmännchen

Erdmännchen (*Suricata suricatta*) gehören zur Familie der Mangusten und damit (wie Hunde, Katzen und Bären) zur Ordnung der Raubtiere (Carnivora). Sie sind in Ostafrika beheimatet und leben in Gruppen von meist 4 bis 30 Tieren. Einige Tiere sitzen auf ihren Hinterbeinen vor dem gemeinsamen Bau und halten Ausschau nach Feinden. Bei dieser Tätigkeit wechseln sich die Tiere mehrmals täglich ab. Je nachdem, wo ein Fressfeind gesichtet wird (Raubvogel in der Luft, Schlange am Boden) geben die Wächter unterschiedliche Warnlaute von sich, deren Intensität von der Größe der drohenden Gefahr abhängt. Die Gruppe verschwindet bei akuter Gefahr im Bau bzw. formiert sich zu einem Angriff auf die Schlange. Während sie Wache halten, können die Tiere keine Nahrung suchen (v. a. Insekten).

Form: reziproker Atruismus

Kosten: Verzicht auf Nahrungssuche während der Wache; Energieaufwand für die aufmerksame Beobachtung der Umgebung; Fressfeind kann die aufgerichteten Tiere gut sehen und sie auch anhand ihrer Warnrufe gut orten

Nutzen: Schutz der gesamten Gruppe (z. B. bei der Nahrungssuche) und damit höhere Überlebens-Chancen

[vgl. dazu M4 auf Seite 277 im Buchner-Buch]

**Filmdoku** (4:26): Erdmännchen

<https://www.youtube.com/watch?v=vsWivaf9ZGY>

wocomoKIDS: Bereits in der ersten Minute werden verschiedene Verhaltensweisen der Erdmännchen gezeigt wie Wache stehen, Futtersuche und Säugen von Jungtieren. In der letzten Minute gibt es noch weitere Aufnahmen vom Wache stehen.

## 4.4 Jungenaufzucht

Bereits 1935 nannte der Amerikaner A. Skutch zehn Vogelarten, bei denen kinderlose Artgenossen die Eltern bei der Aufzucht der Jungtiere unterstützen. Mittlerweile sind solche Formen der Kooperation auch bei Säugetieren und Fischen nachgewiesen worden. Solche Tierarten bezeichnet man als Helfergesellschaften.

### 4.4.1 Graufischer

Der Graufischer (*Ceryle rudis*) ist eine Eisvogelart, die unter anderem in Ostafrika vorkommt. Die Weibchen dieser Vogelart brüten in Nisthöhlen. Etliche von ihnen werden dabei von Schlangen oder Waranen erbeutet, so dass ein Überschuss an Männchen entsteht. Manche dieser Männchen, die keine Partnerin gefunden haben, unterstützen brütende Paare bei der Aufzucht, indem sie kleine Fische fangen und sie an den Nachwuchs verfüttern. Der Einfluss der Helfer auf den Bruterfolg ist besonders hoch, wenn der Fischbestand gering und die Strecke zwischen Brutkolonie und Gewässer groß ist.

Form: Verwandten-Selektion

Kosten für den Helfer:

- Großer Aufwand an Energie; Risiko bei der Nahrungsbeschaffung für den Nachwuchs
- Verknappung der eigenen Nahrungs-Ressourcen

Nutzen für den Helfer:

- Erhöhung der indirekten Fitness, vor allem bei Hilfe für nahe Verwandte wie Eltern bzw. Vollgeschwister

[vgl. dazu M1 auf Seite 286 im Buchner-Buch]

### 4.4.2 Seychellen-Rohrsänger

Der Seychellen-Rohrsänger (*Acrocephalus sechellensis*) kommt nur auf einigen Inseln der Seychellen im Indischen Ozean vor. Brutpaare werden bei der Aufzucht ihrer Jungtiere unter bestimmten Umständen von einem oder mehreren rangniederen Weibchen unterstützt.

David Richardson von der University of Lund, Schweden, untersuchte mit seinem Team dieses altruistische Verhalten an 21 beringten Rohrsänger-Weibchen, deren Abstammung durch Gen-tests festgestellt wurde. Unabhängig von weiteren Faktoren (wie dem Alter der Helferin, der Anzahl der Küken, der Anzahl der fütternden Erwachsenen, der Qualität des Territoriums) leistete eine Helferin ihre Dienste nur bei dem Brutpaar, das sie selbst aufgezogen hatte. Pro Helferin erhöhte sich dadurch der Bruterfolg um 17 %.

Weiters wurde festgestellt, dass die altruistische Hilfe bei der Jungenaufzucht nur auf einer Insel stattfand, bei der sämtliche Territorien besetzt waren und somit Ressourcen-Knappheit herrschte (verschärft durch die Anlage von Kokosplantagen, die den Vögeln nicht als Lebensraum dienen können). Bei einer Umsiedlung auf benachbarte Inseln, auf denen der Seychellen-Rohrsänger zuvor nicht vorkam, zeigte sich dieses Helfer-Verhalten dagegen nicht (hier standen genügend Ressourcen zur Verfügung).

#### 4.4.3 Erdmännchen

(Vgl. 4.3.4) Die meisten Nachkommen (ca. 80 %) stammen vom dominanten Weibchen der Gruppe. Die untergeordneten Weibchen helfen bei der Jungenaufzucht mit. In seltenen Fällen (ca. 20 %) gelingt auch untergeordneten Weibchen ein Wurf mit Jungtieren. Dadurch entsteht ein Konflikt zwischen dem dominanten und dem untergeordneten Weibchen. In den ersten 24 Stunden nach der Geburt versuchen sie gegenseitig, die Neugeborenen des jeweils anderen Weibchens umzubringen. Das dominante Weibchen hat aber aufgrund seiner hohen sozialen Stellung bessere Chancen, untergeordnete Weibchen in dieser Phase aus der Gruppe zu vertreiben. Nach wenigen Tagen entspannt sich die Situation dann wieder.

Pro Jahr kann das dominante Weibchen bis zu drei Würfe mit je zwei bis vier Jungtieren absetzen. Das ist nur möglich, weil untergeordnete Weibchen bei der Aufzucht helfen.

**Filmdoku** (4:26): Erdmännchen

<https://www.youtube.com/watch?v=vsWivaf9ZGY>

wocomoKIDS: Bereits in der ersten Minute werden verschiedene Verhaltensweisen der Erdmännchen gezeigt wie Wache stehen, Futtersuche und Säugen von Jungtieren

#### 4.4.4 Schwanzmeisen

Die einheimischen Schwanzmeisen (*Aegithalos caudatus*) ernähren sich vor allem von kleinen Gliedertieren, die sie überwiegend auf den äußersten Spitzen dünner Zweige absammeln (Konkurrenz-Vermeidung). Bei der Balance helfen ihnen hierbei ihre besonders langen Schwanzfedern (kürzt man sie, sammeln sie ihre Nahrung nicht mehr an den Zweigspitzen). Außerhalb der Brutzeit leben sie in Schwärmen bis zu 30 Tieren in einem Territorium, das sie verteidigen.

Auch Schwanzmeisen bilden während der Brutzeiten eine Helfergesellschaft. Bei verschiedenen Individuen wurde gezählt, wie viele Fütterungen sie als Helfer pro Stunde leisteten, und der Verwandtschafts-Koeffizient zwischen ihnen und dem Brutpaar festgestellt. Dabei zeigte sich, dass die Helferaktionen umso häufiger waren, je größer der Verwandtschafts-Koeffizient war.

[vgl. dazu Aufgabe B2 auf Seite 318 im Buchner-Buch]

### 4.5 Eusoziale Gruppen (fakultativ)

*eu*, griech: gut; *socialis*, lat.: kameradschaftlich

*Eusozialität* wird im LehrplanPLUS nicht genannt und stellt somit keinen obligaten Lerninhalt dar. Bei genügend Interesse des Kurses und genügend Zeit kann es aber sinnvoll sein, diesen Begriff vorzustellen und Beispiele eusozialer Gruppen zu betrachten, wobei mehrere Lebensbereiche wie Nahrungsbeschaffung, Aufzucht des Nachwuchses und ggf. Verteidigung im Kontext untersucht werden.

Für echte Eusozialität müssen vier Bedingungen erfüllt sein. Diese sind:

- altruistische Brutpflege durch mehrere Tiere
- gemeinsame Nahrungsbeschaffung und -verteilung

- Teilung des Verbandes in fruchtbare und unfruchtbare (sterile) Tiere
- Zusammenleben mehrerer Generationen

Beispiele: Honigbienen, Hummeln, Ameisen, Termiten, Nacktmulle

(vgl. 4.2.3, 4.3.1 und 4.3.2)

## 5 Aggression

(ca. Stunden)

Inhalte zu den Kompetenzen	Kompetenzerwartungen: Die Sch. ...
Aggression: Intensitätsstufen (Drohen, Kommentkampf, Beschädigungskampf), Aggressionskontrolle (Rangordnung, Territorialität, ggf. weitere)	wenden Methoden der verhaltensökologischen Forschung an, um Verhaltensweisen zum Überleben des Individuums bei [...] Aggression [...] zu analysieren und deren Bedeutung für die Weitergabe der genetischen Information zu erklären. <i>erklären Sachverhalte aus proximaler und ultimer Sicht, ohne dabei finale Begründungen zu nutzen. (Lernbereich 1)</i>

*Ab hier stimmt die Reihenfolge der Themen im vorliegenden Skript und im LehrplanPLUS nicht mehr überein. Ich habe den nur für den eA vorgesehenen Abschnitt zur Kommunikation nach hinten verschoben. Wenn Sie einen eA-Kurs unterrichten, sollten Sie besser die Reihenfolge des LehrplanPLUS einhalten und entsprechend anders nummerieren.*

*Das Aggressionsverhalten lässt sich bei **Hunden** sehr gut beobachten. Dazu gibt es unzählige Filme im Internet. Ich habe hierzu keinen ausgesucht. Aber dies könnte eine Aufgabe für Schüler darstellen, die anhand der Aufnahmen die verschiedenen Stufen der Aggression bzw. der Aggressionskontrolle zeigen und kommentieren. Sie könnten ggf. auch selbst Aufnahmen mit ihren Mobilgeräten machen.*

### 5.1 Aggression und ihre Ursachen

= aggressives Verhalten = agonistisches Verhalten

*aggressio*, lat.: Angriff; *aggrede*, *aggre*, lat.: herangehen, angreifen

*agonistis*, griech.: der Handelnde, Tätige; *agon*, -is, lat.: Wettkampf

Aggressives Verhalten gliedert sich in zwei völlig unterschiedliche Bereiche:

- **intraspezifisch** (innerartlich) bei Konkurrenz um Nahrung, Sexualpartner, Lebensraum
- **interspezifisch** (zwischenartlich) bei Jagd, Verteidigung, ggf. auch bei Konkurrenz um Nahrung und Lebensraum

*Die Begriffe intra- und interspezifisch werden vom LehrplanPLUS nicht genannt. Aber weil sich das aggressive Verhalten in den beiden Bereichen oft völlig unterschiedlich gestaltet, ist es sinnvoll, sie zu unterscheiden und zu benennen.*

Aggressives Verhalten hat in der Alltagssprache einen negativen Beigeschmack; Konrad Lorenz nannte 1963 sein Buch zur Aggression deshalb „Das sogenannte Böse“. Aber wie jedes andere evolutionsstabile Verhalten unterliegt auch die Aggression der Selektion und dient damit letztlich der Sicherung bzw. Erhöhung der Gesamtfitness.

#### Ultimate Ursachen der Aggression:

Bewahrung bzw. Erhöhung der Fitness durch Sicherung der Nahrungs-Ressourcen, Vertreiben von Konkurrenten um den Geschlechtspartner, Schutz des Nachwuchses, Selbstverteidigung usw.

*Weitere Vertiefungen wie z. B. die Spieltheorie (mit Falken und Tauben) sind vom LehrplanPLUS nicht vorgesehen.*

### **Proximate Ursachen der Aggression:**

Keine monokausalen Beziehungen, sondern meist ein relativ komplexes Zusammenspiel von mehreren Faktoren:

- hormonelle Einflüsse: Während der Balz, während der Jungenaufzucht werden aggressionsfördernde Hormone verstärkt ausgeschüttet. Kastrierte männliche Pferde oder Rinder (Wallache, Ochsen) sind erheblich handsamer als nicht kastrierte => männliche Sexualhormone aus den Keimdrüsen sind für das natürliche aggressive Verhalten mit verantwortlich.
- Versorgungszustand: Starker Hunger verstärkt innerartliche wie zwischenartliche Aggression (Nahrungskonkurrenz, Beutebeschaffung). Erik Zimen, der mit zahmen Wölfen unter Freilandbedingungen arbeitete, hielt einige Wölfe zehn Tage ohne Futter; dabei stellte er eine stets zunehmende Aggressivität gegenüber den Artgenossen fest.
- Verfügbarkeit von Ressourcen: Je stärker ein Mangel an Ressourcen ist (Nahrungsmangel, räumliche Enge bei Nistplätzen, geringe Anzahl potentieller Sexualpartner etc.), desto aggressiver gestaltet sich das Verhalten im Kampf um diese Ressourcen. Hält man zahlreiche Ratten in kleinen Käfigen, verhalten sie sich viel aggressiver als bei ausreichend großem Lebensraum. (Das gilt allerdings nicht für Primaten!)

**Arbeitsblatt** *Kontexte aggressiven Verhaltens* [\[docx\]](#) [\[pdf\]](#)

Dieses Arbeitsblatt schildert verschiedene Konfliktsituationen, welche von den Schülern im Verlauf dieses Abschnitts charakterisiert und den Bereichen inner- und zwischenartliche Aggression zugeordnet werden.

Sehr schöne **Tuschezeichnungen** zu aggressiven Verhaltensweisen bei verschiedenen Tierarten finden Sie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1967, auf den Seiten 360-371 sowie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Liebe und Hass – Zur Naturgeschichte elementarer Verhaltensweisen, Piper 1970.

**Filmdoku** (3:28): Mai mit Biss – Wolf auf der Jagd

<https://www.youtube.com/watch?v=L7IK9EKFCmw>

Ab 1:40 wird gezeigt, wie ein einzelner Wolf eine im Wasser stehende Elchkuh angreift, die sich verteidigt (interspezifische Aggression).

## **5.2 Intensitätsstufen der Aggression**

Aggressives Verhalten kann mit sehr hohen Kosten verbunden sein: hoher Energiebedarf; temporärer Verzicht auf andere Tätigkeiten wie Nahrungssuche; hohe Verletzungsgefahr; oft gute Erkennbarkeit für den Fressfeind.

Es lohnt sich also, ernsthafte Aggression zu vermeiden und zwar sowohl intra- als auch interspezifisch. In der Regel beginnt eine aggressive Handlung mit der niedrigsten Intensitätsstufe. Nur wenn das Gegenüber nicht einlenkt, wird auf die nächsthöhere Intensitätsstufe übergegangen. (Im Film „Jurassic Park“ zeigen die Raubdinosaurier dagegen fast durchgehend die höchste Intensitätsstufe. Das ist biologisch unsinnig, weil viel zu viel Energie in viel zu wenig Erfolg investiert wird.)

### 5.2.1 Imponieren

Die niedrigste Stufe der Aggression. Dabei wird der Körper-Umriss vergrößert (sich aufrichten, Haare aufstellen, Kiemendeckel abspreizen, Federn oder Kamm aufstellen). Bei Primaten gilt das Präsentieren der männlichen Genitalien ebenfalls als Imponierverhalten (Paviane).

Beispiel Hund: sich groß machen, Schwanz aufstellen, auffällig hin und her laufen

*Hinweis: Der LehrplanPLUS nennt diese niedrigste Intensitätsstufe nicht. Ich würde sie aber dennoch an den Anfang stellen.*

### 5.2.2 Drohen

Steigerung des Imponierverhaltens durch zusätzliches Präsentieren der Waffen (Zähne, Hörner usw.).

Beispiele:

Hund: Haare aufstellen, Ohren anlegen, Zähne fletschen, knurren

Kohlmeise: Flügel aufstellen, Federn spreizen, Kopf senken, laut rufen

Kragenechse: Kragen abspreizen, Maul aufreißen (Zähne zeigen)

Männliche Meerechsen auf Galapagos drohen durch ruckartiges Auf- und Abbewegen des Kopfes, mit dem sie im Kampf zustoßen.

### 5.2.3 Kämpfen

Wenn der Gegner sich vom Drohen nicht einschüchtern lässt, sondern beharrlich selbst weiterhin droht, kommt es zum Kampf. Man unterscheidet hierbei zwei Kampftypen:

#### a) Beschädigungskampf:

Ziel ist es, dem Gegner ernsthafte Verletzungen zuzufügen, die u. U. auch zum Tode führen können. Intraspezifische Beschädigungskämpfe findet man in der Regel bei Tierarten, die problemlos fliehen können, z. B. bei Wölfen (Hunden), Ratten oder Tauben. (Entsprechende Kämpfe in Käfigen ohne Flucht- oder Versteckmöglichkeit gehen oft tödlich aus.) Auch weibliche Meerechsen (*Amblyrhynchus cristatus*) kämpfen auf Galapagos um ihren Brutplatz im Beschädigungskampf mit den Zähnen.

Interspezifische Kämpfe, z. B. zwischen Fressfeind und Beute, sind grundsätzlich Beschädigungskämpfe.

**Filmdoku** (6:48): *Amblyrhynchus cristatus* – Kampf der Weibchen (ohne Ton)

<https://av.tib.eu/media/15986>

Weibliche Galapagos-Meerechsen beim Bewachen und Verteidigen der nur spärlich vorhandenen Eiablageplätze; Drohendes Nicken mit dem Kopf, Kopfstoßen, Schieben, Beißen (Beschädigungskampf), Rammstöße in den Rücken. (Das Wesentliche ist in den ersten zwei Minuten des Films zu sehen.)

#### b) Kommentkampf = Turnierkampf

*comment*, frz.: wie (im Sinne von: wie es nach Sitte und Brauch üblich ist); davon abgeleitet ist der Comment, der in früheren Jahrhunderten das Zusammenleben der Studenten regelte, darunter auch die Verhaltensvorschriften beim Fechtduell; dies ist der eigentliche Namensgeber des Begriffs Kommentkampf.

Tierarten mit tödlichen Waffen kämpfen intraspezifisch in der Regel in Kommentkämpfen, bei denen es darauf ankommt, die Kräfte zu messen, ohne ernsthafte Verletzungen zu verursachen.

Beispiele für Kommentkampf (entsprechend den Abbildungen im „Grundriss der Verhaltensforschung“ von Eibl-Eibesfeldt):

- Die Männchen der Klapperschlange (*Crotalus ruber*) oder der Kreuzotter (*Vipera berus*) wickeln ihre Körper umeinander und schlagen bei geschlossenem Maul mit den Köpfen aufeinander ein; der Verlierer wird kurze Zeit gegen den Boden gedrückt. Sie benutzen nie ihre Giftzähne im Rivalenkampf (sie sind gegen ihr eigenes Gift nicht immun; wenn sie es ihrer Beute eingespritzt haben und die Beute verzehren, wird das Gift, das hauptsächlich aus Proteinen besteht, durch die Magensäure unschädlich gemacht).

**Filmdoku** (3:04): Kreuzottern Kommentkampf

<https://www.youtube.com/watch?v=ytCrdu5fzSk>

Amateurfilm. Am gleichen Platz kämpfen zwei Paare heller Kreuzotter-Männchen, das Ringen ist sehr gut zu erkennen.

**Filmdoku** (1:13): Kreuzottern Kommentkampf

<https://www.youtube.com/watch?v=49CodKKzLic>

Amateurfilm, etwas wacklig aus der Hand gefilmt, aber das Ringen eines dunklen und eines hellen Kreuzotter-Männchens ist sehr deutlich zu sehen.

- Männliche Meerechsen (*Amblyrhynchus cristatus*) setzen im Rivalenkampf nie ihre Zähne ein, sondern sie stoßen ihre Schädel aneinander und versuchen, den Rivalen wegzuschieben.

**Filmdoku** (4:40): *Amblyrhynchus cristatus* – Kommentkampf der Männchen

schwarz-weiß, ohne Ton

<https://av.tib.eu/media/15987>

Galapagos-Meerechse: Der Kampf beginnt mit dem Drohduell (aufgerissenes Maul, Kopfnicken), steigert sich zu gegenseitigem Stoßen und Schieben und endet mit der Demutshaltung (flach auf dem Boden liegend) des Unterlegenen.

- Giraffenbullen setzen im Rivalenkampf nie ihre mächtigen Hufe ein, mit denen sie sogar Löwenschädel zertrümmern können, sondern sie legen die Häuse überkreuz aneinander und versuchen, den Gegner seitlich wegzudrücken.

**Filmdoku** (1:39): Giraffenbullen beim Kommentkampf

<https://www.youtube.com/watch?v=KQLPL1qRhn8>

Amateurfilm. Die Tiere holen weit aus und schlagen sehr kräftig mit ihren Hälsen zu bzw. weichen geschickt den Schlägen des Gegners aus.

- Männliche Nilgau-Antilopen (*Boselaphus tragocamelus*) setzen im Rivalenkampf nie ihre kurzen, spitzen Hörner ein, sondern sie legen ihre Häuse übereinander und versuchen, den Gegner niederzudrücken. Die Weibchen dagegen, die keine Hörner tragen, rammen ihren Kopf direkt in die Flanke der Gegnerin.

- Oryx-Antilopen (z. B. *Oryx gazella*) besitzen sehr lange, gerade Hörner, deren Spitzen sie nie im intraspezifischen Kampf einsetzen, sondern sie legen ihre Köpfe sorgsam aneinander, so dass die Hörner den Gegner nicht berühren, und drücken ihre Stirnen gegeneinander.

**Filmdoku** (ca. 0:30): Oryx-Antilopen Kommentkampf

<https://www.youtube.com/shorts/MeNNLsd9MwM>

Handyfilm. Zwei Oryx-Bullen kämpfen miteinander wie oben beschrieben. (*Unterlegt mit lauter Rockmusik*)



- Bei etlichen Fischarten ist das sogenannte Maulzerren im Kommentkampf üblich.

**Filmdoku** (9:58): *Aequidens portalegrensis* – Kampf zweier Männchen  
schwarz-weiß

<https://av.tib.eu/media/9363>

*Aequidens portalegrensis*, ein Buntbarsch (Cichlide). Kommentkampf des südamerikanischen Perlmutterbuntbarsches: Nach kurzen, einleitenden Schwanzschlägen beginnt ein intensives Maulfassen und Maulzerren, das von schnellem Umeinanderkreuzen unterbrochen wird. – Interessant ab 3:20, wenn das Maulzerren beginnt.

## 5.3 Aggressionskontrolle

### 5.3.1 Demutsverhalten = Beschwichtigung

*Demutsverhalten wird im LehrplanPLUS nicht genannt, ist aber ein wesentlicher Bestandteil bei der Aufrechterhaltung der Rangordnung und kann auch dazu dienen, einen Beschädigungskampf zu beenden (und das ist vielen vom Hund her bekannt). Ich empfehle deshalb, diesen Begriff in das Lehrprogramm aufzunehmen.*

Demutsverhalten wird eingesetzt, um eine aggressive Auseinandersetzung von vorneherein zu vermeiden (wenn eine Rangordnung besteht) bzw. um eine solche zu beenden (z. B. beim Kampf zwischen Wölfen).

- statisch (Demutshaltung): sich klein machen, seine Waffen verstecken bzw. sich abwenden
- gestisch (Demutsgebärde): sich angreifbar zeigen (sich auf den Rücken legen, eine besonders verletzbare Stelle präsentieren; beim Menschen ist das Hutabnehmen ein ritualisiertes Abnehmen des schützenden Ritterhelmes); kindliches Verhalten zeigen (betteln)
- taktil (Demutshandlung): z. B. streicheln, Speichel lecken, lausen („grooming“)
- akustisch (Demutslaute): Bettel-, Angstlaute, winseln

Effekt: Beschwichtigung bewirkt eine Angriffs- und Tötungshemmung beim Überlegenen (bei Wölfen allerdings nur innerhalb des eigenen Rudels).

Beispiel Hund: Schwanz einziehen, Ohren anlegen, sich ducken, winseln, Speichel lecken

### 5.3.2 Rangordnung

Bei vielen Tierarten, die in sozialen Gruppen leben, besteht eine Rangordnung. Die Stellung in der Rangordnung gegenüber einem anderen Individuum wird durch den Ausgang eines Zweikampfs bestimmt.

Ist eine Rangordnung einmal ausgefochten, so wird sie meist über längere Zeit hin aufrecht erhalten. Dazu dient beim Ranghohen immer wieder zur Schau gestelltes Imponierverhalten, das vom Rangniedrigen mit Demutsverhalten beantwortet wird. Auf diese Weise finden nur sehr wenige Kämpfe pro Jahr statt, was Energie spart und das Verletzungsrisiko enorm vermindert.

Das ranghöchste Tier heißt Alpha-Tier, das rangniedrigste Omega-Tier. Oft gibt es eigene Rangordnungen innerhalb der Weibchen und innerhalb der Männchen einer Gruppe.

Voraussetzung für die Ausbildung einer Rangordnung ist, dass sich die Mitglieder der Gruppe individuell kennen und erkennen (individualisierter Verband). Im Versuch wurde dies verifiziert, indem einem ranghohen Huhn der Kamm mit einer blassen Farbe bemalt wurde, worauf es nicht mehr erkannt und deshalb bedroht wurde, auch von rangniedrigen Hennen.

Ausschlaggebend für einen hohen Platz in der Rangordnung sind nicht immer physische Kraft oder Geschicklichkeit, sondern auch Alter und Erfahrung (z. B. bei Elefanten). Bei Gorillas bilden sich beim Alpha-Männchen graue Haare an der Mittellinie des Rückens („Silberrücken-Männchen“), die sehr bald verschwinden, sobald es seinen Rang abgegeben hat.

Rangordnung spielt auch beim Menschen eine herausragende Rolle und vermeidet auch hier Kämpfe, solange die Rangordnung anerkannt ist. In modernen Gesellschaften kann man nicht mehr jede Person individuell kennen. Umso wichtiger sind dort allgemein verständliche Rang-Abzeichen (z. B. Schulterstreifen beim Militär oder eine Polizeiuniform).

Der evolutionsbiologische Nutzen der Rangordnung besteht darin, die intraspezifische Aggression maximal zu begrenzen, so dass Kämpfe nur bei Begründung und Änderung einer Rangordnungs-Beziehung stattfinden. Wenn sich nur oder vor allem die ranghohen Tiere fortpflanzen, ist garantiert, dass die Allele besonders gesunder, kräftiger Individuen an die nächste Generation weiter gegeben werden.

#### Beispiel Wolf:

Männchen und Weibchen bilden eigene Rangordnungen aus. Bei Rangordnungskämpfen unterliegt meist das jüngere Tier. Bei den seltenen Rangordnungskämpfen zwischen einem Männchen und einem Weibchen gewinnt meist das Männchen. Die Darstellung einer streng linearen Rangordnung stammt aus Untersuchungen von Wölfen in Gefangenschaft und kann nicht ohne weiteres auf wildlebende Wölfe übertragen werden (in der Natur suchen sich herangewachsene Wölfe ein anderes Revier und verpaaren sich nicht mit Weibchen aus dem Rudel, in dem sie aufgewachsen sind).

Die alpha-Tiere leiten das Rudel bei der Nahrungsbeschaffung (Rudeljagd) an, schützen rangniedere Tiere bei Gefahren und schlichten Streit zwischen rangniederen Tieren. Dafür dürfen sie als erste ihren Hunger an der erlegten Beute stillen. Außerdem stammt der Nachwuchs in der Regel vom ranghöchsten Paar.

#### Beispiel Haushuhn:

Der norwegische Zoologe Thorleif Schjelderup-Ebbe war der erste, der Rangordnungen beschrieb und zwar beim Haushuhn. Er stellte fest, dass ein bestimmtes Huhn (alpha-Huhn) gegen alle anderen Hühner mit dem Schnabel hackte, diese aber nie zurück hackten. Ein anderes Huhn (beta-Huhn) hackte gegen alle anderen Hühner, außer gegen das alpha-Huhn, von dem es selbst gehackt wurde; usw. Dieses Hacken stellt eine Drohgebärde dar, auf die das Gegenüber sofort mit Demutsverhalten reagiert, dient also der Aufrechterhaltung der Rangordnung, die hier Hackordnung genannt wird (Aussprache mit A, nicht mit Ä). Nur selten finden ernsthafte Kämpfe statt, um die Hackordnung ggf. zu ändern.

In der Natur kann das unterlegene Huhn fliehen, nicht aber in Gefangenschaft. Deshalb kann es bei Kämpfen dort zu übertriebenen Handlungen kommen wie Federnpicken und sogar Kannibalismus.

Die Hackordnung vermindert den Umfang aggressiven Verhaltens z. B. bei der Wahl des Schlafplatzes (möglichst hoch; deshalb sollten im Hühnerstall alle Schlafplätze gleich hoch liegen) oder bei der Nahrungsaufnahme (deshalb sollten im Hühnerstall die Futterkörner breit gestreut werden, damit auch die rangniederen Tiere fressen können).

Schjelderup-Ebbe stellte fest, dass die Rangordnung nicht streng linear sein muss. Er erkannte sogenannte „Dreiecke“: Huhn A hackte Huhn B, Huhn B hackte Huhn C, aber Huhn C hackte Huhn A (vermutlich hatte das eigentlich stärkere Huhn A beim Kampf gegen Huhn C zufällig einen schlechten Tag).

**Für den gA-Kurs:** vgl. auch Abschnitt 8.5.1 Aggressionsverhalten bei großen Menschenaffen

### 5.3.3 Territorialität

Viele Tiere bilden Territorien (das Territorium = das Revier). Man unterscheidet Einzel-, Paar- und Gruppenreviere. Reviere können dauerhaft (Allzweckreviere) oder saisonal (zur Balz oder Aufzucht der Jungtiere) sein. Bei vielen Tierarten beobachtet man Reviertreue, d. h. ein einmal erobertes Revier wird verteidigt bzw. wieder erneut aufgesucht.

#### Kosten:

Um das Territorium durch Drohen und Kämpfen zu erobern, es zu verteidigen und zu überwachen, muss viel Energie und Zeit investiert werden und birgt bei Kämpfen ein hohes Verletzungs-Risiko. Die investierte Zeit kann nicht für andere Tätigkeiten genutzt werden wie z. B. Nahrungssuche.

#### Nutzen:

Das Territorium garantiert genügend Nahrung für den Nachwuchs, erhöht also den individuellen Fortpflanzungserfolg. Wer kein Revier hat, kann sich bei bestimmten Tierarten nicht fortpflanzen. Revierbildung begrenzt also die Zahl der Nachkommen auf ein Maß, das den Nahrungs-Ressourcen entspricht, und erhöht damit die Fitness der gesamten Population (besser 5 gesunde Nachkommen als 18 kümmerlinge). Reviere werden markiert, ein revierfremdes Individuum ist also von vorneherein gewarnt und kann einen Kampf vermeiden.

Territorialverhalten beim Menschen lässt sich überall und zu jeder Zeit beobachten: Gartenzaun, der gewohnte Sitzplatz im Klassenzimmer, beschränkter Zugang zu bestimmten Flächen, Gebäuden oder Gebäudeteilen; Ländergrenzen

#### Beispiele:

- Wolfsrudel markieren ihr Gruppenrevier durch das Setzen von Duftmarken und nächtliches Heulen. Zur Sicherung werden die Reviergrenzen regelmäßig abgesprochen (die relativ langen Beine der Wölfe stellen eine Anpassung an diese langen Märsche dar).
- Amseln markieren ihr Paar-Revier durch lauten Gesang des Männchens auf gut sichtbaren, hohen Warten. Eindringende Rivalen rufen Drohverhalten hervor und ggf. Kämpfe an der Reviergrenze.

**Filmdoku:** Kampf zweier Amselmännchen in Berlin (0:25)

<https://www.youtube.com/watch?v=hrHX0vD8vRM>

Amateurfilm. Zwei Amselmännchen bekämpfen sich neben abgestellten Fahrrädern.

## 6 Fortpflanzung

(gA: ca. 3 Stunden; eA: ca. 4 Stunden)

Inhalte zu den Kompetenzen	Kompetenzerwartungen: Die Sch. ...
Fortpflanzung: Partnerwahl (u. a. [?]) Handicap-Prinzip), Paarungssysteme (Monogamie, Polygamie), Elternaufwand (Brutpflege, Eltern-Kind-Konflikt)	wenden Methoden der verhaltensökologischen Forschung an, um Verhaltensweisen zum Überleben des Individuums bei [... der] Fortpflanzung zu analysieren und deren Bedeutung für die Weitergabe der genetischen Information zu erklären. <i>erklären Sachverhalte aus proximaler und ultimer Sicht, ohne dabei finale Begründungen zu nutzen. (Lernbereich 1)</i>

### 6.1 Partnerwahl

Sehr schöne **Tuschezeichnungen** zur Balz finden Sie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, Piper 1967, auf den Seiten 132, 137, 158, 199, 203, 242, 494 sowie in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Liebe und Hass – Zur Naturgeschichte elementarer Verhaltensweisen, Piper 1970.

#### 6.1.1 Attraktivität des Männchens

Es erhöht die Fitness der Population, wenn sich v. a. die erfolgreichsten Individuen fortpflanzen, welche die effektivsten Allele tragen. Es führt also im wesentlichen nur eine Auswahl von Männchen und Weibchen das Fortpflanzungsgeschäft erfolgreich durch. Diese Auswahl erfolgt in der Regel durch das Weibchen und zwar nach Attraktivität des Männchens, dessen Gesundheit und Stärke in unterschiedlicher Weise signalisiert wird:

- direkte Information über Körperstärke, Ausdauer und Geschicklichkeit in Balzkämpfen (z. B. in Kommentkämpfen von Galapagos-Meerechsen, Hirschen, Kreuzottern)
- indirekte Information durch akustische Signale, die körperlich anstrengend sind und auch Fressfeinde aufmerksam machen (z. B. Röhren des Hirsches, Balzgesang bei Singvögeln)
- olfaktorische Signale (z. B. Pheromone beim Borkenkäfer oder Nachtfaltern)
- indirekte Information durch optische Signale, deren Produktion oft sehr aufwendig ist und die auch Fressfeinde aufmerksam machen (z. B. rote Bauchfärbung beim Dreistacheligen Stichling als temporäres Balzkleid, bunte Federn bei Singvögeln bis hin zum Pfauenrad, blaue Füße beim Blaufußtölpel); die richtige Farbintensität und v. a. die Regelmäßigkeit der Musterung sind aufwendig und damit ein Indikator für einen guten Körperzustand

**Filmdoku** (43:23): Galapagos – Im Bann der Meeresströmungen (1)

ARD-Mediathek [\[Link\]](#)

20:27 bis 22:25 Balz beim Blaufußtölpel (*Sula nebouxii*); das Männchen steigt von einem Fuß auf den anderen und zeigt deren intensive Färbung

**Filmdoku** (6:27): *Sula nebouxii* (Blaufußtölpel) – Imponier- und Balzverhalten

<https://av.tib.eu/media/9200>

Wissenschaftsfilm von 1982 (leider blasse Farben). 0:31-2:21: Übersicht über die Brutkolonie der Blaufußtölpel auf der Kraterinsel Daphne (Galapagos). Landeanflug mit Füßezeigen ("Salutieren"); 2:21-3:24: Balzverhalten mit "Sky-pointing" und Flügelrecken der Geschlechtspartner, Zuwendung und Abwendung abwechselnd; 3:24-4:15: Aggressionsverhalten der Paare untereinander; 4:15-5:04: Balzverhalten; 5:04-6:03: ritualisiertes Nestbauverhalten. Freilandaufnahmen, mit Zeitdehnung.

**Filmdoku** (8:15): Kampf zweier kapitaler Hirsche  
<https://www.youtube.com/watch?v=Ci4NFmc1u6g>

Relativ langes Parallel-Laufen mit Rufen. Ab 1:50 stoßen die Gegner ziemlich unvermittelt ihre Geweihe zusammen und versuchen, den anderen wegzudrücken. Bei 2:50 verlieren sie kurz den Geweihkontakt, setzen aber ihren Kommentkampf sogleich fort. Ab 5:30 drehen sich die mit verhakten Geweihen umeinander, ab 6:20 liegt das Geweih des dunkleren Männchens praktisch auf dem Boden, bis sich die Geweihe wieder „ordnungsgemäß“ verhaken. Erst bei 8:10 ergreift das hellere Männchen plötzlich die Flucht und wird von seinem Gegner verfolgt.

*Die Schüler können hier über Beispiele referieren und dabei eine Kosten-Nutzen-Betrachtung anstellen, aber auch Hypothesen zu den auslösenden Signalen aufstellen und entsprechende Untersuchungen (z. B. Attrappenversuche) dazu vorschlagen.*

### 6.1.2 Handicap-Prinzip

Charles Darwin konnte mit seinem Prinzip der natürlichen Auslese (= natürliche Zuchtwahl; *natural selection*) viele Angepasstheiten erklären, die das Überleben des Individuums fördern. Allerdings standen manche Auffälligkeiten scheinbar im Widerspruch zu diesem Prinzip. Erst relativ spät entwickelte er das Konzept der sexuellen Auslese (= geschlechtliche Zuchtwahl; *sexual selection*), bei der Körpermerkmale und Verhaltensweisen bevorzugt werden, die auf die Weibchen sehr attraktiv wirken, die aber in anderen Lebenssituationen hinderlich sind, d. h. sich negativ auf das Überleben des Individuums auswirken.

Für den Alltag überflüssige oder sogar störende Körpermerkmale und Verhaltensweisen, die einen hohen Aufwand an Energie bzw. Nahrung erfordern oder den Schutz vor Fressfeinden verringern, stellen eine Erschwernis dar, ein Handicap. 1975 formulierte der israelische Biologe Amotz Zahavi das sogenannte Handicap-Prinzip. Der Grundgedanke ist „ganz einfach: Vergeudung kann sinnvoll sein, weil man dadurch schlüssig zeigt, daß man mehr als genug besitzt und etwas zu vergeuden hat. Gerade der Aufwand – die Verschwendung selbst – macht die Aussage so zuverlässig“ [Amotz und Avishag Zahavi: *The Handicap Principle*, 1997]. So ein teures Signal verweist zuverlässig darauf, dass sein Träger besonders lebensstüchtig, stark und gesund ist, und qualifiziert ihn deshalb als hervorragenden Geschlechtspartner.

#### Beispiele:

- Großer Kudu (Gattung *Strepsiceros*): Nur die Männchen dieser großen Antilopen tragen ein Schraubengehörn, das bis über einen Meter lang ist. Um es auszubilden, sind viel Energie und Material notwendig, sein Gewicht belastet das Tier. Auf einen Blick ist erkennbar, ob das Gehörn regelmäßig ausgestaltet und lang genug ist. Als Waffe gegen Fressfeinde ist es kaum geeignet.
- Lerche (z. B. Feldlerche, *Aulada arvensis*): Bei den verschiedenen Lerchenarten zeigen die Männchen ein sehr auffälliges Balzverhalten. Sie steigen mit schnellen Flügelschlägen steil nach oben, wobei sie ununterbrochen laut singen. Darauf folgt der Sing-Schauflug ohne Änderung von Flügelschlag oder Gesang, bei dem das Männchen auffällig über seinem Revier kreist. Den Abschluss bildet meist ein Gleitflug ohne Flügelschlag nach unten, bei dem weiterhin gesungen wird. Dieses Verhalten hat einerseits einen sehr hohen Energiebedarf (für Flug und Gesang) und stellt andererseits eine Gefährdung dar, weil Fressfeinde das Lerchenmännchen über lange Zeit sehr gut orten können. *(Bei den Amateurvideos auf Youtube, die den Balzflug von Lerchenmännchen zeigen, ist der Ton so problematisch, dass ich hier keine Empfehlung abgebe.)*

- **Pfau** (*Pavo cristatus*): Pfauenmännchen sind prächtig gefärbt, besonders auffällig sind seine sehr langen Schwanzfedern, die bei der Balz zu einem Rad aufgefächert werden und viele Augenflecken aufweisen. Auf den ersten Blick ist erkennbar, ob das Muster der Augenflecken symmetrisch und vollständig ist oder nicht, womit schlecht ernährte Männchen (bzw. solche, die in einem Kampf oder bei einem Unfall beschädigt wurden) sofort identifiziert werden können. Das Handicap besteht darin, dass die Erzeugung der langen Schwanzfedern einen hohen Aufwand erfordert, dass das Männchen für Fressfeinde auffällig ist und angeblich auch dass der lange Schwanz beim Fliegen hinderlich sei. Allerdings konnte der deutsche Biologe Josef Reichholf im indischen Urwald beobachten, wie ein am Boden befindliches Pfauen-Männchen seine langen Schwanzfedern nach vorne weit über den Kopf hinaus legte, als es von einem Tiger ins Visier genommen wurde. Der Tiger schlug vergeblich auf das vermeintliche Vorderende des Pfau ein, er traf nur Federn. Der Pfau rettete sich anschließend auf einen Baum, d. h. die oft unterstellte Behinderung beim Fliegen durch die langen Schwanzfedern scheint keine besondere Rolle zu spielen. (Im Buchner-Buch werden auf Seite 299 bei M3 Untersuchungen zur Bedeutung der Schwanzlänge sowie der Größe der Augenflecken beim Pfau vorgestellt.)

**Filmdoku** (2:04): Pfau auf der Pfaueninsel Berlin

<https://www.youtube.com/watch?v=tjUoOtzRXUg>

Amateurfilm. Zunächst ruft der Pfauenhahn mit angelegten Schwanzfedern und zeigt seinen auffallenden Kopfschmuck, dann entfaltet er die Schwanzfedern zum Rad und präsentiert seine perfekten Augenflecken. Am Ende faltet er die Schwanzfedern wieder zusammen.

- **Löwe** (*Panthera leo*): Die Mähne des gereiften Löwenmännchens erfüllt keinen Zweck im Alltagsleben, sondern zeugt nur davon, dass sein Träger über genügend Proteinreserven verfügt. Eine zerzauste, lückenhafte Mähne weist dagegen auf gewisse Mängel hin. In der Serengeti wurde folgender Zusammenhang nachgewiesen: Je besser der Ernährungszustand eines Männchens war, desto höher war sein Testosteron-Spiegel und desto dunkler war seine Mähne. Das besondere Handicap dabei besteht darin, dass dunkle Haare sich stärker erwärmen als helle (Hitzestress). Es wurde außerdem nachgewiesen, dass die Weibchen Männchen mit dunklen Mähnen bevorzugten, während die Länge der Mähne ein Signal für die männlichen Konkurrenten darstellte.

### 6.1.3 Weitere Aspekte (nur eA)

*Für den eA-Kurs schreibt der LehrplanPLUS außer dem Handicap-Prinzip weitere Aspekte vor, ohne dafür Beispiele zu nennen. Wichtig erscheint mir an dieser Stelle, dass die Kursteilnehmer Methoden der verhaltensökologischen Forschung anwenden wie z. B. Beobachtung und Beschreibung anhand von Medien, Weg der Erkenntnisgewinnung, Interpretation von Untersuchungs-Ergebnissen (Tabelle, Diagramm), Kosten-Nutzen-Betrachtung.*

#### **Minimaldistanz:**

Ein Individuum reagiert auf Annäherung mit Flucht oder Aggression, wenn dabei die sogenannte Minimaldistanz unterschritten wird. Damit es zur Begattung kommt, muss die Minimaldistanz allerdings unterschritten werden, ohne dass es zu Flucht oder Abwehr kommt. Eine temporäre Aufhebung der Minimaldistanz wird durch intensive Beschwichtigung erreicht, z. B. durch Jungtierverhalten (wie Futterbetteln bei Vögeln oder kindliche Sprache beim Menschen: „Baby“, „Mäuschen“), aber auch durch Geschenke (verbreitet bei Vögeln). (Abbildungen und Beschreibungen dazu bei Eibl-Eibesfeldt, s. o.)

**Reviergröße:**

Ein Amsel-Männchen, das ein größeres Revier erobert hat, wirkt auf Amsel-Weibchen attraktiver als eines mit einem kleineren Revier.

**Fortpflanzung bei Löwen:**

Die Weibchen im Rudel werden ungefähr gleichzeitig empfängnisbereit; die Kopulationsrate ist bei Löwen ungewöhnlich hoch; wenn Männchen ein Weibchenrudel erobern, töten sie die meisten Jungtiere; gleichzeitig verlieren die Weibchen ihre noch jungen Föten.

Die genaueren Beschreibungen dazu, proximate und ultimate Ursachen sind beschrieben in: Verhaltensbiologie Sekundarbereich II (grüne Reihe), Schroedelverlag 1998, Seite 7

**Reproduktive Isolation:**

Wo sehr eng verwandte Arten im gleichen Lebensraum vorkommen, wird die reproduktive Isolation oft durch komplexe Balzrituale gewährleistet. Wenn auch nur an einer einzigen Stelle dieses Verhaltensprogramms ein Fehler auftritt, wird die Balz abgebrochen. Beispiele sind die teils extrem komplexen und langdauernden Balztänze bei Spinnen oder das Balzritual beim Dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus*):

**Filmdoku** (6:18): *Gasterosteus aculeatus* – Balz und Abläichen (schwarz-weiß, ohne Ton)

<https://av.tib.eu/media/15988>

Dreistachliger Stichling: Nestbau, Zickzackanz, Fächeln am Nest, teilweises Nachfolgen des Weibchens, auch kurze Maulkämpfe, Hineinschwimmen des Weibchens in das Nest, Abläichen, dabei Herumstößeln des Männchens am Hinterende der Partnerin (Betrillern), Besamen der Eier im Nest nach Wegschwimmen des Weibchens. Versuche zur Bedeutung des Stößelns an der Schwanzwurzel.

**Selbstläufer-Prozess (*runaway selection*):**

Der englische Biologe Ronald A. Fisher veröffentlichte 1930 dieses Prinzip, das erklärt, wie extreme Merkmale entstehen können, die bei der Fortpflanzung eine zentrale Rolle spielen. Dabei zeigen die Weibchen bei der Paarung eine Präferenz für Männchen, bei denen dieses Merkmal besonders stark ausgebildet ist. Wenn die genetischen Grundlagen für diese Präferenz wie auch die für die Ausbildung dieses Merkmals gekoppelt vererbt werden, kommt es zu einer positiven Rückkopplung (einem sich selbst verstärkenden Prozess), durch den die Ausprägung dieses Merkmals in evolutionär kurzer Zeit ins Extrem getrieben werden kann. Die Grenzen dieser Entwicklung sind dann erreicht, wenn sich der Vorteil beim Paarungserfolg und der durch das extreme Merkmal bewirkte Überlebens-Nachteil (Handicap) die Waage halten. Beispiele:

- Schwanzlänge beim Pfauen-Männchen (*Pavo cristatus*, s. o.)
- Länge der Augenstiele bei Stielaugenfliegen-Männchen (z. B. *Diopsis phylogodes*) (vgl. Buchner-Buch S. 301, M4)
- Färbung und Balz der Schnurrvögel-Männchen (Familie *Pipridae*): Bei manchen Arten erzeugt das Männchen beim Balzflug schnurrende oder knackende Geräusche; zudem sind die Männchen sehr auffällig bunt gefärbt (vgl. Wikipedia-Artikel „Schnurrvögel“)

## 6.2 Paarungssysteme

Der LehrplanPLUS verlangt hierbei als Beispiele lediglich die Monogamie und die Polygamie, aber keine weiteren Begriffe wie Polygynie, Polyandrie, Polygynandrie (= Promiskuität).

**Informationsblatt:** Paarungssysteme (differenziert zwischen Polygynie und Polyandrie für Kurse, in denen die Paarungssysteme tiefer diskutiert werden sollen, als vom LehrplanPLUS verlangt) [\[docx\]](#) [\[pdf\]](#)

## 6.2.1 Monogamie

*monos*, altgriechisch: einzig, allein; *gamein*, altgriechisch: vermählen; *gametes*, altgriechisch: Gatte; *gamos*, altgriechisch: Ehe

Bei Monogamie findet die Verpaarung nur zwischen einem Weibchen und einem Männchen statt, entweder für eine einzige Fortpflanzungs-Periode oder auf Lebenszeit.

Kosten-Nutzen-Betrachtung:

Die Kosten bestehen in einer Verringerung der individuellen Fitness: Mit mehreren Weibchen könnte das Männchen mehr Nachwuchs zeugen; mit mehreren Männchen könnte das Weibchen sicherer sein, gesunden Nachwuchs zu bekommen.

Nutzen: Beide Partner müssen nur ein Mal die kostenintensive Balz durchführen; das Männchen hat exklusiven Zugang zum Weibchen; das Weibchen wird durch das Männchen bei der Jungenaufzucht unterstützt (letzteres ist die wichtigste ultimate Ursache für Monogamie bei Arten mit besonders aufwendiger Brutpflege) und es läuft nicht Gefahr, dass ein neuer Partner ihren Nachwuchs tötet (Infantizid).

Beispiele für Monogamie:

- Nur ca. 3-5 % der Säugetiere sind monogam wie z. B. der Kanadische Biber (*Castor canadensis*), einige Fledermaus-Arten, die Kleinantilope Dikdik (Gattung *Madoqua*), der Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) oder Gibbons (Primatenfamilie *Hylobatidae*).
- Bei Vögeln ist wegen der sehr aufwendigen Brutpflege Monogamie dagegen verbreitet. Die monogame Bindung währt beim Höckerschwan (*Cygnus olor*), beim Weißstorch (*Ciconia ciconia*), bei der Graugans (*Anser anser*), beim Steinadler (*Aquila chrysaetos*) oder beim Kolkkraben (*Corvus corax*) lebenslang.
- Amseln (*Turdus merula*) bleiben für eine Fortpflanzungsperiode monogam und finden im Spätherbst oder Frühjahr ggf. neue Partner. Blässhühner (*Fulica atra*), die zu den Rallen zählen und nicht zu den Hühnern, führen ebenfalls eine Saison-Monogamie.
- Auch bei wirbellosen Tieren kommt Monogamie vor wie bei der Wüstenassel (*Hemilepistus reaumuri*), die zu den Krebstieren gehört.

Vertiefung (fakultativ): Bei fast allen untersuchten monogamen Arten sind „Seitensprünge“ nachgewiesen. Man unterscheidet deshalb heute zwischen genetischer Monogamie (alle Nachkommen eines Weibchens stammen vom selben Männchen) und sozialer Monogamie (das Männchen kümmert sich um den Nachwuchs seines Weibchens, auch wenn es nicht dessen Vater ist). Bei vielen Arten ist das monogame Verhalten von Ressourcen abhängig. So leben Rotschnabelmöwen (*Chroicocephalus scopulinus*) grundsätzlich monogam, aber Weibchen, die vom Männchen schlecht mit Nahrung versorgt werden, suchen sich einen neuen Partner.

Mensch: Die Frage, ob der Mensch monogam ist oder nicht bzw. ob er lebenslang oder nur über eine begrenzte Zeitspanne monogam ist, wird nicht einheitlich beantwortet. In den verschiedenen menschlichen Gesellschaften existieren jedenfalls unterschiedliche Systeme; in Deutschland ist rechtlich nur die Monogamie erlaubt. Es spricht viel dafür, dass der Mensch zumindest sozial monogam ist. Aus dem Verhalten anderer Primaten-Arten lassen sich keine Normen für den Menschen ableiten, dies wäre ein naturalistischer Fehlschluss.

## 6.2.2 Polygamie

Wenn sich ein Individuum mit mehreren Geschlechtspartnern paart, handelt es sich um Polygamie. Es kommt erheblich häufiger vor, dass ein Männchen mehrere Weibchen begattet, als



dass sich ein Weibchen von mehreren Männchen begatten lässt (dies wird an dieser Stelle deshalb nicht betrachtet).

**Kosten-Nutzen-Betrachtung:** Ein polygames Männchen muss viel Aufwand für wiederholte Partnersuche und Balz betreiben, erreicht aber durch die höhere Zahl an Nachkommen eine höhere individuelle Fitness. Die von ihm begatteten Weibchen haben eine geringere individuelle Fitness (weil nicht die gesamte Nachkommenschaft des Männchens ihre Allele trägt) und kann nicht oder kaum mit Unterstützung des Männchens beim Brutgeschäft und der Jungenaufzucht rechnen. Dafür werden die Weibchen durch den Revierbesitzer vor Angriffen geschützt und können sicher sein, dass ihr Nachwuchs Allele eines gesunden, kräftigen Männchens besitzt, das sich gegen mehrere andere Männchen erfolgreich durchgesetzt hat.

**Beispiele für Polygamie:**

- Polygamie (konkret: Polygynie, d. h. ein Männchen begattet mehrere Weibchen) ist bei Säugetieren ziemlich häufig. Die Gruppe von Weibchen, die von einem Männchen erobert wurden und von ihm gegen Konkurrenten verteidigt werden, nennt man oft Harem. Beim Mantelpavian (*Papio hamadryas*) besteht der Harem dauerhaft. Die Fortpflanzungsgruppe beim Löwen (*Panthera leo*) umfasst mehrere Weibchen und ein oder zwei Männchen; sie ist von Dauer, bis ein anderes Männchen durch erfolgreichen Kampf die Führungsrolle übernimmt und die Jungtiere des Unterlegenen tötet (Infantizid).
- Bei Ohrenrobben wie dem Kanadischen Seelöwen (*Zalophus californianus*) kommen zuerst die Männchen an der Küste an und kämpfen um Reviere. Dann kommen die Weibchen und werden in die Harems aufgenommen (durchschnittlich 16 Weibchen pro Harem, abhängig von der Lage des Reviers allerdings mit großen Abweichungen vom Mittelwert). Auch beim Rothirsch (*Cervus elaphus*) ist der Harem auf die Fortpflanzungsperiode begrenzt. Die Männchen wettstreiten im Herbst im Kommentkampf um ein Paarungs-Territorium, meist eine Waldlichtung. Der Sieger, Platzhirsch genannt, markiert das Territorium mit seinem Urin und verteidigt seinen Harem gegen Konkurrenten.

**Arbeitsblatt** zur Partnerbindung *Von Mäusen und Menschen* [\[docx\]](#) [\[pdf\]](#)

Es geht um Untersuchungen an amerikanischen Wühlmausarten, von denen einige monogam sind, andere nicht. Dabei wird auf Methoden der Gentechnik zurückgegriffen, die durch die Beschreibungen erweitert werden. Bedeutung für den Menschen. Ziemlich anspruchsvoll, besser für den eA-Kurs bzw.

**Begabtenförderung** geeignet.

## 6.3 Elternaufwand

Elternaufwand bezeichnet die Summe der Aufwendungen seitens der Elterntiere für die Aufzucht eines oder mehrerer Jungtiere. Dazu zählen die Bewachung der Eier und Jungtiere, deren Versorgung mit Nahrung, Wasser und Wärme, ihre Verteidigung, ihre Reinigung, ggf. Transport und Führung und ggf. Weitergabe von Wissen (Tradition).

### 6.3.1 Brutpflege

Brutpflege dient dem aktiven Schutz, der Ernährung und der Entwicklungs-Förderung des Nachwuchses. Sie ist zu unterscheiden von der Brutfürsorge, bei der die Eltern günstige Bedingungen für den Nachwuchs schaffen, aber selbst bei der Aufzucht nicht aktiv werden (wie z. B. bei Schildkröten oder vielen Insekten wie Schlupfwespen oder Schmetterlingen).

Bei Arten mit Brutpflege ist die Nachkommenzahl gering. Bei vielen Arten betreiben entweder die Weibchen oder die Männchen die Brutpflege. Bei Arten mit Brutpflege durch beide Elterntieren herrscht in der Regel Monogamie.

Proximate Ursachen der Brutpflege sind bei Vögeln und Säugetieren eine hormonelle Umstellung (z. B. wird bei Säugetieren während der Schwangerschaft das Hormon Prolaktin = LTH ausgeschüttet, das die Milchproduktion in Gang bringt, weiteren Eisprung unterbindet und Brutpflegeverhalten auslöst), aber auch Reize, die von den Jungtieren ausgehen (z. B. Kindchen-Schema, Bettellaute, Bettelverhalten). Ultimate Ursache der Brutpflege ist die Erhöhung der Überlebenschance für die Jungtiere, was eine Erhöhung der individuellen Fitness der Elterntiere bedeutet.

Bei höheren Säugetieren und vielen Vögeln erkennen sich Eltern und Jungtiere individuell. Dies setzt kognitive Fähigkeiten voraus, die bei Tieren ohne Brutpflege meist nicht vorhanden sind. Oft gibt es eine Prägungsphase (sensible Phase) kurz nach dem Schlüpfen bzw. der Geburt, in der das Jungtier seine Mutter (bzw. seinen Vater) kennenlernt und in der das Elterntier auf die vom Jungtier ausgehenden Reize besonders stark anspricht (bei Säugetier-Müttern ausgelöst vom Hormon Oxytocin).

#### Beispiele:

- Buntbarsche: Die meisten Arten der Buntbarsche (Familie *Cichlidae*) zeigen ein ausgeprägtes Brutpflege-Verhalten, wobei sich meist das Weibchen um den Nachwuchs kümmert und das Männchen vor allem das Revier verteidigt. Bei einigen Buntbarsch-Arten werden die Jungtiere ins Maul genommen, um sie vor Angriffen zu schützen (Maulbrüter).

**Filmdoku** (10:02): *Tilapia nilotica* – Brutpflege (schwarz-weiß, ohne Ton)

<https://av.tib.eu/media/26662>

Nur die Mutter betreibt Maulbrutpflege. Sie entlässt die Jungen aus dem Maul, die regen Kontakt zu ihr halten, und zwar um so stärker, je kontrastreicher sie gefärbt ist. Bei Beunruhigung nimmt sie die Jungen auf.

Spannend: 1:20-2:30, wenn die Jungtiere aus dem Maul der Mutter kommen und danach wieder eingesammelt werden; das ist im Anschluss nochmal zu sehen (Großaufnahme)

**Filmdoku** (4:28): *Hemihaplochromis multicolor* – Brutpflege (schwarz-weiß, ohne Ton)

<https://av.tib.eu/media/11863>

Heftige Kaubewegungen des Weibchens zur Durchlüftung und Umschichtung der Jungen in ihrem Maul, Schnappbewegungen nach entwischten Jungfischen. Herauslassen der Jungen aus dem Maul, Locken und Wiederaufnahme der Jungtiere in das Maul.

- Hautflügler (*Hymenoptera*) wie Honigbienen, Wespen oder Hummeln betreiben höchst intensive Brutpflege: Die Eier werden in Waben gelegt, die aus ihnen geschlüpften Larven in den Waben gefüttert und gesäubert, zur Verpuppung der Larven werden die Waben gedeckelt. Bei Ameisen werden die länglichen Eier in Brutkammern verbracht und dort zur Reinigung und Befeuchtung beleckt, die aus ihnen schlüpfenden Larven werden gefüttert und gereinigt.
- Amseln: bauen ein Nest, das Weibchen bebrütet die meist 4-5 Eier 10-19 Tage lang, beide Eltern füttern die geschlüpften Jungtiere etwa einen Monat lang, wobei nur das Weibchen „hudert“, d. h. sie unter ihren Flügeln vor Nässe, Kälte und Fressfeinden schützt.

**Filmdoku** (6:50): Amselkino (mit leiser Musik unterlegt)

<https://www.youtube.com/watch?v=ZlclaMN0P2o>

Amateurfilm. Nest in einer Thujahecke, drei sperrende Jungvögel (auffallende farbige Signale ihres Rachens lösen das Fütterungsverhalten des Weibchens aus); 0:50 Kotbällchen wird entfernt; 1:27 Fütterung durch das Männchen (die Raupe wird mehrmals in einen Rachen gesteckt und wieder heraus genommen; unklares Verhalten); 2:11 Fütterung durch das Weibchen; 2:37 Abgabe eines Kotbällchens und dessen Entfernung, danach Arbeit am Nest (Entfernung von Kleintieren? Reparatur?); die weiteren Szenen bringen nichts Neues

- **Pfeilgiftfrosch**: pflegt seine Kaulquappen, die in winzigen Wasserpflützen in den Blattachsen von Bromelien schwimmen.

**Filmdoku** (3:54): Brutpflege bei Pfeilgiftfröschen (mit erklärendem Kommentar)

<https://www.youtube.com/watch?v=QvN4IQESsug>

Ein Paar des Pfeilgiftfrosches *Ranitomeya imitator* wird im Terrarium gehalten. Ihre wenigen Kaulquappen leben einzeln in Blattachsen einer Bromelie.

Das Männchen bewacht seine Kaulquappe und lockt das Weibchen zur Fütterung, die Kaulquappe zeigt Bettelverhalten, bis das Weibchen sich nähert und ein Nähr-Ei als Futter für die Kaulquappe abgibt (3:00). Die Quappe verzehrt das Nähr-Ei.

- **Schleichenlurche** bilden eine wenig bekannte Gruppe der Amphibien; sie sind beinlos und schlangenförmig. Alle Schleichenlurch-Arten betreiben Brutpflege. Die Weibchen der Art *Siphonops annulatus* (Ringelwühle) legen ihre Eier in den Boden. Aus ihnen schlüpfen vollentwickelte Jungtiere, die zunächst durch ein milchartiges Sekret ernährt werden, das hauptsächlich aus Fetten und Kohlenhydraten besteht und in den Eileiterdrüsen des Weibchens erzeugt wird. Außerdem reißen sie mit Hilfe ihrer Kiefer Hautteile der Mutter ab, um sie als Nahrung zu nutzen. Die Hautteile wachsen nach und werden erneut abgefressen. Die Mutter verliert dabei etwa 30 % ihres Gewichts und braucht lange, um sich zu regenerieren. Diese Art der Fortpflanzungsstrategie\* hat teilweise Ähnlichkeiten mit der von eierlegenden Säugetieren wie den Schnabeltieren oder Schnabeligel.

\* „Strategie“ ist streng genommen ein finalistischer Begriff, der bei evolutionsbiologischer Argumentation nichts verloren hat. Besser wäre „Methode“. Man sollte diesen Aspekt mit den Kursteilnehmern kurz diskutieren und sie auffordern, bei der nächsten Verwendung des Begriffs „Strategie“ Einspruch zu erheben.

[Pedro L. Mailho-Fontana et al.: Milk provisioning in oviparous caecilian amphibians. Science 383: 1092-1095]

### 6.3.2 Eltern-Kind-Konflikt

Den Eltern-Kind-Konflikt hat der US-amerikanische Evolutionsbiologe Robert Trivers 1974 formuliert.

Brutpflege stellt ein einseitig altruistisches Verhalten dar, bei dem ein Interessenskonflikt zwischen Jungtieren und Eltern besteht, denn die beteiligten Individuen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Allele und versuchen, die individuelle Gesamtfitness zu steigern. Die Interessen verteilen sich wie folgt:

- Elterntiere sind daran interessiert, den eigenen Anteil des Elternaufwands zu verringern, z. B. indem der andere Partner dazu gebracht wird, möglichst viel Zeit und Energie in die Brutpflege zu investieren, bzw. die Jungtiere möglichst schnell in die Selbständigkeit entlassen werden (bei vielen Arten werden die älteren Jungtiere aktiv von den Eltern vertrieben). Bei vielen Arten wird das Weibchen erst wieder fruchtbar, nachdem der Nachwuchs entlassen worden ist.

- Jungtiere sind daran interessiert, möglichst viele Ressourcen selbst zu erhalten (bei vielen Greifvögeln verdrängt bzw. tötet das älteste Jungtier die später Geschlüpften bzw. drängt sich bei der Fütterung vor) bzw. möglichst lange die elterliche Brutpflege in Anspruch zu nehmen.

Dabei gibt es einen optimalen Kompromiss. Zu lange Brutpflege vermindert die Überlebenschance der Eltern, zu kurze Brutpflege die des Nachwuchses. Weil Vollgeschwister statistisch gesehen die Hälfte ihrer Allele gemeinsam haben, verringert Geschwistermord die individuelle Gesamtfitness des Mörders auf lange Frist (außer die Nahrungsgrundlage hätte ohnehin nicht für beide Geschwister gereicht, denn dann hätte keiner überlebt).

Beispiele:

- Greifvögel: Oft werden zwei Eier gelegt. Das zuerst geschlüpfte Jungtier ist stärker und drängt sich bei der Fütterung vor, wodurch das Geschwister weniger gut ernährt wird. Oft wird das schwächere Geschwister auch vom stärkeren getötet.
- Blaufußtölpel (*Sula nebouxii*): Bei Nahrungsknappheit tötet das ältere Küken oft das jüngere, indem es dieses direkt angreift bzw. aus dem Nest wirft.
- Affen: Bei wild lebenden Schimpansen (*Pan troglodytes*) wurde beobachtet, dass Muttertiere ihren Nachwuchs auf Distanz hielten, sobald sie wieder paarungsbereit waren. Bei Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) steigt die Wahrscheinlichkeit einer Schwangerschaft in der folgenden Paarungssaison mit der Rate der Ablehnung des eigenen Nachwuchses, der eigentlich noch gestillt werden möchte.

Ein Diagramm zum Mutter-Kind-Konflikt (unterschiedliche Zeitpunkte des Abstillens bei Berberaffen) finden Sie auf Seite 304, Abb. 2 in bioskop 12, Westermann 2024.

## 7 Kommunikation (nur eA)

(ca. 3 Stunden)

Inhalte zu den Kompetenzen	Kompetenzerwartungen: Die Sch. ...
Kommunikation: Sender-Empfänger-Modell, Signale, Signalfälschung	wenden Methoden der verhaltensökologischen Forschung an, um Verhaltensweisen zum Überleben des Individuums bei [...] Kommunikation [...] zu analysieren und deren Bedeutung für die Weitergabe der genetischen Information zu erklären. <i>erklären Sachverhalte aus proximater und ultimer Sicht, ohne dabei finale Begründungen zu nutzen. (Lernbereich 1)</i>

*Hinweis: Im vorliegenden Skript wurde der Abschnitt Kommunikation von Platz 5 auf Platz 7 nach hinten geschoben, um die Nummerierung beim Kurs mit gA nicht zu stören. Im eA-Kurs ist es aber sinnvoller, die Reihenfolge des LehrplanPLUS einzuhalten.*

*In diesem Abschnitt kann in großem Umfang schülerzentriert gearbeitet werden. Kleine Arbeitsgruppen erarbeiten ihr Thema und präsentieren es vor dem Kurs (Vorstellung des Beispiels, ggf. Kosten-Nutzen-Betrachtung; ggf. proximate und ultimate Erklärung). Dabei ist wichtig, die Themen und die Zeitvorgabe genau einzugrenzen und klare Bewertungsgrundlagen für die Präsentation vorzugeben. Auf diese Weise können in diesem Abschnitt etliche kleine Leistungsnachweise erbracht werden. Das muss vor Notenschluss geschehen.*

*communicare*, lateinisch: teilen, mitteilen, teilnehmen lassen; gemeinsam machen, vereinigen

**Arbeitsblatt** *Signalfälschung*: Es enthält zwei konkrete Beispiele (Anglerfisch; Warn- und Scheinwarntracht bei Schmetterlingen) und unterschiedliche Aufgabenstellungen dazu. [\[docx\]](#) [\[pdf\]](#)

## 7.1 Sender-Empfänger-Modell



Der Sender codiert eine Information in Form eines wahrnehmbaren Signals (z. B. eine Geste, ein Ruf, die Präsentation einer farbigen Fläche, einen Duftstoff). Dieses Signal geht vom Sender zum Empfänger; die Übermittlungsbedingungen fasst man im Begriff „Kanal“ zusammen. Der Empfänger nimmt das Signal auf; die anschließende Entschlüsselung (Decodierung) des Signals und seine Einordnung nennt man Wahrnehmung.

*Hinweis:* In Schulbüchern findet man diese Abbildung auch mit einem Pfeil zurück vom Empfänger zum Sender, der die Reaktion darstellt. Das halte ich für falsch, denn bei der Rückmeldung vertauschen die Individuen lediglich ihre Rollen: Der vormalige Empfänger wird zum Sender und umgekehrt.

## 7.2 Signale

### akustische Signale

- gehen in alle Richtungen
- wirken auch auf große Entfernungen (angeblich könnten sich Wale bei der guten Schall-Leitung im Wasser mit ihren tiefen Tönen von Pol zu Pol akustisch verständigen, wenn nicht die lauten Schiffsmotoren stören würden)
- werden aus allen Richtungen wahrgenommen
- unabhängig von der Tageszeit
- nur im Augenblick der Signalerzeugung wahrnehmbar
- mittel gut zu lokalisieren (außer der Ruf der Unke, der ist kaum zu orten)

### optische Signale

- gehen in alle Richtungen
- reichen je nach Gelände mehr oder weniger weit (weit in offenen Landschaften, ziemlich kurz in dichter Vegetation, extrem kurz in trüben Gewässern)
- werden nur in Richtung der Sehorganen wahrgenommen (Pferd: fast ein Rundumblick; Mensch, Eule: relativ enger Winkelbereich nach vorne)
- nur bei genügend Licht wahrnehmbar (Abhängigkeit von der Tageszeit)
- nur im Augenblick der Signalerzeugung wahrnehmbar
- sehr gut zu lokalisieren

### olfaktorische Signale

- gehen in alle Richtungen
- reichen je nach Menge des Duftstoffs und Empfindlichkeit des Empfängers mehr oder weniger weit
- werden aus allen Richtungen wahrgenommen
- unabhängig von der Tageszeit
- längere Zeit nach der Signalerzeugung wahrnehmbar
- variable Lokalisierbarkeit je nach Kontext (Borkenkäfer-Weibchen orientieren sich an der Konzentration des Pheromons, das die Männchen abgeben, die unter der Borke je

eine Hochzeitskammer angelegt haben; Reviermarkierungen von Wölfen geben die Grenzen extrem genau an)

### taktile Signale

- nur in Richtung des Kommunikationspartners
- nur in unmittelbarer Nähe
- unabhängig von der Tageszeit
- nur im Augenblick der Signalerzeugung wahrnehmbar
- sehr gut zu lokalisieren

Welche Art von Signal verwendet wird, hängt ab vom Habitat (dichter Urwald, trübes Wasser eignen sich kaum für optische Signale) und von der Situation (Pheromone können von Fressfeinden oft nicht wahrgenommen werden; Duftmarken, die ein Territorium markieren, sollen möglichst lange ihre Signalwirkung ausüben; Warnung vor einem Fressfeind muss in alle Richtungen erfolgen und aus allen Richtungen wahrgenommen werden).

*An dieser Stelle sollten einige Beispiele zum Einsatz unterschiedlicher Signale thematisiert werden. Vgl. Lehrbücher.*

*Auch sollten an dieser Stelle Untersuchungen zur Erforschung von Signalen besprochen werden. Die Schüler könnten Hypothesen formulieren und die Versuchsaufbauten zu deren Untersuchung entwerfen, z. B. Attrappenversuche zu optischen oder taktischen Signalen.*

*Außerdem sollten die Schüler Kosten-Nutzen-Betrachtungen zu unterschiedlichen Signalen anstellen.*

## **7.3 Signalfälschung**

In der Regel dienen Signale einer ehrlichen Kommunikation: Auffällige Warnfärbung (Gelb oder Rot, oft im Wechsel mit Schwarz) warnt vor der Gefährlichkeit oder Giftigkeit des Trägers (Wespen, Pfeilgiftfrosch), Warnrufe warnen vor einem Fressfeind (Vögel, Erdmännchen), bestimmte Signale des Weibchens lösen Paarungsverhalten aus usw.

In selteneren Fällen werden Signale gefälscht, womit sich der Sender einen Vorteil verschafft. Die Nachahmung der Gestalt oder des Verhaltens einer anderen Art wird allgemein als Mimikry bezeichnet. Die Fachbegriffe dazu sind: Vorbild und Nachahmer.

Bilder zu fast allen nachgenannten Arten finden Sie unter den Artnamen bei Wikipedia.

### **7.3.1 Scheinwartracht**

Giftige oder gefährliche Tiere tragen oft eine Warnfärbung. Ein harmloses Tier, das eine sehr ähnliche Färbung aufweist, sendet mit seiner Scheinwartracht ein unehrliches (falsches) Signal aus. Ein Fressfeind, der mit dem Vorbild schlechte Erfahrungen gemacht hat, meidet in der Regel auch den Nachahmer. (Diese Art der Mimikry – die Bates'sche Mimikry – wurde 1862 von Henry Walter Bates beschrieben, der als erster das Mimikry-Konzept formulierte.)

Schwebfliegen: Die Große Torf-Schwebfliege (*Sericomyia silentis*) ahmt mit ihren gelben Querstreifen auf schwarzem Grund eine Wespe nach. Die Mistbiene (*Eristalis tenax*), ebenfalls eine Schwebfliege, ahmt mit zwei seitlichen gelben Flecken auf dem dunklen Hinterleib eine Honigbiene nach, die Pollenhöschen trägt. Bienen und Wespen gehören zur Ordnung der Hautflügler (*Hymenoptera*), Fliegen zur Ordnung der Zweiflügler (*Diptera*); die Ähnlichkeiten der Färbung sind also nicht auf gemeinsame Vorfahren zurückzuführen. Auch der Wespen-

Glasflügler (*Synanthedon vespiformis*; Ordnung: Schmetterlinge, *Lepidoptera*) ahmt Wespen nach.

Schmetterlinge: Der aus Amerika stammende Monarchfalter (*Danaus plexippus*) trägt eine auffällige orange-schwarze Färbung. Sein Körper enthält Giftstoffe (Herzglycoside). Der Edelfalter *Limenitis archippus* sieht dem Monarchfalter zum Verwechseln ähnlich, ist aber ungiftig. Die beiden Schmetterlingsarten gehören unterschiedlichen Familien an, ihre ähnliche Färbung beruht also nicht auf gemeinsamen Vorfahren. [aus Wolfgang Wickler: Mimikry. Fischer Taschenbuchverlag, 1973, S. 94]

vgl. **Aufgabe 2** auf dem Arbeitsblatt „Signalfälschung“: [\[docx\]](#) [\[pdf\]](#)

*Es sollte diskutiert werden, was passiert, wenn in einem Habitat die Anzahl der Nachahmer die Anzahl der Vorbilder deutlich übersteigen würde. (Lösung: Die Wahrscheinlichkeit, eine unangenehme Erfahrung zu machen, wäre viel kleiner, so dass die vorgetäuschte Warntracht längere Zeit nicht wirken würde.) Diese Frage entspricht **Aufgabe 2.4** auf dem Arbeitsblatt „Signalfälschung“.*

### 7.3.2 Signalfälschung bei Pflanzen

Falscher Nektar: Frisch geschlüpfte und somit unerfahrene Goldfliegen, Schmeißfliegen und Fleischfliegen wenden sich im Versuch echten glänzenden Tropfen, aber auch Tropfenattrappen sofort zu. In der Natur sind dies oft Nektartropfen, die Zucker enthalten. Dieses Verhalten nutzt der Sonnentau (Gattung *Drosera*), der am Ende der Drüsenstiele auf seinen Fangblättern glänzende Tropfen präsentiert, an denen die Fliegen aber kleben bleiben. Anschließend rollt sich das Blatt ein, Verdauungssaft wird in den Hohlraum sezerniert, die Fliege verdaut und das Verdauungsprodukt vom Blatt aufgenommen.

**Filmdoku** (10:14): Fleischfressende Pflanzen (mit Kommentar)

<https://www.youtube.com/watch?v=Kw8Gwz3sYSw>

1:23-1:52 Sonnentau: Mehrfach wird gezeigt, wie Insekten von den Tropfen festgehalten werden und wie sich die Blätter um die Beute einrollen.

**Filmdoku** (1:23): Sonnentau (*Drosera*) frisst Fliege (ohne Ton)

<https://www.youtube.com/watch?v=YAqwKPW tkY>

Zu sehen ist eine Fliege, die an den Tropfen festklebt und vergeblich versucht, sich zu befreien. Am Ende rollt sich das Blatt um die Beute ein.

Falscher Geschlechtspartner: Orchideen der Gattung Ragwurz (*Ophrys*) ahmen mit Teilen ihrer Blüten bestimmte Insekten nach wie die Fliegen-Ragwurz (*O. insectifera*), die Bienen-Ragwurz (*O. apifera*) oder die Hummel-Ragwurz (*O. holoserica*). Sie werden von Fliegen, Bienen bzw. Hummeln angefliegen, die von der Blüte optische und taktile Signale erhalten. Beim Kopulationsversuch wird Pollen aufgenommen bzw. übertragen. (Allerdings wird die Bienen-Ragwurz nur selten von Insekten bestäubt, meist führt sie Selbstbestäubung durch. Dafür habe ich allerdings keine Erklärung.) Hummeln erkennen art eigene Weibchen an optischen Reizen (Form, Farbe) und am Geruch; zur Kopulation sind zusätzlich bestimmte taktile Reize notwendig. Spermia wird auf Orchideenblüten allerdings nicht abgegeben, dazu reichen die Reize nicht aus. [nach Wolfgang Wickler: Mimikry. Fischer Taschenbuchverlag, 1973, S. 208]

### 7.3.3 Angriffsmimikry

Hierbei imitiert der (aggressive) Nachahmer ein harmloses Vorbild.

Anglerfische leben im Gegensatz zu Tiefsee-Anglerfischen im flachen Wasser tropischer und subtropischer Meere. Der vordere Strahl ihrer Rückenflosse ist nicht durch eine Flossenhaut mit den anderen Strahlen verbunden, sondern sitzt isoliert auf einem Kugelgelenk. An seiner Spitze trägt er ein Anhängsel als Köder. Bei der Gattung *Phrynelox* ähnelt es einem rosa gefärbten Wurm und kann sich sogar aktiv krümmen und aufrollen. Der übrige Körper der Anglerfische ist exzellent getarnt, oft sehen sie aus wie Algenbüschel. Naht sich ein Beutefisch, wird die „Angel“ auffällig bewegt. Sobald die Beute nahe genug ist, reißt der Anglerfisch sein Maul auf und die Beute wird eingesaugt. *Phrynelox* fängt wurmerfressende Fische, Fledermausfische der Gattung *Ogcocephalus* fangen mit einer ganz anders gestalteten Angel im Sand lebende Krebse. [nach Wolfgang Wickler: Mimikry. Fischer Taschenbuchverlag, 1973, S. 122] vgl. **Aufgabe 2** auf dem Arbeitsblatt „Signalfälschung“: [\[docx\]](#) [\[pdf\]](#)

**Filmdoku** (3:46): Anglerfisch *Antennarius striatus*

<https://www.youtube.com/watch?v=GXn-MkqWxWI>

Sehr deutlich zeigt der Film die Wurmattrappe des Tieres, wie sie heftig hin und her bewegt wird, während der Fisch selbst durch haarähnliche Anhängsel gut getarnt ist. Ab und zu marschiert er auf seinen dicken Vorderflossen auf dem Boden ein Stück weiter. (Ein kleiner Ausschnitt genügt. Ton stumm schalten, da nur spanische Gitarre erklingt.)

Putzer-Mimikry: An bestimmten Stellen von Korallenriffen gibt es Putzerstuben. Dort warten Putzerfische wie die Meerschwalbe (*Labroides dimidiatus*, ein Putzerlippfisch) auf ihre Kunden: größere Fische wie z. B. der Kaiserschnapper (*Lutianus sebae*) oder Schmetterlingsfische (Gattung *Chaetodon*), die bisweilen sogar Schlange stehen, bis sie dran sind. Bei einem einzigen wildlebenden Putzerfisch wurden innerhalb von 6 Stunden 300 Putzkunden gezählt! Der Putzerfisch befreit seinen Kunden von Parasiten oder geschädigten Hautpartien, indem er sie frisst. Die Kunden öffnen dafür die Kiemendeckel, lassen den Putzer unbeschadet in ihrem offenen Maul arbeiten (auch Raubfische!) oder halten die Flosse still, die gerade bearbeitet wird, selbst wenn es einmal etwas ruppig zugeht. Der Säbelzahnschleimfisch *Aspidontus taeniatus* ist von *Labroides* kaum zu unterscheiden. Getäuschte Putzkunden lassen ihn sehr nah heran. Er schwimmt gezielt auf sein Opfer zu und beißt mit seinem scharfen Gebiss rasch ein halbmondförmiges Stück aus einer Flosse oder einer Kieme, das er sofort frisst. Danach steht er völlig ruhig da – wie ein echter Putzer – und erwartet das nächste Opfer. [nach Wolfgang Wickler: Mimikry. Fischer Taschenbuchverlag, 1973, S. 157 ff]

**Filmdoku** (2:49): Putzerfische

<https://www.youtube.com/watch?v=omlSzbra4Es>

Der Film zeigt Putzerfische der Gattung *Labroides*, wie sie eine Moräne putzen und dabei ins Maul und in die Kiemenöffnung schwimmen. Ab 1:35 werden sie beim Putzen einer anderen Fischart gezeigt. Man sieht deutlich, wie die „Kunden“ still halten und ihr Maul sowie ihre Kiemendeckel öffnen.

**Filmdoku** (0:22): Taucher und Putzerfisch

<https://www.youtube.com/watch?v=UtJwKV97f-k>

Putzerfische der Gattung *Labroides* arbeiten im Mund eines Tauchers. Sehr amüsante Aufnahme.

*Zu einzelnen Beispielen sollten die Schüler Kosten-Nutzen-Betrachtungen durchführen bzw. Versuchsaufbauten (z. B. mit Attrappen) zur Untersuchung von Hypothesen zum Verhalten entwerfen.*



## 8 Sozialverhalten von Primaten (nur eA)

(ca. 3 Stunden)

Inhalte zu den Kompetenzen	Kompetenzerwartungen: Die Sch. ...
Sozialverhalten von Primaten inkl. Mensch: exogene und endogene Ursachen, Fortpflanzungsverhalten, ggf. Kooperations-, Kommunikations-, Aggressionsverhalten	analysieren das Sozialverhalten der Primaten im Hinblick auf exogene und endogene Ursachen, um ausgewählte menschliche Verhaltensweisen zu erklären. Dabei treten sie einseitig biologischen Erklärungsansätzen kritisch gegenüber. <i>erklären Sachverhalte aus proximaler und ultimativer Sicht, ohne dabei finale Begründungen zu nutzen. (Lernbereich 1)</i>

*Der LehrplanPLUS verlangt hierbei zwei Aspekte obligat und nennt zusätzlich drei weitere Lebensbereiche, die fakultativ besprochen werden können, aber nicht müssen. Wenn noch genügend Zeit ist, sollten die Kursteilnehmer darüber abstimmen, welche Aspekte sie betrachten wollen.*

*Dieser Abschnitt dürfte für die Kursteilnehmer zu den spannendsten gehören, weil es um den Vergleich unseres eigenen Verhaltens mit dem unserer nächsten Verwandten geht und zwar – im Unterschied zum geisteswissenschaftlichen Unterricht – auf der Basis naturwissenschaftlicher Erkenntnisgewinnung.*

Das Verhalten des Menschen ist in sehr großem Maß von kulturellen Einflüssen geprägt. Die Untersuchung genetisch bedingter Anteile durch Experimente ist aus ethischen Gründen nur in sehr geringem Umfang möglich. Um genetisch bedingte Verhaltensanteile menschlichen Verhaltens zu bestimmen werden indirekte Methoden angewandt:

- interkultureller Vergleich: Verhalten, das in den unterschiedlichsten Kulturen gleich oder sehr ähnlich ist, beruht mit relativ hoher Wahrscheinlichkeit auf genetischer Grundlage.
- Ausschluss von Lernmöglichkeiten: Verhalten, das taub-blind geborene Kinder zeigen, ist mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht „abgeschaut“, sondern genetisch bedingt (z. B. Lächeln, Lachen, Wutmimik)
- Vergleich mit nah verwandten Arten (Schimpanse, Bonobo, Gorilla, Orang-Utan)

Der Vorreiter auf diesem Forschungsgebiet war Irenäus Eibl-Eibesfeldt.

### 8.1 Exogene und endogene Ursachen von Sozialverhalten

Primaten betreiben intensive Brutpflege und leben deshalb in Gruppen mit komplexer Sozialstruktur. Das sehr differenzierte Sozialverhalten der Primaten kann nicht „wie aus dem Nichts“ entstanden sein, sondern muss sich Schritt für Schritt entwickelt haben. Es gilt als wahrscheinlich, dass der Ursprung des komplexen Sozialverhaltens der erwachsenen Tiere in Verhaltensweisen der Mutter-Kind-Beziehung zu suchen ist.

Elemente des Brutpflege-Verhaltens wurden in andere Verhaltens-Bereiche übernommen und erfuhren dadurch einen Funktionswechsel: Gemäß dem österreichischen Verhaltensforscher Irenäus Eibl-Eibesfeldt ging der Kuss aus dem sogenannten Kussfüttern hervor, bei dem Nahrung von Mund zu Mund weitergereicht wird (beachte: Das Küssen gibt es nicht in allen menschlichen Gesellschaften!). Kindliches Verhalten zeigen Erwachsene beim Flirten und ganz allgemein zum Zweck der Partnerbindung.

Damit auslösende Reize ein bestimmtes Verhalten hervorrufen, muss dafür eine Handlungsbereitschaft (Motivation) bestehen. Letztere hängt von proximalen Ursachen ab, die man in endogene und exogene Faktoren unterteilt:

Endogene Faktoren (gesteuert durch die Erbinformation bzw. die momentane körperliche Verfassung):

- Hormonspiegel (oft: Mengenverhältnis von Hormonen, die einander entgegen bzw. die sich ergänzend wirken) <sup>1)</sup>
- Versorgungszustand (signalisiert durch Hunger, Sättigung)
- Kräftezustand (Erschöpfung, Wachheit)

Exogene Faktoren (Einflüsse aus der Umwelt):

- Signale von Artgenossen <sup>2)</sup>
- Signale von Fressfeinden
- zeitliche Einflüsse (Tageszeit, Jahreszeit)
- Verfügbarkeit von Ressourcen

Beispiele:

- zu 1) Das Hormon Oxytocin löst den Milchfluss aus, fördert eine intensive Mutter-Kind-Beziehung, spielt aber auch eine große Rolle bei partnerschaftlichen Beziehungen – und zwar bei beiden Geschlechtern.
- zu 2) Das Kindchen-Schema – großer Hirnschädel, große Augen, Pausbacken, runde Formen, vergleichsweise kurze Extremitäten – ruft positive Gefühle hervor sowie den Wunsch, das „Kindchen“ beschützen zu wollen. So finden wir Vogel- und Säugetierkinder süß, nicht aber Reptilien-Kinder. Comics und Werbung nutzen den Effekt des Kindchen-Schemas.
- zu 2) Fellpflege ist wohl ursprünglich ein Teil des Brutpflegeverhaltens, wodurch der Nachwuchs von Parasiten befreit wird. Durch Funktionswechsel ist daraus die soziale Fellpflege entstanden, das sogenannte *grooming* („Lausen“), das Erwachsene untereinander durchführen, selbst ohne Anwesenheit von Parasiten, und das der Festigung sozialer Bindungen dient. Gleichzeitig wirkt es als Beschwichtigung im Umfeld aggressiven Verhaltens. (Vgl. Abschnitt 8.3.4)
- zu 2) Schimpansen haben einen speziellen Warnruf, mit dem sie ihre Artgenossen vor einer Schlange warnen. Signaltäuschung: Bei Schimpansen in Gefangenschaft wurde beobachtet, dass ein Tier die Schlangenswarnung rief, obwohl an dem bezeichneten Ort keine Schlange war, sondern ein Leckerbissen, den sich dieses Tier dadurch sichern wollte.

## 8.2 Fortpflanzungsverhalten

Menschenaffen (Schimpanse, Bonobo, Gorilla, Orang-Utan, Mensch) zeigen große Ähnlichkeiten im Fortpflanzungsverhalten:

- Die Tragzeit dauert mit 7,5 bis 9 Monaten relativ lang.
- Die Anzahl der Nachkommen ist relativ klein: Meist kommt nur ein einzelnes Junges zur Welt; der Abstand zwischen zwei Geburten ist relativ lang.
- Die Entwicklung der Jungen bis zum Erwachsenen dauert vergleichsweise lange, passend zur relativ hohen Lebensdauer.
- Die Brutpflege ist sehr aufwendig und wird teilweise in der Gruppe vollbracht.
- Im Gegensatz zu den meisten anderen Tieren gibt es keine feste Paarungszeit.

Bei Bonobos und Menschen spielt Sexualverhalten auch außerhalb der Fortpflanzung eine sehr große Rolle im Sozialverhalten. Bei Bonobos (*Pan paniscus*) ist dies in besonderem Maß ausgeprägt; sexuelle Handlungen dienen bei ihnen oft zur Beschwichtigung bzw. zur Festigung der sozialen Bindungen.

Die Paarungsstrategien\* der Menschenaffen sind unterschiedlich und auch innerhalb der Arten variabel. Bei Gorillas pflanzt sich in der Regel das dominante Männchen mit seinem Harem fort. Bei Orang-Utans paaren sich die Weibchen in der Regel freiwillig mit den ansässigen Männchen, werden aber auch von herumschweifenden Männchen zur Paarung gezwungen. Bei Schimpansen und Menschen kann das Paarungsverhalten sehr unterschiedlich ausfallen.

\* „Strategie“ ist streng genommen ein finalistischer Begriff, der bei evolutionsbiologischer Argumentation nichts verloren hat. Besser wäre „Methode“. Man sollte diesen Aspekt mit den Kursteilnehmern kurz diskutieren und sie auffordern, bei der nächsten Verwendung des Begriffs „Strategie“ Einspruch zu erheben.

### 8.3 Kooperationsverhalten (fakultativ)

*In Kapitel 4 wurden die Begriffe Kooperation und Altruismus bereits geklärt. Hier werden weitere Beispiele aus dem Bereich der Primaten betrachtet. Die genannten Beispiele eignen sich gut für Recherche und Präsentation durch die Kursteilnehmer.*

Die meisten Primaten-Arten leben in individualisierten Gruppen, in denen jedes Tier jedes andere Tier individuell kennt. Kooperatives Verhalten erhöht in diesen Gruppen die Überlebenschancen ihrer Mitglieder sowie die Gruppen-Fitness. Menschenaffen (einschließlich des Menschen) zeigen ungewöhnlich häufiges und vielfältiges kooperatives Verhalten. Allerdings gilt der Satz von John Crook (1970): „*Life within a primate group is thus delicately balanced between competition and cooperation.*“ Das Gruppenleben sozial lebender Primaten ist geprägt durch ein ausgewogenes Gleichgewicht zwischen Kooperation und Konkurrenz.

Forschungen belegen, dass kooperatives Verhalten auch bei den nächsten Verwandten des Menschen auftritt, so dass vermutet werden darf, dass es sich auf kooperatives Verhalten beim letzten gemeinsamen Vorfahren zurückführen lässt.

#### Wiederholung:

Kooperation: gegenseitige Hilfe innerhalb der selben Art, wobei alle Beteiligten davon unmittelbar profitieren bzw. der Helfer durch sein Verhalten keine zusätzlichen Kosten auf sich nimmt

Altruismus: uneigennütziges Verhalten des Helfers zur Wohl anderer Individuen der gleichen Art (Empfänger), bei dem der Helfer nicht unmittelbar profitiert; oft erhöht der Helfer aber durch sein Verhalten seine individuelle Gesamtfitness (Altruismus als „verkappter Egoismus“)

#### 8.3.1 Jagdverhalten beim Schimpansen

[Quelle: <https://www.mpg.de/12257959/fruechte-der-gemeinsamen-arbeit-fuer-frei-lebende-schimpanzen>]

Schimpansen (*Pan troglodytes*) ernähren sich grundsätzlich von Pflanzen. Dass Schimpansen auf die Jagd gehen, hat Anfang der 1960er-Jahre als erste die britische Biologin Jane Goodall bei ihren bahnbrechenden Freilandbeobachtungen im Gombe-Stream-Nationalpark (Tansania, Ostafrika) festgestellt. An wenigen Tagen im Jahr gehen in der Regel die erwachsenen Männchen gemeinsam auf die Jagd nach anderen Säugetieren wie kleinere Paarhufer, Stummelaffen oder Paviane. Sie gehen dabei strategisch und arbeitsteilig vor, wobei die stark ausgeprägte Rangordnung innerhalb der Männchen eine schnelle und gezielte Koordination der Jagd ermöglicht. Eine erfolgreiche Jagd bestärkt die bestehende Rangordnung. Indem sie einen Teil der Beute an andere Gruppenmitglieder abgeben, versuchen die ranghöheren Männchen, ihre Position in der Rangordnung zu bestärken oder zu verbessern.

Bei einer Gruppe wildlebender Schimpansen im Tai Nationalpark an der Elfenbeinküste (Westafrika) wurde von Forschenden des Max-Planck-Instituts für evolutionäre Anthropologie (Leipzig) beobachtet, dass vor allem die Männchen Fleisch konsumieren, während sich die Weibchen in der Regel nur von Pflanzen ernähren. (Es wurden Haar- und Knochenproben verschiedener Schimpansen auf das Verhältnis von Stickstoff- und Kohlenstoff-Isotopen unter-

sucht, die Auskunft über die Art der Ernährung geben.) Erstautorin der Studie, Liran Samuni: „Das Teilen von Fleisch nach einer erfolgreichen Jagd fördert die zukünftige Jagdbeteiligung, denn erfolgreiche Jäger teilen ihre Beute häufiger mit an der Jagd beteiligten Tieren als mit Nicht-Jägern, obwohl auch diese nach einer Jagd um Fleisch betteln.“ Außerdem wurde festgestellt, dass das Hormon Oxytocin eine wesentliche Rolle bei der Gemeinschaftsjagd der Schimpansen spielt.

„Die Vorteile aus kooperativer Jagd und dem Teilen von Fleisch gelten als grundlegende Triebfedern für die Evolution des Menschen und der für ihn typischen Merkmale, wie sein großes Gehirn und seine Langlebigkeit.“ Kooperative Jagd könnte auf den gemeinsamen Vorfahren von Schimpanse und Mensch zurückgehen.

**Filmdoku** (2:56): Jagd auf entfernte Verwandte (*deutscher Kommentar*)

<https://www.youtube.com/watch?v=uKttUhbsdY>

Ein Ausschnitt aus einem Fernsehfilm von National Geographic, der eindrucksvolle Bilder von der Jagd einer Schimpansen-Gruppe auf Stummelaffen zeigt und im Kommentar brauchbare Informationen gibt. Die Schimpansen-Männchen teilen sich die Arbeit auf: Ein Teil begibt sich in die Baumkronen, um den Stummelaffen den Weg abzuschneiden, ein Teil bleibt auf dem Boden.

### 8.3.2 Belohnung beim Schimpansen

[Quelle: <https://www.mpg.de/11360726/schimpansen-kooperation>]

Experimentelle Ergebnisse aus dem Max-Planck-Institut für evolutionäre Anthropologie in Leipzig: Wenn ein Schimpanse einem anderen geholfen hat, dann wird er später dafür belohnt. Martin Schmelz, einer der Autoren der Studie: „Am meisten hat uns überrascht, dass die Schimpansen sogar Kosten auf sich nehmen und auf zusätzliches Futter verzichten, um einen Artgenossen für dessen Unterstützung zu belohnen. Bisher galt es als sicher, dass Schimpansen in Situationen wie diesen nur ihren eigenen Vorteil im Blick haben.“ Sebastian Grüneisen, ein anderer Autor der Studie: „Die Ergebnisse legen nahe, dass die Schimpansen nicht nur die Handlungen, sondern auch die kooperativen Absichten ihres Versuchspartners in Betracht ziehen und uneigennütziges von potentiell eigennützigem Verhalten unterscheiden.“

Versuchsaufbau: Zwei Schimpansen sitzen sich, abgetrennt durch Gitter, gegenüber, zwischen ihnen befinden sich Futterschalen. Einer der Schimpansen wählt eine von zwei Optionen: Futter nur für sich selbst / Futter für sich und den Partner. Wenn der Partner zuvor Hilfe bei der Futterbeschaffung geleistet hatte, wurde ausschließlich die zweite Option gewählt. „Besonders großzügig waren die Tiere, wenn der Partner durch uneigennützig Hilfe sogar riskiert hatte, selbst gar kein Futter zu bekommen.“ Je mehr der Partner zuvor in seine Hilfe investiert hatte, desto höher war die Motivation zur Belohnung. Auch hier spielte das Hormon Oxytocin eine besondere Rolle.

Diese Ergebnisse stimmen mit den Ergebnissen der sogenannten Spieltheorie von John Maynard Smith überein. *Die Spieltheorie hat im LehrplanPLUS keinen Platz mehr, aber vielleicht kann Information darüber der **Begabtenförderung** dienen:*

**Arbeitsblatt** *Spieltheorie* [[docx](#)] [[pdf](#)]

### 8.3.3 Verteidigung von Pavianen gegen Leoparden

Leoparde jagen gelegentlich Primaten wie Paviane, die sich aber durch Kooperation gegen solche Angriffe wehren.

**Film** (4:10): Die größte Gefahr für Leoparden: Paviane! (*deutscher Kommentar*)

<https://www.youtube.com/watch?v=u4J5qBDTlcU>

Etwas reißerisch aufgemachter Filmausschnitt von National Geographic: Wenn sie Jungtiere haben, suchen Impalas (Antilopen) die Nähe von Pavianen, weil diese einen Schutz vor Leoparden darstellen. Aber ausnahmsweise erjagen die Paviane gemeinsam auch ein Impala-Junges. Ein Leoparden-Weibchen wird darauf aufmerksam, kehrt aber zu seinem Jungtier zurück. Die Paviane folgen ihr und greifen gemeinsam an, wenn auch erfolglos. Der Film zeigt die gemeinsame Jagd der Paviane und die gemeinsame Aggression gegen den Fressfeind Leopard, der hier sogar die Rolle der potentiellen Beute einnimmt.

**Film** (3:10): Paviangruppe trifft auf Gruppe von Geparden (*englischer Kommentar*)

<https://www.youtube.com/watch?v=rienlm7EqO4>

Seriöser BBC-Tierfilm: Eine Paviangruppe bewegt sich im hohen Gras der Savanne und hält Ausschau nach Gefahren (kooperatives Verhalten). Als eine Gruppe von Geparden auftaucht, wird sie von den Pavianen gemeinsam verfolgt und bedroht. Auch ein zweiter Angriff wird gemeinsam abgewehrt.

### 8.3.4 Grooming

Das „Lausen“ oder *grooming* ist aus einem Körperpflege-Verhalten (vielleicht innerhalb der Brutpflege), bei dem Parasiten aus dem Fell entfernt werden, hervorgegangen und in den Funktionskreis der sozialen Bindung übernommen worden. Ein anderes Individuum zu *groomen* ist ein altruistisches Verhalten. Wenn der *Groomer* damit rechnen kann, bald selbst *gegroomt* zu werden, handelt es sich um reziproken Altruismus („wie ich dir, so du mir“). Allerdings wird auch beobachtet, dass ranghohe Tiere öfter und intensiver *gegroomt* werden als rangniedere. In diesem Fall kann ein rangniederer Helfer nicht erwarten, in gleicher Weise vom ranghöheren Empfänger *gegroomt* zu werden. Hierbei handelt es sich also nicht um reziproken Altruismus, sondern wohl eher um Beschwichtigungs-Verhaltung zur Aufrechterhaltung der Rangordnung.

[Simone Jörn: Sozialverhalten der Primaten; <https://www.grin.com/document/106683>]

**Filmdoku** (4:15): Zoo-Schimpansen beim Grooming

<https://www.youtube.com/watch?v=XyzZVsoXg7s>

Ein Schimpanse laust einen anderen mit Fingern und Mund im Gesicht und in den Nasenlöchern.

Auf Youtube gibt es noch viele weitere Grooming-Videos, wenn auch ohne Nennung der jeweiligen Affenart.

### 8.3.5 Kooperation beim Menschen

Nicht zuletzt die komplexe Wortsprache ermöglicht dem Menschen sehr weit gehende und sehr differenzierte Kooperation in allen Lebensbereichen. Auch die Weitergabe kultureller Errungenschaften (Tradition) ist eine Form der Kooperation.

Der Ursprung des modernen Menschen vor rund 300.000 Jahren liegt in der ostafrikanischen Savanne. Es gibt Hinweise darauf, dass die Menschen damals in überschaubaren Gruppen von etwa 30-100 Personen lebten, die vermutlich den Huftier-Herden hinterher zogen. Diese Gruppen dürften regelmäßig Kontakt miteinander gehabt haben, wenn auch relativ selten. Ein Modell für solche prähistorischen Gesellschaften sind z. B. die San aus Südwestafrika, die eine Jäger-und-Sammler-Gesellschaft darstellen. Echter Altruismus ist in solchen kleinen Gruppen kaum nachweisbar, weil alle Gruppenmitglieder relativ eng miteinander verwandt sind und weil es sehr wahrscheinlich ist, dass der Helfer in kurzer Zeit selbst zum Empfänger wird (reziproker Altruismus).

Vermutlich unterschieden sich mit der Zeit diese Gruppen auch sprachlich voneinander (Dialekt-Bildung). Heute noch ruft gemeinsame Sprache ein starkes Wir-Gefühl hervor, wohingegen sprachliche Unterschiede als abgrenzend empfunden werden. (In einer multikulturellen Gesellschaft gilt es, dieses Empfinden zu überwinden.)

Nach heutigen Erkenntnissen verschafften sich in Europa die Jäger und Sammler bis zum Ende der Mittelsteinzeit (Mesolithikum) gemeinsam ihre tierische und pflanzliche Nahrung und zwar in egalitären Gesellschaften. Frauen und Männer dürften gemeinsam gesammelt und gejagt haben. Bereits im Mesolithikum sind wohl die ersten Spezialisten aufgetreten, die vom Rest der Gruppe mit Nahrung versorgt wurden, wie z. B. Schamaninnen und Schamanen, die ihrerseits die Gruppe spirituell betreuten und medizinische Unterstützung leisteten.

Erst mit der Einführung der Landwirtschaft in der neolithischen Revolution entstanden gesellschaftliche Unterschiede, v. a. wohl aufgrund der Anhäufung von Ressourcen durch die Lagerhaltung der Agrarprodukte. Aber auch Ackerbau und Viehzucht lassen sich effektiv nur durch Kooperation bewältigen.

Altruismus in modernen Gesellschaften: Ehrenamtliche Tätigkeit kostet Zeit und Energie, aber auf der anderen Seite gewinnt man durch sie soziales Ansehen. Außerdem wurde nachgewiesen, dass bei helfenden Handlungen im Gehirn Dopamin ausgeschüttet wird, ein Neurotransmitter, der bei positiven Gefühlen und Zuversicht eine wesentliche Rolle spielt. Untersuchungen haben gezeigt, dass die Bereitschaft zum Helfen groß ist, wenn der Empfänger als selbstlos und vertrauenswürdig eingeschätzt wird, während selbstsüchtigen Menschen die Hilfe eher verweigert wird.

#### 8.4 Kommunikationsverhalten (fakultativ)

Soziales Leben wird wesentlich durch Kooperation und Konkurrenz geprägt, wobei die Mitglieder einer Gruppe untereinander Informationen durch Gestik, Mimik, Geruchsstoffe, Laute und – beim Menschen – durch Wortsprache austauschen.

Elemente von Sprache finden sich auch bei außermenschlichen Primaten:

- Schimpansen können durch einen bestimmten Laut spezifisch vor der Gefahr durch eine Schlange warnen.
- Grüne Meerkatzen (Gattung *Chlorocebus*) haben unterschiedliche Warnlaute: Beim Warnruf für „Adler“ verstecken sich die Gruppenmitglieder im Gebüsch, so dass sie von oben nicht gesehen werden können. Beim Warnruf für „Schlange“ stellen sie sich auf ihre Hinterbeine und suchen den Boden ab. (Im Buchner-Buch werden auf Seite 307 bei M3 Experimente dazu vorgestellt.)
- Die in Gefangenschaft gehaltene Schimpansin Washoe erlernte Ende der 1960er-Jahre die Amerikanische Gebärdensprache ASL und konnte damit selbständig korrekte Sätze bilden, die sich stimmig auf den jeweiligen Kontext bezogen.
- Der in Gefangenschaft gehaltene Bonobo Kanzi erlernte in den 1980er-Jahren, Englisch zu verstehen und darauf sinnvoll zu reagieren (ca. 3000 Wörter). Er selbst kommunizierte durch Wortsymbole, die er über eine Tastatur auf einem Bildschirm aufrufen konnte (ca. 500 Wörter). Er erreichte dabei etwa das Niveau eines dreijährigen Menschen.
- 2022 konnte ein internationales Forschungsteam unter Leitung von Cédric Girard-Buttoz erstmals grammatikähnliche Strukturen bei wild lebenden Schimpansen im Nationalpark Tai (Elfenbeinküste) nachweisen und zwar die folgenden drei Elemente: (a) beliebige Kombinierbarkeit unterschiedlicher Laute und (b) Aneinanderreihung der Laute wie Wörter in einem Satz unter (c) Einhaltung bestimmter Regeln. Dabei wurden bis zu zehn Laute systematisch aneinander gereiht. [Meldung in Spektrum der Wissenschaft, Heft 9.2022, S. 8]

Chemische (olfaktorische) Reize spielen bei der Kommunikation der Primaten insgesamt nur eine untergeordnete Rolle, außer beim Sexualverhalten. Von paarungsbereiten Weibchen ausgehende Pheromone erhöhen die Paarungsbereitschaft beim Männchen. Auch der Mensch besitzt in der Nasenschleimhaut Rezeptoren für Pheromone, deren Leitungsbahnen (Axone) in einen anderen Gehirnbereich ziehen als die von den eigentlichen Riechsinneszellen. Deshalb werden Pheromone auch nicht bewusst als Geruch wahrgenommen. Die Wirkung der Pheromone erfolgt unbewusst. Wir wissen noch recht wenig darüber, aber die anregende Wirkung bestimmter Parfums könnte auf Pheromonwirkung beruhen.

Bei Pavianen und Schimpansen tritt als optisches Signal die sogenannte Regelschwellung auf: Bei Paarungsbereitschaft schwillt hormonbedingt das Hinterteil der Weibchen an und wird auffällig rot.

Die offene Hand anzubieten, ist nicht nur beim Menschen eine allgemein verbreitete Geste der Begrüßung, sondern auch bei Schimpansen.

Irenäus Eibl-Eibesfeldt hat in verschiedenen Kontexten weltweit Mimik und Gestik in den unterschiedlichsten menschlichen Gesellschaften dokumentiert. Um möglichst authentische Aufnahmen zu bekommen, benutzte er oft ein umgebautes Objektiv für seine Kamera, das nicht von vorne, sondern von der Seite aufnahm, womit niemand rechnete. Er stellte fest, dass trotz großer kultureller Unterschiede wesentliche Aspekte von Mimik und Gestik kulturübergreifend überall mehr oder weniger gleich sind, z. B.:

- Imponieren: aufrechte Haltung, grimmiges Gesicht mit gerunzelter Stirn, Betonung von Körpergröße und Schulterbreite (durch Kleidung, Federn, Hüte usw.) <sup>1)</sup>
- Aggression: Zähne zeigen, Stirn runzeln, Mundwinkel herabziehen <sup>2)</sup>
- Augengruß: ruckartiges Heben der Augenbrauen bei Blickkontakt <sup>3)</sup>
- Flirtverhalten: abwechselnd Zuwendung und Abwendung
- Verbeugung als Geste der Ergebenheit, z. B. bei der Begrüßung oder gegenüber einem Ranghöheren, auch gegenüber einer Gottheit (Demutsverhalten)

Abbildungen dazu in Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung. Piper Verlag 1972: <sup>1)</sup> S. 503; <sup>2)</sup> S. 466; <sup>3)</sup> S. 478 ff.

## 8.5 Aggressionsverhalten (fakultativ)

*In Kapitel 5 wurde das Aggressionsverhalten bereits thematisiert. Hier sollen weitere Beispiele aus dem Bereich der Primaten betrachtet werden. Die genannten Beispiele eignen sich gut für Recherche und Präsentation durch die Kursteilnehmer.*

Hierbei ist die innerartliche (intraspezifische) von der zwischenartlichen (interspezifischen) Aggression strikt zu trennen. Innerartliche Aggression tritt bei Primaten auf, wenn die Rangordnung erkämpft bzw. bestätigt wird, bei der Verteidigung von Ressourcen (Nahrung, Weibchen, Revier) usw.; zwischenartliche Aggression, die in der höchsten Stufe im Beschädigungskampf endet, tritt bei der Verteidigung gegen Fressfeinde und bei der Jagd gegenüber der Beute auf.

## 8.5.1 Aggressionsverhalten bei großen Menschenaffen

**Filmdoku** (0:42): Zwei Schimpansen gegen einen Pavian (*englischer Kommentar*)

<https://www.youtube.com/watch?v=POW5oFGOGi0>

Ein Pavian greift zwei Schimpansen an, die sich gegen ihn verteidigen.

**Filmdoku** (3:48): Eine Gruppe Schimpansen greift das Alpha-Männchen an

(*mit Originalton, ohne Kommentar*)

[https://www.naturepl.com/stock-video/showreel-of-male-chimpanzees-\(pan-troglodytes\)-attacking-the-alpha-male-of/gallery-10423-10637-10488-0/detail-0\\_01465914.html](https://www.naturepl.com/stock-video/showreel-of-male-chimpanzees-(pan-troglodytes)-attacking-the-alpha-male-of/gallery-10423-10637-10488-0/detail-0_01465914.html)

Der Film zeigt deutlich die aggressiven Verhaltensweisen der Schimpansen im Mahale Mountains National Park, Tansania (Ostafrika). Die Kursteilnehmer können sie beobachten und beschreiben (Laute, Gesten, tätliche Angriffe, Kooperation).

**Filmdoku** (7:46): Kämpfende Orang-Utans (*englischer Kommentar*)

<https://www.youtube.com/watch?v=vJd5idRRhX8>

Orang-Utans kämpfen um die Vormacht-Stellung in der Rangordnung, während das Alpha-Männchen „Hamlet“ aufgrund einer Überflutung isoliert ist. Der Film zeigt die aggressiven Verhaltensweisen bei Orang-Utans, auch den Einsatz von Gegenständen.

**Filmdoku** (2:20): Imponiergehabe beim Gorilla (*englischer Kommentar*)

<https://www.youtube.com/watch?v=wDECqJsiGqw>

BBC-Film: Obwohl das Weibchen Rana schon über 30 Jahre alt und an Fortpflanzung nicht mehr interessiert ist, macht das Silberrücken-Männchen Tuck durch Imponiergehabe auf sich aufmerksam. Dann schreiten die Jungen von Rana ein und verjagen den schwachen Anführer der Gruppe.

## 8.5.2 Aggressionsverhalten beim Menschen

*Die nachfolgenden Zitate von Irenäus Eibl-Eibesfeldt können als Grundlage für schülerzentriertes Arbeiten dienen und durch eigene Recherchen, vielleicht sogar eigene Untersuchungen (z. B. zum Revierverhalten) ergänzt werden.*

Imponieren, Drohen, Angriff und Verteidigung sind Verhaltensweisen, bei denen wesentliche Elemente weltweit in den unterschiedlichsten Kulturen sehr ähnlich gestaltet sind. Dies kann man als Hinweis auf genetisch bedingte Anteile menschlicher Aggression deuten.

Konrad Lorenz hat ein hydraulisches Modell für den Aggressionsstau beim Menschen erstellt und mit der Zeit verfeinert. In früheren Lehrplänen gehörte es zum Abiturstoff. Dabei wird davon ausgegangen, dass sich der Aggressionstrieb mit der Zeit anstaut, wenn er nicht immer wieder abgebaut wird. Mittlerweile gilt dieses Triebstau-Modell als widerlegt.

### Revierverhalten:

Revierbildung dient der Aggressionskontrolle (s. o.). „Menschen verteidigen sowohl individuelle Reviere (einschließlich individuellen Besitzes) als auch Gruppenreviere. Jeder einzelne zeigt ferner die deutliche Neigung, zu fremden Personen Distanz zu halten, von besonderen Situationen (Straßenbahn, Massenansammlungen) abgesehen. Damit folgt er dem Muster vieler anderer geselliger Tiere, die Individualdistanzen einhalten. R. Sommer experimentierte in Bibliotheken. Setzte sich eine Person an einen bereits besetzten Tisch, während noch andere frei waren, dann rückte die dort sitzende Person ab. War keine Ausweichmöglichkeit gegeben, dann errichteten die subjektiv Bedrängten symbolische Barrieren zwischen sich und ihrem Nachbarn, indem sie zum Beispiel ein Lineal begrenzend hinlegten. Bei Überschreitung einer bestimmten Distanz verließen sie den Platz, selbst wenn sie objektiv noch genügend Raum hatten.“ [Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Liebe und Hass. Piper Verlag 1972, S. 90]



### Rituelle Aggression bei den Waikas:

„Die sehr aggressiven Waikas (Urwaldindianer am oberen Orinoko) kennen verschiedene Stufen aggressiver Auseinandersetzungen. Bei ihren Festen kommt es oft zu ritualisierten Kämpfen zwischen Gastgebern und Gästen, die in der Regel durch eine Art Faustkampf ausgetragen werden, in dessen Verlauf die Gegner einander abwechselnd mit der Faust gegen die Brustmuskulatur boxen. Bei einer anderen Form des Turniers schlugen die Gegner einander mit der flachen Hand kräftig gegen die Seiten. Ernstere Dispute trugen die Waikas durch Stockschlagduelle aus: Die Gegner schlugen einander mit langen Stöcken so kräftig auf den Schädel, dass tiefe Platzwunden entstehen. Auf die vernarbten Wunden sind sie später so stolz wie Mitglieder schlagender Studentenverbände auf ihre Schmissee. Durch die ritualisierten Kämpfe wird bei diesen Urwaldindianern der ernste Streit zwischen befreundeten Dörfern abgefangen, was wichtig ist, da es zwischen verfeindeten Dörfern ohnedies genug der ernsten Kämpfe gibt.“

[Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Liebe und Hass. Piper Verlag 1972, S. 93]

*Hinweis: Eibl-Eibesfeldt hat diese Forschung selbst betrieben, war mehrmals bei diesen Leuten zu Besuch, musste für seine Ehre selbst an einem der Stockschlagduelle teilnehmen und berichtete in seinen Vorlesungen voll Respekt und Zuneigung von diesem Volk. Der heute verfemte Ausdruck „Indianer“ galt damals als wertneutral.*

### Rangordnung (Kompetenz **Bewertung**):

Eine Rangordnung dient der Aggressionskontrolle, indem sie Kämpfe um Vorrechte weitgehend vermeidet. In modernen menschlichen Gesellschaften kann man nicht mehr jede Person persönlich kennen. Eine Rangordnung muss deshalb durch Zeichen erkenntlich gemacht werden wie z. B. durch die Schulterstreifen oder Sterne beim Militär bzw. Uniformen.

„In allen Regierungsformen neigen die Menschen zum Personenkult. Notfalls schaffen sie sich Vorbilder der Verehrung, denen zu folgen ihnen ein Bedürfnis zu sein scheint. Der Mensch wehrt sich zwar gegen die Herrschaft brutaler Gewalt; der freiwillig anerkannten Autorität folgt er jedoch auf Grund einer deutlichen Disposition. Hat man sich freiwillig einer Autorität untergeordnet, dann ist man ihr zuletzt auch bis zu einem gewissen Grade ausgeliefert, wie neuere Versuche von Stanley Milgram [...] in geradezu erschütternder Weise zeigten.“ Im Milgram-Experiment wurden Menschen aufgefordert, Versuchspersonen bei falschen Antworten mit Stromstößen zu bestrafen. Dies taten sie, auch wenn sie wussten, dass die Stromstöße einen bedrohlichen Schock verursachen konnten, wenn der Versuchsleiter die Verantwortung übernahm (in Wirklichkeit passierte gar nichts, die Versuchspersonen spielten ihre Reaktion lediglich). [Irenäus Eibl-Eibesfeldt: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung. Piper Verlag 1972, S. 519 f.]

Die Ergebnisse des Milgram-Experiments legen nahe, dass der Gehorsam gegenüber einem sehr ranghohen Individuum (der ja durchaus lustbetont sein kann), ein Verhalten ist, das sehr tief in uns sitzt und nur mit hohem Aufwand überwunden werden kann.

### **Erklärvideo** (5:11): Milgram-Experiment

<https://studyflix.de/biologie/milgram-experiment-5311>

Der Film erklärt den klassischen Versuchsaufbau und stellt die schockierenden Ergebnisse vor. Am Ende wird zwischen Loyalität und Gehorsam unterschieden.

Autoritätshörigkeit behandelt auch der Film „Die Welle“ (USA, 1981) bzw. der deutsche Fernsehfilm gleichen Namens (2008).

Der Journalist Günther Wallraff hat inkognito in Firmen gearbeitet und darüber berichtet. Einmal setzte er sich als einfacher Angestellter in der Kantine an den (nicht gekennzeichneten) Tisch der Firmenleitung, hielt also weder Reviergrenze noch Rangordnung ein und erntete deutliche ablehnende bis leicht aggressive Reaktionen.