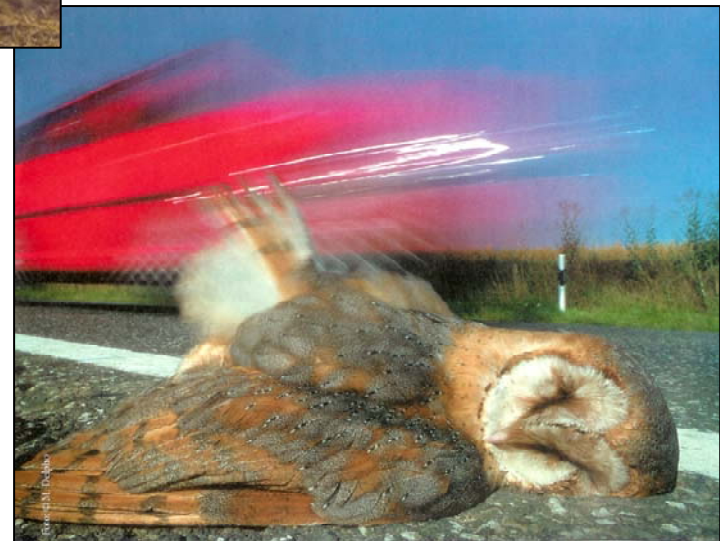
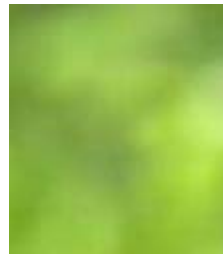
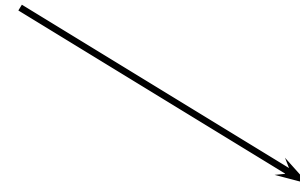
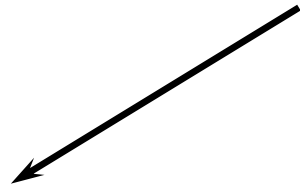


# VERHALTEN



(Bilder von Stefan Johnen, Manfred Rogl)

**Warum singt eine männliche Amsel?**



# Warum singt eine männliche Amsel?

Vier mögliche Antworten zeigen 4 Erklärungsebenen für Verhalten :

- 1) ...Weil ihre Larynxmuskulatur durch daran ansetzende Motoneurone aktiviert wird. *Oder*  
...Weil sie im April einen besonders hohen Testosterongehalt hat.  
-> **unmittelbare / proximate Ursachen**
  
- 2) ...Weil sie paarungsbereite Weibchen anlocken und/oder Rivalen aus seinem Territorium fernhalten will.  
-> **evoluierte / ultimate Ursachen**
  
- 3) ...Weil sie diese Gesangsstrophen als Jungtier während der sensiblen Phase von einem männlichen Artgenossen gehört hat.  
-> **ontogenetische Ursachen**
  
- 4) ...Weil Amseln von einer Art abstammen, deren Männchen ganz ähnlich gesungen haben.  
-> **phylogenetische Ursachen**

# Erklärungsebenen für Verhalten:

## 1) Unmittelbare / **proximate** Ursachen:

Welche internen und externen Faktoren kontrollieren eine Verhaltensweise mit Hilfe welcher Mechanismen?

-> **Verhaltensphysiologie**

## 2) Evolierte / **ultimate** Ursachen:

Welche Konsequenzen hat eine Verhaltensweise letztendlich für den Überlebens- und Fortpflanzungserfolg eines Individuums? Was ist die adaptive Bedeutung?

-> **Verhaltensökologie**

## 3) **Ontogenetische** Ursachen:

Wie entsteht eine Verhaltensweise in der Ontogenese eines Individuums? Wie interagieren genetische und externe Einflüsse dabei (angeboren vs. erlernt)?

-> **Verhaltensontogenese**

## 4) **Phylogenetische** Ursachen:

Wie ist eine Verhaltensweise im Laufe der Stammesgeschichte einer Art entstanden?

-> **Evolution von Verhalten**

# Verhaltensphysiologie 1:

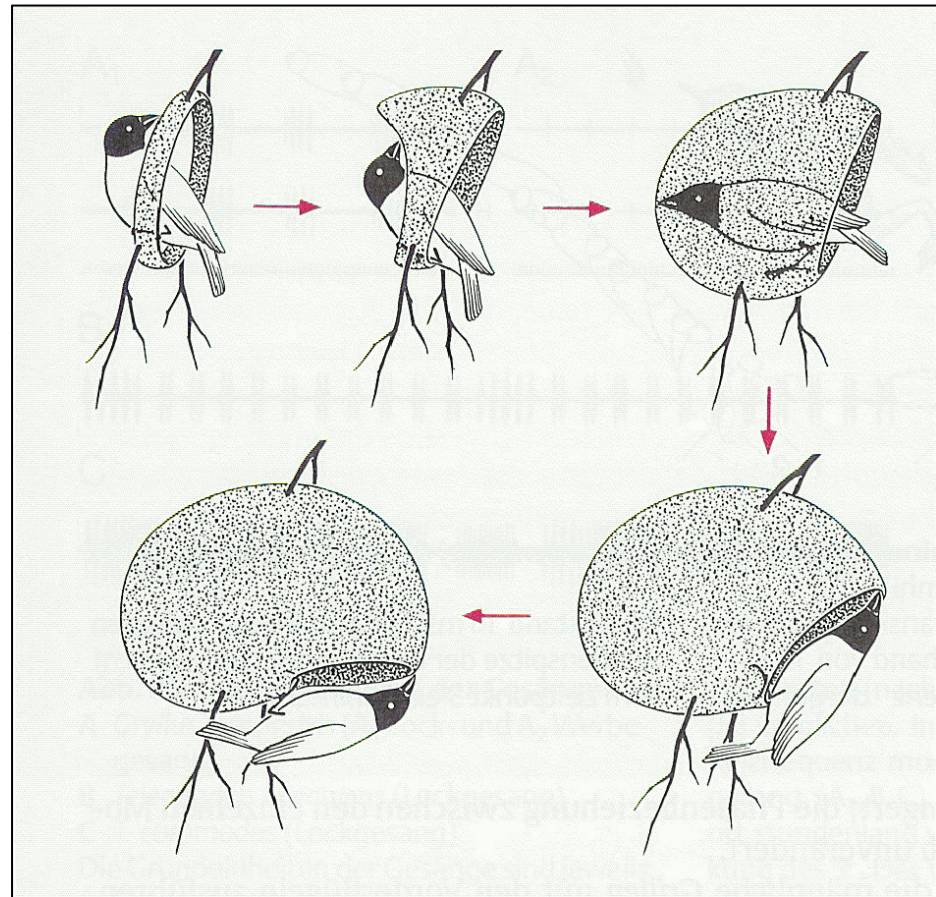
## Mechanismen, interne und externe Faktoren

### Kompliziertes Verhalten: Nestbau

- Verhaltenssequenz
- genaue Sensorik
- komplizierte motorische Programme (Flechten etc.)
- aber: **einfache** generelle Regel



Ploceus cucullatus ("Dorfweber")



## Kompliziertes Verhalten: Nestbau

- Verhaltenssequenz
- **Sequenz ist nicht starr**: teilweise werden mehrere Nester parallel gebaut

Ploceus  
cucullatus  
("Dorfweber")



## Wieviel Verhalten lässt sich genetisch erklären?

Genetische Grundlagen,  
phylogenetischer Vergleich



**Niko Tinbergen**



**Karl von Frisch**

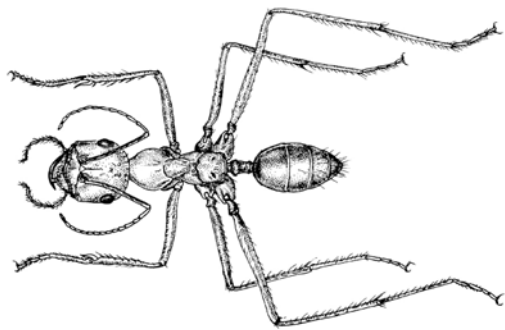


**Konrad Lorenz**

# Verhaltensphysiologie 2

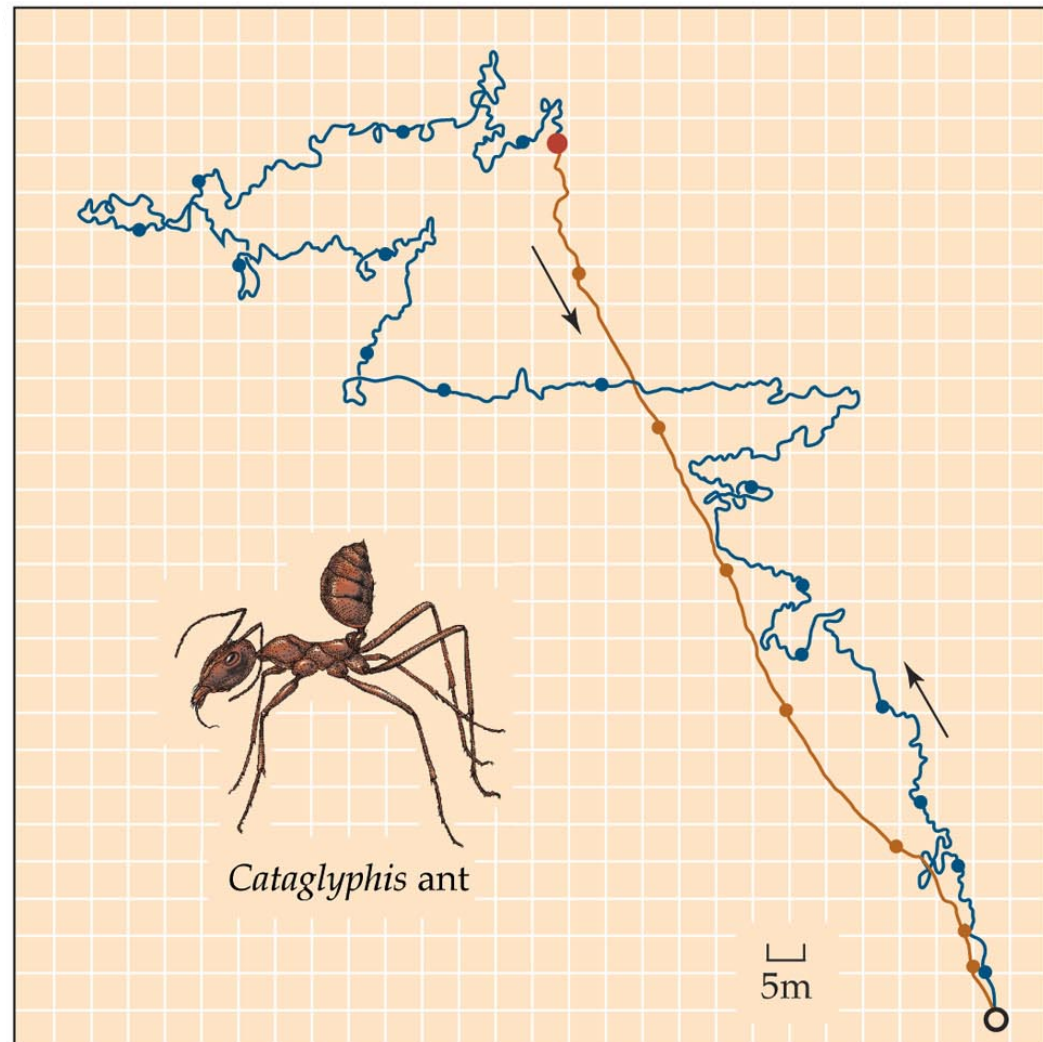
## Koordination von Verhalten: Räumliche und zeitliche Einordnung

### Orientierung im Raum (lokal): Wegintegration



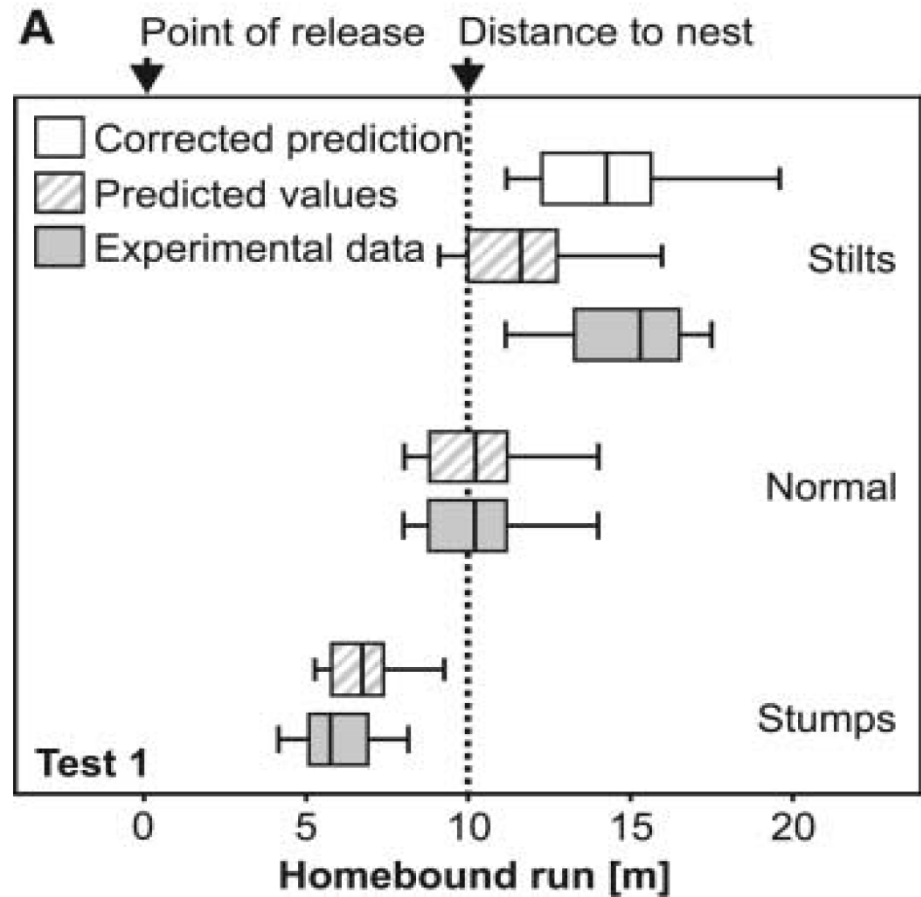
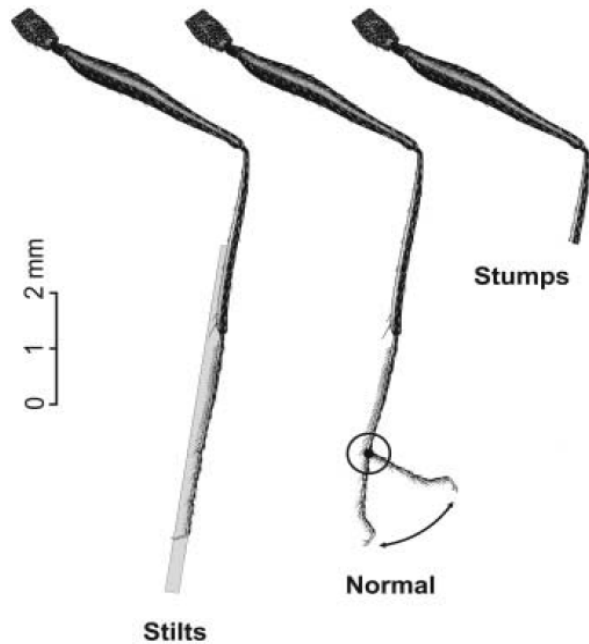
© 2001 Sinauer Associates, Inc.

Wüstennameise *Cataglyphis fortis*





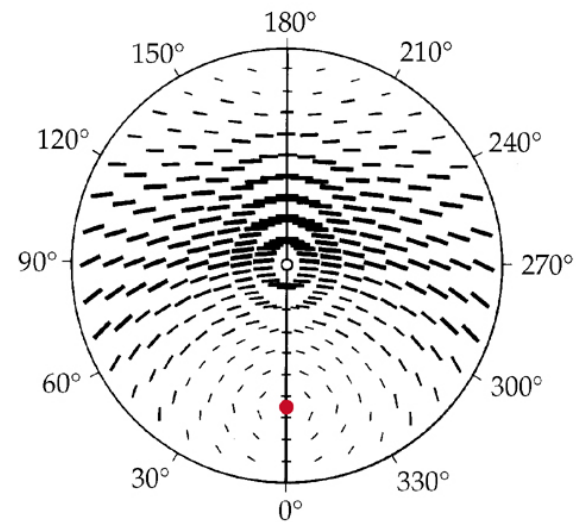
**Orientierung im Raum (lokal):**  
**Entfernungsmessung:**  
**Anzahl der Schritte**



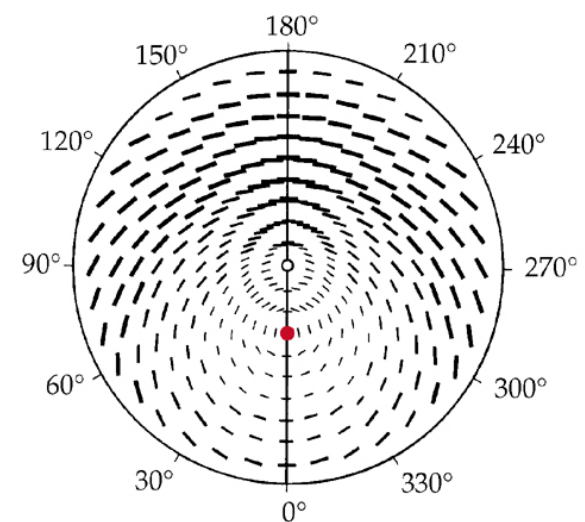
The Ant Odometer: Stepping on Stilts and Stumps  
 Matthias Wittlinger, Rüdiger Wehner, and Harald Wolf  
*Science* 30 June 2006: 1965-1967.

# Orientierung im Raum (weiträumig): "Himmelskompass" nach dem polarisierten Licht der Sonne (e-Vektor)

(C)



(D)

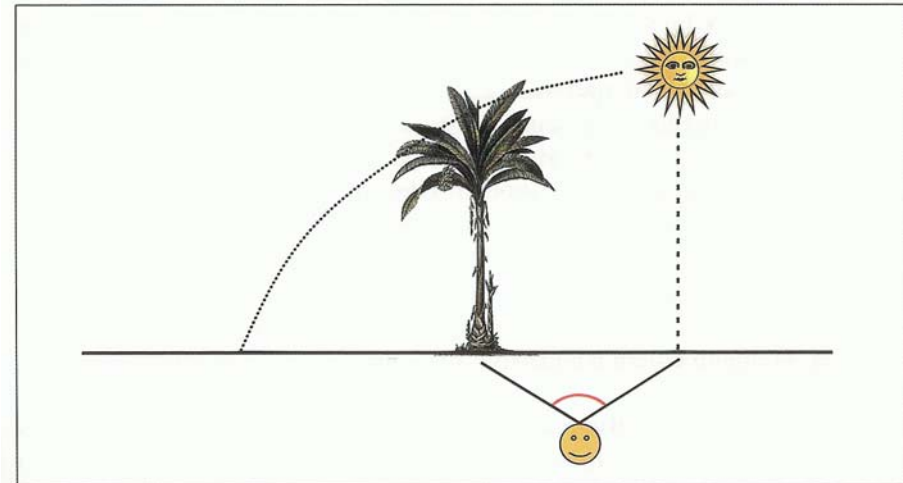


# Kombination der Orientierung in Raum und Zeit:

## Sonnenkompass

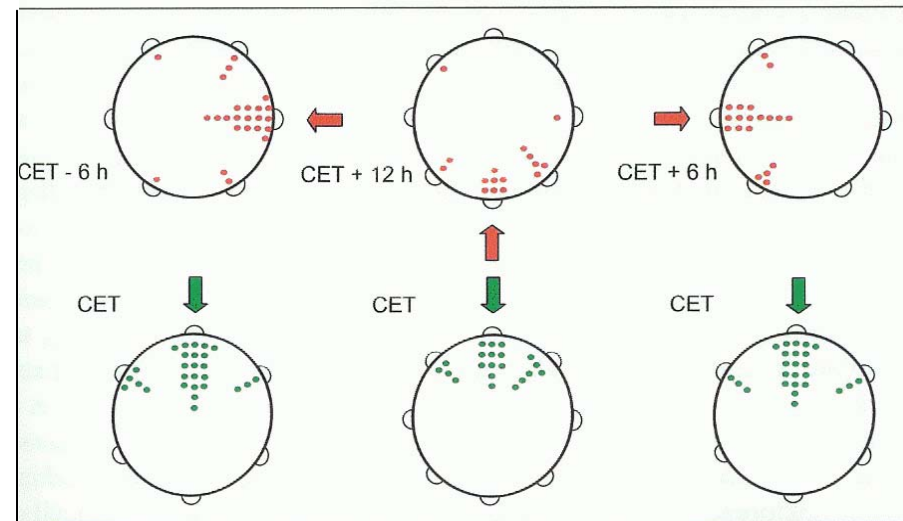
Sonnenkompass:

- Richtungsinformation durch den Azimutstand der Sonne (senkrechte Proj. auf den Horizont)
- Zeitinformation durch die circadiane Uhr



Nachweis der Kopplung von Sonnenkompass und circadianer Uhr (Schmidt-Koenig 1960):

- Brieffauben mit Verschwinde-richtung im Kreisdiagramm.
- Heimflugrichtung ändert sich um je ca.  $15^\circ/\text{h}$  bei Verstellen der Uhr um 6 h



## **Verhaltensökologie:**

**Bedeutung des Verhaltens für Überlebens-  
und Fortpflanzungserfolg**

**Teil 1: - Fitness-Konzept  
- Wie kann es altruistisches  
Verhalten geben?**

# Wann ist Verhalten besonders wichtig für die Fitness?

## **Ressourcenzugang:**

Nahrung, Habitatwahl, Orientierung

## **Räubervermeidung:**

Diverse Mechanismen, Parasiten

## **Fortpflanzung:**

Partnersuche, Auswahl, Konflikte

## **Jungenaufzucht:**

Brutpflege, Versorgung der Jungen

# Fitness-Konzept (genetische Eignung)



## Komponenten:

**Individualfitness:** den direkten Beitrag jedes Individuums zum Genbestand der nächsten Generation, durch Fortpflanzung

**indirekte Fitness:** indirekter Beitrag jedes Individuums zum Genbestand der nächsten Generation, z.B. durch Verwandtenhilfe bei der Jungenaufzucht

**Gesamtfitness:** Individualfitness + indirekte Fitness  
diese wird durch Selektion maximiert

(Hamilton 1964, "inclusive fitness")

## **Wo kann sich Altruismus entwickeln?**

### **Beispiel Bienenstaat (soziale Insekten):**

- nur Königin, nicht die Arbeiterinnen pflanzen sich fort**
- Erklärbar mit Haplo-diploidie**

# Fitness-Konzept:

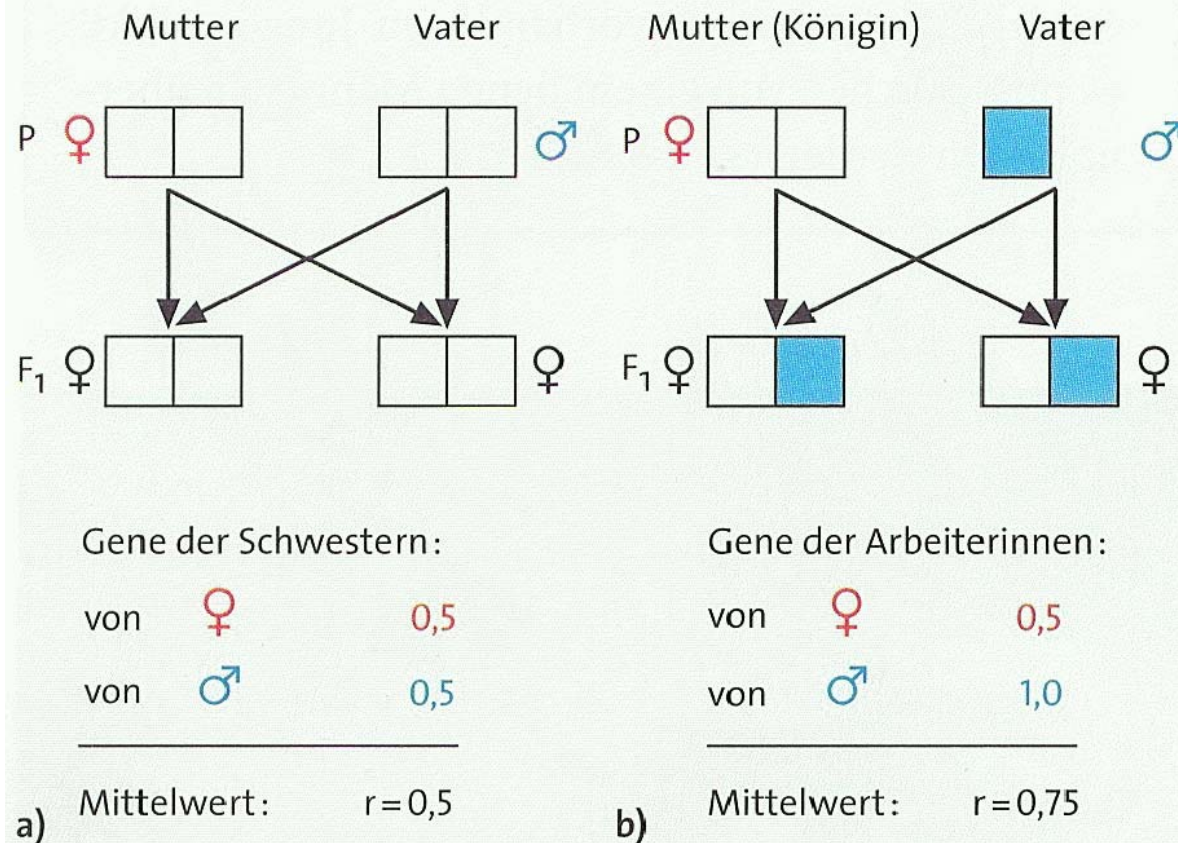
## Altruismus als Fitness-Maximierung?

### Haplo-Diploidie

bei sozialen  
Hymenopteren

Folgen:

- Insektenstaaten
- Polymorphismus
- Kommunikation



Hamilton 1964



## Was ist das optimale Geschlechtsverhältnis?

Oder: In welchem Verhältnis soll in die beiden Geschlechter der Nachkommen investiert werden?

- Königin: Investition in Töchter und Söhne: **1:1**

- Arbeiterinnen: mit Schwester verwandt: 0,75  
mit Bruder verwandt: 0,25

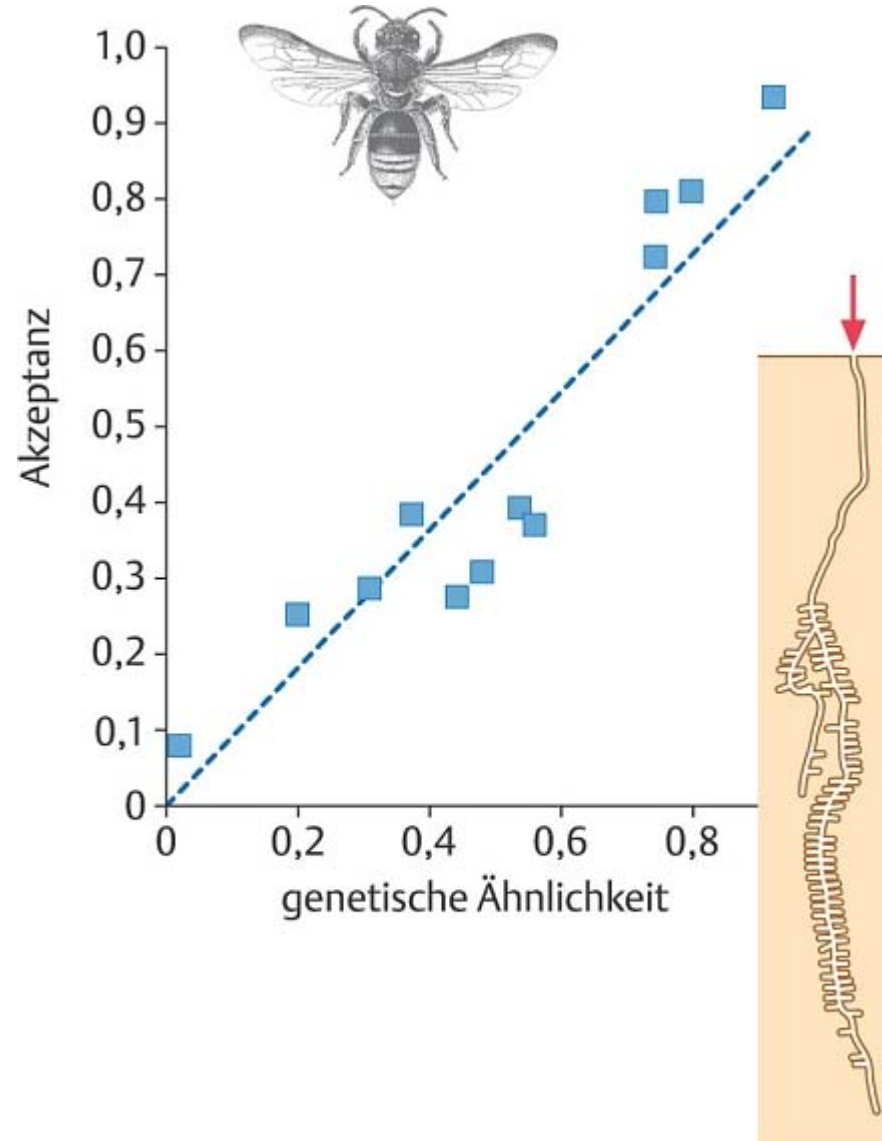
**Investition also ca. 3:1**

**Investitionsverhältnis wird aktiv verschoben!**

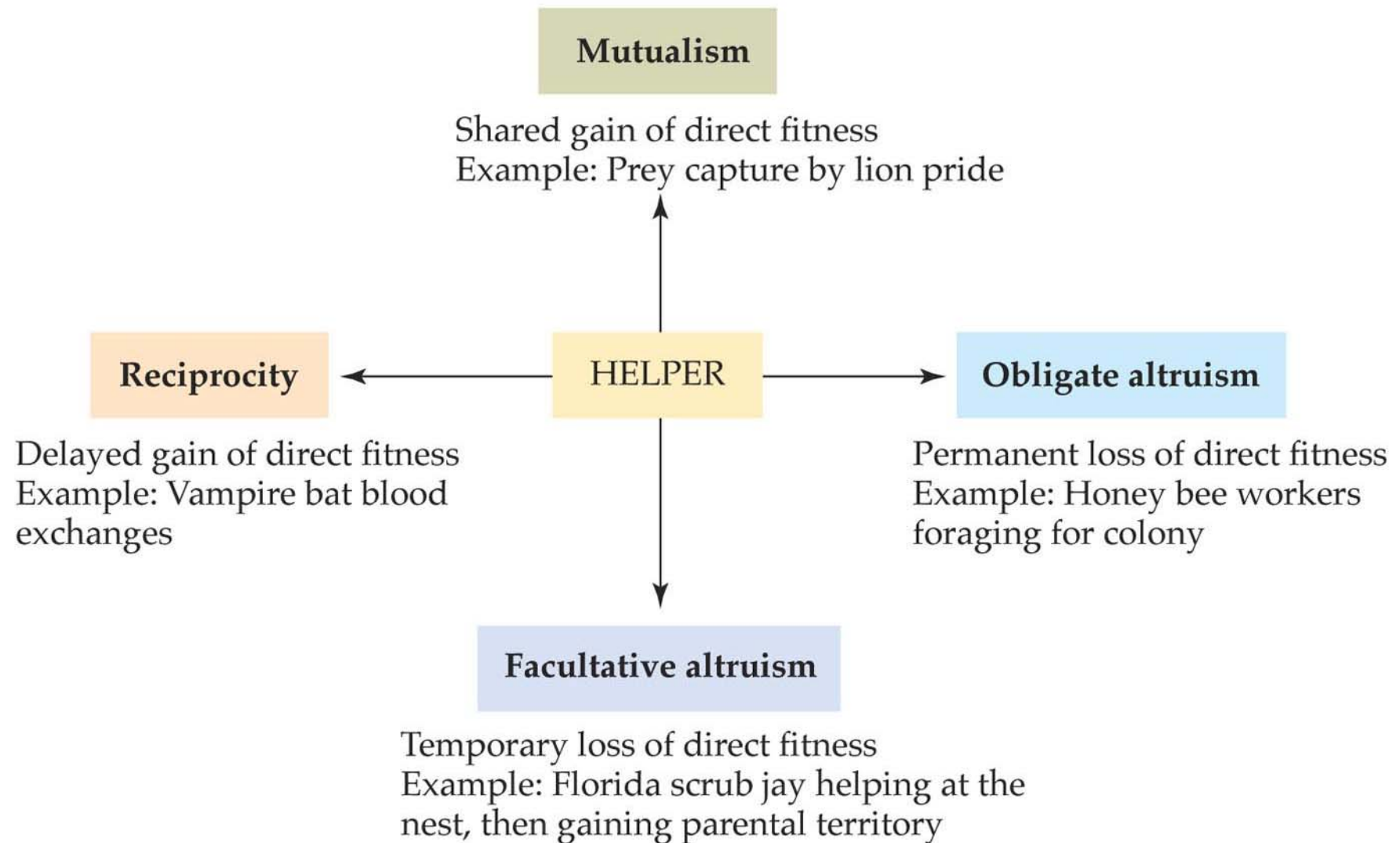
(Nachweis bei Ameisen)

## Spielt Fitness auch in der direkten Interaktion eine Rolle?

Verwandten-  
erkennung bei der  
Furchenbiene  
*Lasioglossum*



# Kategorien von Helfer-Systemen



## Verhaltensökologie:

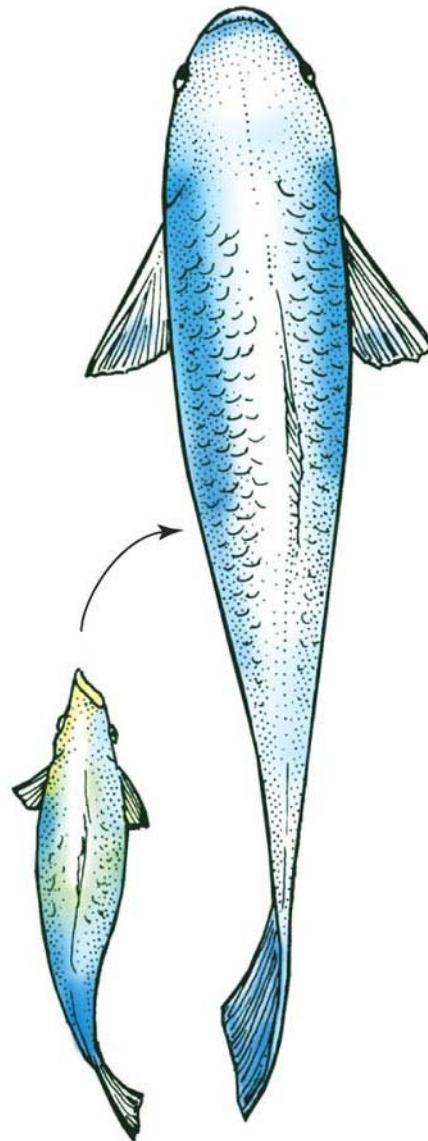
Bedeutung des Verhaltens für Überlebens- und Fortpflanzungserfolg

Teil 2: **Evolutionstabile Strategien (ESS)**

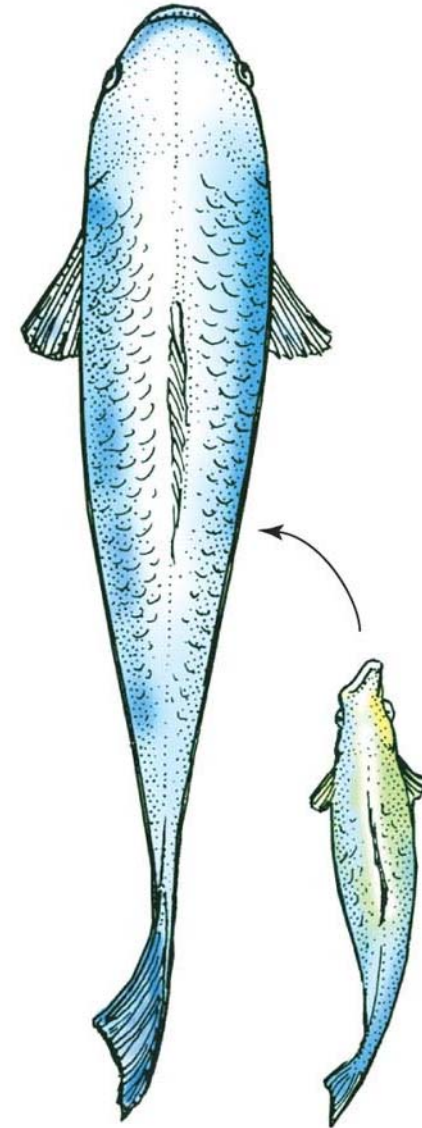
-> Nicht nur der Genotyp bestimmt das Verhalten, der Phänotyp ist komplizierter:

- hinter jedem Phänotyp stehen viele Gene
- was gerade "optimal" ist hängt davon ab, was die anderen gerade machen (**frequenzabhängige** Strategie)
- Anwendung der **Spieltheorie** (finden einer optimalen Strategie bei Konflikt oder Kooperation)

## Zwei Formen (Morphen) bei *Perissodus microlepis*

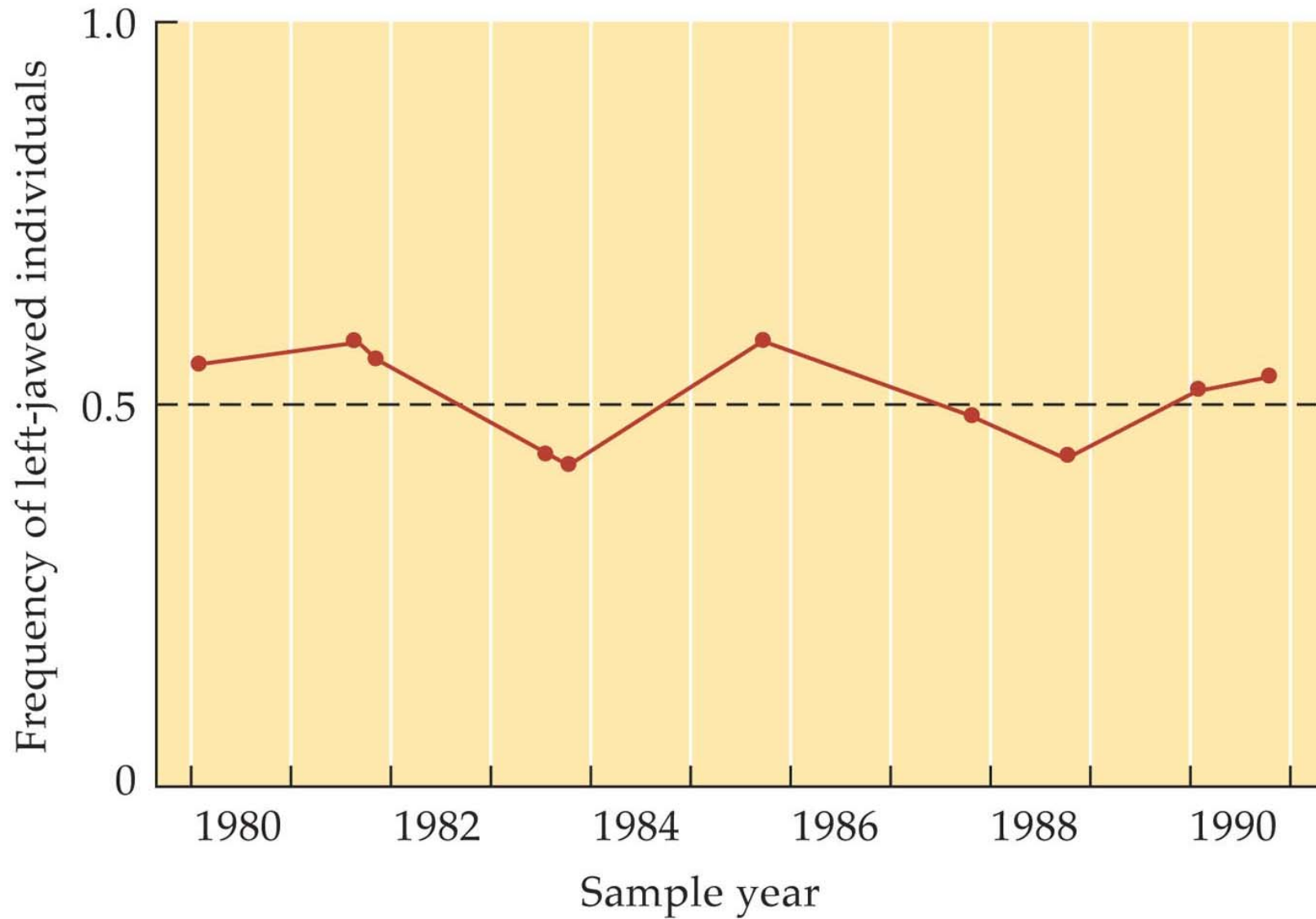


"Right-jawed" *Perissodus* attack prey from the left rear side



"Left-jawed" *Perissodus* attack prey from the right rear side

# Frequenzabhängige Selektion bei *Perissodus microlepis*



## Was ist eine Evolutionsstabile Strategie?

ESS ist eine Strategie, die, wenn sie einmal von vielen Mitgliedern einer Population benutzt wird, von keiner anderen Strategie in der Population verdrängt werden kann.

Anpassung an die Strategie ist nicht "kognitiv" sondern erfolgt durch "natürliche Selektion"

Beispiel: Falke – Taube (nach Maynard-Smith 1982)

## **"Falke – Taube Spiel":**

**Frage: Ist es optimal sich in einem Konflikt friedlich ("Taube") oder aggressiv ("Falke") zu verhalten?**

**Frage: Kann sich eine Reinstrategie in einer Population durchsetzen?**

**Falkenstrategie:**

**Kampf wird geführt bis:**

- a) der Kämpfer verletzt ist (Fitnessverlust erleidet)**
- b) sich der Gegner zurückzieht (Fitnessgewinn geholt)**

**Taubenstrategie:**

- zieht sich bei Bedrohung durch Falken zurück (kein Verlust oder Gewinn)**
- gewinnt bei Treffen mit Taube in 50% der Fälle ("Drohen")**



# Das Falke-Taube Spiel

Ist Falke ESS? -> wenn Gewinn > Verlust

Ist Taube ESS? -> nein

Ist Mischstrategie ESS? -> wenn Gewinn < Verlust

Bilanz für	Gegner	
	Falke	Taube
Angreifer (Strategie)		
Falke	$0,5 * 50 +$ $0,5 * -100 = -25$	50
Taube	0	$0.5*(50-10)+$ $0.5*(-10) = +15$

Beispiel:

Gewinn: 50 Pkt

Verletzung: -100 Pkt

Verlierer: 0 Pkte

Drohen: -10

(Zeitverlust)

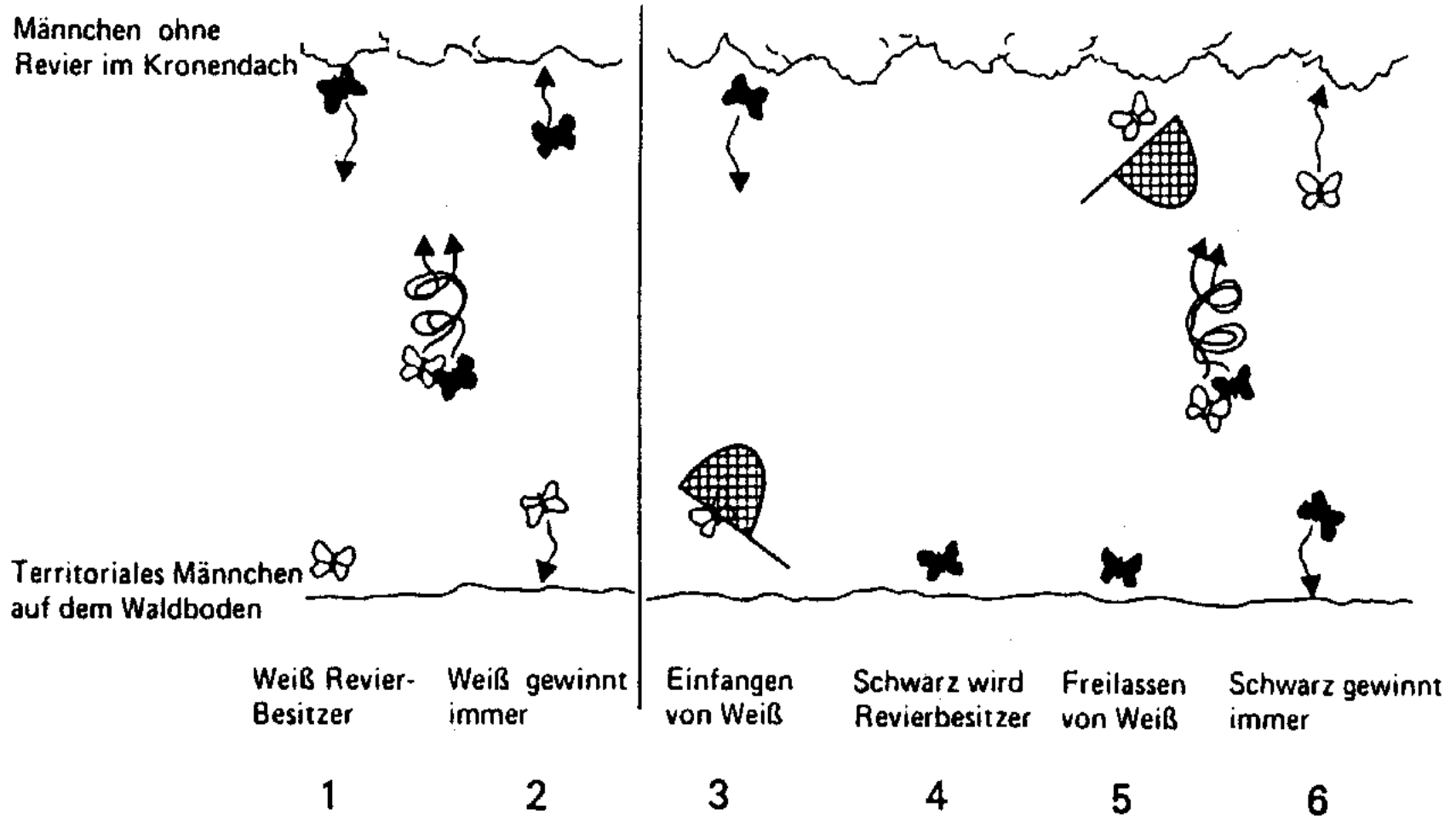
Stabil bei

Tiergewinn = Tierverlust

also bei 7/12 zu 5/12

(McFarland)

# Revierkämpfe beim Queckenfalter: Situationsabhängige Strategie



**Der Revierinhaber gewinnt immer!**

## Situationsabhängig reagieren: Bourgeois

**Bourgeois verhält sich wie Falke, wenn er auf Taube trifft und wie Taube, wenn er auf Falke trifft. Er droht nicht.**

Bilanz für	Gegner		
Angreifer	Falke	Bourgeois	Taube
Falke	-25	12.5	50
Taube	0	7.5	15
Bourgeois	-12.5	25	32.5

Bourgeois ist Mittel von Taube- und Falke-Bilanz. Da er nie droht, hat er keinen Verlust und gewinnt bei anderem Bourgeois in 50% der Fälle.

G=50, Verletzung=-100, Verlierer=0, Drohen=-10

## **Verhaltensökologie:**

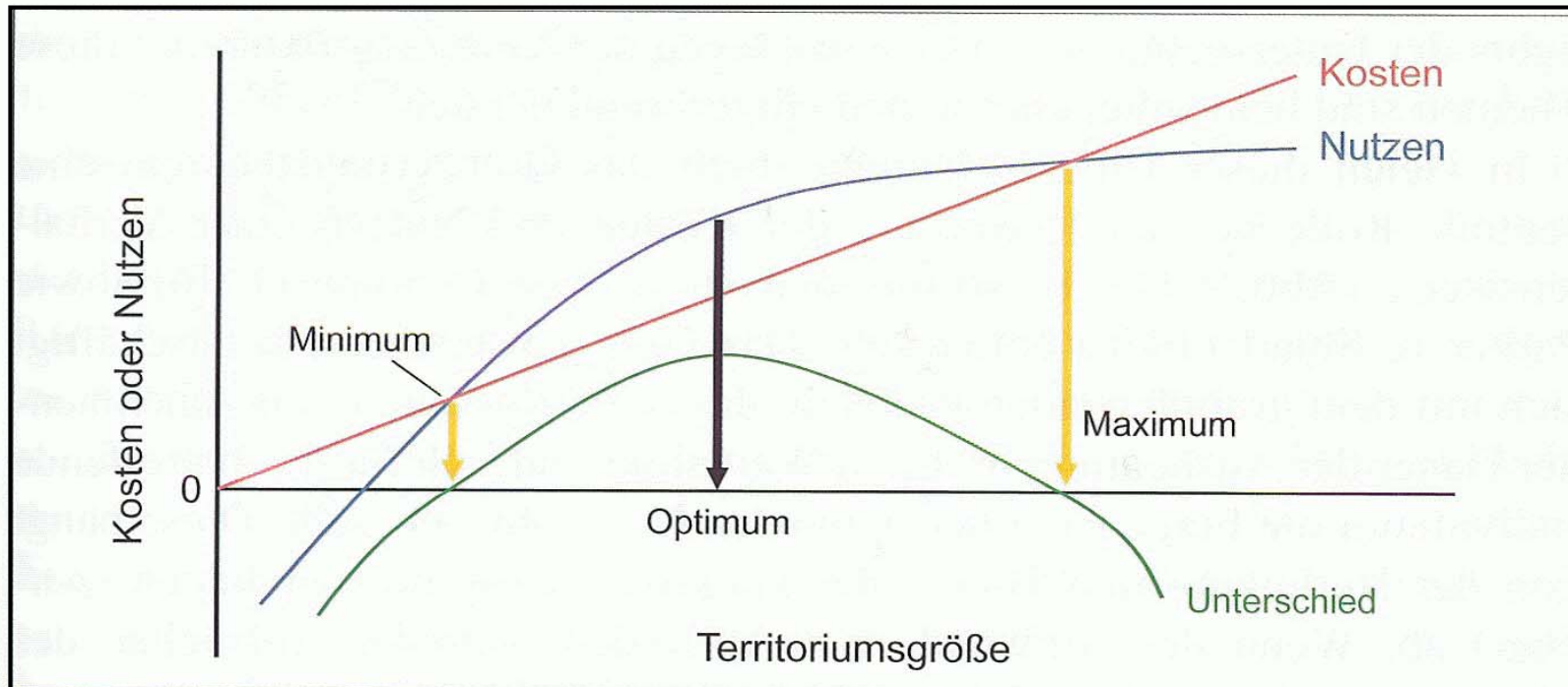
**Bedeutung des Verhaltens für Überlebens-  
und Fortpflanzungserfolg**

**Teil : Optimierungsstrategien**

**-> Optimierung von Verhalten nach **Kosten** und  
**Nutzen** (z.B. Energieaufwand und -eintrag)**

**Beispiele: Nektareintrag bei Nektarvögeln  
Bestimmen der Reviergröße**

## Bsp: Optimale Territoriumgröße



## Literatur:

**Alcock, J. (2006, 8. Aufl.)**

**"Animal Behavior"-Das Original  
mit Übersetzungshilfen,  
Elsevier/Spektrum-Verlag**

**Kappeler, P.: (2009, 2. Aufl.),**

**"Verhaltensbiologie", Springer**

**Zusammenfassung in Wehner/Gehring**

**"Zoologie" (24. Aufl.), Thieme**