

Springer-Lehrbuch

Peter Kappeler

Verhaltensbiologie

Mit 130 Abbildungen

 Springer

Professor Dr. Peter Kappeler
Abt. Soziobiologie
Deutsches Primatenzentrum
Kellnerweg 4
37077 Göttingen

pkappel@gwdg.de

ISBN-10 3-540-24056-X Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
ISBN-13 978-3-540-24056-3 Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <<http://dnb.ddb.de>> abrufbar.

Dieses Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funksendung, der Mikroverfilmung oder der Vervielfältigung auf anderen Wegen und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Eine Vervielfältigung dieses Werkes oder von Teilen dieses Werkes ist auch im Einzelfall nur in den Grenzen der gesetzlichen Bestimmungen des Urheberrechtsgesetzes der Bundesrepublik Deutschland vom 9. September 1965 in der jeweils geltenden Fassung zulässig. Sie ist grundsätzlich vergütungspflichtig. Zuwiderhandlungen unterliegen den Strafbestimmungen des Urheberrechtsgesetzes.

Springer-Verlag ist ein Unternehmen von Springer Science+Business Media

springer.de

Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2006
Printed in Germany

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Produkthaftung für Angaben über Dosierungsanweisungen und Applikationsformen kann vom Verlag keine Gewähr übernommen werden. Derartige Angaben müssen vom jeweiligen Anwender im Einzelfall anhand anderer Literaturstellen auf ihre Richtigkeit überprüft werden.

Planung: Iris Lasch-Petersmann, Heidelberg

Redaktion: Stefanie Wolf, Heidelberg

Herstellung: Pro Edit GmbH, Heidelberg

Umschlaggestaltung: deblik, Berlin

Umschlagfoto: links: Coquerels Riesenmausmaki (*Mirza coquerelis*); rechts: Eisvogel (*Alcedo vintsioides*);

beide Fotos: Peter Kappeler

Satz: druckfertige Vorlagen des Autors

SPIN 10817792

29/3150/Re

5 4 3 2 1 0

Vorwort

Verhalten ist das herausragende, charakterisierende Merkmal von Tieren. Pflanzen, Viren und Bakterien teilen mit Tieren zwar alle grundlegenden definierenden Eigenschaften des Lebens, aber sie verhalten sich nicht. Für Tiere ist Verhalten dagegen ein umfassender Mechanismus, der in vielfältiger Weise zu deren Überlebens- und Fortpflanzungserfolg beiträgt. Trotz dieser Bedeutung des Verhaltens für das Verständnis organismischer Anpassungen steckt die systematische, wissenschaftliche Erforschung des Verhaltens noch vergleichsweise in den Kinderschuhen. Allerdings hat die Verhaltensforschung in den letzten vier Jahrzehnten einen enormen Aufschwung erlebt, der parallelen Entwicklungen in der genetischen und neurobiologischen Forschung in nichts nachsteht. Heute stellt die Verhaltensbiologie *das* integrative Element der organismischen Biologie dar, mit zahlreichen Berührungspunkten mit anderen Disziplinen, wie Ökologie, Genetik, Physiologie, Molekular- und Evolutionsbiologie. Dementsprechend hat die Verhaltensforschung jüngst zahlreiche Spezialisierungen erfahren, unter anderem in Verhaltensphysiologie, Verhaltensgenetik, Verhaltensökologie, Soziobiologie und Kognitionsforschung.

All diesen Strömungen und Entwicklungen in einem Buch gerecht zu werden, ist nahezu unmöglich. Noch zu meinen Studienzeiten war die Verhaltenbiologie eine wesentlich übersichtlichere Disziplin. Die Anzahl der Fach- und Lehrbücher war überschaubar, und die wichtigsten Fachzeitschriften ließen sich an einer Hand abzählen. All dies hat sich in wenigen Jahren nachhaltig geändert, unter anderem auch durch die Verfügbarkeit von wahren Informationsfluten durch das Internet. Es ist daher nicht einfacher geworden, einen Überblick über alle wichtigen neuen Erkenntnisse zu behalten bzw. zu bekommen. Gerade für den studentischen Nachwuchs stellt sich das Problem, in der Fülle der verfügbaren Details Grundprinzipien und Zusammenhänge zu erkennen. Existierende deutschsprachige Lehrbücher haben aus verschiedensten Gründen mit der rasanten Weiterentwicklung dieser Disziplin nicht umfassend Schritt gehalten, so dass es einen erkennbaren Bedarf an einem aktuellen, deutschsprachigen Lehrbuch gab.

Ermunterungen von Kollegen, der Enthusiasmus der Verantwortlichen beim Springer-Verlag sowie meine Naivität ob der Größe der Aufgabe haben mich dazu bewogen, mich dieser Herausforderung zu stellen. Vier Jahre später bin ich mir der Schwierigkeit dieser Aufgabe erst richtig bewusst. Nach meiner Überzeugung ist die Verhaltensbiologie inzwischen so gewachsen und diversifiziert, dass es für einen Einzelnen (zumindest für mich) unmöglich ist, alle Entwicklungen in allen Spezialbereichen im Detail zu verfolgen. Der Inhalt und die Gliederung des vorliegenden Lehrbuches reflektieren daher teilweise persönliche Interessen und Schwerpunktsetzungen und in keinem Fall die komplette Spannweite der aktuellen Verhaltensforschung. Da es beispielsweise im deutschsprachigen Raum traditionell eine weltweit führende Verhaltensphysiologie gibt, aus deren Bereich mehrere aktuelle Lehrbücher vorliegen, habe ich beispielsweise auf eine gesonderte detaillierte Darstellung der proximaler Mechanismen der Verhaltenskontrolle weitgehend verzichtet.

Entsprechend der Hauptausrichtung der aktuellen Verhaltensbiologie hat dieses Buch eine explizit evolutionäre Ausrichtung. Eines meiner Anliegen bestand darin, durch bewusste Organisation zu verdeutlichen, dass Verhalten nicht nur etwas für einige wenige Biologen exotisch Interessantes darstellt, sondern, dass das Verhalten von Tieren in seiner atemberaubenden Vielfalt den zentralen Schlüssel zum Verständnis ihrer Biologie und evolutionären Anpassungen darstellt. Ein weiteres Anliegen bestand für mich darin, große Zusammenhänge und Grundprinzipien in den Vordergrund zu stellen, damit die studentische Leserschaft ein theoretisches Grundgerüst zur Einordnung der täglich neu erscheinenden Fallbeispiele und Detailuntersuchungen bilden kann. Diese Prinzipien habe ich jeweils mit einigen Beispielen illustriert, wobei ich mich bemüht habe, möglichst viele aktuelle Beispiele aus dem deutschsprachigen Raum zu berücksichtigen. In diesem Zusammenhang habe ich mich auch entschlossen, Original- und Übersichtsarbeiten an den entsprechenden Stellen zu zitieren, um interessierten Lesern direkte Verweise auf methodische Details und vertiefende Übersichten zu bieten. Dabei habe ich versucht, aktuelle Beispiele und Arbeiten zu zitieren, die *on-line* verfügbar sind, und in denen Verweise auf die grundlegenden, „klassischen“ Arbeiten zu finden sind.

Dieses Buch wäre ohne die tatkräftige Mithilfe von zahlreichen Kollegen und Studenten niemals entstanden. Es ist mir daher ein ganz besonderes Anliegen den folgenden Personen zu danken. Ulrike Walbaum hat sich mit akribischer Fürsorge der Formatierung von Text und Abbildungen gewidmet und mit ihrer Gründlichkeit dieses Buch entscheidend verbessert - Danke Ulli!! Carola Borries, Tim Clutton-Brock, Perry van Duijnhoven, Manfred Eberle, Claudia Fichtel, Julia Fischer, Roland Hilgartner, Barbara

König, Manfred Milinski, Peter Müller, Joanna Setchell, Andrew Syred, Detlef Teiwes, Otto von Helversen, Ulrike Walbaum, David Watts und Dietmar Zinner haben die meisten illustrierenden Fotografien zur Verfügung gestellt, ohne die ein Verhaltensbiologie-Buch blutleer wäre. Es ist für mich eine besondere Freude, dass dadurch viele Inhalte dieses Buches durch bedrohte Tiere aus meiner zweiten Heimat - Madagaskar - illustriert werden. Studenten der Zoologie in Leipzig und Göttingen haben durch kluge Fragen in Vorlesungen zu einer jetzt hoffentlich verständlichen Darstellung mancher Sachverhalte beigetragen. Hans Erkert, Claudia Fichtel, Jörg Ganzhorn, Maren Huck, Dominique Klappauf, Nico Michiels, Manfred Milinski, Marc Naguib, Norbert Sachser, Fritz Trillmich und Carel van Schaik haben einzelne Kapitel mit ihren Kommentaren deutlich verbessert. Dominique Klappauf hat mit ihrem spitzen Bleistift außerdem dafür gesorgt, dass dies tatsächlich ein deutschsprachiges Buch geworden ist. Ein besonderer Dank gilt meiner Lektorin, Iris Lasch-Petersmann, für ihre unendlich erscheinende Geduld und ihren motivierenden Enthusiasmus für dieses Projekt sowie Stefanie Wolf und ihren Mitarbeitern vom Springer Verlag für ihre Flexibilität und für fachliche Professionalität bei der Herstellung dieses Buches.

Zu guter Letzt gilt mein Dank denjenigen, die auf verschiedene indirekte Weise zu diesem Werk beigetragen haben. Meine Dankbarkeit gilt in diesem Zusammenhang meinen akademischen Lehrern und Betreuern, die mich mit der Verhaltensbiologie vertraut gemacht und meinen Werdegang unterstützt haben: Klaus Schmidt-Koenig, Peter Klopfer und Eduard Linsenmair. Michael Pereira hat mich gelehrt, auf faszinierende Details des Verhaltens zu achten; Carel van Schaik hat immer meinen Blick für das große Ganze geschärft und herausgefordert, und Jörg Ganzhorn hat versucht mir beizubringen, dass es außer Sex auch noch anderes interessantes Verhalten gibt. Durch Diskussion und Kollaborationen mit Kollegen und (ehemaligen) Studenten habe ich viel, besonders außerhalb meines eigenen Arbeitsgebietes, gelernt; mein Dank geht daher an Carola Borries, Manfred Eberle, Hans Erkert, Claudia Fichtel, Eckhard Heymann, Andreas Koenig, Joanna Setchell, Diethard Tautz und Dietmar Zinner. Claudia Fichtel hat zudem bei etlichen Flaschen Shiraz und in allen anderen Lebenslagen wichtige moralische Unterstützung geleistet und mir immer den Rücken frei gehalten. Die Liebe von Theresa und Jakob, sowie ihre Begeisterung für Pferde und Pandas haben mir schließlich immer die notwendige Kraft zum Weitermachen gegeben; jetzt hab ich wieder mehr Zeit für Euch!

Göttingen, im Juli 2005

Inhaltsverzeichnis

I GRUNDLAGEN	1
1 Verhaltensbiologie: Inhalte und Geschichte	3
1.1 Was ist Verhalten?.....	3
1.2 Warum Verhaltensforschung?	6
1.3 Geschichte der Verhaltensbiologie: ein kurzer Überblick	8
1.4 Methoden und Konzepte der Verhaltensbiologie	15
1.4.1 Klassische Methoden.....	15
1.4.2 Moderne Konzepte	19
1.5 Verhalten und Evolution.....	31
1.6 Zusammenfassung	35
Literatur	36
2 Life histories, Ökologie und Verhalten	39
2.1 Diversität der <i>life histories</i> und ihre Ursachen	41
2.2 Evolution von <i>life histories</i>	42
2.3 Die wichtigsten <i>Life-history</i> -Merkmale.....	45
2.3.1 Alter und Größe bei der ersten Fortpflanzung.....	45
2.3.2 Anzahl und Größe der Nachkommen	51
2.3.3 Fortpflanzungsstrategien und Lebensdauer	56
2.4 Zusammenfassung	64
Literatur	64
II ÜBERLEBENSSTRATEGIEN	69
3 Grundfunktionen und Verhalten	71
3.1 Homöostasis.....	72
3.1.1 Energie und Stoffwechsel.....	72
3.1.2 Wasserhaushalt	74
3.1.3 Thermoregulation	75
3.1.4 Stress.....	77
3.1.5 Parasiten und Krankheiten.....	79
3.1.6 Schlaf.....	80

3.2 Einteilung von Zeit und Energie.....	84
3.2.1 Optimale Effizienz.....	85
3.2.2 Maximierung der Energiegewinnrate.....	87
3.2.3 Kontrolle von Energie: interne und externe Speicher.....	88
3.3 Zusammenfassung.....	91
Literatur.....	92
4 Orientierung in Zeit und Raum.....	97
4.1 Sinnesphysiologie.....	98
4.1.1 Sehen.....	98
4.1.2 Hören.....	100
4.1.3 Mechanorezeption.....	101
4.1.4 Chemorezeption.....	102
4.1.5 Thermorezeption.....	102
4.1.6 Wahrnehmung von elektrischen und magnetischen Feldern.....	103
4.2 Orientierung in der Zeit.....	103
4.2.1 Circadiane Rhythmen.....	104
4.2.2 Gezeitenrhythmen.....	108
4.2.3 Lunarperiodik.....	109
4.2.4 Circannuale Periodik.....	111
4.3 Orientierung im Raum.....	112
4.3.1 Kinesen und Taxien.....	113
4.3.2 Navigation.....	116
4.3.3 Wanderungen.....	124
4.4 Zusammenfassung.....	129
Literatur.....	129
5 Habitat- und Nahrungswahl.....	137
5.1 Habitatwahl und Einnischung.....	138
5.1.1 Bedeutung der Habitatwahl.....	139
5.1.2 Mechanismen der Habitatwahl.....	141
5.2 Nahrungssuche.....	144
5.2.1 Determinanten des Fressverhaltens.....	145
5.2.2 Mechanismen der Nahrungssuche.....	147
5.3 Nahrungswahl.....	153
5.3.1 Optimale Nahrungswahl.....	153
5.3.2 Nahrungsqualität.....	156
5.4 Nahrungskonkurrenz.....	158
5.4.1 Ultimate Aspekte.....	158
5.4.2 Formen und Ursachen der Nahrungskonkurrenz.....	159
5.4.3 Ideal freie Verteilung.....	161
5.5 Territorialität.....	163

5.5.1 Ursachen von Territorialität.....	165
5.5.2 Ökonomie der Territorialität.....	166
5.5.3 Mechanismen der Territorialität.....	168
5.6 Tier-Pflanze Interaktionen.....	171
5.6.1 Evolution von Herbivorie.....	172
5.6.2 Tier-Pflanze Mutualismus.....	173
5.7 Zusammenfassung.....	175
Literatur.....	176
6 Prädation.....	185
6.1 Evolutionäre Wettrennen.....	186
6.2 Räuberstrategien.....	191
6.2.1 Ansitz- vs. Suchjäger.....	191
6.2.2 Solitäre vs. Gruppenjäger.....	193
6.2.3 Giftige Räuber.....	194
6.3 Beutestrategien.....	194
6.3.1 Kryptis.....	195
6.3.2 Aposematismus.....	197
6.3.3 Mimikry.....	200
6.3.4 Wehrhaftigkeit.....	202
6.3.5 Wachsamkeit.....	203
6.3.6 Alarmsignale.....	206
6.3.7 Gruppenbildung.....	208
6.4 Zusammenfassung.....	210
Literatur.....	211
III FORTPFLANZUNG.....	217
7 Sexuelle Selektion: evolutionäre Grundlagen.....	219
7.1 Sexuelle und natürliche Selektion.....	220
7.2 <i>Life history</i> und Fortpflanzungsbiologie.....	223
7.2.1 Asexualität.....	223
7.2.2 Evolution der Sexualität.....	225
7.3 Anisogamie und Geschlechterrollen.....	228
7.4 Geschlechterverhältnis.....	234
7.5 Zusammenfassung.....	235
Literatur.....	236
8 Intrasexuelle Selektion: wie Männchen konkurrieren.....	241
8.1 Partnerfindung und Sensorik.....	243
8.1.1 Partnerfindung.....	244
8.1.2 Sensorische Mechanismen.....	244

8.1.3 Konkurrenzmechanismen	246
8.2 Größe, Stärke und Waffen	247
8.2.1 Physische Merkmale	248
8.2.2 Verteidigung	249
8.2.3 Kosten der intrasexuellen Selektion	250
8.2.4 Grundlagen des Fortpflanzungserfolges	252
8.2.5 Evolution sekundärer Geschlechtsmerkmale	254
8.3 Ornamente	256
8.3.1 Visuelle Ornamente	258
8.3.2 Akustische Ornamente	260
8.4 Dominanz	262
8.4.1 Dominanz und Geschlecht	262
8.4.2 Methodische und normative Aspekte	263
8.4.3 Dominanz und Fortpflanzung	265
8.4.4 <i>Reproductive skew</i>	268
8.4.5 Reproduktive Unterdrückung	269
8.5 Spermienkonkurrenz	270
8.5.1 Mechanismen	271
8.5.2 Verhaltensanpassungen an Spermienkonkurrenz	276
8.5.3 Anatomische Anpassungen an Spermienkonkurrenz	278
8.6 Post-konzeptionelle Konkurrenz	283
8.6.1 Bruce-Effekt	283
8.6.2 Infantizid	284
8.6.3 Infantizid und <i>life history</i>	288
8.7 Strategien und Taktiken	290
8.7.1 Alternative Strategien	291
8.7.2 Konditionale Strategien	293
8.8 Partnerwahl durch Männchen	296
8.9 Zusammenfassung	298
Literatur	299
9 Intersexuelle Selektion: was Weibchen wollen	311
9.1 Arterkennung	313
9.1.1 Mechanismen der Arterkennung	313
9.1.2 Speziation	318
9.1.3 Wahl von artfremden Männchen	319
9.2 Inzestvermeidung	322
9.2.1 Mechanismen der Inzestvermeidung	322
9.2.2 Verwandtenerkennung	326
9.3 Mechanismen der Partnerwahl	328
9.3.1 Selektivität der Weibchen	329
9.3.2 Erhebungstaktiken	331

9.3.3 Proximate Grundlagen der Wahl	334
9.3.4 Kryptische Weibchenwahl.....	337
9.4 Direkte Vorteile der Partnerwahl.....	339
9.4.1 Effekte auf Fertilität und Fekundität.....	339
9.4.2 Vaterqualitäten	341
9.4.3 Andere Qualitäten der Männchen.....	342
9.5 Indirekte Vorteile der Partnerwahl	344
9.5.1 Sexy Söhne durch den Fisher-Prozess.....	345
9.5.2 Besseren Nachwuchs durch gute Gene.....	349
9.5.3 Genetische Kompatibilität	358
9.6 Polyandrie.....	360
9.7 Konkurrenz zwischen Weibchen	364
9.7.1 <i>Reproductive skew</i>	364
9.7.2 Weibliche Ornamente	368
9.8 Sexueller Konflikt.....	371
9.8.1 Theorie sexueller Konflikte	371
9.8.2 Beispiele für sexuellen Konflikt.....	374
9.8.3 Konsequenzen sexuellen Konflikts.....	376
9.8.4 Sexuelle Nötigung	377
9.9 Zusammenfassung	378
Literatur	379
IV JUNGENAUFZUCHT	393
10 Elterliche Fürsorge	395
10.1 <i>Life history</i> und Fürsorge.....	396
10.2 Geschlechtsspezifische Fürsorge	400
10.3 Fürsorge, Investment und Konflikt.....	406
10.3.1 Sexueller Konflikt über elterliches Investment	407
10.3.2 Eltern-Kind-Konflikt	409
10.3.3 Geschwister-Konflikt.....	423
10.3.4 Brutparasitismus	425
10.4 Fürsorge und Kooperation	427
10.4.1 Eusozialität und reproduktiver Altruismus	428
10.4.2 Helfersysteme	434
10.5 Entwicklung und Kontrolle des Verhaltens	442
10.5.1 Gene und Verhalten	443
10.5.2 Umwelt, Erfahrung und Verhalten	448
10.6 Zusammenfassung	457
Literatur	458
V SOZIALE EVOLUTION	473

11 Sozialsysteme.....	475
11.1 Soziale Organisation.....	478
11.1.1 Sozioökologie.....	478
11.1.2 Organisationsformen	481
11.1.3 Abwanderung und Philopatrie.....	493
11.2 Paarungssysteme.....	497
11.2.1 Diversität der Paarungssysteme.....	497
11.2.2 Konsequenzen.....	507
11.3 Sozialstruktur.....	510
11.3.1 Kommunikation.....	512
11.3.2 Konflikt und Konkurrenz.....	518
11.3.3 Kooperation und Koordination.....	524
11.4 Zusammenfassung	532
Literatur	532
Sachverzeichnis	549
Tierverzeichnis.....	561

I GRUNDLAGEN