

Fünfundzwanzigstes Kapitel

Formen, Ursachen und biologische Bedeutung innerartlicher Aggression bei Tieren

Die Aussage, jemand verhalte sich aggressiv, erweckt bei vielen Leuten vor allem die Vorstellung von Tötlichkeiten und körperlichen Auseinandersetzungen. Andere beurteilen eine Handlung weniger nach solchen Formmerkmalen als vielmehr nach der dahinterstehenden Motivation. Für sie äußert sich Aggression unter anderem auch dann, wenn sich jemand in eine Tätigkeit »verbeißt« oder ein Problem »in Angriff nimmt« und es »bewältigt«. Dritte schließlich verbinden mit dem Begriff die Vorstellung von Ärger, Zorn, Abneigung und Haß, von *Feindseligkeit*, *Angriffslust* und *Zerstörungswut*. Eine solche Beurteilung nach den begleitenden Gefühlen ist jedoch in der Verhaltensforschung nicht zulässig, da wir über die subjektiven Empfindungen der Tiere nichts wissen.

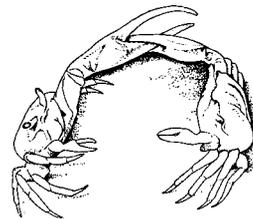
Auch die beiden anderen Maßstäbe sollte man zum besseren Verständnis trennen. Wenn die Form gemeint ist, sprechen wir in diesem Kapitel von *aggressiven Handlungen* oder *aggressiven Verhaltensweisen*; dagegen benutzen wir die Begriffe *aggressive Motivation*, *Aggressionstrieb* und *Aggressivität* für den Gesamtkomplex der inneren physiologischen Zustände, die zusammen mit den auslösenden Außenreizen zu einer bestimmten Verhaltensweise führen. Die Ausdrücke »Motivation« und »Trieb« behandeln wir in diesem Zusammenhang als gleichbedeutend.

Wonach definiert man, welche Verhaltensweisen aus dem Gesamtrepertoire eines Tieres aggressiv sind? Einige Beispiele, auf die später mehrfach verwiesen wird, sollen diese Frage klären:

Winkerkrabben (*Uca*) leben in sandigen und schlammigen Gezeitenzonen aller warmen Meere in dichten Kolonien. Sowohl Männchen als auch Weibchen graben senkrechte, bis ins Grundwasser reichende Gänge, in die sie sich bei Flut und beim Nahen von Freßfeinden zurückziehen. Kommt eine Krabbe den Löchern anderer Kolonienmitglieder zu nahe, läuft der Besitzer auf sie zu, greift sie an der Schere, schiebt den Gegner zurück oder versucht bei Widerstand auch durch Drehungen dessen Waffe abzubrechen (s. Abbildung).

Die Meerechsen (*Amblyrhynchus cristatus*) leben in mehreren Unterarten auf den Inseln des Galapagos-Archipels. Zur Zeit der Eiablage streiten die Weibchen um die sandigen Plätze zwischen den Felsen, um dort ihre Eier zu vergraben. In der Regel unterwirft sich nach einem kurzen, kräftemesenden Kopfstoßen ein Tier und weicht zurück; doch kann sich die Auseinandersetzung auch zum Beißkampf steigern (s. Abbildung).

Von H.-U. Reyer



Männliche Winkerkrabben greifen im Kampf mit den Scheren ineinander. Bricht dabei eine Schere ab, wächst dem Tier bei der nächsten Häutung an derselben Stelle eine kleine Schere nach und die andere Schere wächst zur großen aus. Deshalb ist bei einigen Männchen die linke Schere größer, bei anderen die rechte.



Meerechsen kämpfen durch Kopfstoßen.

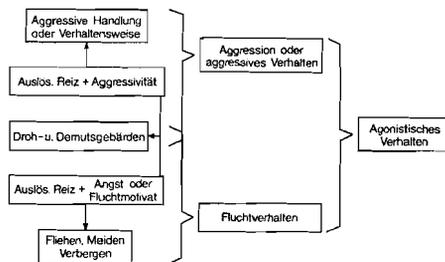
Die Jagdmethode der nordamerikanischen Rotschwanzbussarde (*Buteo jamaicensis*) besteht darin, auf hohen Bäumen zu warten, bis sich ihre Beutetiere – vor allem Nager – am Boden zeigen. Dann stoßen sie hinab. Benutzt ein Bussard den Sitzbaum eines anderen Paares, so kommen die Eigentümer in schnellem Flug sofort herbei, stürzen sich auf den Eindringling und stoßen ihn – falls er nicht augenblicklich flieht – vom Baum.

Und ein letztes Beispiel: Zur Fortpflanzungszeit versammeln sich die Mähnenrobben (*Otaria byronia*) an den Küsten Südamerikas. Die Männchen treffen zuerst ein, und die stärksten Bullen teilen in Beißkämpfen die Uferzone unter sich auf. Damit sichern sie sich gleichzeitig einen Harem, denn die Weibchen müssen in ihrem Bereich landen (Abb. S. 369).

Die Motivationen dieser Verhaltensweisen sind schwierig festzustellen. Ihre Formen (Scherenfassen, Kopfstoßen, Hinabwerfen, Beißen) sind von Tierart zu Tierart so verschieden wie die Situationen, in denen sie auftreten. Sie ähneln sich jedoch in ihren Auswirkungen und Funktionen. Daher nennt man aggressiv die Handlungen eines Tieres, mit denen ein anderes verletzt, unterworfen oder vertrieben wird, und ferner solche Verhaltensweisen, die – bei gleichbleibender Außensituation – mit diesen Handlungen in einem engen zeitlichen Zusammenhang stehen (s. auch S. 16 ff.).

Im englischen Sprachgebrauch ist der Ausdruck »agonistic behaviour« (agonistisches Verhalten) verbreitet. Er umfaßt all das, womit Auseinandersetzungen bewältigt werden – schließt also sowohl die Aggression als auch das Fluchtverhalten ein und beinhaltet ferner jene Verhaltensweisen, die sich aus einer Überlagerung der beiden ergeben (Droh- und Demutsgebärden). Das nachstehende Schema setzt die genannten Begriffe zueinander in Beziehung.

Schematische Darstellung der Zusammensetzung des agonistischen Verhaltens.



Aggressive Handlungen in innerartlichen Konkurrenzsituationen

Die meisten Auseinandersetzungen im Tierreich entstehen, wenn jedes von zwei oder mehr Lebewesen die gleichen Objekte für sich beansprucht. Solche Situationen, die vor allem zwischen Artgenossen vorkommen, nennt man *Konkurrenzsituationen*, die beteiligten Tiere *Konkurrenten* oder *Rivalen*. Ferner findet man aggressive Verhaltensweisen im Spiel (s. S. 316), und man kann sie experimentell, z. B. durch Schmerz, auslösen (s. S. 381).

Die umstrittenen Objekte sind – wie die Beispiele auf S. 354 f. zeigen – oft sehr verschieden: Wohnlöcher, Eiablageplätze, Sitzbäume, Weibchen und ähnliches. Meistens werden nicht nur diese Objekte selbst verteidigt, sondern auch ein bestimmter umgebender Bezirk. Die Bussarde greifen in der Regel schon an, wenn der Fremde sich dem Baum bis auf eine gewisse Ent-

fernung genähert hat. Einen solchen Bezirk, in dem die bloße Anwesenheit eines oder mehrerer Besitzer die gleichzeitige Anwesenheit von Rivalen ausschließt, bezeichnet man als *Revier* oder *Territorium*. Als Besitzer gilt immer derjenige, dem ein anderer weicht. Der Streit um Reviere ist der häufigste Anlaß für aggressive Auseinandersetzungen.

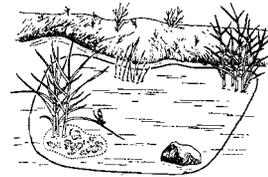
In einem Revier kann ein Einzeltier (Winkerkrabbe, Meerechse), ein Paar (Rotschwanzbussard) oder ein Harem (Mähnenrobber) leben; es kann — wie das Jagdgebiet des nordamerikanischen Wolfes — Besitz eines Familienverbandes sein oder — wie der Schlafplatz eines Paviantrupps (*Papio ursinus*) — noch größeren Gruppen gehören. Bei manchen Arten werden die Reviere weiter aufgeteilt. Im Revier eines Männchens der Buntbarschart *Lamprologus congolensis* zum Beispiel grenzen mehrere Weibchen Unterreviere ab. Das Männchen darf den Besitz seiner Haremsdamen durchschwimmen, aber keine von ihnen das Gebiet ihrer Nachbarinnen.

Neben diesem weitverbreiteten *innerartlichen* (intraspezifischen) *Revierverhalten* aber kennt man seltenere Beispiele dafür, daß darüber hinaus Angehörige verschiedener Arten Gebiete gegeneinander abteilen. Dabei handelt es sich um Tiere, die gleiche Ansprüche an Nahrung oder andere Umweltfaktoren stellen. Solche *zwischenartlichen* (interspezifischen) *Reviere* sind von mehreren Schmäzzerarten (Gattung *Oenanthe*) und von den Kolonien vieler Ameisenarten bekannt. In der Regel machen sich verschiedene Arten jedoch keine Konkurrenz, und ihre Gebiete überschneiden sich.

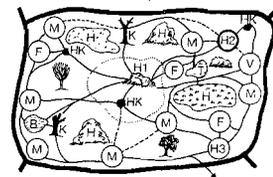
Die Grenzen der Reviere sind oft durch natürliche Landmarken wie Waldränder, einzeln stehende Bäume, Hecken, Wege, Senken, Flußläufe, Steine und ähnliches gekennzeichnet (s. Abbildung). Tiere, die ihr gesamtes Revier übersehen können — sei es aus höheren Wasserschichten (Fische), sei es von Baumwipfeln (Vögel) oder weil das Gelände offen ist (Mähnenrobber) —, verteidigen jeden Punkt innerhalb dieser Grenzen, wenn auch die Heftigkeit vom Zentrum zum Rand abnimmt. Bodenlebende Säugetiere sind dagegen in dichten Biotopen nicht nur im Überblick stärker eingeschränkt, sondern meist auch an wenige gangbare Pfade gebunden, wenn sie zügig vorankommen wollen. Sie konzentrieren ihre Verteidigung auf dieses Wegenetz und auf die Punkte, die es miteinander verbindet. Das sind Schlaf- und Nahrungsplätze, Harn- und Kotstellen, Gegenstände, an denen sie sich scheuern, Orte, wo sie sich sonnen oder wo sie balzen, Wasserlöcher zum Trinken und Baden und so weiter. Die nebenstehende schematische Abbildung läßt sich mit geringfügigen Änderungen auf die Reviere von Fuchs, Dachs, Bär und andere Raubtiere übertragen, aber auch auf die von Huftieren wie Reh und zahlreiche Antilopenarten.

Diese Plätze sucht das Tier nach einem mehr oder weniger strengen »Fahrplan« zu verschiedenen Tageszeiten auf. Trifft es dabei einen Rivalen, vertreibt es ihn. Zu einer anderen Zeit jedoch, wenn es sich in einem anderen Abschnitt seines Reviers aufhält, kann derselbe Rivale denselben Pfad oder Platz ungehindert benutzen und nun sogar seinerseits Artgenossen von dort verjagen. In solchen Fällen erfolgt die Besitzaufteilung eines Gebietes nicht nur im Raum, sondern auch in der Zeit. Räumlich können sich die Bezirke überschneiden, wie das bei den Jagdgebieten von Hauskatzen

Reviere oder Territorien



Das Revier eines Prachtlibellen-Männchens ist durch Landmarken begrenzt. Die punktierte Linie kennzeichnet den Eiablageplatz.



Revier eines Säugetieres. H₁, H₂ und H₃: Heim 1., 2. und 3. Ordnung. H: Hindernis. HK: Harn- und Kotstelle. K: Komfortstelle. B: Badeplatz. F: Eßplatz. V: Vorratsplatz. T: Trinkplatz. M: Markierungsstelle. Dicke Linie: Reviergrenze. Gepunktet: Schonzone. Durchgezogene Linie: Wechsel, gestrichelt: Nebenwechsel.

der Fall ist, gleichzeitiger Besitz ist jedoch ausgeschlossen (s. Definition S. 356). Auf welche Weise unerwartete Begegnungen und Auseinandersetzungen vermieden werden, ist noch nicht geklärt. Paul Leyhausen vermutet, daß die Urinmarken, welche Katzen auf ihren Wegen hinterlassen — ähnlich den Blocksignalen eines Eisenbahnnetzes — ein nachfolgendes Tier informieren, ob sich jemand auf dem Wechsel befindet und wie nah er ist. Eine frische Marke könnte bedeuten: »Abschnitt geschlossen«; eine ältere: »Du kannst vorsichtig weitergehen«, und eine sehr alte: »Durchgang frei«.

Revierverhalten ver-
wandter Arten

Verwandte Arten — zum Beispiel Angehörige derselben Familie — unterscheiden sich oft in ihrem Revierverhalten. So findet im Revier der Dreizehenmöwe (*Rissa tridactyla*) Paarbildung, Balz, Begattung, Bebrütung und Aufzucht der Jungen bis zum Flüggewerden statt, während die Lachmöwe (*Larus ridibundus*) für einige dieser Tätigkeiten verschiedene Plätze wählt.

Revierverhalten
innerhalb einer Art

Auch innerhalb einer Art gibt es Unterschiede — und zwar individuelle, altersabhängige und geschlechtsspezifische. Stärkere und aggressivere Tiere erobern im allgemeinen größere Reviere; junge nehmen oft noch nicht, sehr alte oft nicht mehr an den Auseinandersetzungen teil. Kommen — wie bei Kampfläufern (*Philomachus pugnax*), Paradiesvögeln und anderen Tiergruppen — die Geschlechter nur zur Balz und Paarung zusammen, gründen und verteidigen lediglich die Männchen Reviere, in die sie ein oder mehrere Weibchen locken. Bleiben die Partner während der Aufzucht der Jungen beisammen, so leistet bei vielen Singvögeln und substratbrütenden Buntbarschen das Männchen die Hauptarbeit bei der Revierverteidigung und kämpft vor allem an den Grenzen, während das Weibchen für die Brut sorgt und erst eingreift, wenn sich ein Eindringling dem Nachwuchs nähert. In seltenen Fällen sind die Rollen vertauscht, so beim Buntbarsch *Tilapia macrocephala* und bei den Laufhühnchen oder Kampfwachteln (Familie Turnicidae). Bei anderen Vogelarten verteidigen zwar beide Geschlechter das gemeinsame Revier, aber jedes vorwiegend gegen seinen gleichgeschlechtlichen Konkurrenten.

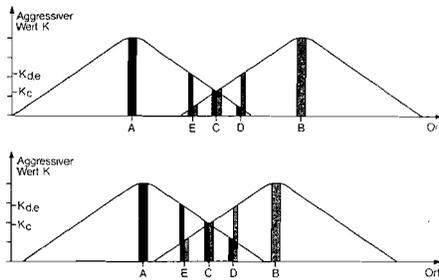
Revier und
Umwelt

Diese Beispiele zeigen, daß es *das* Revierverhalten oder *das* Revier nicht gibt. Neben den genannten Unterschieden sind variable Umweltfaktoren ein weiterer Grund für die Vielfalt. Jeder Aquarianer weiß, daß er bei vielen Fischarten die Anzahl der Reviere in einem Becken erhöhen kann, wenn er es reicher bepflanzt. Solche Unterschiede in der Verteilung und Anzahl von »Sichtblenden« gibt es natürlich auch in der Natur. Sie beeinflussen Form und Größe der Reviere und damit die Populationsdichte in einem Gebiet. Die Populationsdichte, die auch von anderen Faktoren (z. B. Nahrung und Feinddruck) reguliert wird, wirkt ihrerseits auf die Reviergröße zurück. Daher findet man in schwach besiedelten Gebieten wenige große, in dicht bewohnten zahlreiche kleinere Reviere. Eine solche Verkleinerung hat jedoch ihre Grenzen. Beim Dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) kann die Zahl der Territorien in einem Gebiet nur so lange auf Kosten der bereits vorhandenen erhöht werden, wie jedes dieser Reviere mehr als 45 mal 45 Quadratzentimeter Fläche umfaßt.

Revier und
Kampfkraft

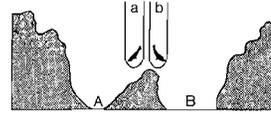
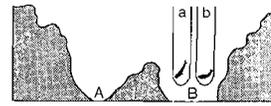
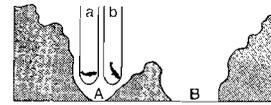
Um das zu verstehen, muß zunächst eine andere Beobachtung geschildert werden, die an vielen Tierarten gemacht wurde: Gerät ein Re-

vierbesitzer a in das Gebiet seines Nachbarn b, greift der ihn an, treibt ihn über die Grenze zurück, gelangt dabei aber im Eifer der Verfolgung oft in den Bezirk von a, der dann umdreht, nun seinerseits b zurückjagt und dabei über das Ziel hinausschießt. Das Ganze wiederholt sich einige Male. Dabei dringen die Kämpfer immer weniger weit in das fremde Gebiet ein, schwingen wie ein Pendel allmählich aus und kommen an einem Punkt zum Stillstand, wo sie gegeneinander drohen, ohne anzugreifen. Dieser durch das Kräftegleichgewicht gekennzeichnete Punkt ist die Reviergrenze. Niko Tinbergen hat diese Verhältnisse in einem einfachen Versuch anschaulich demonstriert (s. Abbildung). Er zeigt, daß die Kampfkraft und Kampfbereitschaft (der aggressive Wert, wie J. v. d. Assem es ausdrückt) vom Zentrum nach außen hin abnimmt. Die schematische Abbildung unten hilft, die Theorie zu erläutern: Kennt man die Grenze, kann man durch einen Vergleich der aggressiven Werte voraussagen, wer an welcher Stelle siegen wird (z. B. a bei E, b bei D). Man kann auch vorherbestimmen, wo sich ein Neankömmling am erfolgreichsten ansiedeln kann — nämlich auf der Grenze (C) zwischen zwei Revierbesitzern. Dort ist erstens die Aggression der beiden Nachbarn gleich gering, und zweitens richten sie einen Teil davon noch gegeneinander. Um diesen Punkt zu erobern, muß der Neuling über eine Kampfkraft verfügen, die mindestens so groß ist, wie die von a und b an dieser Stelle. Je näher jedoch deren Reviere zusammenliegen, desto höher ist der aggressive Wert, den der Neuling mitbringen muß, um sich durchzusetzen. Von einer bestimmten Dichte an gelingt ihm das nicht mehr, weil die durch den Revierbesitz gestärkte Kampfkraft der etablierten Besitzer dann bereits auf der Grenze zu hoch, ihre Verteidigung zu heftig ist.



Dieses Modell zur Erklärung, warum eine Revierverkleinerung ihre Grenzen hat, ist natürlich stark vereinfacht, da es geeignete Orte, Unterschlupfmöglichkeiten und andere Umweltfaktoren nicht berücksichtigt. Dennoch beobachtet man in der Regel, daß die Gründung auf einer Reviergrenze beginnt und — da der Besitz eines solchen Ortes die Kampfkraft stärkt — daß der Aktionsradius nach einiger Zeit ausgedehnt wird.

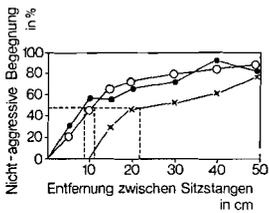
Viele Lebewesen, auch solche, die nicht territorial sind, greifen — ganz gleich, an welchem Ort sie sich gerade befinden — jeden Artgenossen an, der eine bestimmte Entfernung zu ihnen unterschreitet. Diese Entfernung heißt *Individualdistanz*. Nach Untersuchungen von P. Marler beträgt sie beim Buchfinken (*Fringilla coelebs*) zwischen Männchen 18 bis 25 Zentimeter und zwischen Weibchen ebenso wie zwischen verschiedenen Geschlechtern sieben bis zwölf Zentimeter (Abb. S. 359). Ranghohe Weibchen halten eine



Setzt man zwei Stacheln, die Reviernachbarn sind, in getrennte Reagenzgläser, greift jeweils der an, in dessen Revier man die Gläser hält (oben und Mitte). An der Grenze drohen sich die Gegner an (unten).

Die aggressiven Werte K (= Kampfkraft) vieler Tiere (schwarz für a, punktiert für b) sind in den Zentren ihrer Reviere am höchsten und nehmen zum Rand hin ab. Wo $K_a = K_b$ ist, liegt die Grenze (C). In der oberen Abbildung sind die Reviere größer und liegen die Zentren weiter auseinander. Weitere Erklärungen im Text.

Individualdistanzen



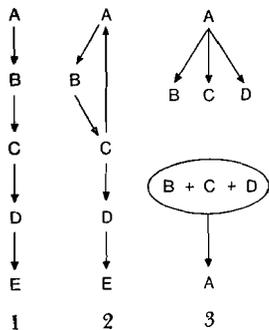
Bestimmung der Individualdistanz durch Messung der Abstände, bei denen 50% der Annäherungen einen Angriff auslösen. Kreuz: Abstand zwischen Männchen; Punkte: zwischen Weibchen; Kreise: zwischen Männchen und Weibchen.

größere Individualdistanz ein als rangniedere, bestimmte Tiere werden (unabhängig von ihrer sozialen Stellung) näher geduldet als andere, und »bescheiden auftretende« Vögel dürfen dichter herankommen als solche, die sich drohend nähern. Neben diesen geschlechtsspezifischen, individuellen und vom Sozialverhalten bedingten Unterschieden kann die Toleranzgrenze periodischen Schwankungen unterliegen. Zum Beispiel rückt sie bis zur Begattung gegenüber dem Geschlechtspartner immer näher, während gleichzeitig Artgenossen desselben Geschlechts auf immer weitere Entfernung angegriffen werden.

Aus solchen Mindestentfernungen ergeben sich die militärisch anmutenden geordneten Formationen, die jeder kennt, der einmal Starenschwärme auf Telegrafendrähten oder sich am Teichufer sonnende Libellen beobachtet hat (Abb. S. 385).

Man vergleicht die Individualdistanz oft mit einem kleinen Revier, welches das Tier ständig mit sich herumträgt; einige Autoren – wie Heini Hediger und Paul Leyhausen – sehen den Besitz eines persönlichen Abstands, den kein Artgenosse unterschreiten darf, als eine stammesgeschichtliche Vorstufe der Revierverteidigung an. Nach ihrer Vorstellung wurden die Lebewesen dadurch territorial, daß sie eine Ortsbindung eingingen und damit die räumlich nicht festgelegte Individualdistanz in geographisch definierbare Grenzen übertrugen. Tatsächlich ist eine scharfe Trennung zwischen Distanz- und Revierverhalten kaum durchzuführen. Man hat zum Beispiel bei manchen Fischen und Vögeln mit zunehmender Populationsdichte eine Verschiebung von der Territorialität zum bloßen Einhalten einer Individualdistanz beobachtet.

Rangordnungen



1: Lineare Rangordnung. 2: Lineare Rangordnung mit einem Dreiecksverhältnis. 3: A ist B, C und D überlegen, solange jeder allein ist (oben); A ist aber unterlegen, wenn B, C und D als Gruppe auftreten. Der Pfeil zeigt jeweils vom Dominanten zum Untergeordneten.

Territorialität ist dadurch gekennzeichnet, daß die Überlegenheit eines Tieres über ein anderes vom Ort und eventuell auch von der Zeit abhängt (s. S. 356). Leyhausen nennt das eine *relative soziale Hierarchie*. Erweist sich ein Lebewesen dagegen überall und zu jeder Zeit als dominant, spricht er von *absoluter sozialer Hierarchie*, die als *Rangordnung* allgemein bekannt ist. Neben der Verteidigung von Revieren und Individualdistanzen ist das Aufstellen von Rangordnungen ein weiterer Bereich, in dem aggressive Handlungen häufig vorkommen. Unter natürlichen Bedingungen findet man Rangordnungen fast ausschließlich innerhalb sozial lebender Arten; in Zwangsgemeinschaften, wie sie in der Gefangenschaft auftreten können, bilden sie sich jedoch auch bei normalerweise einzeln lebenden Tieren heraus. Sperrt man mehrere Leguane (Familie Iguanidae) in einen Käfig, der kleiner ist als das Mindestrevier eines Tieres, dominiert nach kurzer Zeit ein Männchen über den Rest der Gruppe.

Häufiger als diese Zweiteilung in Despot und Beherrschte ist eine abgestufte Rangordnung, die mit Buchstaben des griechischen Alphabets beschrieben wird. Unter dem ranghöchsten, dem Alpha-Tier, gibt es ein zweites, das Beta-Tier, das allen mit Ausnahme von Alpha überlegen ist. Unter ihm steht Gamma, das nur den beiden ersten untergeordnet ist, und so fort. Erstreckt sich die Ordnung so klar bis zum rangtiefsten Mitglied der Gruppe, dem Omega-Tier, nennt man sie linear (s. Abbildung). Häufig ist sie jedoch durch Dreiecksverhältnisse oder Schleifen unterbrochen,

kann aber auch dadurch kompliziert sein, daß sich — wie zum Beispiel bei Pavianen und Schimpansen — zwei oder drei Männchen manchmal zu einer Gruppe zusammenschließen und dann über ein Tier dominieren, dem jeder einzelne von ihnen unterlegen wäre (Abb. S. 359).

In manchen Tiergemeinschaften stellen Männchen und Weibchen getrennte Rangordnungen auf. Bilden sie eine gemeinsame Hierarchie, dominieren meistens die Männchen; doch gibt es Ausnahmen. In der Zwergmangusten-Gruppe (*Helogale undulata rufula*) steht an der Spitze das älteste Weibchen, gefolgt vom ältesten Männchen.

Wie Rangordnungen entstehen, hat als erster der norwegische Forscher T. Schjelderup-Ebbe 1922 an Haushühnern untersucht. Setzt man einander fremde Hennen zusammen, kämpft jede gegen jede, merkt sich, gegen wen sie verloren hat und geht diesen künftig aus dem Wege. Alpha-Tier wird, wer alle besiegt, Beta, wer nur gegen Alpha verliert und so fort. Oft ist die körperliche Stärke nicht das einzige Merkmal, das über die Stellung in der Hierarchie entscheidet. Konrad Lorenz beschreibt, daß rangtiefe Dohlenweibchen (*Corvus monedula*) aufsteigen, wenn sie sich mit ranghohen Männchen verpaaren. Weibliche Paviane nehmen eine höhere Position ein, wenn sie brünstig sind oder Junge haben; und Junge können über den Weg der Tradition in die Stellung ihrer Mütter rücken. Die dominanten Pavianmännchen müssen sich ihren Rang zwar vor allem durch Körperkraft und Ausdauer erkämpfen, behalten ihn aber dank ihrer Intelligenz und Erfahrung selbst dann, wenn sie altersschwach werden.

Entstehung von
Rangordnungen

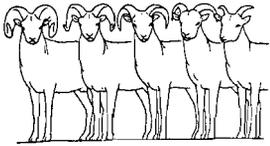
Ist die Rangordnung erst einmal festgelegt, kann das Leben in der Gruppe so friedlich werden, daß man die Existenz einer sozialen Schichtung kaum vermutet. Kennt man die Hierarchie, entdeckt man ihre Auswirkungen jedoch auch im Friedenszustand. Das Leittier eines Wolfsrudels ist unzweifelhaft an seiner Kopf-, Ohren- und Schwanzhaltung sowie an der selbstbewußten Art zu erkennen, in der es sich anderen Mitgliedern nähert. In anderen Fällen (es sei nur an die Buchfinken-Weibchen erinnert) besitzen dominante Tiere eine größere Individualdistanz als untergeordnete. Darüber hinaus genießen Ranghohe immer bestimmte Vorteile. Sie gehen als erste ans Futter, haben den besten Schlaf- oder Nistplatz und sind meist die einzigen, die brünstige Weibchen begatten. Vielfach erfüllen sie aber auch gewisse Pflichten, von denen die Rangniedereren befreit sind. In einer Gruppe von Rotgesichtmakaken (*Macaca fuscata*) leiten und beaufsichtigen sie die Gemeinschaft. Sie schlichten Streitigkeiten, bewahren Weibchen und Junge vor Belästigungen durch jüngere Männchen, kümmern sich um die im Vorjahr geborenen Kinder, wenn die Mütter wieder schwanger sind, und treten besonders starken Feinden entgegen, während ungefährlichere Angreifer von einer untergeordneten Männchengruppe abgewehrt werden, die — ebenso wie bei Pavianen — auch die Kundschafter und Anführer beim Weiterwandern stellt (Abb. S. 482).

Auswirkungen

Vorrechte und Pflichten der Ranghohen

Außer durch solche Verhaltensweisen wird die Hierarchiestellung oft auch durch morphologische und physiologische Merkmale widerspiegelt. Der ranghohe Gambusen-Kärpfling (*Gambusia hurtadoi*) ist an einer intensiveren Gelbfärbung in Rücken- und Schwanzflosse zu erkennen und der

Morphologische Kennzeichen der Ranghohen



Dickhornschafe können die Rangstellung ihrer Artgenossen an der Hornstärke erkennen, die mit dem Alter zunimmt (v. r. n. l.).

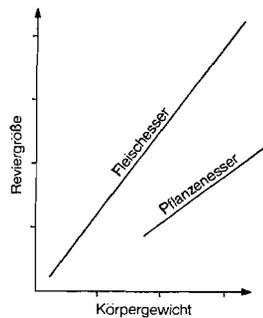
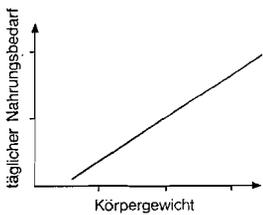
übergeordnete Kaninchenbock an seiner vergrößerten Kinndrüse, mit deren Sekret er das Gruppenrevier markiert (s. S. 372) — eine Tätigkeit, die auch bei anderen Arten vorwiegend von ranghohen Tieren durchgeführt wird. Auch manche Tierarten scheinen an bestimmten Merkmalen die Ranghöhe der anderen Gruppenmitglieder erkennen zu können. »Wildschafe schätzen ihren Artgenossen nach der Horngröße ein«, wie I. Eibl-Eibesfeldt zitiert, »und fremde Hinzukömmlinge können sich kampflos in eine bestehende Schafgruppe rangmäßig einreihen« (s. Abbildung). Das spricht gegen die weit verbreitete Ansicht, Hierarchien könnten sich nur unter Lebewesen ausbilden, die einander individuell kennen, weil sich jeder seine Vorgesetzten merken muß. Es würde ausreichen, wenn ein Tier bestimmte Kennzeichen jedes beliebigen anderen mit seinen eigenen vergleicht. Ob das immer nur nach einem Lernprozeß möglich ist — wie bei Hirschen — oder auch ohne Erfahrung, wissen wir bisher nicht.

Biologische Bedeutung des aggressiven Verhaltens und der Reviere

Eine Antwort auf die Frage, welche Funktion die innerartliche Aggression erfüllt, hat schon Charles Darwin gegeben: Die Stärkeren und Gesünderen werden in Rivalenkämpfen um Weibchen, Reviere und Rangstellungen für die Fortpflanzung ausgelesen und bieten die sicherste Gewähr für lebensfähige Nachkommen. Die vom innerartlichen Kampfverhalten getriebene Selektion hat dadurch zum Herauszüchten besonders starker Tiere geführt — vor allem von wehrhaften Männchen. Ihre Kraft und Gewandtheit kann darüber hinaus in zwischenartlichen Auseinandersetzungen vorteilhaft sein, wenn es zum Beispiel darum geht, die Gruppe, den Geschlechtspartner, die Nachkommen oder auch sich selbst gegen Raubfeinde zu verteidigen. Trotz solcher Wechselwirkungen zwischen intra- und interspezifischer Aggression sollte man die beiden nicht in einen Topf werfen (s. S. 391). Die eben genannte Funktion ist allen Kämpfen eigen. Ferner dienen sie dazu, bestimmte Objekte und vor allem Reviere zu erwerben, Individualdistanzen einzuhalten und Rangstellungen zu erobern (s. S. 355 ff.). Worin deren biologische Bedeutung liegt, wollen wir im Folgenden erörtern.

Einen Hinweis auf die Funktion von Revieren liefert die Antwort auf die Frage: »Wann werden sie besetzt?« Viele Tiere gründen erst Reviere, wenn sie geschlechtsreif werden. Hierin deutet sich eine enge Beziehung zur Fortpflanzung an, die durch die zahllosen Fälle im Tierreich belegt wird, in denen Erwachsene zwischen zwei Brutperioden nicht territorial sind und solche ohne Revier sich nicht fortpflanzen. Weiteren Aufschluß liefert die Untersuchung, welche Tätigkeiten im verteidigten Gebiet ausgeführt werden. Kampfläufer und Paradiesvögel balzen und paaren sich dort; Silbermöwen verpaaren sich in einem, brüten in einem anderen Revier (s. S. 357). In diesen Fällen kann man die Funktion nicht nur im Zusammenhang mit der Fortpflanzung, sondern genauer mit Balz, Brüten usw. vermuten. Aufgrund solcher und ähnlicher Beobachtungen schreibt man den Revieren folgende Aufgaben zu:

a) Die Vertrautheit mit einem Gebiet ist bei der Nahrungssuche und bei der Flucht vor Räubern vorteilhaft und fördert außerdem die Kampfkraft gegen Rivalen (s. S. 358).



Beziehungen zwischen Körpergewicht und Nahrungsbedarf (oben) und Körpergewicht und Reviergröße (unten; Text. S. 362).

b) Entfernen sich die Partner kurzfristig (z. B. zur Nahrungssuche) oder bis zur nächsten Brutsaison, so ist es leichter, einander wiederzufinden, wenn man einen »Treffpunkt« hat. Bekannt ist, daß die Dauerehe des Storchenpaares dadurch zustande kommt, daß Männchen und Weibchen mit demselben Nest »verheiratet« sind. Ein Revier erleichtert also Paarbildung und -zusammenhalt, was für den Fortpflanzungserfolg sehr entscheidend sein kann.

c) Da die Nachbarn ihre Reviergrenzen respektieren (s. S. 371 f.), können Störungen bei Balz, Kopulation, Nestbau und Aufzucht der Jungen stark herabgesetzt werden.

Einen weiteren Hinweis auf die Funktion der Reviere geben die verteidigten Objekte. Sie sind in kleinen Gebieten verhältnismäßig einfach festzustellen; denn die Reviergrenzen vieler Koloniebrüter, wie etwa Möwen und Flamingos, umschließen kaum mehr als den Nistplatz (Abb. S. 369). Aber welches ist das wichtigste Objekt in einem ausgedehnten Revier, wo es alles gibt, was ein Tier braucht? Das verrät uns die Aufenthaltshäufigkeit und Kampfintensität der Besitzer an verschiedenen Orten des Territoriums. Im Revier vieler Arten stellt der Brutplatz das zentrale Objekt dar. Das gilt insbesondere für solche Tiere, die spezielle Anforderungen stellen und zum Beispiel ihre Eier im Sand vergraben (Meerechsen), auf räumlich beschränkten Felsen brüten (Möwen) oder ihre Jungen in Höhlen großziehen (Dohlen, Stare, viele Säugetiere). Andere Reviere sind um Zufluchtsorte konzentriert (Winkerkrabben) oder um die Nahrungsquelle (Rotschwanzbussard, manche Kolibri- und Würgerarten). Gerade über die Bedeutung eines Reviers für die Versorgung mit Futter ist oft diskutiert worden. Seit einigen Jahren bemüht man sich, solche Beziehungen mit statistischen Methoden exakt zu erforschen. In einer umfassenden Untersuchung an siebenzig Vogelarten stellte T. W. Schoener folgende Zusammenhänge fest:

- Nahrungsanspruch ist mit Körpergewicht und Körpergewicht mit Reviergröße positiv korreliert, das heißt, größere Arten haben in der Regel einen höheren Nahrungsanspruch und verteidigen größere Gebiete (Abb. S. 361).
- Greifvögel behaupten meist größere Reviere als Pflanzen- oder Allesesser desselben Gewichts (Abb. S. 361).
- Greifvögel, die in Gebieten mit wenigen Beutetieren leben, besetzen ausgedehntere Reviere als ihre Artgenossen in nahrungsreicheren Gegenden.

Neben solchen vergleichenden Untersuchungen kann man Experimente durchführen. Erhöht man durch Düngung den Flächenertrag an Heidekraut, begnügen sich Schottische Moorschneehühner (*Lagopus lagopus scoticus*), die sich von diesen Pflanzen und ihren Beeren ernähren, mit kleineren Bezirken als zuvor.

Solche Feststellungen dürfen jedoch nicht dazu verleiten, nun sämtlichen Revieren diese Nahrungsfunktion zuzuschreiben. Einige Vögel verkleinern nämlich ausgerechnet dann ihren Besitz, wenn die Jungen geschlüpft sind und gefüttert werden müssen; andere suchen Nahrung auf neutralen Gründen, dritte – wie zum Beispiel das Rotkehlchen – verletzen gerade während der Nahrungssuche oft ungestraft die Grenzen.

Die meisten Tiere drohen, indem sie dem Gegner ihre Waffen zeigen oder sich in anderer Weise imposant machen: Der drohende Bärenmakak (*Macaca arctoides*) zum Beispiel entblößt sein Gebiß. Gleichzeitig »steigt ihm das Blut zu Kopf«, so daß die nackten Hautpartien um die Augen leuchtend hervortreten.

Bedeutung der Reviere für die Nahrungssuche





Unterschiedliche Formen des Drohverhaltens:

Oben: Flamingos und andere Vögel richten in der Drohgebärde ihren Schnabel auf den Gegner, in der Demutsgebärde hingegen ziehen sie ihn zurück.

Mitte links: Die Kragenechse stemmt ihren Vorderkörper hoch und spreizt die gewöhnlich am Körper anliegende häutige Halskrause ab.

Mitte rechts: Die Westafrikanische Landkrabbe (*Gecarcinus*) zeigt in extremer Drohhaltung dem Rivalen ihre Scheren, deren Wirkung durch die vom übrigen Körper abstechende Rotfärbung noch gesteigert wird.

Unten: Zwei männliche See-Elefanten, deren Narben von vielen Kämpfen zeugen, richten sich an der Reviergrenze auf und unterstreichen diese optische Demonstration durch lautes Brüllen.

Auch darf man nicht annehmen, daß jedes vorteilhafte Ergebnis des Revierverhaltens im Laufe der Evolution speziell zugunsten dieses Ergebnisses entwickelt worden sei – eine Annahme, zu der der Ausdruck »biologische Funktion« leicht verführt. Daß ein Tier in seinem Revier bestimmte Objekte findet oder nicht gestört wird, kann ein Nebeneffekt sein, der bedeutungslos ist, solange diese Objekte reichlich vorhanden sind oder eine Störung auch ohne Revier nicht stattfindet.

Quantitative Beziehungen zwischen Revier und Bruterfolg sind aber bisher kaum umfassend untersucht worden. Eine der wenigen Ausnahmen bildet J. v. d. Assems Arbeit über den Dreistachligen Stichling, bei dem Männchen mit größeren Revieren in Nestbau, Balz und Brut tatsächlich erfolgreicher sind. Wenn aber wie hier Individuen mit Revieren von angemessener Ausdehnung mehr Junge großziehen als nichtterritoriale oder solche mit kleineren Gebieten, werden die letzteren im Laufe der Zeit verdrängt. Die Entwicklung der Territorialität kann daher durch Begünstigung der überlegenen Individuen entstanden sein, als Ergebnis der natürlichen Selektion. Einige Biologen – vor allem V. C. Wynne-Edwards – glauben jedoch, daß man eine solche Entwicklung nur mit Gruppenselektion, also durch eine Auswahl der besser angepassten Populationen, erklären kann. Dieser Annahme liegt die Beobachtung zugrunde, daß das Revierverhalten nicht nur für das Einzeltier, sondern auch für die Gesamtpopulation Vorteile bringt:

a) Durch das Abgrenzen von Revieren werden Artgenossen auf Abstand gehalten, dadurch verteilt sich die Art über ein größeres Areal. Einen der Vorteile, den eine solche Ausbreitung (englisch spacing-out) hat, verdeutlicht Konrad Lorenz an einem Beispiel aus dem menschlichen Berufsleben: »Wenn in einem bestimmten Gebiet auf dem Lande eine größere Anzahl von Ärzten oder Kaufleuten oder Fahrradmechanikern ihr Auslangen finden soll, werden die Vertreter jedes dieser Berufe gut daran tun, sich möglichst weit weg voneinander anzusiedeln.« Ebenso wie Kundenkreise und Absatzmärkte im menschlichen Bereich sind auch viele für Tiere lebenswichtige Umweltbedingungen – wie zum Beispiel Nahrung und Höhlen – innerhalb eines Gebietes nur in begrenzter Menge vorhanden. Sie würden übermäßig beansprucht und ausgebeutet, wenn sich alle Artgenossen dort konzentrieren würden. Die Abstoßung führt dazu, daß neue Bezirke besiedelt und weitere Quellen erschlossen werden.

b) Da sich bei revierbildenden Arten in der Regel nur Tiere fortpflanzen, die einen Besitz erobern und erfolgreich verteidigen, ist territoriales Verhalten zugleich ein wichtiger Mechanismus der Nachwuchskontrolle. Die Nachkommenzahl wird ja – über die Anzahl der Reviere – durch das Angebot an lebenswichtigen Objekten bestimmt, und die Anpassungsfähigkeit der Territorialität an die jeweiligen Bedingungen – zum Beispiel bei viel Nahrung zahlreichere kleinere, bei wenig Nahrung nur einige größere Reviere – stellt sicher, daß die Vorräte aufs beste ausgenutzt werden.

c) Die nichtterritorialen Individuen bilden außerdem eine Reserve, die Verluste ausgleichen kann, wenn Revierbesitzer Feinden, Unfällen oder Krankheiten zum Opfer fallen. Das zeigt deutlich ein Experiment, bei dem

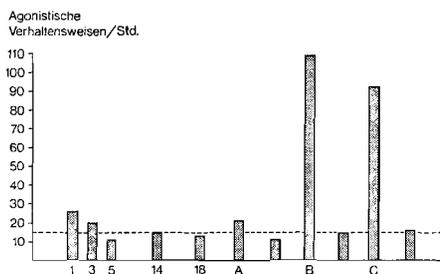
in einem Waldgebiet sämtliche Vögel, die einen bestimmten Wurm verzehren, entfernt wurden. Sobald ein territoriales Paar sich zeigte, wurde es abgeschossen; dennoch waren die Reviere jeden Tag neu besetzt.

d) Untersuchungen von Tinbergen und seinen Mitarbeitern deuten einen weiteren Vorteil des Auseinanderrückens an: einen besseren Schutz von tarnfarbigen Gelegen und Nachkommen vor Räufern. Sie legten Möwenier verschieden weit voneinander im Freiland aus und fanden, daß Rabenkrähen um so mehr Eier zerstörten, je dichter sie lagen. Die Krähen suchen nämlich, wie andere Räuber auch, in der näheren Umgebung des Ortes, wo sie zuerst etwas gefunden haben, weiter. Lebt die Beute verteilt, geben sie die Suche bald auf.

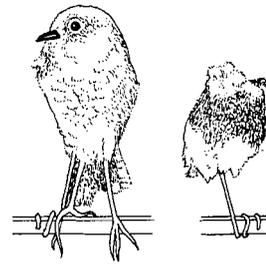
V. C. Wynne-Edwards und einige andere sehen diese Regulierungsmechanismen als Ursache für die Selektion des Revierverhaltens an und betrachten die Vorteile für das Individuum als Nebenerscheinung. Die zahlreicheren Vertreter der natürlichen Selektion sind dagegen der Ansicht, die Folgen für die Population seien eine Begleiterscheinung der Selektionsvorteile für das Individuum. Neben diesen Meinungsunterschieden gibt es auch beträchtliche Differenzen in der Frage, welche der auf Seite 361 ff. genannten Aufgaben besonders wichtig sind. Das liegt einerseits an den bestehenden Artunterschieden, andererseits an unserer bisher noch mangelhaften Kenntnis der Beziehungen zwischen Umwelt und Verhalten.

Auch die Bedeutung der Individualinstanz lag nach P. Marler ursprünglich darin, ein Lebewesen mit bestimmten notwendigen Umweltfaktoren zu versorgen – vor allem mit Nahrung. Die aggressiven Auseinandersetzungen in diesem Zusammenhang treten nämlich besonders im Winter hervor, wenn die Tiere sich an den wenigen Plätzen konzentrieren, wo noch Futter zu finden ist.

Wie man oft meint, haben Rangordnungen die Aufgabe, ständige Auseinandersetzungen innerhalb einer Gruppe zu vermeiden – ein Stabilisierungseffekt, der zweifellos vorhanden ist (s. Abbildung), der aber sicher nicht die einzige Funktion darstellt. Die Vorrechte der Ranghohen an Futter- und



Schlafplatz beispielsweise gewährleisten, daß zumindest solche Tiere gut ernährt und ausgeruht sind, die innerhalb der Gruppe und bei ihrer Verteidigung besondere Aufgaben zu erfüllen haben (s. S. 360). Nach A. Rasa entspricht die Hierarchie bei der Zwergmangustengruppe den Anforderungen, die an die Mitglieder gestellt werden: Das Alpha-Weibchen ist das einzige, das Junge zur Welt bringt; das Beta-Männchen geht oft allein gegen Eindringlinge vor; und die darauffolgenden Jungen brauchen mehr Nahrung als

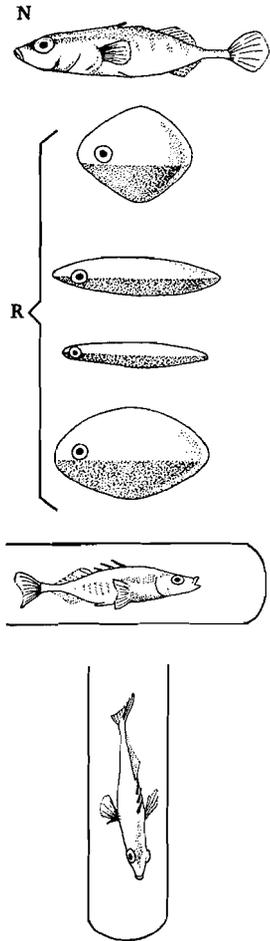


Die Frage, durch welche Reize aggressive Verhaltensweisen ausgelöst werden, klärt man in Attrappenversuchen. Befestigt man im Revier eines Rotkehlchens einen ausgestopften Jungvogel mit braunem Brustgefieder und ein rotes Federbüschel, so wird das rote Büschel häufiger und heftiger angedroht (Text S. 368).

Bedeutung der Individualdistanzen

Bedeutung der Rangordnungen

Anzahl der agonistischen Verhaltensweisen pro Stunde in einer Gruppe gefangener Rhesusaffen. Nach dem Zusammensetzen der Tiere nimmt die Häufigkeit innerhalb von 5 Wochen bis auf einen Durchschnitt von 15 ab. Diese Zahl steigt jedoch bei jeder Störung der stabilisierten Gemeinschaft: A Verkleinerter Käfig; bei B und C wurden jeweils zwei erwachsene Weibchen hinzugesetzt.

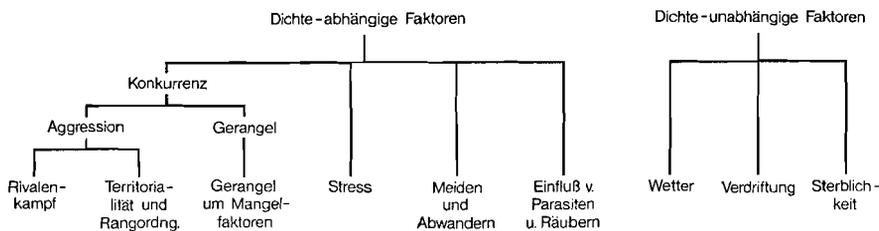


Rotbäuchige Stichlingsattrappen (R) werden häufiger und heftiger angegriffen als ein naturgetreues Modell (N) ohne Rot. Senkrecht gebotene Attrappen wirken stärker als solche in waagrechter Position (Text S. 368).

die am Schluß stehenden Alttiere, da sie sich noch in der Entwicklung befinden. Ist genügend Futter vorhanden, bekommt auch das Omega-Tier noch etwas ab. Wird die Nahrung knapp, werden die Gruppenmitglieder in der Reihenfolge ihrer Unwichtigkeit ausgeschlossen. Für menschliche Maßstäbe, für die es wichtige und unwichtige Mitglieder nicht geben sollte, erscheint das ungerecht und grausam. Biologisch ist es aber durchaus sinnvoll; denn im Konflikt zwischen »alle zu wenig oder einige genug«, also zwischen den Interessen des Individuums und der Erhaltung der Art, muß zugunsten der Art entschieden werden.

Sofern die Eigenschaften der Ranghohen – zum Beispiel Stärke, Gesundheit usw. – genetisch festgelegt sind, ist es auch sinnvoll, wenn diese Tiere Vorrechte bei den Weibchen und am Brutplatz haben. Es wurde ja bereits erwähnt, daß es vorteilhaft für die Art ist, wenn sich die wehrhaftesten Angehörigen fortpflanzen. Bei den hochentwickelten Lebewesen, bei denen auch Intelligenz und Erfahrung über die Rangstellung entscheiden – zumindest über ihre Beibehaltung (s. S. 360) –, ist es wahrscheinlich nützlich, wenn selbst starke und gesunde Gruppenmitglieder so lange von der Fortpflanzung ausgeschlossen werden, bis sie eine Lernphase durchlaufen, die Erfahrungen der Älteren mit ihren eigenen vereinigt und damit außer der Geschlechtsreife auch die »soziale Reife« erlangt haben. Sich den Ranghohen (Erfahrenen) unterzuordnen, dürfte unter diesen Bedingungen für die Gruppe in der Regel vorteilhaft sein. Es ist bekannt, daß Schimpansen und andere Affen nur Ranghöheren und Ranggleichen etwas nachmachen und daß Dohlen die Schreckensäußerung eines Jungvogels kaum beachten, aber sofort fliehen, wenn der Alarm von einem Altvogel ausgeht. Allerdings wissen wir über die genauere Bedeutung solcher Autorität für einen Verband bisher ebensowenig Bescheid wie über die einer anderen – sicher positiven – Auswirkung der Hierarchien: die Aufgabenteilung.

Manche der positiven Auswirkungen aggressiver Handlungen sind auch in anderer Weise zu erreichen, vor allem die Regulierung der Populationsdichte. Das untenstehende Schema faßt einige Möglichkeiten zusammen und zeigt, daß – bezogen auf das ganze Tierreich – aggressive Verhaltensweisen nur einen Komplex von Regulierungsfaktoren darstellen – allerdings einen, der im Verlauf der Stammesgeschichte zunehmend an Bedeutung gewonnen hat, bis sich schließlich bei den hochentwickelten Wirbeltieren die sozialen und physiologischen Faktoren früher dichtebegrenzend auswirken als die physikalischen.



Nachteile aggressiven Verhaltens

Die bisherige Schilderung könnte leicht den Eindruck erwecken, daß ein Tier um so erfolgreicher sein müßte, je aggressiver es ist. Zu hohe Aggres-

sion hat jedoch auch Nachteile. Einer von ihnen ist die Zeitverschwendung. Ein Tier, das ununterbrochen in Auseinandersetzungen verwickelt ist oder ständig die Grenzen eines riesigen Reviers kontrolliert, kann sich zwangsläufig weniger um Nahrungssuche, Balz, Nestbau, Füttern der Jungen und andere Tätigkeiten kümmern. Daß eine solche aggressive Vernachlässigung (englisch aggressive neglect) den Fortpflanzungserfolg beeinträchtigen kann, haben Untersuchungen an mehreren Vogelarten und am Stichling gezeigt. Liegt allerdings wie bei Insektenstaaten (z. B. Termiten) eine Arbeitsteilung vor, in der einige Mitglieder als »Berufssoldaten« wirken und sich ohnehin nicht an Nahrungssuche und Fortpflanzungstätigkeiten beteiligen, dann ist für diese Individuen die in Auseinandersetzungen mit Nachbargruppen verbrachte Zeit nicht verschwendet.

Ein weiterer Nachteil liegt in der Gefahr, der sich ein kämpfendes Tier aussetzt. Es kann leichter von Räubern erbeutet werden, da es sich ganz auf die Auseinandersetzung konzentrieren muß. Auch besteht — vor allem für den Unterlegenen — die Gefahr, verletzt oder getötet zu werden. In diesem Fall würde die Art ihre Reserve verlieren, die nötig ist, um Verluste auszugleichen. Sie würde darüber hinaus ihren Genbestand (englisch gene-pool) so stark reduzieren, daß die Möglichkeit der Inzucht bestände.

Ferner besteht die Gefahr, daß ein zu aggressives Tier nicht zur Fortpflanzung kommt, weil der Partner ständig vor ihm flieht, oder daß es den Bruterfolg gefährdet, weil es seine eigenen Jungen angreift. Wenn aber sehr aggressive Individuen weniger Junge hochbringen als andere, wird der prozentuale Anteil ihrer Erbanlagen am Gen-Gesamtbestand der Nachkommen-Populationen ebenso geringer werden wie der von Individuen, die zu wenig aggressiv sind. Daher werden sich die Erbanlagen jener Tiere durchsetzen, deren Aggression ein Maximum an Vorteilen bei einem gleichzeitigen Minimum an Nachteilen gewährleistet (s. die Beschreibung einer derartigen »ausbalancierten Aggression« auf S. 371 ff.). Zunächst muß erklärt werden, warum ein Tier von all den Angehörigen der eigenen Art (Junge, Weibchen, Männchen usw.) nur einige als Konkurrenten behandelt und angreift.

Aggressive Verhaltensweisen werden — wie andere auch — von bestimmten Reizen ausgelöst (s. das Kapitel über spezifische Reizmuster, S. 234 ff.). Nähert sich eine Ameise einem Nesteingang, wird sie häufig von Wächtern mit Antennen und Mundwerkzeugen untersucht. Hat sie einen koloniefremden Geruch, wird sie angegriffen. Neben Geruchsstoffen sind im Tierreich vor allem optisch wahrnehmbare Gebilde, Färbungen, Stellungen und Bewegungen sowie Lautäußerungen als Schlüsselreize und Auslöser verbreitet: beim männlichen Stichling der rote Bauch und die Kopfüberhaltung, (Abb. S. 367), beim Rotkehlchen die Farbe des Brustgefieders (Abb. S. 366) und der Gesang.

Das Auslösen aggressiver Verhaltensweisen liegt jedoch nicht an den vom Gegner gebotenen Reizen allein. Derselbe Vogel, der auf fünfzig Meter und mehr angegriffen wird, wenn er in das Revier eines anderen eindringt, kann sich dem Besitzer bis auf wenige Meter nähern, solange er dabei die Grenze nicht überquert. Das beweist ebenso wie der Reagenzglas-Versuch Tinber-

Beispiele für Reviere
und Konkurrenz-
situationen:

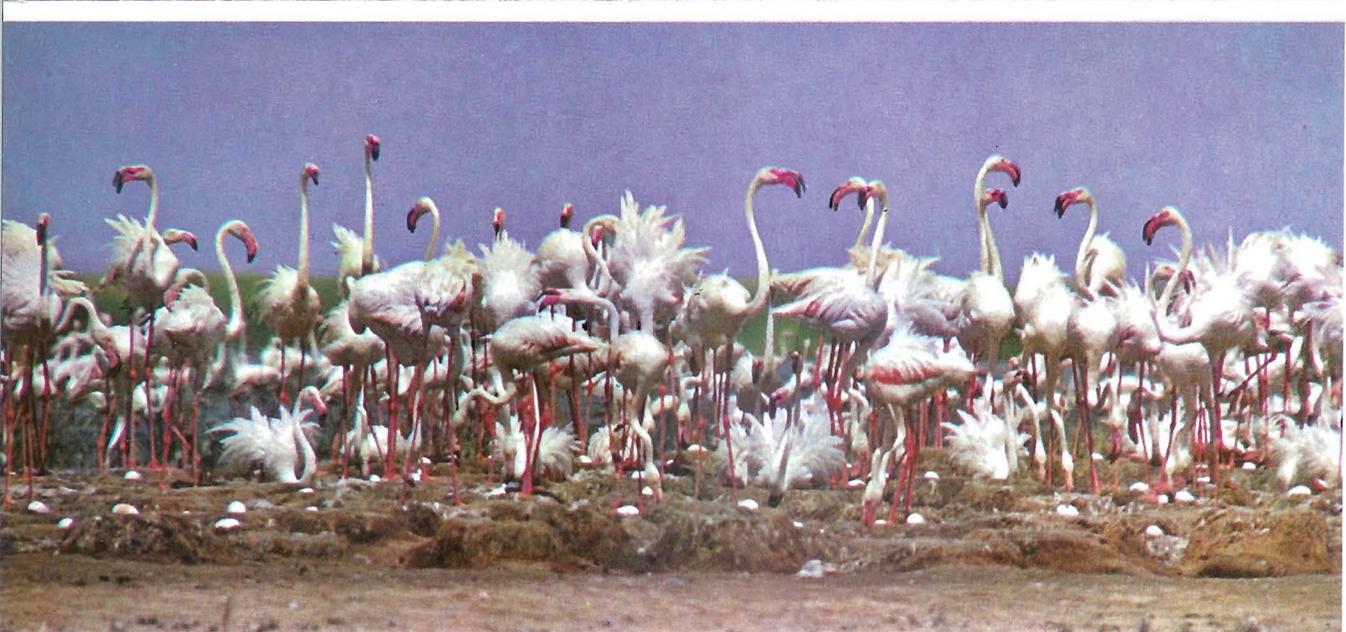
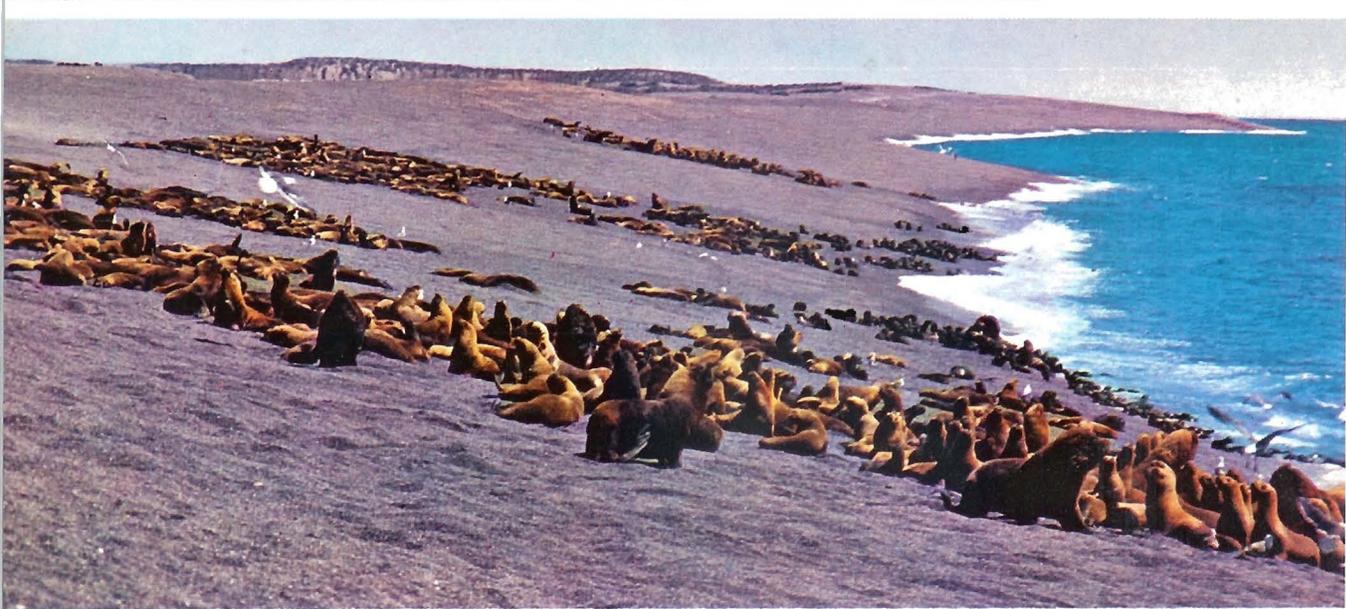
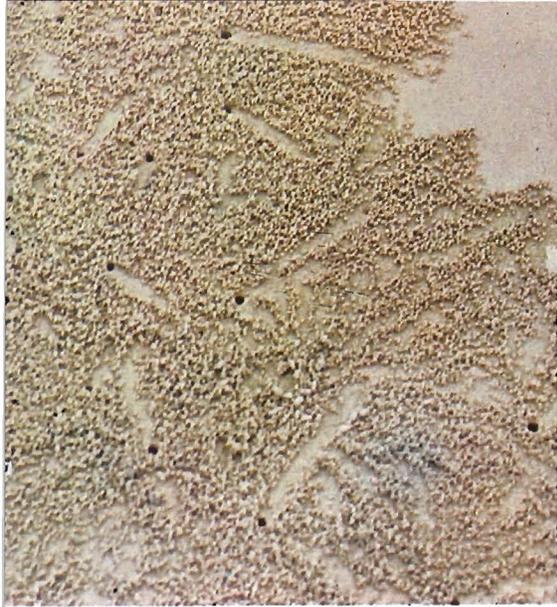
Oben rechts: Zwei Dreizehenmöwen streiten sich um einen Nahrungsbrocken.

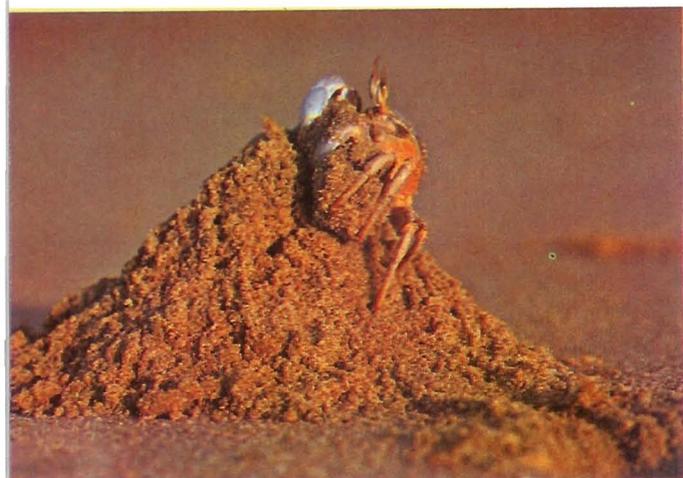
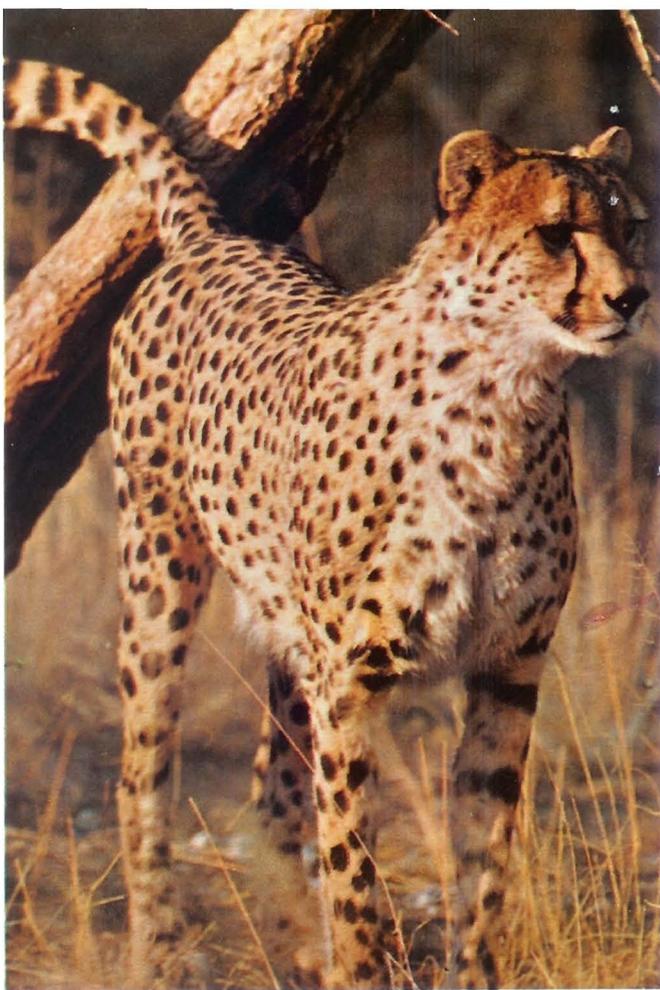
Oben links: Der regelmäßige Abstand zwischen den selbstgegrabenen Wohnlöchern vieler Krabbenarten zeigt, daß diese Tiere nicht nur die Höhle, sondern auch ein umgebendes Gebiet — das Revier — gegen Artgenossen verteidigen.

Mitte: Seelöwen-Männchen teilen vor der Ankunft der Weibchen durch Kämpfe die Uferzone unter sich auf. Nur wer ein Revier erobert hat, kann einen Harem gründen.

Unten: Die winzigen Nistreviere der Flamingos, die nur den selbsterrichteten Schlammhügel mit dem darauf gelegten Ei umfassen, liegen dicht an dicht.

Auslösende Reize





Beispiele für Revierkennzeichnung:

Links oben: Durch leuchtende Farben und rhythmische Auf- und Abbewegungen des Vorderkörpers gibt das Männchen der Siedleragame anderen Männchen zu erkennen, daß dieses Gebiet ihm gehört.

Links Mitte: Das Männchen der Reiterkrabbe beim Bau seiner »Signalpyramide«, sie markiert die Kopulationshöhle und »balzt« und »droht« stellvertretend für das Männchen, das sich nach dem Bau in die Höhle im Innern der Pyramide zurückziehen kann.

Rechts: In einer unter der Schwanzwurzel gelegenen Drüse erzeugt der Gepard ein Sekret, mit dem er an verschiedenen Punkten seines Reviers Bäume und Sträucher bestreicht.

Unten: Das Röhren der Hirsche ist ein bekanntes Beispiel für akustische Revierkennzeichnung; sie eignet sich ebenso wie die chemische Kennzeichnung (z. B. beim Gepard) eher für unübersichtliche Gebiete (Wälder, Graslandschaften u. a.), wo optische Signale wie bei Agame und Krabbe wirkungslos wären.

gens (s. S. 358) und die Existenz einer Individualdistanz, daß auch die räumliche Beziehung zwischen verschiedenen Reizen von entscheidender Bedeutung ist. Ferner spielt der Zeitpunkt, zu dem sie geboten werden, eine Rolle. Dieselbe rotbäuchige Attrappe, die im Frühjahr heftige Angriffe eines Stichel-Männchens auslöst, bleibt unter Winterbedingungen wirkungslos. Auf die verschiedenen aggressiven Motivationen, die dafür verantwortlich sind, wird noch eingegangen werden (s. S. 379). Und schließlich haben auch andere, gleichzeitig gebotene Reize einen Einfluß darauf (s. S. 373), ob eine aggressive Verhaltensweise auftritt.

Tiere, die in Familien oder größeren geschlossenen Gesellschaften leben, müssen einerseits über Angriffs- und Fluchtverhalten verfügen, weil die Auseinandersetzung mit Nachbargruppen notwendig ist, andererseits muß dieses Verhalten aber gegen Gruppenmitglieder abgepuffert werden, wenn der Verband nicht zerbrechen soll. Das erfordert, zwischen Freunden und Feinden unterscheiden zu können. In anonymen geschlossenen Gesellschaften erkennen sich die Mitglieder an überindividuellen Merkmalen wie Sippen-, Nest- oder Stockgeruch; in individualisierten Verbänden kennt jeder jeden persönlich. Zahlreiche Experimente belegen, daß die Aggression sowohl über ein gemeinsames Gruppenabzeichen als auch durch individuelles Erkennen herabgesetzt werden kann.

Versieht man eine Ameise aus der Kolonie A mit dem Geruch der Kolonie B, wird sie im Nest B geduldet. Bringt man sie anschließend mit ihrem neuen chemischen »Mitgliedsausweis« nach A zurück, fallen die früheren Genossen über sie her.

J. Lamprecht trennte Buntbarsch-Eltern (*Tilapia mariae*) mit einer undurchsichtigen Wand so voneinander, daß jeder Elternteil etwa die Hälfte des Jungenschwarmes um sich hatte. Entfernte er nach fünf Stunden das Hindernis wieder, so traten in den ersten Minuten höchstens einige schwache Angriffsbewegungen zwischen den Partnern auf. Fing er dagegen nach der Trennung zum Beispiel das Männchen heraus, setzte ein fremdes in die Schwarmhälfte, wartete, bis es nach fünf Stunden die Jungen »adoptiert« hatte, und entfernte dann die Wand, so war die Zahl der Angriffe nicht nur mehr als dreimal so hoch, sondern sie waren auch wesentlich heftiger. Gab er den einander fremden Tieren vorher Gelegenheit, sich durch eine Glasscheibe zu sehen, so nahm die Zahl der durch die Scheibe gegeneinander gerichteten Angriffe ständig ab, bis er nach ein bis zwei Tagen Männchen und Weibchen zusammenlassen konnte. Auf diese Weise gelang es sogar, zwei Männchen miteinander zu »verpaaren«.

Die Versuche zeigen nicht nur, daß diese Tiere, wenn sie sich kennen, weniger aggressive Handlungen gegeneinander äußern, sondern auch, daß der friedliche Zustand erst durch Gewöhnung (englisch: habituation; s. S. 245) erreicht wird. Ähnliche Verhältnisse findet man bei Revierinhabern, die in der Regel nach kurzer Zeit wissen, wer ihre Nachbarn sind, und kaum noch reagieren, wenn sie sich an der gemeinsamen Grenze zeigen.

Hier kommt allerdings hinzu, daß auch die Reviere selbst beachtet werden können. Sie sind außer durch natürliche Grenzmarken (s. S. 356) bei vielen Arten durch solche gekennzeichnet, die der Besitzer selbst gesetzt hat. Die

von der Reiterkrabbe (*Ocypode saratan*) gebauten Sandpyramiden halten zum Beispiel Artgenossen fern (Abb. S. 370). Vor allem Säugetiere setzen an bestimmten Punkten ihrer Reviere Duftsignale ab. Viele bedienen sich dabei spezieller Drüsensekrete, die an Gräsern, Sträuchern, Bäumen und anderen Gegenständen abgestreift werden (s. Abbildung). Andere markieren durch eine oft ritualisierte Abgabe von Harn und/oder Kot. Das männliche Zwergflußpferd (*Choeropsis liberiensis*) verteilt den Kot mit schwirrenden Bewegungen seines beborsteten Schwanzes und vermischt ihn mit einem gleichzeitig nach hinten gespritzten Harnstrahl. Braunbär und Wisent harnen auf den Boden, wälzen sich darin und reiben sich anschließend an Bäumen (s. auch Abb. S. 370).

Vielfach spricht man auch dann von Reviermarkieren, wenn ein Besitzer seine Anwesenheit mit besonderen Stellungen oder Bewegungen, durch Darbieten von Farbmustern oder in Lautäußerungen kundtut. Es erscheint jedoch sinnvoller, solche Verhaltensweisen, deren Wirkung mit dem Verschwinden des Tieres aufhört, als Drohen zu bezeichnen (s. S. 373) und – wie Rudolf Schenkel es tut – nur dann von Markieren zu sprechen, wenn tatsächlich eine dauerhafte Marke gesetzt wird, die ein Artgenosse auch später noch wahrnehmen kann. Vor allem aber sollte man sich vor der Annahme hüten, jedes Absetzen einer solchen Marke diene der Zurückweisung von Rivalen. Erstens werden beispielsweise Harn und Kot in verschiedensten Situationen abgegeben, und zweitens ist der abstoßende Effekt von Geruchsstoffen bisher bei keiner Säugetierart zweifelsfrei nachgewiesen; allerdings scheinen Löwen und Hauskatzen nach Beriechen einer fremden Marke zumindest vorsichtiger und alarmbereiter zu werden (s. S. 356 f.).

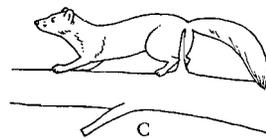
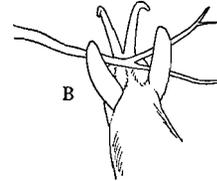
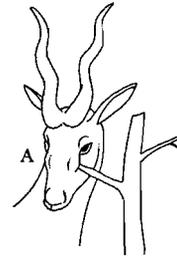
Vielleicht dienen die an verschiedenen Punkten im Revier abgesetzten Marken eher dazu, dem Besitzer das Gelände vertraut zu machen und ihm bei der Orientierung zu helfen. Wenn darüber hinaus auch Familien- und Gruppenangehörige mit Urin (Wildkaninchen, Meerschweinchen) oder Drüsensekreten markiert werden (z. B. Zwergmangusten), mag das – ähnlich wie der Nestgeruch der Ameisen und der Sippengeruch der Ratten – helfen, Freunde von Feinden zu unterscheiden.

Trotz dieser Einschränkungen besteht kein Zweifel, daß einige Tiere bestimmte »Grenzpfähle« (vor allem natürliche Landschaftsmarken) meiden, weil sie gelernt haben, daß sie angegriffen werden, wenn sie solche Marken überschreiten.

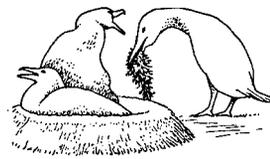
Auf einem ähnlichen Prinzip, die Zahl der aggressiven Auseinandersetzungen herabzusetzen, beruht die Rangordnung; nur wird dabei nicht einer Marke ausgewichen, die das Vorrecht eines anderen symbolisiert, sondern dem überlegenen Artgenossen selbst. Allerdings sind Rangordnungen keineswegs ein notwendiges und absolut wirksames Mittel. Es gibt Tierarten wie den Hyänenhund (*Lycaon pictus*), die ohne deutliche Rangordnung friedlicher zusammenleben als beispielsweise die streng hierarchisch aufgebaute und dennoch ständig streitende Pavianhorde.

Eine weitere Möglichkeit, Kämpfe zwischen Partnern zu verhindern, besteht darin, die ausgelösten aggressiven Handlungen auf andere Objekte umzuorientieren. Der flugunfähige Kormoran (*Nannopterum harrisi*) auf den

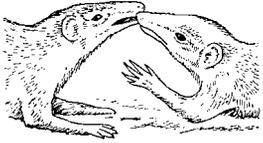
Reviermarkieren



Geruchliches Markieren mit Drüsensekreten. Die Drüsen liegen bei der Hirschziegenantilope vor den Augen (A), bei der Gemse als »Brunftfeigen« hinter dem Gehörn (B) und beim Baummarter unter der Schwanzwurzel (C).



Der flugunfähige Galapagos-Kormoran überbringt seinem Partner »Geschenke« und lenkt dessen aggressive Handlungen dadurch von sich ab.



Aus der Eltern-Kind-Beziehung entstandene Beschwichtigungsgebärde: Maullecken beim Spitzhörnchen.



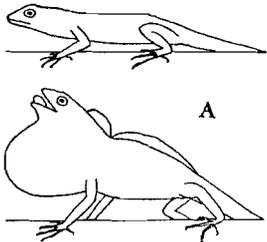
Die Beschwichtigungsgebärde der Paviane leitet sich aus der weiblichen Begattungsaufforderung ab.

Galapagos-Inseln bringt jedesmal, wenn er vom Meer zurückkehrt, ein Tangbüschel, ein Hölzchen oder einen Seestern mit. Nimmt man ihm diese Gegenstände aus dem Schnabel, bevor er das Nest erreicht, wird er vom brütenden Geschlechtspartner mit heftigen Schnabelstößen und Schnappbewegungen empfangen, die andernfalls auf die mitgebrachten Geschenke gerichtet werden (Abb. S. 372). Nach Eibl-Eibesfeldt wirken sie als eine Art Blitzableiter. Bei vielen Buntbarschen (Familie Cichlidae) und Entenvögeln (Familie Anatidae) wird die von den Partnerreizen ausgelöste aggressive Handlung auf Gruppenfremde gelenkt. Lorenz sieht in dieser Umorientierung einen der stammesgeschichtlichen Ansätze für die Ritualisierung zu verbindenden Grußgesten. Die gemeinsame Aggression gegen Fremde baute das aggressive Verhalten gegen Gruppenangehörige ab und wurde damit zum Ausgangspunkt individualisierter Beziehungen.

Es gibt zahlreiche andere Mechanismen, die kurzzeitig (z. B. in der Balz) oder regelmäßig (in Dauergruppen) die Häufigkeit der Auseinandersetzungen herabsetzen. Sie gleichen einander darin, daß der oder die Partner neben Reizen, die Aggression auslösen, immer auch solche bieten, die andere Verhaltenstendenzen aktivieren. Sie unterscheiden sich in den dafür benutzten Reizen und den ausgelösten Verhaltensweisen, die man als *Beschwichtigungsgebärden* zusammenfaßt. Viele leiten sich aus den Eltern-Kind-Beziehungen her – insbesondere aus dem Füttern und aus der Körperpflege, wie jeder an der entspannenden Wirkung der Fellpflege (englisch: grooming) bei Rhesusaffen im Zoo beobachten kann. Die Abbildung links oben bietet ein weiteres Beispiel. Solche »kindlichen« Verhaltensweisen (Infantilismen) wirken beschwichtigend, weil Junge ja nicht angegriffen werden. Auch sexuelle Reize des Geschlechtspartners verringern zumindest während der Balz die Angriffe gegen ihn, und so bieten sich Bestandteile des Sexualverhaltens als weiteres Mittel an, um eine Bindung zwischen Gruppenmitgliedern herzustellen (s. Abbildung).

Außer den geschilderten Methoden, die Häufigkeit der Auseinandersetzungen herabzusetzen, gibt es eine Vielzahl von »Erfindungen«, wie man die Vorteile der Aggression in Anspruch nehmen, ihre Nachteile aber in Grenzen halten kann. Hier sind vor allem das Drohen, der Kommentkampf, die Demutsgebärde und die Flucht zu nennen.

Als *Drohen* oder *Imponieren* bezeichnet man Verhaltensweisen, die – wie der Kampf selbst – einen Gegner einschüchtern und abweisen sollen, ohne daß es dabei zu körperlicher Berührung kommt. Im allgemeinen machen sich drohende Tiere größer und eindrucksvoller (s. Abbildung). Oft werden mit solchen Bewegungen und Haltungen, die man besonders häufig an Reviergrenzen beobachten kann, zugleich bestimmte Körpermerkmale zur Schau gestellt. Das können die Waffen selbst sein, wie bei vielen Vögeln, die ihren Schnabel auf den Gegner richten, oder bei Huftieren, die ihr Geweih oder Gehörn präsentieren, oder bei Flußpferden, Raubtieren und Affen, die ihr Gebiß entblößen (Abb. S. 363). Es kann sich auch um besondere Farbmuster handeln. Das gilt für den roten Bauch des Stichelings, der dem Rivale in senkrechter Stellung geboten wird, ebenso wie für die auffälligen



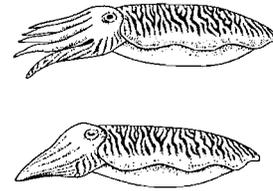
Drohen durch Vergrößerung des Körperrisses: Hochstemmen und Aufblähen des Kehlsackes beim Anden-Anolis, einer südamerikanischen Eidechsenart.

Prachtkleider vieler Fische, Reptilien und Vögel [Abb. S. 370]. Unter den Wirbellosen sind unter anderem die Tintenfisch-Männchen (*Sepia officinalis*) zu nennen, die mit der Breitseite der äußeren Arme drohen und dabei eine purpur-weiße Zebrastrreifung annehmen, ferner die durch rhythmisches Heben und Senken ihrer vergrößerten, grell gefärbten Schere imponierenden Winkerkrabben-Männchen (s. auch Landkrabbe, Abb. S. 364).

Häufig unterstützen Lautäußerungen die Drohwirkung oder bilden in unübersichtlichem Gelände sogar das einzige Signal. Knurrende Hunde, röhrende Hirsche, das Brusttrommeln der Gorilla-Männchen und der Reviergesang der Vögel sind geläufige Beispiele. David Lack schildert, wie ein zugezogenes Rotkehlchen sich mit einem Revierinhaber im dichten Gebüsch ein Gesangsduell lieferte und schließlich vor einem Gegner floh, den es noch nie gesehen hatte. Nicht alle Vogelgesänge haben jedoch diese abweisende Wirkung. Auch der Droheffekt der meisten chemischen Marken ist (s. S. 372) fraglich.

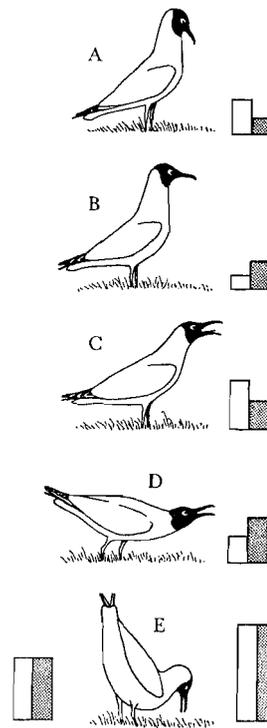
Die senkrechte Stellung und der rote Bauch des Stichlings sowie der Gesang des Rotkehlchens wurden als Beispiele sowohl für Aggression auslösende als auch für einschüchternde Reize angeführt. Diese zweifache Wirkung ist für zahlreiche Drohsignale durch Versuche belegt. Ihr geht eine zweifache Motivation des Drohens parallel. Das wird deutlich, wenn man sich die Form der Verhaltensweisen ansieht. Sie bestehen im einfachsten Fall aus einer Überlagerung von Angriffs- und Fluchtbewegungen. Bei vielen Knochenfischen ergibt sich aus den Tendenzen, zum Gegner hinzuschwimmen und gleichzeitig von ihm abzdrehen, eine parallele Zwischenstellung, die im Laufe der Evolution zum Seitwärtsimponieren ritualisiert wurde. Der drohend verdickte Hals der Lachmöwe ergibt sich aus einem gleichzeitigen Anspannen jener Muskeln, die den Schnabel zustoßen lassen, und anderer, mit denen er zurückgezogen wird. Jedoch verfügen Lachmöwen und weitere Tiere über verschiedene Drohbewegungen, die unterschiedlichen Anteilen von Aggressivität und Angst entsprechen (s. Abbildung). In anderen Fällen entlädt sich der Triebkonflikt in einer Umorientierung aggressiver Handlungen oder in Übersprungbewegungen (s. S. 217). So beißt der Stichling in einer solchen Situation in den Boden.

Drohen geht unter natürlichen Bedingungen dem Kampf voraus, und oft werden Auseinandersetzungen allein dadurch entschieden. Das gilt vor allem innerhalb von Rangordnungen und zwischen Reviernachbarn, also für Tiere, die sich schon früher einmal im Kampf gemessen haben und nur noch hin und wieder an ihre Kraft und ihre Rechte erinnern müssen. Es trifft aber auch auf Tiere zu, die deutlich verschieden stark sind. Nur wenn sich ungefähr gleichwertige Rivalen gegenüberstehen, bleibt das Drohen wirkungslos, und es kommt zum Kampf. Buntbarsche senden nach einiger Zeit des Imponierens mit seitlichen Schwanzschlägen Druckwellen gegen den Kopf des Gegners. Später folgt ein gegenseitiges Umkreisen, das immer schneller und enger wird; und schließlich kommt es bei einigen *Tilapia*-Arten zu einem Maulklatschen, an das sich ein Hin- und Herschieben anschließt, während andere Buntbarsche sich an den Kiefern packen und zerend ihre Kräfte messen [Abb. S. 387]. Solche Kämpfe, die nach festen Regeln

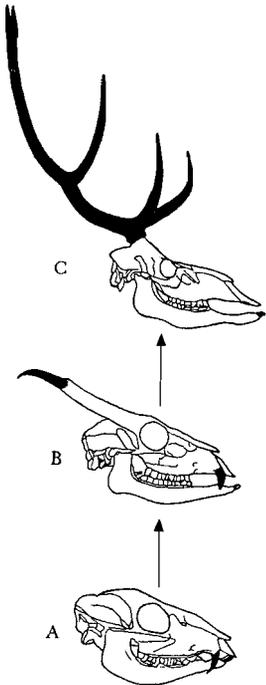


Das Tintenfisch-Männchen droht mit der Breitseite der äußeren Arme und nimmt eine Zebrastrreifung an.

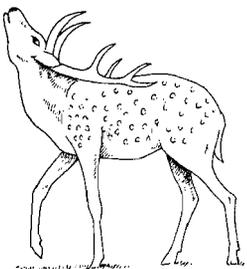
Motivationen des Drohens



Unterschiedliche Imponierhaltungen der Lachmöwe. Die Säulen stellen den Anteil des Angriffsdranges (schraffiert) und den des Fluchtdranges (hell) dar.



Einige heute lebende Hirsche vermitteln uns eine Vorstellung darüber, wie im Laufe der Evolution die Eckzähne allmählich durch Geweihe als Waffen ersetzt worden sein können. A Moschustier. B Muntjak. C Rothirsch.



Der Dybowskihirsch droht wie seine Vorfahren mit den Eckzähnen, obwohl sie zu winzigen Gebilden verkümmert sind.

den Stärkeren ermitteln, ohne daß sich die Konkurrenten verletzen, nennt man *Komment-* oder *Turnierkämpfe*.

Nicht jede unblutig verlaufende Auseinandersetzung ist ein Kommentkampf. Manche ist schon deshalb harmlos, weil die Streitenden über keine gefährlichen Waffen verfügen oder gegen die Wirkung solcher Waffen gut geschützt sind. Der Druck der Hirschkäferzangen (Abb. S. 386) beispielsweise ist viel zu schwach, um dem chitingepanzerten Körper etwas anhaben zu können.

Man sollte deshalb den Begriff Kommentkampf auf Arten beschränken, die mit Waffen ausgestattet sind, mit denen sie den Gegner verletzen könnten. Das ist bei der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) der Fall, die über spitze, aber im Kampf wirkungslos bleibende Zähne verfügt. Die Rivalen bieten sich abwechselnd den gut gepanzerten Nacken dar, den der andere mit dem Maul packt. An der Stärke des Bisses, der nie an eine andere Stelle gesetzt wird, messen die Tiere die Kraft ihres Konkurrenten. Weitere Beispiele werden in den Randabbildungen Seite 380 aufgeführt.

Die Vorfahren der heutigen Wiederkäuer (Unterordnung Ruminantia) haben vermutlich ihre dolchartig verlängerten Eckzähne zum Drohen und Kämpfen benutzt, wie es noch die — auch in anderen Merkmalen ursprünglichen — geweihlosen Hirschferkel (*Hyemoschus*), Moschustiere (*Moschus*) und Wasserrehe (*Hydropotes*) tun. Wie sich daraus das turnierartige Stirnstößen der heutigen horn- und geweihtragenden Huftiere entwickelt hat, können wir nur vermuten. Fritz Walther meint, daß der Grund für die Entwicklung der ersten kleinen Stirnwaffen möglicherweise im Zusammenhang mit der Feindabwehr zu suchen sei. Bald sollen die Kopfwaffen jedoch auch die Aufgabe der Eckzähne im innerartlichen Kampf übernommen und sie im Laufe der Evolution völlig verdrängt haben (s. Abbildung). Es gibt noch heute einige Lebewesen, die als Modelle für diese stammesgeschichtliche Entwicklung angesehen werden könnten. Der Muntjak (*Muntiacus*) hat kleine Stirnaufsätze, kämpft aber noch mit den Eckzähnen und präsentiert sie auch beim Drohen. Dasselbe Drohen zeigen Dybowski- und Rothirsche, obwohl sie mit dem Geweih kämpfen und ihre Eckzähne zu winzigen Gebilden verkümmert sind. Die Männchen der nordamerikanischen Schneeziegen (*Oreamnos americanus*) stehen bei Auseinandersetzungen umgekehrt parallel nebeneinander, holen mit den Köpfen Schwung und »schleudern das Haupt mit voller Wucht und unter Zuwendung der Hörner gegen die Weichen des Rivalen«. Nun gibt es zwar auch einige Sicherheitsfaktoren, zum Beispiel das dichte Haarkleid und die dicke Haut, aber dennoch kommen bei der Schneeziege ernstliche Verletzungen und Todesfälle vor. Walther ist der Ansicht, daß diese Art hart am Grenzpunkt steht, »von dem an die Hörner, in gleicher Weise weitergebraucht, mit zunehmender Länge zum Konstruktionsfehler würden«. Es war daher für die Arterhaltung dringend nötig, »den Angriff auf die unempfindlichste Körperpartie des Gegners umzudirigieren, und das waren die Hörner selbst«.

Damit war ein erster Schritt vom Beschädigungs- zum Kommentkampf gemacht. Nach V. Geist haben sich aus diesem primitiven Frontalkampf zwei verschiedene Methoden entwickelt: das für Antilopen typische Ringen

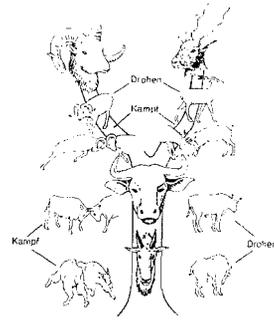
und das bei Büffeln, Schafen und Steinböcken verbreitete Rammen (s. Abbildung). Die Stirnaufsätze haben sich der jeweiligen Kampfweise angepaßt (Abb. S. 386). Während bei den Antilopen das ursprüngliche Seitwärtsimpornieren beibehalten wurde, übernahm bei den Rammern das dem Gegner frontal dargebotene Gehörn im Laufe der Evolution zusätzlich die Aufgabe des Drohens. Bei vielen Arten wurden die Hörner und Geweihe darüber hinaus zu einem den Weibchen imponierenden Gebilde weiterentwickelt.

Daß die Ausbildung solcher Waffen auch übertrieben werden kann, zeigt sich an Hirschen und am Großen Kudu (*Tragelaphus strepsiceros*). Die Rivalen können sich mit ihren verzweigten oder mehrfach gewundenen Stirnaufsätzen derart verhaken, daß sie nicht mehr voneinander loskommen und beide zugrunde gehen. Auch vom Riesenhirsch (*Megaloceros giganteus*) nimmt man an, daß er zumindest teilweise wegen seines extrem großen Geweihs ausgestorben ist. Einerseits erforderte der jährliche Abwurf und erneute Aufbau enorme Stoffwechsellleistungen, andererseits war ein Kopfschmuck von vier Meter Auslage nur in der offenen Eiszeitlandschaft »tragbar«. Er mußte zum Nachteil werden, sobald sich die Lebensräume bewaldeten. Dieses Beispiel zeigt, daß die Evolution nicht nur bei den Verhaltensweisen, sondern auch bei den Waffen Kompromisse zwischen konkurrierenden Selektionsdrücken machen muß (s. S. 368).

Selbst bei den zahlreichen Arten, die nach dem einleitenden Drohen zum Beschädigungskampf übergehen und einander beißen, kratzen, stechen oder in anderer Weise verletzen, bringen sich die Gegner in der Regel nicht um. Zwar sieht der mit den mächtigen Eckzähnen geführte Kampf zweier Flußpferdbullen äußerst gefährlich aus (Abb. S. 387), und nicht selten fließt Blut, aber erstens heilen die Wunden bei ihnen sehr schnell, und zweitens verhindern die dicken Haut- und Fettschichten ernsthaftere Verletzungen. In ähnlicher Weise sind die Robben und die erwähnte Schneeziege angepaßt, auch der männliche Löwe, der die Bisse und Prankenschläge seiner Rivalen in der Mähne auffängt.

Erkennt ein Tier – sei es aufgrund der Drohsignale, sei es nach einem der geschilderten Kämpfe – die Überlegenheit seines Gegners, flieht es oder unterwirft sich mit einer *Demutsgebärde*, die meist das Gegenteil der Drohgebärde ist. Arten, die durch Betonung der Körpergröße drohen, machen sich möglichst klein (s. Abbildung); Tiere, die ihre Farbe wechseln können wie Tintenfische, Buntbarsche und einige Reptilien, verlieren ihr Prachtkleid; droht ein Lebewesen mit erhobenem Kopf, so richtet es ihn in der Demutsgebärde abwärts und umgekehrt (s. Abbildung); und ein Tier, das mit der Waffe auf den Gegner zeigt, wenn es droht, verbirgt sie, wenn es sich unterwirft (Abb. S. 377). Die Wirkung der Demutsgebärden beruht ebenso wie die der Flucht auf einem Abschalten der kampfauslösenden Reize. Der Sieger verfolgt einen Fliehenden höchstens eine kurze Strecke, zum Beispiel bis an seine Reviergrenze. Von einem Gegner, der sich unterwirft, läßt er ab, behält aber oft eine Drohhaltung bei, bis der andere sich zurückgezogen hat.

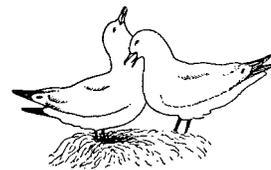
Da das bloße Abschalten der Reize aber nur zu einem langsamen Abflauen der aggressiven Stimmung beim angreifenden Tier führt, wäre es nach Lorenz »ein selbstmörderisches Beginnen, wollte ein Tier dem eben noch in



Die Evolution des Gehörns innerhalb der Familie der Rinder: Unten Schneeziegen, darüber Büffel; dann Aufspaltung in Schafe (links) und Antilopen (rechts).



Arten, die durch Betonung der Körpergröße drohen, wie z. B. das Gnu, machen sich in der Demutsgebärde möglichst klein.

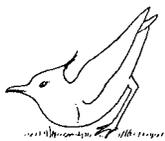


Die Dreizehenmöwe droht mit geöffnetem, abwärts gerichtetem Schnabel (rechtes Tier); sie unterwirft sich mit geschlossenem, nach oben zeigendem Schnabel.



Drohende Tiere zeigen dem Gegner oft ihre Waffen, solche, die sich unterwerfen, verbergen sie (Text S. 376).

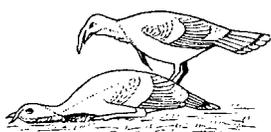
Nach einem Kampf zwischen Flußperden schließt der Verlierer den Mund und senkt den Kopf, der Sieger droht mit aufgerissemem Mund und erhobnem Kopf, bis der andere sich zurückgezogen hat.



Gegner ← Drohen
→ Unterwerfen



Die Drohgebärde des Kiebitzes unterscheidet sich von der Demutsgebärde nur in ihrer Ausrichtung zum Gegner.



Die Demutstellung des unterlegenen Truthahnes gleicht der weiblichen Paarungsaufforderung; daher versucht der Sieger manchmal den Verlierer zu begatten.

hoher Kampfbereitschaft befindlichen Gegner ganz plötzlich eine hochverletzliche Körperstelle ungeschützt darbieten«. Um die Aggression wirkungsvoll zu hemmen, reicht daher, wie Lorenz ausführt, eine Demutsgebärde, die nur die Reize abschaltet, nicht aus. Sie muß gleichzeitig eine *Beschwichtigungsgebärde* sein, also zusätzlich andere Verhaltenstendenzen hervorrufen (s. S. 373), die vorwiegend aus den Verhaltensweisen der Balz und der Eltern-Kind-Beziehung stammen. Man kann häufig beobachten, daß männliche Zauneidechsen und Truthähne versuchen, einen sich unterwerfenden Rivalen zu begatten, weil seine Beschwichtigungsgebärde mit der weiblichen Paarungsaufforderung identisch ist (s. Abbildung), oder daß eine Dohle, die als Demutsgeste ihren Schnabel abwendet, vom Sieger am Hinterkopf gekrault wird, weil sie ihm dabei gleichzeitig in einer Beschwichtigungsgebärde dessen — anscheinend als zusätzlicher Auslöser wirkende — verlängerte, seidig hellgraue Federn zuwendet.

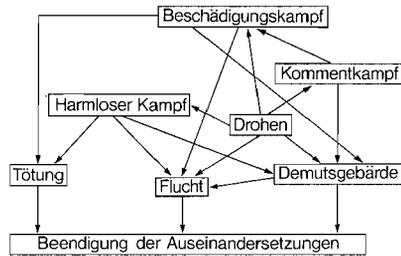
Ähnlich wie sich viele Drohbewegungen als ein Konflikt zwischen Angriff und Flucht deuten lassen, so entstehen auch zahlreiche Demutsgebärden aus einer Überlagerung der beiden Motivationen. Die Zusammenhänge sind hier jedoch weniger gut bekannt.

Die Frage, wie solche Angriffshemmungen den Unterlegenen gegenüber entstanden sind, ist nicht ganz leicht zu beantworten. Setzt sich nicht ein Kämpfer, der sich als erster mit einer Demutsgebärde unterwirft oder eine Beißhemmung hat, der Gefahr aus, vom hemmungslosen Rivalen besiegt zu werden? Wie können sich da die verantwortlichen Gene durchsetzen? Schwierigkeiten, die Entstehung der Demutsgebärden zu verstehen, ergeben sich aber nach Wolfgang Wickler nur daraus, »daß man sich angewöhnt hat, den im innerartlichen Konkurrenzkampf deutlich werdenden ›Egoismus‹ für ursprünglicher zu halten, weil er länger bekannt ist«. Es wurde schon erwähnt (s. S. 368), daß übermäßige Aggression auch für das Individuum schädlich ist. Zumindest gegenüber dem eigenen Geschlechtspartner und den Jungen müssen Tiere schon immer tolerant gewesen sein; sonst wäre die Art ausgestorben. Wie Wickler meint, ist es daher wahrscheinlicher, daß die Verhaltensweisen, mit denen sich Verlierer unterwerfen, nicht »sekundäre Erfindungen gegen die den Fortbestand der Art gefährdende Aggression« sind, sondern umgekehrt »immer bestehen gebliebene Reste innerartlicher Toleranz«. Mit zunehmender Aggression, die sich die Tiere nachträglich leisten konnten, können diese Toleranzmechanismen zu Hemm-Mechanismen ausgebaut worden sein. Dabei konnten »eventuell alte durch neue ersetzt werden, so wie in der Phylogenese (Stammesgeschichte) auch Organe und Knochen verschiedener Herkunft einander an bestimmten Stellen ersetzen«.

Die erwähnte weite Verbreitung von Elementen des Sexualverhaltens und der Eltern-Kind-Beziehungen in Beschwichtigungsgebärden spricht ebenso für diese Ansicht wie die Beobachtung, daß aggressives Verhalten vor allem bei hochentwickelten Organismen vorkommt (s. S. 367).

In der Regel ist nicht das Töten, sondern die Vertreibung des Rivalen das Ziel aggressiven Verhaltens. Die weite Verbreitung des Drohens, die Vielzahl der harmlosen und turnierartigen Kämpfe sowie der zwar verletzenden,

aber nicht tödlichen Auseinandersetzungen zeigen das ebenso wie die Schonung eines fliehenden oder sich unterwerfenden Gegners. Zwar kommen hin und wieder Kämpfer um – zum Beispiel, wenn zwei Moschusochsen so heftig mit den Köpfen zusammenknallen, daß einem davon die Schädeldecke bricht –, aber dabei handelt es sich eher um Unfälle, wie auch bei den schon geschilderten Verletzungen der Schneeziegen (s. S. 375). Man darf jedoch nicht übersehen, daß – falls die ungefährlichen Mittel keinen Erfolg haben – die Gegner sich häufig umbringen. Das geschieht vor allem in Gefangenschaft, wenn der Verlierer sich nicht weit genug zurückziehen und das Revier des Siegers nicht verlassen kann oder wenn rangniedere Tiere den dominanten nicht genügend aus dem Wege gehen können (s. Abbildung). Jeder Zoodirektor weiß, daß er zur Brunftzeit keine zwei männlichen Hirsche im selben Gehege halten darf, ohne Gefahr zu laufen, daß sie sich zu Tode forkeln.

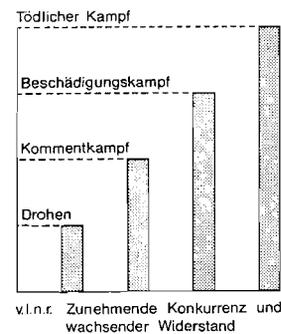


Die häufige Einteilung in Arten mit Turnier- und solche mit Beschädigungskampf ist daher irreführend. Auch Tiere, die sich gewöhnlich im ungefährlichen Kommentkampf messen, sind zur tödlichen Beschädigung fähig. Bei ihnen stellen die verschiedenen Formen aggressiver Handlungen nur Anhaltspunkte dar auf einer fortlaufenden Skala von Verhaltensweisen mit steigender Reizschwelle (s. Abbildung). Der Anpassungswert liegt in der Fähigkeit, diese Formen situationsgerecht einzusetzen. Nicht das Drohen oder der Kommentkampf an sich sind für die Erhaltung der Art vorteilhaft, sondern das Drohen oder der Kommentkampf unter bestimmten Bedingungen. In anderen Situationen – zum Beispiel gegenüber krankhaft enthemmten Artgenossen oder in extrem dichten, Stress verursachenden Populationen – mag es für die Arterhaltung günstiger sein, einige für die Allgemeinheit zu »opfern«. Auch im Tierreich gilt also die »Verhältnismäßigkeit der Mittel«.

Unter bestimmten Bedingungen – vor allem bei Platzmangel – können auch Auseinandersetzungen zwischen Artgenossen, die keine gefährlichen Waffen haben, zum Tode führen. Die Gegner kämpfen so lange, bis einer vor Erschöpfung stirbt. »Dabei richtet nicht einer den anderen, sondern jeder sich selbst zugrunde«, wie Wickler es ausdrückt. Er betont deshalb, daß das Aufgebenkönnen und Sich-Zurückziehen – das der Mensch z. B. den Kampffischen und Kampfhähnen abzüchtet – ebenso wichtig für die Arterhaltung ist wie die Hemmung, den Konkurrenten umzubringen. Tinbergen hebt hervor, daß die Chance, ein Revier zu bekommen und sich fortzupflanzen, zunimmt, wenn ein Tier bei hartnäckigem Widerstand aufgibt und woanders sucht.

Anpassung des Kampfverhaltens

Es gibt zahlreiche mögliche Übergänge zwischen den einzelnen Kampfformen (Pfeilrichtung). Kann eine Auseinandersetzung nicht durch Demutsgebärden und Flucht beendet werden, bleibt die Tötung des Rivalen als einziger Ausweg.



Schematische Darstellung der Beziehung zwischen Heftigkeit der Auseinandersetzungen und Kampfformen.

Wie aus unserer Schilderung hervorgeht, gibt es *die* aggressive Handlung nicht; Unterschiede bestehen nicht nur in der Form, sondern auch in den Zusammenhängen, in denen die Verhaltensweisen auftreten, den Reizen, von denen sie ausgelöst werden, und den Aufgaben, die sie erfüllen. Gibt es aber *die* Aggressivität, also eine gleichartige, allen Auseinandersetzungen zugrunde liegende Motivation? Vor allem an dieser Frage hat sich die Diskussion entzündet. Heute lassen sich vier vorherrschende Meinungen unterscheiden, nach denen aggressive Verhaltensweisen zurückgehen auf: 1. einen primären Trieb; 2. eine von Außenreizen gesteuerte Motivation (»sekundärer Trieb«); 3. Frustration eines primären Triebes; 4. Lernprozesse.

Primärer Trieb

- angeboren
- endogen-spontan
- staubar
- Appetenz
- Leerlauf

Kennzeichnend für einen *primären Trieb* ist, daß eine Instanz im Zentralnervensystem angeborenermaßen ständig aktionsspezifische Energie für das Ausführen bestimmter Verhaltensweisen hervorbringt. Da diese Produktion auch ohne Außenreize erfolgt, nennt man sie endogen-spontan. Sie läßt die spezifische Handlungsbereitschaft ansteigen, bis passende Reize die Endhandlung auslösen, wodurch die Energie wieder verbraucht wird (*Triebbefriedigung*). Je länger die Endhandlung ausbleibt, desto mehr Energie sammelt sich an (*Triebstau*). Die Folge ist, daß das Tier erstens ein Suchverhalten (Appetenzverhalten, s. S. 207 f.) zeigt, das auf eine Triebbefriedigung gerichtet ist, und daß es zweitens auf immer unspezifischere Reize reagiert (Reizschwellerenerniedrigung), bis es schließlich die Handlung im Leerlauf ausführt. Die Gültigkeit dieses Modells ist für die Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung mehrfach bestätigt. Nach Konrad Lorenz, I. Eibl-Eibesfeldt und anderen Forschern gilt es auch für die Aggression; Paul Leyhausen vertritt es ebenso für das Fluchtverhalten.

»Sekundärer Trieb«

- angeboren
- reaktiv
- staubar

P. Marler, W. J. Hamilton u. a. sind dagegen der Auffassung, daß Schwankungen in der aggressiven Motivation (= Energie) nicht endogen-spontan, sondern nur als angeborene Antwort auf Außenreize erfolgen. Der Anblick eines Rivalen oder eines Ortes, wo schon einmal gekämpft wurde, soll die Aggressivität des Tieres hochtreiben. Fehlen jedoch entsprechende Reize, kommt es nicht zu Appetenzverhalten und Leerlaufhandlungen. Diese Zusammenhänge bezeichnet man gelegentlich mit dem Ausdruck »sekundärer Trieb« — ein Begriff, der auch in der Humanpsychologie verwendet wird, dort aber erlernte Antriebe menschlichen Verhaltens beschreibt.

Frustration-Aggression-Hypothese

- angeboren und erlernt
- reaktiv
- staubar
- fremde Triebenergie

Im Jahre 1939 stellte der Amerikaner J. Dollard mit seinen Mitarbeitern von der Yale-Universität die *Frustration-Aggression-Hypothese* auf. In der Ethologie spricht man in der Regel nur dann von Frustration (erzwungener Verzicht auf Triebbefriedigung), wenn eine bereits in Gang gesetzte Verhaltensfolge durch ein äußeres Ereignis behindert und dadurch das Ziel der Handlung nicht erreicht wird. Psychologen benutzen den Begriff oft für jede Art von Behinderung, einem vorgestellten oder greifbaren Ziel näher zu kommen. Dabei können sowohl das Ziel als auch die Behinderung bewußt oder unbewußt sein. In ihrer heute gültigen Form besagt die Hypothese: 1. Frustration macht Aggression wahrscheinlicher, 2. Aggression ist eine von mehreren möglichen Antworten auf Frustration.

Die Hypothese nimmt an, daß ein Teil der Energie eines angeborenen Primärtriebes (Sexualität, Hunger) dann in aggressive Energie umgewan-

delt wird, wenn die Befriedigung dieses Triebes behindert (frustriert) wird. Die aggressive Handlung kann die Behinderung beseitigen und damit die Befriedigung von Primärtrieben herbeiführen. Welches Ausmaß an Frustration erduldet wird, ohne daß es zu Aggression kommt, hängt von früheren sozialen Erfahrungen ab.

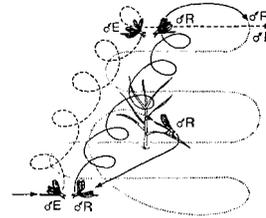
Eine vierte Gruppe von Forschern vertritt die Ansicht, es gäbe keine aggressive Triebenergie. Aggressive Handlungen im Sinne von unprovokierten Angriffen seien vor allem auf Lernen zurückzuführen. J. P. Scott und andere meinen, daß Jungtiere entweder Erwachsene nachahmen oder im Wettstreit um Futter und bei spielerischen Auseinandersetzungen schmerzliche Bisse und Stöße hinnehmen müssen, denen sie sich durch Verteidigungsbewegungen entziehen. In beiden Fällen wirke der Erfolg dieser Handlungen verstärkend (englisch: reinforcement; s. S. 342) und führe dazu, daß aggressive Verhaltensweisen zur Gewohnheit würden.

Oft wird versucht, diese Auffassungen gegeneinander auszuspielen. Das führt zu fruchtlosen Diskussionen, da in Wirklichkeit jede der genannten Theorien ihr Körnchen Wahrheit enthält. Man sollte daher präziser auf die Unterschiede eingehen und fragen:

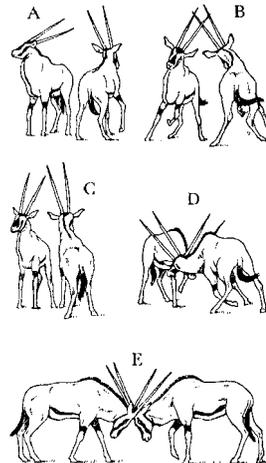
1. Ist Aggressivität angeboren oder erlernt?
2. Ist Aggressivität staubar? Wenn ja,
 - a) erfolgt ein Stau unabhängig von Außenreizen oder durch Summierung äußerer Einflüsse?
 - b) Gibt es Leerlauf-Aggression?
 - c) Gibt es eine Kampffappetenz?
3. Ist Aggressivität eigenständig oder wird sie von anderen Trieben gespeist?

Bevor wir auf diese Fragen eingehen, muß darauf hingewiesen werden, daß man Aggressivität nicht direkt, sondern nur über die aggressiven Handlungen messen kann: Je mehr die Schwelle für die auslösenden Reize gesenkt, je stärker ein eventuelles Appetenzverhalten und je kürzer unter gleichbleibenden Versuchsbedingungen die Zeit bis zum Beginn der Auseinandersetzungen ist, je häufiger, länger und heftiger die Kämpfe, je wirkungsloser Aggressionshemmungen sind und je weniger Demutsgebärden und Flucht auftreten, desto höher muß die aggressive Motivation sein.

1. Die erste Frage, ob Aggressivität angeboren oder erlernt ist, muß mit »sowohl als auch« beantwortet werden. Daß sie zumindest teilweise von Erbfaktoren bestimmt wird, haben Züchtungsexperimente bewiesen: Kreuzt man in einer Maus- oder Rattenpopulation jeweils die aggressiven (A) und nichtaggressiven (N) Tiere untereinander, so sind schon in der zweiten Generation die Nachkommen der A-Tiere deutlich aggressiver als die des N-Stammes. Die mütterliche Pflege spielt in diesem Fall nur eine untergeordnete Rolle. Läßt man nämlich N-Junge von A-Weibchen aufziehen und umgekehrt, so ändert sich kaum etwas. Das heißt allerdings nicht, daß den sozialen Erfahrungen und Behandlungen in der Jugend sowie dem Lernen keine Bedeutung zukommt. Scott bekam friedfertigeren Mäusemännchen, wenn er sie mit Weibchen aufzog und außerdem täglich am Schwanz hochhob und streichelte. Andererseits konnte er die Aggressivität durch



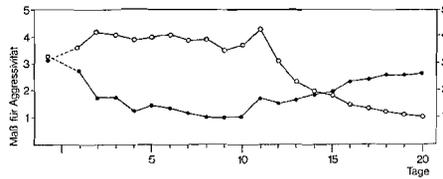
Der Luftkampf, den Libellen-Männchen in Auseinandersetzungen um Revire durchführen, ist ein Beispiel für einen Turnier- oder Kommentkampf. Ohne sich zu berühren, schrauben sie sich unter ständigem Umfliegen immer höher, bis ein Rivale flieht. R Revierbesitzer. E Eindringling. (Text S. 375).



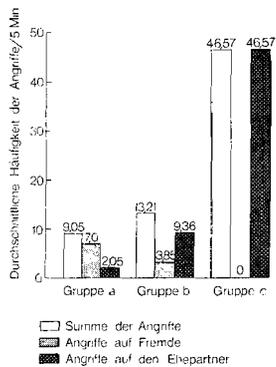
Die langen Hornspieße der Oryxantilopen verlieren durch die Kampfweise der Tiere ihre Gefährlichkeit. Nach dem einleitenden Drohen (A) fechten die Rivalen mit ihren Kopfwaffen (B-D), kreuzen sie dann ein und versuchen einander zurückzudrängen (E) – ein typisches Beispiel für einen Kommentkampf (Text S. 375).

Kampferfolge steigern. Setzte er eine A- und eine N-Maus zusammen, stürzte sich die aggressive sofort auf die friedliche. Sobald sie sich zu wehren begann, entfernte man den Angreifer und täuschte damit dem zur Verteidigung provozierten Tier einen Sieg vor. Nach fünf Tagen solchen Trainings griff das vorher friedliche Männchen selbst Weibchen und Junge an. Auch Strafen — im Versuch vor allem Schmerz durch Elektroschocks — können die aggressive Motivation erhöhen. Doch kommt es hier sehr auf das Maß an. Es gibt Dosierungen, die ebenso dämpfen, wie es unter natürlichen Bedingungen wiederholte Niederlagen tun (s. Abbildung).

Einfluß von Sieg und Niederlage auf die Aggressivität. Punkte: Tiere, die zuerst gegen aggressivere Partner kämpfen mußten. Kreise: Tiere, die zunächst gegen weniger aggressive Tiere kämpften; nach 11 Tagen wurde gewechselt.



2a) Im Zusammenhang mit der Frage nach der Staubarkeit sind die Buntbarscharten *Etroplus maculatus* und *Geophagus brasiliensis* berühmt geworden. Männchen, die keine Bruterfahrung haben, leben mit ihren Weibchen friedlich zusammen, solange sie andere Artgenossen im Aquarium attackieren können — und sei es nur durch eine gläserne Trennscheibe hindurch. Isoliert man ein Paar optisch von anderen, fallen sie über ihre Geschlechtspartner her und bringen sie um (s. Abbildung). Lorenz deutet diesen Vorgang dahingehend, daß die Angriffsenergie sich endogen staut. Kann sie nicht ständig an Fremden abreagiert werden, steigt sie so weit, daß ihr die Hemmung, den Partner anzugreifen, nicht mehr standhält.



Durchschnittliche Anzahl der Angriffe männlicher Buntbarsche während der Fortpflanzungszeit. In Gruppe a befanden sich einige Artgenossen im Becken, in b waren sie durch eine Glasscheibe getrennt, in c war das Paar allein.

Diese und andere Ergebnisse sprechen zwar für eine Erhöhung der Kampfbereitschaft; doch sie muß nicht notwendigerweise endogen-spontan erfolgen. Walter Heiligenberg und seine Mitarbeiter konnten nämlich an zwei anderen Buntbarscharten (*Pelmatochromis subocellatus* und *Haplochromis burtoni*) nachweisen, daß erwachsene Männchen, die man wochenlang mit einigen Jungfischen isoliert, weniger aggressiv werden. Setzt man sie anschließend dem Anblick von erwachsenen Artgenossen oder deren Attrappen aus, steigt die Aggressivität wieder (s. S. 250 ff.). Für diesen von außen beeinflussten Aufstau ist bei *Haplochromis* vor allem die Orientierung des schwarzen Augenbalkens verantwortlich, der den Jungfischen fehlt. Heiligenbergs Ergebnisse eröffnen außerdem eine Möglichkeit, das Attakieren des Geschlechtspartners bei *Etroplus* und *Geophagus* anders als nur durch einen endogen-spontan aufstauenden Trieb zu erklären. Männchen und Weibchen dieser und anderer paarbildender Buntbarscharten sehen einander sehr ähnlich. Daher gehen vom Partner — ebenso wie von einem wirklichen Rivalen — Reize aus, die die Angriffsbereitschaft erhöhen könnten. Die oft als Beispiele angeführten Isolierungen von Paaren sind deshalb zur Klärung des Spontaneitätsproblems ungeeignet.

Isolierungsversuche

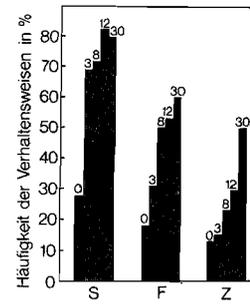
Günstiger ist es, Individuen zu isolieren, wie es E. Courchesne und G. W. Barlow mit Einsiedlerkrebsen (*Pagurus samuelis*) taten. Nach unterschiedlicher Dauer der Einzelhaft ließen sie die Versuchstiere gegen in Gruppen gehaltene Artgenossen kämpfen. Dabei stellte sich heraus, daß isolierte

Tiere aggressive Verhaltensweisen wie Scherenstrecken (S), Festhalten (F) und Ziehen an der Schalenöffnung (Z) erstens öfter zeigten als die Kontrolltiere, zweitens um so häufiger, je länger die Isolierung gedauert hatte. Drittens erfolgte die größte Zunahme zuerst bei S (nach 3 Tagen), dann bei F (nach 8 Tagen) und zuletzt (nach 30 Tagen) bei Z (s. Abbildung). Da man weiß, daß die Reizschwelle für S niedriger liegt als die für F und diese niedriger als die für Z, könnten die Ergebnisse für einen kontinuierlichen endogen-spontanen Aufstau der Aggressivität sprechen. Man muß jedoch einschränken, daß die Versuchstiere anscheinend auch auf andere auslösende Reize empfindlicher reagierten (zum Beispiel war ihr Fluchtverhalten verändert), so daß es sich um eine allgemeinere Sensibilisierung handeln könnte. Diese Einschränkung gilt auch für die zahlreichen Studien (vor allem an Mäusen), die gezeigt haben, daß isolierte Aufzucht von Jungtieren außergerwöhnlich aggressive Individuen hervorbringt.

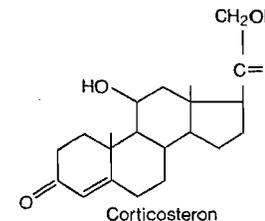
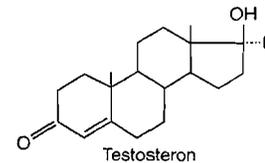
Solche Lebewesen, die nie zuvor von Artgenossen oder Artfremden herausgefordert oder frustriert wurden, die weder durch Nachahmen noch am Erfolg lernen konnten, kämpfen beim ersten Zusammentreffen mit einem Gegner wesentlich heftiger als normal aufgewachsene. In diesen Fällen scheint es sich aber eher um eine generelle Entwicklungsstörung als um einen spezifischen Einfluß auf die Aggressivität zu handeln. Die Versuchstiere sind nämlich oft aktiver und im allgemeinen reizbar und übererregbar; sie weisen eine erhöhte Muskelspannung auf, zeigen verstärkte Reflexe, zittern häufig und haben oft vergrößerte Nebennieren und veränderte Werte verschiedener chemischer Körpersubstanzen. Auf diese Erscheinungen, die fast alle Stress-Symptome sind, werden wir noch genauer eingehen (s. S. 389). Ähnliche Auswirkungen hat auch die vorübergehende Isolierung von erwachsenen Mäusen. Viele Untersuchungen, die den Einfluß der Isolation nur auf die Aggressivität messen und andere Wirkungen nicht berücksichtigen, sind daher ebenfalls ungeeignet, zu klären, ob Aggressivität sich endogen-spontan staut.

2b) Hinweise auf eine Leerlauf-Aggression gibt es bisher nicht. Zwar kennt man eine Reihe von chemischen Substanzen, mit denen man Aggressivität erhöhen, aber nicht eine einzige, mit der man aggressive Handlungen ohne entsprechende Außenreize auslösen kann.

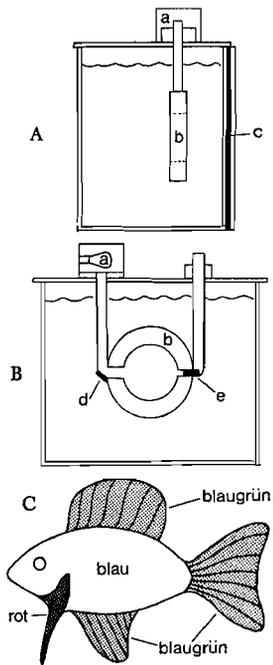
2c) Gibt es Anhaltspunkte für ein Suchen (Appetenz) nach Gegnern oder Kämpfen? Die Versuche von Erich v. Holst und Ursula v. Saint Paul können dahingehend gedeutet werden. Beide Forscher reizten bei Haushühnern über feine Elektroden verschiedene Stellen im Gehirn, worauf die Tiere unruhig umhergingen und nach ganz bestimmten Gegenständen suchten. Bot man ihnen Nahrung, Wasser, Geschlechtspartner oder auch Rivalen an, reagierten sie je nach Reizpunkt jeweils nur auf ein Objekt. Eine andere Methode, Appetenz festzustellen, beruht auf der Überlegung, daß Tiere nur mit solchen Situationen oder Tätigkeiten dressiert werden können, die zur Triebbefriedigung führen. Tatsächlich lernen ganz verschiedene Arten eine bestimmte Verhaltensweise ausführen, wenn man sie mit dem Anblick eines Rivalen oder der Gelegenheit zum Kampf belohnt. Der Erfolg ist oft ähnlich gut wie bei einer Desser mit Futter. Man kann Kampf-



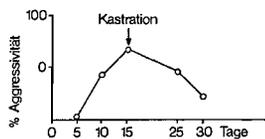
Häufigkeit der Verhaltensweisen »Scherenstrecken« (S), »Festhalten« (F) und »Ziehen an der Schalenöffnung« (Z) in Auseinandersetzungen von Einsiedlerkrebsen. Schwarz: in Gruppen gehaltene Tiere. Schraffiert: Tiere, die 3, 8, 12 und 30 Tage isoliert waren.



Die Strukturformeln der Geschlechtshormone (oben) und einiger Nebennierenhormone (unten) sind ähnlich. Die Substanzen haben auch ähnliche Auswirkungen auf die Aggressivität (Text S. 384).



Versuchsapparatur zum Nachweis einer Gegnerappetenz beim Kämpffisch. A: Seitenansicht. B: Vorderansicht. Sobald der Fisch durch den Ring (b) schwimmt, unterbricht er den von der Lampe (a) über einen Spiegel (d) zur Fotozelle (e) gelenkten Lichtstrahl, worauf an der Rückwand (c) ein Gegner oder eine drohende Attrappe (C) sichtbar wird.



Mäuse, die durch 15tägige Isolierung aggressiv gemacht wurden, werden im Anschluß an eine darauffolgende Kastration wieder friedlicher (Text S. 384).

fische (*Betta splendens*) dazu bringen, durch einen Ring zu schwimmen, wenn man ihnen anschließend ihr Spiegelbild oder eine drohende Attrappe bietet (s. Abbildung); Hamster und Mäuse lernen in den richtigen Schenkel eines T-Labyrinths zu laufen, wenn an dessen Ende ein Gegner sitzt. Versuche mit einer Flucht auslösenden Situation als Belohnung sind bisher gescheitert. Das spricht gegen eine Fluchtappetenz.

Die Beweiskraft solcher Versuche hängt sehr stark vom richtigen methodischen Ansatz ab, der in diesem Fall äußerst schwierig ist. Man muß erstens sicherstellen, daß es sich tatsächlich um eine Appetenz nach Gegner oder Kampf handelt und nicht um irgendeine andere. Zweitens muß man unterscheiden, ob die Dressurwirkung auf den Anblick des gebotenen Reizes zurückgeht oder — wie Lorenz meint — wirklich auf das Ausüben der von diesem Reiz ausgelösten Handlung. Es ist ja möglich, daß die isolierten Versuchstiere nur bestrebt sind, überhaupt irgend etwas zu sehen, auf das sie aggressiv reagieren, falls es sich als Gegner entpuppt.

Obwohl keine der bisherigen Arbeiten alle Fehlermöglichkeiten ausschließt, gibt es starke Hinweise auf eine solche Appetenz. Das ist aber nicht gleichbedeutend mit endogener Spontaneität der aggressiven Motivation. Es ist eher wahrscheinlich, daß die ersten zufälligen Begegnungen die Aggressivität steigern, daß dabei z. B. der Eingang zu einem Labyrinth als Teil des Gegners gelernt wird und daß dieser ständig sichtbare (bedingte) Reiz die Aggressivität immer wieder hochtreibt. Mäuse wählen nämlich selbst nach längerem Training bei den ersten täglichen Läufen in einem Labyrinth nur in etwa 50 Prozent der Besuche den richtigen Schenkel, also den, an dessen Ende der Rivale sitzt. Im weiteren Tagesverlauf erreichen sie dagegen eine »Trefferquote« von 90 Prozent und mehr. Die Aggressivität muß anscheinend von außen »angeheizt« werden (englisch warm-up effect). Dann allerdings stellt sie einen Antrieb dar, nach einer entsprechenden Situation zu suchen und die Handlung fortzusetzen. Tiere, die man nach einem kurzen Kampf trennte, überquerten sogar elektrisch geladene Gitter, um wieder zum Gegner zu gelangen. Die elektrische Spannung, die sie dabei hinnehmen, ist ein direktes Maß für die Höhe ihrer aggressiven Motivation.

3. Die Annahme, Frustration eines primären Triebes könne die Aggressivität fördern, ist experimentell vielfach belegt. Eine Maus zum Beispiel, die gelernt hat, daß sie am Ende eines Labyrinths Nahrung findet, greift einen Artgenossen sofort an, wenn sie auf ihrem Weg dorthin auf ein unüberwindliches Hindernis stößt. Das gilt allerdings nur für Frustrationen in einer bereits ablaufenden Handlungsfolge und selbst dann nicht immer. Ein Rangniederer, der von einem Ranghöheren frustriert wird, reagiert in der Regel mit Unterwerfung; und sollte er tatsächlich einmal jemanden angreifen, so nicht den Dominanten (die Ursache der Behinderung), sondern einen Untergeordneten (Radfahrerreaktion). Außer von solchen sozialen Einflüssen hängt die Auswirkung einer Frustration auch von individuellen Unterschieden ab. Die auf Aggressivität gezüchteten A-Mäuse (s. S. 380) reagieren in derselben frustrierenden Situation, die bei N-Tieren zur Steigerung der Aggressivität führte, nicht aggressiver als zuvor. Frustra-

tion ist also nur eine von vielen Ursachen, und eine ohnehin schon starke aggressive Motivation wird durch sie anscheinend nicht weiter erhöht.

Gibt es nun unter diesen vielen Faktoren auch einen, der die Annahme einer aggressionsspezifischen Triebenergie rechtfertigt? Von Hunger und Nahrungsappetenz weiß man, daß sie im Hypothalamus, einem Teil des Zwischenhirns, ausgelöst werden, wenn der Zuckerspiegel im Blut sinkt. Ein steigender Salzgehalt führt zu Durst und Nahrungssuche. In diesen Fällen ist ein physiologisches Korrelat der aktionsspezifischen Energie faßbar. Bei der Aggressivität war das bisher nicht möglich. Zwar kennt man einige beteiligte Gehirnpartien, Organe und chemische Substanzen, aber ihr Zusammenwirken ist weitgehend unbekannt. Einige seien kurz genannt, doch muß vorausgeschickt werden, daß die Ergebnisse teilweise widersprüchlich sind.

Kastriert man Mäusemännchen, so daß sie keine männlichen Geschlechtshormone (Androgene) mehr erzeugen können, sinkt ihre Aggressivität (Abb. S. 383). Sie kann durch Einspritzen von Testosteron und anderen Androgenen wieder gesteigert werden. Diese auch an weiteren Tieren gewonnenen Ergebnisse sprechen für einen direkten Einfluß der *männlichen Geschlechtshormone* auf das aggressive Verhalten — ebenso wie die Beobachtung, daß sowohl die unter natürlichen Bedingungen auftretende als auch die durch Isolierung oder Schock hervorgerufene Aggression in erster Linie bei Männchen vorkommt. Doch selbst wenn man Weibchen diese Hormone einspritzt, fördert das ihre Aggressivität in der Regel nicht; es sei denn, man hat ihnen am Tag ihrer Geburt schon einmal eine Dosis verabreicht. Auch Männchen, die — frisch geboren — sofort kastriert werden, reagieren als Erwachsene nur dann auf Androgene, wenn man ihnen sofort nach der Kastration eine Injektion gibt. Somit müssen diese Hormone neben direkten auch weitere indirekte Einflüsse haben. Es ist ziemlich sicher, daß sie darin bestehen, in der Jugend die spätere Empfindlichkeit von bestimmten Nerven-elementen im Gehirn gegenüber Androgenen zu steigern, das heißt sie zu sensibilisieren. Wie das geschieht, ist unbekannt.

Ein weiteres wichtiges Organ im Zusammenhang mit der Aggressivität ist die *Nebenniere*. Ihre Entfernung führt — wiederum beim Standardversuchstier Maus — zu verminderter Aggressivität. Auf der anderen Seite haben sowohl ranghohe als auch durch Isolierung aggressiver gemachte Individuen schwerere Nebennieren als rangniedere oder in Gruppen gehaltene. Dabei steigen Nebennierengewicht und Aggressivität entsprechend der Isolationsdauer. Die von der Rinde dieses Organs produzierten Hormone (Corticosteroide), die chemisch den Geschlechtshormonen ähneln (Abb. S. 382) und die im Nebennierenmark erzeugten Catecholamine (Noradrenalin und Dopamin) heben die Aggressivität, während Adrenalin anscheinend mit der Angst verknüpft ist.

Umgekehrt fand man, daß erhöhte Aggressivität — sei sie nun genetisch, durch Isolierung oder durch einen vorhergehenden Kampf hervorgerufen — die Konzentration dieser Substanzen steigert. Daher ist nicht klar, welches Ursache und welches Wirkung ist oder ob gar beide Effekte nur parallele Folgen bisher unbekannter Einflüsse sind. Es gilt jedoch als sicher, daß

Individualdistanz bei drei Libellen, die sich an einem Halm sonnen.

▷▷

Viele Verhaltensweisen des Kampfes sind konvergent, d. h. unabhängig vom Verwandtschaftsgrad, bei verschiedenen Arten in ähnlicher Weise entwickelt worden.

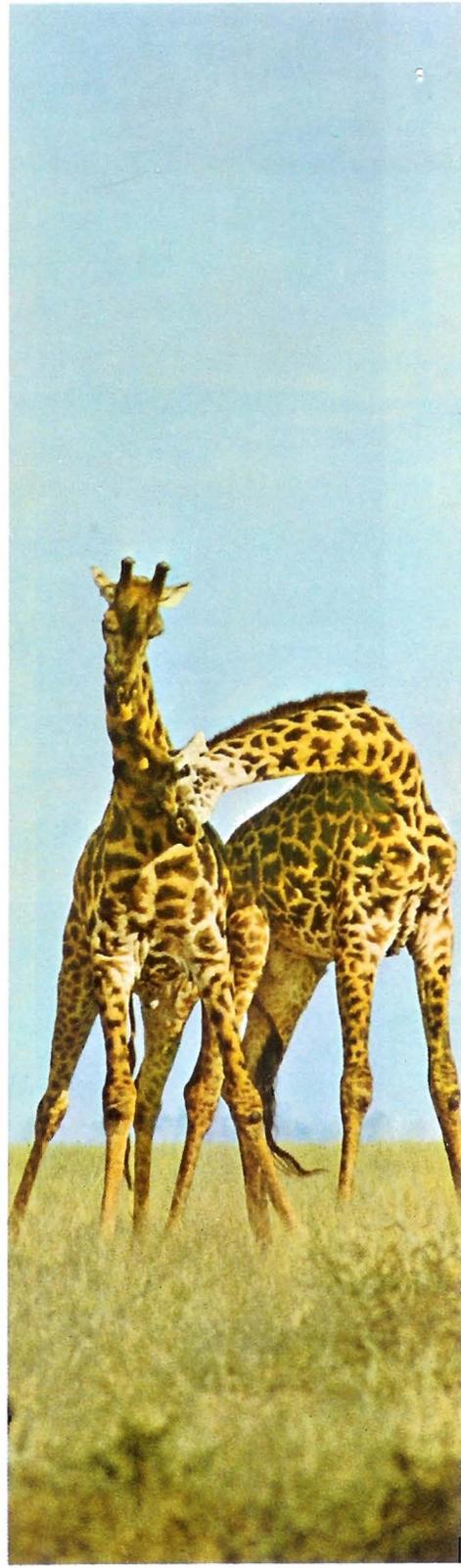
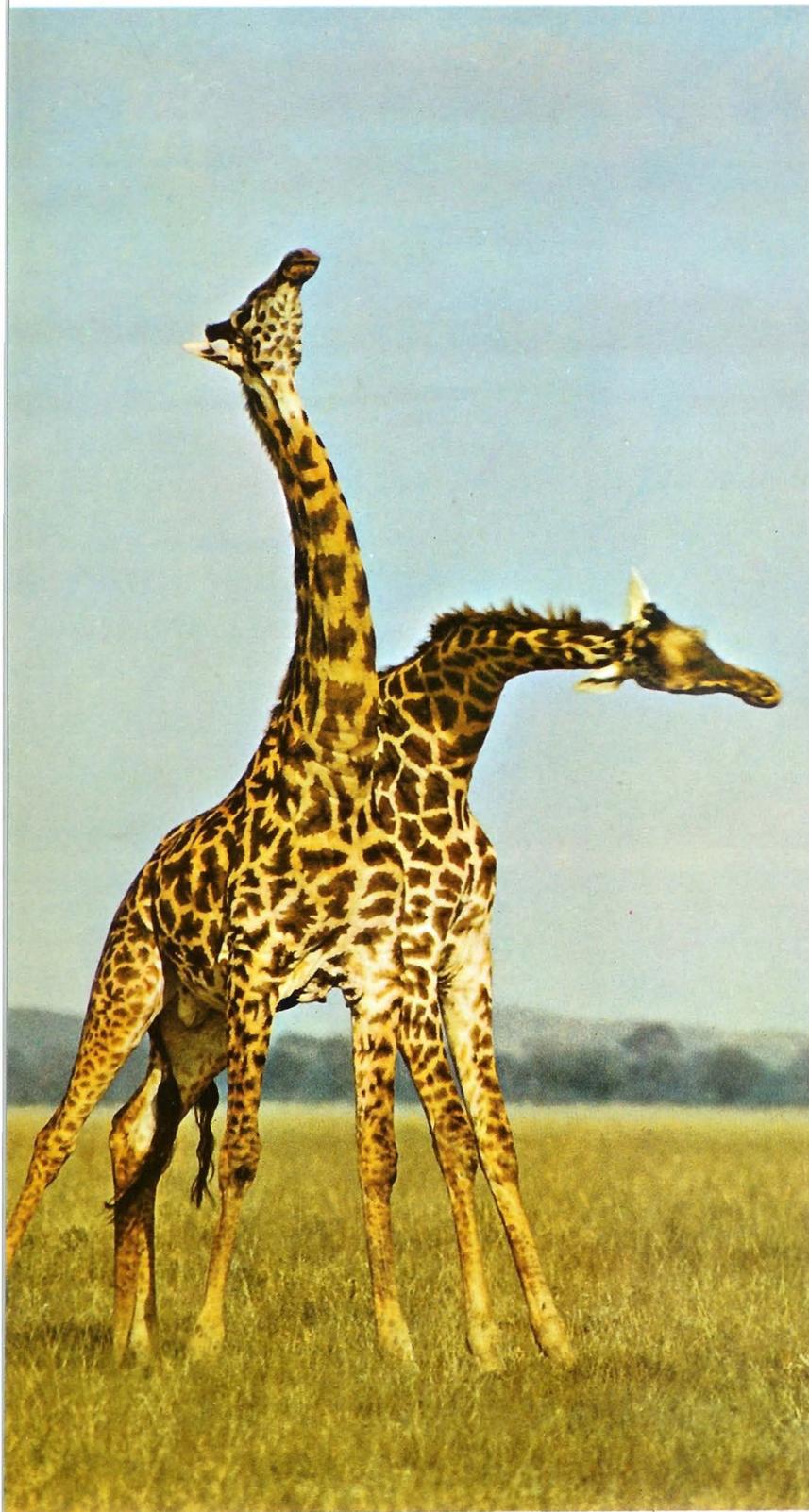
Oben: Die Hirschkäfer verdanken ihren Namen der Übereinstimmung mit dem Hirsch in »Geweih« und Kampfweise.

Unten: Obwohl man den Kampf der Wapitihirsche zu den Kommentkämpfen zählen muß, gibt es gelegentlich Todesfälle, wenn zwei Rivalen sich mit ihren Geweihen so ineinander verhaken, daß sie nicht mehr voneinander loskommen.









Zwei Phasen aus dem Kampf zweier Giraffenbullen. Das rechte Tier holt Schwung und schleudert seinen Kopf – die Stirnzapfen voran – gegen den Hals des Rivalen. Während die Hörner junger Tiere noch von Fell überzogen sind, treten bei älteren oft die blanken Knochenspitzen hervor, so daß es zu Verletzungen kommen kann. Diese Kampfweise wird nur gegen Artgenossen angewendet. Zur Abwehr von Raubtieren benutzen Giraffen die Hufe; einer von vielen Hinweisen darauf, daß die Stirnwaffen der Huftiere nicht zur Verteidigung gegen Feinde entwickelt wurden.

◁ ◁

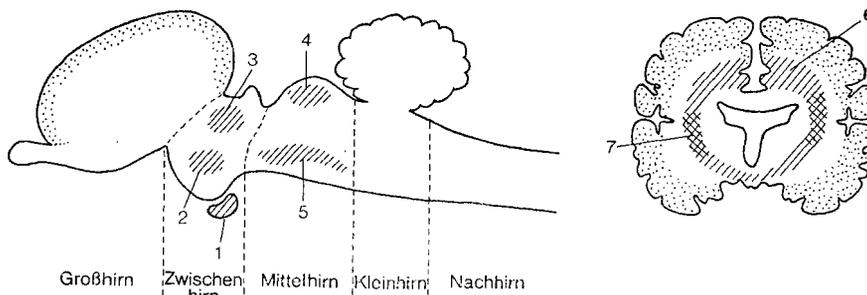
Oben: Das Aufeinanderklatschen mit den Mäulern, dem der »Küssende Gurami« seinen Namen verdankt, ist in Wirklichkeit ein Element des Kampfes.

Unten: Auch Flußpferde drücken im Kampf ihre weit aufgerissenen Mäuler aufeinander. Oft schließen sich daran Bisse in die Halsregion des Gegners an – ein Beispiel für einen Beschädigungskampf.

auch eine erhöhte Produktion an Nebennierenhormonen bestimmte Gehirnbereiche vorübergehend oder anhaltend sensibilisieren kann – zumal man weiß, daß Adrenalin und Noradrenalin die Erregungsschwelle an den Synapsen (Verknüpfungen einzelner Nervenzellen) herabsetzen. Eine Schwelenerhöhung und damit eine Hemmung der Aggression scheint Serotonin zu bewirken, ein Hormon, das von vielen Geweben ausgeschieden wird.

Eine solche Änderung der Erregungsschwelle durch Geschlechtshormone, Nebennierenhormone und andere Substanzen wirkt sich jedoch nicht nur auf die Aggressivität aus (s. S. 292 f.). Umgekehrt wird die Konzentration dieser Substanzen (und damit die Sensibilisierung gegen auslösende Reize) nicht nur von der Aggression bestimmt, sondern auch von der allgemeinen Aktivität, von den jeweiligen Tätigkeiten, von Stress-Einflüssen jeder Art sowie von jahreszeitlicher Periodik (s. S. 175) und anderen endogenen Schwankungen (z. B. Hunger, Durst und Sexualtrieb). Neuerdings markiert man diese chemischen Substanzen radioaktiv, um ihren Weg in die einzelnen Gehirnpartien besser verfolgen und feststellen zu können, wo sensibilisiert wird und welche Abschnitte des Gehirns an der Aggression beteiligt sind. Diese Methode steckt noch in den Anfängen; eine andere, die der *elektrischen Hirnreizungen* (s. S. 263 ff.), hat jedoch einige Aufschlüsse geliefert. Drohgebärden, Angriffe und Kämpfe lassen sich bei Katzen und Rhesusaffen auslösen, wenn man die Reizelektroden unter anderem in folgende Bereiche einsetzt (s. Abbildung):

- a) Hypothalamus, jenen Unterabschnitt des Zwischenhirns, der ein wichtiges Zentrum für die Steuerung der vegetativen Funktionen wie Hunger, Durst, Atmung, Schlaf usw. ist.
- b) Thalamus (das größte Nervenzentrum des Stammhirns) und verlängertes Rückenmark (Formatio reticularis tegmenti), die einlaufende Sinnesmeldungen zu verschiedenen Hirngebieten weiterschalten – insbesondere zur Großhirnrinde, in der die Felder für Denken, Erinnerung und vom Willen gesteuerte Handlungen liegen.
- c) Limbisches System (vor allem Hirnmandel oder Amygdala), das den Hirnstamm rings umschließt. Es steht über eine Fülle von Faserzügen mit Hypo-



Schematischer Längsschnitt durch ein Säugetierhirn (links); Querschnitt durch das Groß- oder Vorderhirn (rechts). Punktiert: Großhirnrinde; schraffiert: Gebiete, in denen durch Reizung aggressive Verhaltensweisen ausgelöst werden können. 1 Hypophyse. 2 Hypothalamus. 3 Thalamus. 4 Mittelhirndach. 5 Formatio reticularis. 6 Limbisches System mit Hirnmandel oder Amygdala [7].

physe, Hypothalamus, Thalamus und Großhirnrinde sowie über das Rückenmark auch mit den Sinnesorganen in Verbindung.

Die bisherigen Ergebnisse der Aggressivitäts-Forschung erlauben zwar keine endgültige Aussage, doch lassen sich die auf Seite 380 gestellten Fragen vorläufig etwa folgendermaßen beantworten:

1. Aggressivität ist sowohl genetisch als auch sozial bedingt.
2. Schwankungen in der Aggressivität kommen vor.
 - a) Sie sind sowohl eine Reaktion auf Außenfaktoren als auch auf endogen-spontane Änderungen (Hormonschwankungen, jahreszeitliche Periodik u. a.). In keinem Fall ist bewiesen, daß die Spontaneität spezifisch aggressiv ist.
 - b) Schlüssige Hinweise auf Leerlauf-Agressionen fehlen bisher.
 - c) Appetenz nach Gegner oder Kampf ist mehrfach nachgewiesen, doch scheint sie in der Regel an eine vorhergehende Steigerung der Aggressivität durch Außenreize gebunden zu sein (warm-up-Effekt).
3. Ein dem Hunger-, Durst- oder Schlafzentrum entsprechendes Kontrollzentrum im Gehirn, das endogen-spontan spezifische Aggressionsenergie erzeugt, scheint nicht zu existieren. Vielmehr überlappen sich die zahlreichen, an der Aggressivität beteiligten Nervenetze, erhalten von anderen Gehirnbereichen und aus dem Körper nervöse und hormonelle Zuflüsse und wirken ihrerseits auf eine Fülle von Strukturen und Verhaltensweisen zurück.

Durch diese vor allem vom Limbischen System geknüpften Verbindungen können Innen- und Außenreize, unbewußte und bewußte Vorgänge, Hunger, Durst, Müdigkeit und Schmerz, andere Verhaltenstendenzen, die physiologische und soziale Umwelt, Erbanlagen, Lernvorgänge, Erinnerungen, Frustrationen und viele mehr die Aggression beeinflussen. Jeder dieser Faktoren wirkt sich auf die Reizschwelle aus, aber erst ihr Zusammenspiel entscheidet darüber, ob und in welcher Form die aggressive Handlung zum Ausbruch kommt. Ein solches System von Verknüpfungen, welches das Verhalten nach der jeweiligen Gesamtsituation ausrichtet, dürfte einen wesentlich höheren Anpassungswert haben als ein verhältnismäßig starrer Aggressionstrieb, dessen Energie sich endogen staut und periodisch zu Suchverhalten führt. »Man kann leicht einsehen«, meint Wolfgang Wickler, »daß ein solches Appetenzverhalten ein notwendiger Bestandteil derjenigen Triebe ist, die ein Defizit ausgleichen müssen, sei es ein Defizit an Nahrung beim Individuum, sei es ein Defizit an Individuen bei der Art.« Es mag auch sinnvoll sein, daß ein Tier, dessen Aggressivität schon durch einen vorhandenen Gegner aufgestachelt wurde, auf der Hut ist und die Auseinandersetzung und Entscheidung sucht. Aber warum sollte ein Lebewesen, das keine Konkurrenten hat, sich hin und wieder aufmachen und nach ihnen suchen, zumal doch die Nachteile in diesem Fall wohl größer wären als der Gewinn (s. S. 368). Oder warum sollte es sogar »Appetit aufs Flüchten« bekommen? »Man könnte annehmen, der Aggressionstrieb richte sich ursprünglich gegen Raubfeinde, und die Suche nach längere Zeit nicht gesehenen Raubfeinden sei ganz einfach die sehr notwendige Wachsamkeit vor sich tarnenden Räufern; vielleicht halten Kämpfe zwischen Artgenossen

die Tiere in Form für den Ernstfall. Aber ist oder war Aggression gegen Raubfeinde und Artgenossen ursprünglich dasselbe?»

Es gibt einige Argumente, daß sich die innerartliche Aggression aus der Verteidigungsreaktion gegen Räuber entwickelt hat. Jedenfalls ist es wahrscheinlicher als die Ansicht, sie sei aus dem Beutefang hervorgegangen; dann dürften nämlich Pflanzenesser nicht aggressiv sein. Aber erstens sind die Zusammenhänge bisher noch völlig unzureichend untersucht, und zweitens würde das nicht bedeuten, daß die beiden auch heute noch gleich sein müßten. Die an ihnen beteiligten zahlreichen physiologischen und sozialen Faktoren haben sicher unter verschiedenartigem Selektionsdruck gestanden und getrennte stammesgeschichtliche Wege eingeschlagen. Wir haben heute schon hirnhysiologische Hinweise, daß selbst innerartliche Aggression in verschiedenen Zusammenhängen (Revierverteidigung, Kampf um Weibchen, Verteidigung der Jungen, Reaktion auf Schmerz und ähnliches) von verschiedenen chemischen Substanzen und Nervennetzen kontrolliert wird, daß es also nicht nur verschiedene Situationen, Formen und auslösende Reize, sondern auch mehrere Aggressivitäten gibt. Wenn aber schon innerhalb einer Art mehrere Aggressionstypen vorkommen, dann müssen wir nach den Worten von Wickler damit rechnen »— was auch aus anderen Gründen wahrscheinlich ist —, daß Aggression als Mechanismus mehrfach unabhängig, also konvergent entstanden ist, etwa so wie die Flügel von Insekten und Vögeln ...«. Die Aggression verschiedener — vielleicht sogar nahverwandter Arten — könnte unterschiedlich konstruiert sein, »wie ja auch Insektenflügel und Vogelflügel zwar beide zum Fliegen taugen, aber sehr verschieden gebaut sind«.

Daher darf man nicht von einer Art direkt auf die andere schließen. Allerdings können vergleichende Untersuchungen an einer Vielzahl von Tieren — und an Menschen in verschiedenen Kulturkreisen — Überschneidungen, Gemeinsamkeiten und generelle Prinzipien enthüllen.