

Verhalten und Verhaltensökologie

Comportement et Écologie du comportement – Behaviour and Behavioural Ecology

Beiträge zum 4. Schweizerischen Symposium für Ornithologie vom 19. und 20. Oktober 1985 im Zoologischen Institut und Zoologischen Museum der Universität Zürich, veranstaltet von der Ala, von Nos Oiseaux und der Schweizerischen Vogelwarte

Herausgegeben von Paul Ingold und Ernst Sutter

Inhalt

1. P. INGOLD: Verhalten und Verhaltensökologie – Einführung zum Tagungsthema – *Behaviour and Behavioural Ecology – introduction to the Symposium theme* 239
2. H.-R. GÜTTINGER: Die Gesangsdifferenzierung bei Singvögeln – ein ethologisches Problem – *Species-uniformity and individuality of song structures: Ontogenetical and functional approaches* 243
3. O. SIEBER: Akustische Erkennung der Eltern bei Uferschwalben *Riparia riparia* – *Acoustic recognition of parents in Sand Martins*. 249
4. J. HEGELBACH: Gesangsdialekt und Fortpflanzungserfolg bei Grauammer-♂ *Emberiza calandra* – *Song dialect and mating success in Corn Bunting males* 253
5. M. MILINSKI: Vorteile des Lebens im Verband – *Advantages of living in groups* 257
6. L. JENNI: Zur Bedeutung von Grossschlafplätzen von Bergfinken *Fringilla montifringilla* in Buchenmastgebieten – *The importance of large roosts of Bramblings in beech-mast areas* . . . 267
7. W. SUTER: Mit Sanftmut zum Erfolg: Brutnachschaft von Eilseeschwalbe *Sterna bergii* und Hartlaubmöwe *Larus hartlaubii* – *Gentle but successful: Swift Terns breeding in association with Hartlaub's Gulls* 269
8. M. GÜNTERT: Gruppenbildung beim Zwergkleiber *Sitta pygmaea* – eine Strategie zum Überleben kalter Winter – *Flocking in the Pygmy Nuthatch – a winter survival strategy*. . . . 275
9. E. THALER-KOTTEK: Zum Verhalten von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *Regulus ignicapillus*) – etho-ökologische Differenzierung und Anpassung an den Lebensraum – *The behaviour of Goldcrest and Firecrest – etho-ecological differentiation and adaptation to habitat* 281
10. H. RICHNER: Intraspezifische Verhaltensvariationen: Das Beispiel des Graureihers *Ardea cinerea* – *Variations comportementales intraspécifiques: L'exemple du Héron cendré* . . . 291
11. P.-A. OGGIER: Siedlungsdichte und Sozialverhalten des Kolkrahen *Corvus corax* im Wallis – *Pattern of distribution and social behaviour of the Raven in the Valais* 295
12. P. INGOLD: Verhaltensökologie und Naturschutz – *Behavioural Ecology and Nature Conservation* 301
13. H. KUMMER: Schlusswort: Einige Gedanken zur Bedeutung ethologischer Beobachtungen in ornithologischen Feldstudien 311

Verhalten und Verhaltensökologie – Einführung zum Tagungsthema

Paul Ingold

Dieser Beitrag möchte mit einer kurzen Beschreibung der Geschichte der Ethologie in Europa zu heute aktuellen Fragen und Richtungen innerhalb dieses Gebietes hin-

führen und damit den Rahmen abstecken, innerhalb dessen sich die Vorträge des Symposiums bewegen.

Eng verknüpft mit dem Beginn der mo-

dernen Ethologie ist der Name Oskar Heinroths (1871–1945), der sich zum Ziel gesteckt hatte, «nicht das, was man gewöhnliche Biologie nennt zu beachten, sondern die Sitten und Gebräuche (griech. Ethos) der Tiere». Heinroth erkannte beim Studium von Gänsen und Enten, dass gewisse Bewegungen (z. B. der Balz) sehr formstarr und arttypisch sind, dass sich in ihnen aber auch verwandtschaftliche Beziehungen spiegeln, indem ein und dieselbe Bewegung sich in mehr oder weniger starker Abwandlung bei verschiedenen Arten nachweisen lässt. Für Heinroth beinhaltete das Wort «Ethologie» das vergleichende Studium des durch die Evolution entstandenen, erblich festgelegten Verhaltens (s. K. Heinroth in Grzimeks Tierleben, Ergänzungsband Verhaltensforschung, Zürich 1974).

Ausschlaggebend für die Weiterentwicklung der Ethologie in Europa, aufbauend auf dem Gedankengut Heinroths, war die Begeisterung, die dessen Werk in dem jungen Mediziner und Zoologiestudenten Konrad Lorenz (geb. 1903) in Wien entfachte. Er trat in regen Briefwechsel mit Heinroth und schrieb ihm u. a.: «Sind Sie sich im Klaren, dass Sie eigentlich der Begründer einer Wissenschaft sind, nämlich der Tierpsychologie als einem Zweig der Biologie... Ich habe aus Ihren Arbeiten unglaublich viel Anregung geschöpft.» Gänse und Enten waren auch Lorenz' Lieblings-, die Buntbarsche (Fische), mit denen er auch arbeitete, nannte er zuweilen scherzhaft die «Anatiden des kleinen Mannes». Wie Heinroth beschäftigte sich auch Lorenz vorwiegend mit dem sog. angeborenen Verhalten. Lorenz erkannte auch, dass Tiere, ohne vorherige Erfahrung gemacht zu haben, auf bestimmte Reize in ihrer Umgebung ansprechen und richtig reagieren, junge Gänse beispielsweise beim erstmaligen Anblick eines sie überfliegenden grösseren Vogels mit Flüchten. Lorenz stellte sich vor, dass die Reize auf etwas im Innern des Tieres wirken, wie ein Schlüssel auf ein Schloss (Schlüsselreiz – angeborenes Schema; Frage nach Mechanismen). Er stellte sich auch vor, dass im Innern eines

Tieres angeborenermassen handlungsspezifische Energie produziert wird (Trieb), welche das Tier veranlasst, sich in bestimmter Weise zu verhalten – aggressiv z. B. als Folge von Aggressivität, welche angeborenermassen entwickelt wird. Lorenz meinte allerdings nicht, das gesamte Verhalten sei angeboren, denn schliesslich beschäftigte er sich ausgiebig mit dem Problem der Prägung, die er als extreme Form des Lernens erkannte. Es sei an die berühmte Gans Martina erinnert, die, nachdem sie im Brutschrank geschlüpft war und Lorenz erblickt hatte, nur noch ihm nachfolgen und nichts von Gänsen wissen wollte. Lorenz erkannte, dass das, worauf Tiere ansprechen, sehr wohl durch Erfahrung beeinflusst werden kann (K. Heinroth l. c.; Lorenz, Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I u. II, München 1965).

Zunächst ganz im Denken von Lorenz verwurzelt war ein anderer Grosser der Ethologie: Nikolaas Tinbergen (geb. 1907), der in den fünfziger Jahren das erste Lehrbuch über Ethologie herausgab mit dem Titel «Instinktlehre», der dann aber als ausgeprägter Feldethologe den bisherigen Rahmen sprengte und in zweierlei Hinsicht Pionierarbeit leistete: Er begann, die Zusammenhänge zwischen dem Verhalten der Tiere einer Art und den Bedingungen ihrer belebten und unbelebten Umgebung unter dem funktionalen Aspekt zu untersuchen, und zeigte, dass es möglich ist, solche Fragen experimentell anzugehen. Die Tiere, die er untersuchte, waren – wie könnte es anders sein – Vögel, nämlich v. a. Lach- und Silbermöwen. Indem er z. B. auf dem Dünenboden braun angemalte, also gut getarnte Hühnereier und in verschiedener Distanz zu ihnen weisse Eischalen hinlegte, konnte er zeigen, dass das Wegtragen der Eischalen durch die Lachmöwen offensichtlich eine Schutzmassnahme gegen Räuber (v. a. Krähen) darstellt: Je weiter nämlich im Experiment die Schalen von den Eiern entfernt lagen, desto weniger wurden diese geraubt (Tinbergen et al., Behaviour 19: 74–117, 1962; Tinbergen in Wickler & Seibt, Hrsg., Vergleichende Verhaltensfor-

schung, Hamburg 1973). Mit der Untersuchung von Anpassungen des Verhaltens an die ökologischen Gegebenheiten der Tiere einer Art wurde jene Forschungsrichtung eingeleitet, die man als Verhaltensökologie (Öko-Ethologie) bezeichnet.

Eine heute sehr aktuelle Art von Anpassungsforschung entwickelte MacArthur in den späten sechziger Jahren ausgehend von der Annahme, die natürliche Auslese begünstige jenes Verhalten, das – unter Berücksichtigung von Aufwand und Ertrag – den grösstmöglichen Gewinn abwirft. Tiere sollten sich demzufolge optimal verhalten (MacArthur & Pianka, *Amer. Natur.* 100: 603–609, 1966). Im Fall der Lachmöwen müsste es also z. B. einen optimalen Zeitpunkt des Schalenwegtragens geben. Je rascher nämlich die Schalen nach dem Schlüpfen weggetragen würden, desto geringer wäre zwar das Raubrisiko seitens der Krähen, umso grösser aber die Wahrscheinlichkeit des Raubes der noch feuchten, während der Zeit des Wegtragens unbeaufsichtigten Jungen durch Nachbarmöwen.

Tiere leben häufig mit Artgenossen, zuweilen auch mit Artfremden vergesellschaftet (Schwärme, Herden, Sippen etc.). Es war der Engländer J. H. Crook, der schon in den sechziger Jahren erkannte, dass die soziale Organisation von Tieren Anpassungen an die Bedingungen ihres Lebensraumes sein können, z. B. an die Art und Verteilung der Nahrung. Seine vergleichenden Untersuchungen an Webervögeln ergaben nämlich, dass die immergrüne Wälder bewohnenden Arten, deren Nahrung relativ gleichmässig verteilt ist, monogam leben und territorial sind, während die Savannen bewohnenden Arten, deren Nahrung sich auf bestimmte Gebietsabschnitte konzentriert, polygyn leben und z. T. riesige Kolonien bilden (Crook, *Behaviour Suppl.* 10: 1–178, 1964). Der Gedanke, wonach die soziale Organisation als Anpassung an die ökologischen Gegebenheiten zu gelten hat und dementsprechend die Individuen profitieren, war wegweisend für ein breites Forschungsfeld, das wesentlich zur Klärung der

Frage beigetragen hat, wozu Tiere eigentlich zusammenleben. Es ist dies die funktionale Betrachtungsweise des Zusammenlebens von Tieren. Da aber das Zusammenleben seinerseits Anforderungen an die Mitglieder eines sozialen Verbandes stellt, erhebt sich die ebenso wichtige Frage, wie dies überhaupt möglich ist bzw. geregelt wird, die Frage also nach den Mechanismen, welche dem Zusammenleben zugrunde liegen (kausale Betrachtung). Es ist ein ebenso weites Forschungsfeld, das sich mit solchen Fragen beschäftigt.

Individuen, ob sie eher allein oder mit andern zusammen leben, gehören einer grösseren Einheit an: Sie bilden mit den in einem bestimmten Gebiet insgesamt vorhandenen, zur selben Art gehörenden Individuen eine Population. Was Individuen tun, was in sozialen Verbänden geschieht, hat Auswirkungen auf der Ebene der Population, auf ihre Dichte beispielsweise. Nehmen wir als Beispiel den Gesang der Vögel. Man weiss heute, dass er verschiedene Funktionen hat; z. B. dient er dem Anlocken von ♀, er hält aber auch Rivalen vom Eindringen ins eigene Gebiet ab, steht also im Dienste der Territoriumssicherung. Territoriumsbesitz ermöglicht ein erfolgreiches Brüten. Durch territoriales Verhalten können Rivalen in minderwertige Habitats verdrängt werden, in denen sie einen verminderten oder gar keinen Fortpflanzungserfolg haben. Damit wirkt sich das individuelle Verhalten letztlich auf die Entwicklung einer Population aus. Das ist eine weitere, über das bisher Festgestellte hinausgehende Frage, nämlich die nach dem Effekt, den das der individuellen Fitness (gemessen an der Zahl der Nachkommen) dienende Verhalten auf die Entwicklung einer Population hat. Zu erwähnen wären hier die wegweisenden Untersuchungen von Watson & Moss an Schottischen Moorschneehühnern. Die beiden Forscher haben gezeigt, welche eminent wichtige Rolle dem aggressiven Verhalten zwischen den Hähnen bei der Limitierung der Populationsdichte zukommt, dass die erheblichen Dichteschwankungen dieser Art nur verstanden werden können,

wenn das Verhalten mitberücksichtigt wird (z. B. Watson & Moss in Klomp & Woldendorp, Hrsg., *The integrated study of bird populations*, Amsterdam 1981).

Halten wir abschliessend fest: Mit der Untersuchung von Reiz-Reaktionsbeziehungen, von inneren, für das Auftreten von Verhalten verantwortlichen Bedingungen, von Prozessen (z. B. Lernprozesse), welche bei der Entwicklung von Verhaltensmustern und Reiz-Reaktionsbeziehungen wirksam sind, mit der Erforschung der Frage nach der Regelung des Zusammenlebens von Tieren steht der kausale Aspekt (Mechanismen) des Verhaltens und des Zusammenlebens von Tieren im Vordergrund.

Bei der Untersuchung von Anpassungen des Verhaltens und von Vergesellschaftungen liegt das Schwergewicht auf dem funktionalen Aspekt. Untersuchungen hierzu und solche, die nach den Konsequenzen des der individuellen Fitness dienenden Verhaltens für die Population fragen, werden gemeinhin zur Verhaltensökologie gezählt. Untersuchungen über das soziale Verhalten werden allerdings oft auch für sich unter dem Begriff «Sozialethologie» zusammengefasst. Mit einem evolutionsbiologischen Ansatz betriebene Sozialethologie (worauf in diesem Beitrag nicht eingegangen wurde) wird als «Soziobiologie» bezeichnet.

Zum Symposium: Bei den Beiträgen Nrn. 2 und 3 geht es um kausale, beim 4. Beitrag um funktionale Aspekte von Lautäusserungen bei Vögeln (Einfluss von Erfahrung bei der Entwicklung von Gesang, Mechanismen des Familienzusammenhaltes; Einfluss von Gesangsunterschieden auf den Fortpflanzungserfolg). Danach folgen Beiträge (Nrn. 5–8), bei denen es um Anpassungen auf der Ebene von Vergesellschaftungen geht, um Vorteile also des Zusammenlebens fürs Individuum. Der nächste Beitrag (9) befasst sich mit Anpassungen, welche nah verwandten Arten ermöglichen, nebeneinander zu existieren. Ein weiterer Beitrag (10) zeigt, wie durch unterschiedliche Anpassungen innerhalb derselben Art stark voneinander abwei-

chende Habitate genutzt werden können. Schliesslich erfolgt die Ausweitung auf die Populationsebene (11). Zum Schluss wird die Verbindung von verhaltensökologischen Untersuchungen mit Naturschutzproblemen hergestellt (12).

Dank. Herrn und Frau C. und M. Baker-Schommer danke ich für die Verfassung des Summary.

Summary: Behaviour and Behavioural Ecology – introduction to the Symposium theme

The major aspects of Ethology are considered by means of a brief historical survey. The papers presented at the symposium are then related to these developments.

O. Heinroth (1871–1945) was one of the main pioneers of modern Ethology in Europe. Based on his thoughts, K. Lorenz (born 1903) led Ethology to a breakthrough. His main interest was the so-called innate behaviour and the external and internal factors underlying behaviour (e.g. sign stimuli, innate releasing mechanisms). Thus the question of causality in behaviour came to the fore.

N. Tinbergen (born 1907) developed experiments to investigate how behaviour patterns are adapted to the ecological context of species and are thus functional. In this way the field of Behavioural Ecology began to take shape.

Current research often considers the optimality of behavioural adaptations (as instigated by McArthur in the late 1960s).

I. H. Crook (also late 1960s) was one of the first researchers to assess the survival value of living in groups (how does an individual gain from living together with others?).

A further dimension was added to the debate when researchers raised the question of how behaviour that promotes individual fitness affects population variables (e.g. density).

To the Symposium: Two papers are concerned with causality: the effect of experience on the development of song (no. 2) and the mechanisms involved in maintaining family bonds (3). The remainder of the papers concentrate on functional aspects: the effect of differences in song on breeding success (4); adaptations at the level of associations (5 to 8); adaptations which allow closely related species to live side by side (9); differential adaptations within a species which permit the exploitation of different habitats (10). Then a refocussing to the level of populations occurs (11). Finally a link is established between behavioural ecological studies and conservation problems (12).

PD Dr. P. Ingold, Ethologische Station Hasli, Wohlenstrasse 50a, 3032 Hinterkappelen/Bern