

# Vergleichende Psychobiologie

Herausgegeben von

Prof. Dr. Eva Irle, Göttingen  
und  
Prof. Dr. Hans J. Markowitsch, Bielefeld

***IRB***

Hogrefe • Verlag für Psychologie  
Göttingen • Bern • Toronto • Seattle

# Inhaltsverzeichnis

## 1. Kapitel: Vergleichende Biopsychologie Evolution und Verhalten lebender Systeme Von Hans-Joachim Ahrens

1	Einleitung: Zur Natur-Wissenschaftlichkeit der Psychologie . . . . .	1
2	Der vergleichende Ansatz der Biopsychologie. . . . .	4
2.1	Allgemeines zum Programm der Vergleichenden Biopsychologie . . . . .	4
2.2	Allgemeiner Erkenntnisgegenstand der Vergleichenden Biopsychologie. . . . .	6
2.2.1	Lebende Systeme. . . . .	6
2.2.2	Variabilität, Individualität und Vergleich lebender Systeme. . . . .	14
2.2.3	Einige Besonderheiten des lebenden Systems Mensch; Gehirn und Bewußtsein. . . . .	19
2.3	Zur Methodologie Vergleichender Biopsychologie. . . . .	36
2.3.1	Struktur und Prozeß wissenschaftlicher Erkenntnis. . . . .	36
2.3.2	Proximate und ultimate Erklärungen. . . . .	40
2.3.3	Ziele und Besonderheiten vergleichender Methodik . . . . .	42
3	Evolution . . . . .	49
3.1	Allgemeine Grundlagen der Evolution. . . . .	49
3.2	Evolutionstheorien. . . . .	54
3.3	Einige Besonderheiten soziokultureller Evolution beim Menschen . . . . .	58
4	Verhalten . . . . .	63
4.1	Verhalten als Gegenstand von Psychologie und Biologie. . . . .	63
4.2	Verhalten in der behavioristischen Tradition der Psychologie. . . . .	66
4.3	Verhalten in der ethologischen Tradition der Biologie. . . . .	69
4.3.1	Definitionen. . . . .	69
4.3.2	Neurophysiologische Wirkmechanismen des Verhaltens (Wirkursachen). . . . .	74
4.3.3	Evolutiv-ökologischer Anpassungswert des Verhaltens (Zweckursachen). . . . .	81
5	Ausblick und Zusammenfassung . . . . .	85
	Literatur. . . . .	88

## 2. Kapitel: Die Phylognese des Menschen

Von Godehard Weniger und Eva Irlé

1	Einleitung	.105
2	Begriffe und Konzepte der biologischen Evolutionstheorie	.106
2.1	Anwendungsbereiche, Gegenstände und Methoden der Evolutionforschung	.109
2.2	Wirkprinzipien und Mechanismen der Evolution	.110
2.3	Arten als Einheit der Evolution und Spezifikation der Merkmale	.111
2.4	Taxonomie, Klassifikation und genealogisches System	.114
3	Phylognese der Hominoiden und Hominiden	.115
3.1	Phylogenetische Beziehungen der rezenten Hominoiden	.116
3.2	Die Evolution der Hominiden: Australopithecus	.119
3.3	Die Evolution der Hominiden: Homo	.123
3.3.1	Homohabilis	.123
3.3.2	Homo erectus	.127
3.3.3	Homo sapiens	.129
4	Phylognese des Gehirns	.133
4.1	Quantitative Analyse: Allometrie und Gehirngröße	.134
4.1.1	Allometrische Paläoneurologie	.137
4.1.2	Vergleichende Allometrie	.142
4.1.3	Erklärungsmodelle für Gehirnwachstum	.146
4.1.4	Fazit und Kritik	.149
4.2	Qualitative Unterschiede	.152
4.2.1	Qualitative Paläoneurologie	.152
4.2.2	Vergleichende qualitative Gehirnmorphologie	.154
5	Zusammenfassung	.156
	Literatur	.159

## 3. Kapitel: Genetik des Verhaltens

Von Florian von Schilcher

1	Einleitung	.179
2	Geschichte	.181
2.1	Die klassische Periode	.182
2.2	Die neurogenetische Periode	.187
2.2.1	Modellorganismen	.189
2.2.2	Mutantensuche	.189
2.2.3	Gibt es Verhaltensmutanten?	.190
2.2.4	Einige Möglichkeiten mit den Standardorganismen	.193
2.3	Vom Zusammenbruch vereinfachender Hypothesen	.195

3	Erbe-Umwelt . . . . .	196
3.1	Erblichkeit im ontogenetischen Sinn. . . . .	196
3.2	Erblichkeit im quantitativ-genetischen Sinn. . . . .	200
3.2.1	IQ. . . . .	202
3.2.2	IQ Erblichkeit und Sozialpolitik . . . . .	205
3.3	Evolutionbiologische Synthese der beiden Erblichkeits- begriffe. . . . .	208
4	Methoden - Ziele - Probleme . . . . .	210
4.1	Mutationsgenetik . . . . .	211
4.2	Quantitative Genetik . . . . .	215
4.2.1	QTL-Analyse. . . . .	216
4.2.2	Genetische Architektur. . . . .	220
4.2.2.1	Varianzkomponenten. . . . .	221
4.2.2.2	Gibt es noch eine dritte Hauptquelle der interindividuellen Varianz?. . . . .	226
4.2.2.3	Messung der Heritabilität . . . . .	228
4.2.2.4	Fisher's Fundamentales Theorem . . . . .	230
4.3	Wieviele Gene sind verantwortlich und wo sitzen sie?. . . . .	235
4.4	Welche Korrelate haben Bedeutung?. . . . .	238
4.5	Wo ist der Ort der primären Genwirkung?. . . . .	240
4.5.1	Fate-mapping bei Drosophila . . . . .	240
4.5.2	Mosaikanalyse bei Mäusen. . . . .	242
5	Lernen - Rhythmik - Persönlichkeit . . . . .	243
5.1	Lernen bei Drosophila . . . . .	244
5.2	Rhythmik bei Drosophila . . . . .	247
5.3	Genetik komplexer Verhaltensweisen. . . . .	250
5.3.1	Lateralität . . . . .	250
5.3.2	Persönlichkeit . . . . .	252
6	Verhalten und Evolution . . . . .	257
6.1	Panselectionismus. . . . .	257
6.2	Punktuiertes Gleichgewicht . . . . .	258
6.3	Verhalten als Wirkung und Ursache in der Evolution. . . . .	260
6.3.1	Kulturelle und natürliche Selektion am Beispiel Milchviehhaltung. . . . .	262
6.3.2	Der Baldwin-Effekt . . . . .	263
6.4	Genetische Architektur ausgewählter Verhaltensweisen. . . . .	264
6.4.1	Paarungserfolg bei Drosophila . . . . .	264
6.4.2	Territorialverhalten bei Drosophila. . . . .	265
6.4.3	Nahrungssuche bei Drosophila. . . . .	266
6.4.4	Lokomotorik bei Mäusenestlingen. . . . .	268
6.4.5	Nestbauverhalten bei Mäusen. . . . .	269
6.5	Verhalten als Motor der Evolution. . . . .	270
6.5.1	Sexuelle Selektion. . . . .	271
	Literatur. . . . .	278

#### 4. Kapitel: Instinkt, Prägung und frühes Lernen Von Hans-Joachim Bischof

1	Einleitung . . . . .	307
2	Ethologische Grundbegriffe . . . . .	308
3	Der Prägungsbegriff . . . . .	312
4	Nachlaufprägung . . . . .	316
4.1	Was wird gelernt? . . . . .	317
4.2	Genetische Fixierung von Prädispositionen . . . . .	318
4.3	Sensible Phasen . . . . .	319
4.4	Irreversibilität . . . . .	322
4.5	Der Einfluß akustischer Reize auf die Nachlaufprägung . . . . .	323
4.6	Lerntheorie und Nachlaufprägung . . . . .	325
5	Sexuelle Prägung . . . . .	327
5.1	Sensible Phasen . . . . .	328
5.2	Stabilität der gespeicherten Information . . . . .	329
5.3	Andere Einflüsse auf den Prägungsvorgang . . . . .	330
5.4	Sexuelle Prägung als zweiphasiger Prozeß . . . . .	331
6	Gesanglernen . . . . .	332
6.1	Sensible Phasen . . . . .	333
6.2	Einflüsse auf den Lernerfolg . . . . .	334
7	Modellvorstellungen . . . . .	336
8	Beziehungen zwischen Nachlaufprägung, sexueller Prägung und Gesanglernen . . . . .	339
9	Physiologische Mechanismen . . . . .	341
9.1	Nachlaufprägung . . . . .	342
9.2	Akustische Nachlaufprägung . . . . .	345
9.3	Sexuelle Prägung . . . . .	347
9.4	Gesanglernen . . . . .	350
10	Prägung: Ein Modell für Lernen im Entwicklungsalter? . . . . .	356
	Literatur . . . . .	358

#### 5. Kapitel: Psychobiologie von Lernen und Gedächtnis Von Rainer K. W. Schwarting und Joseph P. Huston

1	Einleitung . . . . .	373
2	Lernen bei Invertebraten: der Seehase ( <i>Aplysia</i> ) . . . . .	379
3	Zentrale Mechanismen klassischer Konditionierung: der Nickhautreflex beim Kaninchen . . . . .	384
4	Konditionierte Geschmacksaversion . . . . .	387

5	Neuroanatomie von Lernen und Gedächtnis	390
5.1	H. M. und der mediale Temporallappen	391
5.2	Der Hippocampus und räumliches Gedächtnis	396
5.2.1	Zur Anatomie des Hippocampus	397
5.2.2	Die Verhaltenstests	398
5.2.3	Die Analyse des Hippocampus	400
5.3	Die Amygdala, Lernen und Emotionen	403
5.4	Die Suche nach den minimal notwendigen Strukturen	406
6	Langzeitpotenzierung: ein non-behaviourales Modell	408
7	Neurochemie des Gedächtnisses: zur Rolle der Proteine	415
8	Neuropharmakologie von Lernen und Gedächtnis	418
8.1	Verhaltenstests und ihre Anwendung: aktive und inhibitorische Vermeidung	420
8.1.1	Aktive Vermeidung	420
8.1.2	Inhibitorische Vermeidung	422
8.2	Acetylcholin	424
8.3	Katecholamine	428
8.3.1	Adrenalin	428
8.3.2	Noradrenalin	429
8.3.3	Dopamin	429
8.4	Aminosäuren	430
8.4.1	GABA	431
8.4.2	Glutamat	432
8.5	Neuropeptide	433
8.5.1	Opioid-Peptide	434
8.5.2	Vasopressin	435
8.5.3	Adrenocorticotropes Hormon	436
8.5.4	Substanz P	437
9	Demenzen als Modelle - Modelle für Demenzen?	439
9.1	Die Alzheimer sehe Krankheit	440
9.1.1	Zur Rolle des Nucleus basalis von Meynert und der corticalen Acetylcholin-Innervation	441
9.1.2	Zur Rolle des Beta-Amyloid-Proteins	443
10	Schlußwort	445
	Literatur	446

## 6. Kapitel: Motorische Koordination und sensorische Integration Von Günter Ehret

1	Was ist Verhalten?	459
2	Untersuchungsebenen zur kausalen Erklärung von Verhalten	460
2.1	Zelluläre Ebene	460

2.1.1	Summation elektrischer Potentiale	461
2.1.2	Integrative Signalübertragung durch Synapsen	463
2.2	Organebene	466
2.2.1	Sinnesorgan	466
2.2.2	Peripheres Nervensystem	467
2.2.3	Zentralnervensystem (ZNS)	467
2.2.4	Skelettmuskel	470
2.3	Systemebene (kybernetischer Ansatz)	473
2.3.1	Eigenreflexe	475
2.3.2	Fremdreflexe	476
2.3.4	Schwingschaltung	478
2.3.5	Reafferenzprinzip	480
3	Motorische und sensorische Zentren des Gehirns	483
3.1	Hirnstammzentren (Mittelhirn, Pons, Myelencephalon)	484
3.1.1	Formatio reticularis	484
3.1.2	Andere Hirnstammzentren	486
3.2	Colliculus Superior	488
3.3	Cerebellum	490
3.4	Subcortikale Vorderhirnzentren	492
3.4.1	Thalamus	492
3.4.2	Basalganglien	493
3.5	Sensorische und motorische Hirnrinde	495
4	Sensorische Integration	499
4.1	Sensorische Karten	499
4.1.1	Sensorische Karten am Beispiel des Hörsystems	499
4.1.2	Sensorische Karten am Beispiel des Sehsystems	504
4.1.3	Integration über mehrere Sinnesmodalitäten	507
5	Motorische Koordination	508
5.1	Hierarchische Organisation von Motorprogrammen?	508
5.2	Sensomotorische Integration I (Modulation von Motorkoordination)	512
5.3	Sensomotorische Integration II (Der Übergang von sensorischen in motorische Programme)	514
6	Abstimmung zwischen Motorprogrammen: Welches Programm soll ablaufen?	519
6.1	„Automatische“ (unwillkürliche) Programmabstimmung	520
6.2	Willentliche Bewegungen	523
7	Zusammenfassung	528
	Literatur	529

## 7. Kapitel: Grundlagen der angewandten Motivationsforschung

### Von Ronald F. Mucha

1	Einführung	541
1.1	Gegenstand der Motivation	541
1.2	Ziele einer modernen vergleichenden Analyse der Motivation	543

2	Historische Grundlagen	545
2.1	Überblick über traditionelle Forschungsansätze	545
2.1.1	Physiologie	545
2.1.2	Experimentalpsychologie	546
2.1.3	Ethologie	547
2.2	Moderne interdisziplinäre Ansätze	550
2.2.1	Physiologische Psychologie	550
2.2.2	Verhaltenspharmakologie	551
2.2.3	Ökologische Psychologie	551
2.3	Verwandte Bereiche der Allgemeinen Psychologie	553
2.3.1	Emotionsforschung	553
2.3.2	Lernen	554
2.3.3	Sensorische Systeme und Wahrnehmung	554
3	Motiviertes Verhalten	555
3.1	Primitive Reaktionen	556
3.1.1	Reize, Selektivität und Bewegungen	556
3.1.2	Tropismen und Taxien (Einfache Orientierung und räumliche Orientierung)	556
3.1.3	Schlußfolgerung: Von Pflanzen, Maschinen und Menschen	558
3.2	Stimuli als Auslöser	559
3.2.1	Orientierungsreaktion und -reflex	560
3.2.2	Einfaches Annäherungs- und Vermeidungsverhalten	561
3.2.3	Das Konzept des (Angeborenen) Auslösemechanismus (AAM)	562
3.3	Stabile „baselines“ und die Motivationsmessung	563
3.3.1	Traditionelle Ansätze	563
3.3.2	Bedingte emotionale Reaktion	564
3.4	Subjektive Reaktionen des Menschen	566
3.4.1	Sensorische Aspekte motivierender Reize	566
3.4.2	Exkurs: Vergleiche durch Dosis-Wirkungs-Analysen	567
3.4.3	Das Drogen-Diskriminationsmodell	568
3.5	Konditionierung	570
3.5.1	Operante Konditionierung	570
3.5.2	Klassische Konditionierung	572
3.5.3	Exkurs: Präferenzkonditionierung	574
3.6	Schlußbemerkung	578
4	Motivierende Manipulationen	579
4.1	Rückkopplungseffekte motivierender Reize	579
4.1.1	Deprivation	579
4.1.2	Exkurs: Das Solomon'sche Modell der erworbenen Motivation	580
4.1.3	Sättigung, „priming“ und die „Postverstärkungspause“	581
4.2	Kritische Periode und Rhythmizität	583
4.3	Unerwartetes Verhalten	585
4.3.1	Übersprungsverhalten, Leerlaufverhalten und Spontaneität	585
4.3.2	Exkurs: Das „autoshaping“-Phänomen	587
4.4	Allgemeine physiologische Zustände	589
4.4.1	Hormone als Motivationsfaktor	589



4.4.2	Erregung/Arousal . . . . .	590
4.4.3	Bedürfniszustände . . . . .	593
4.5	Lernbezogene Modifikationen motivierender Reizeigenschaften . . . . .	595
4.5-1	Komplexe operante Versuchsanordnungen . . . . .	595
4.5-2	Positive motivierende Reize: Die konditionierte Geschmacksvermeidung . . . . .	597
4.5-3	Negative Reize: Erwerb einer Präferenz für Chillischoten . . . . .	598
5	Kognition . . . . .	600
5.1	Zielverfolgungsstrategien . . . . .	601
5.2	Zielerwartungen und antizipatorische Reaktionen auf konditionierte Reize . . . . .	603
5.3	Extinktion und Ausbleiben einer Belohnung . . . . .	606
5.4	Umbewertung des Verstärkers . . . . .	607
5.5	Schlußfolgerung und Kritik . . . . .	608
6	Prioritäten und Interaktionen unterschiedlicher Motivationen . . . . .	609
6.1	Nahrungssuche („foraging behavior“) . . . . .	609
6.2	Verhaltensumschaltung („Switching“) . . . . .	610
6.3	Quantitative Vergleiche verschiedener Verstärker: Das Herrnstein'sche Matching-Gesetz („matching law“) . . . . .	611
6.4	Physiologische und funktionelle Betrachtungen . . . . .	612
7	Motivierende Prozesse . . . . .	613
7.1	Instinkt und Trieb . . . . .	613
7.2	„Drive“ und „Antrieb“ . . . . .	616
7.3	Anreize („incentives“) . . . . .	617
7.4	Verstärkung („reinforcement“) und Belohnung („reward“) . . . . .	618
7.5	Konditionierte Motivation . . . . .	620
7-6	Schlußbemerkung . . . . .	621
8	Ausgewählte Mechanismen und Modelle der Verhaltens- veränderung . . . . .	622
8.1	Regulatorische Motivation, Triebreduktion und homöostatische Modelle . . . . .	622
8.2	Das psychohydraulische Modell von Lorenz . . . . .	623
8.3	Zentrale Motivzustände („central motive states“) . . . . .	624
8.4	Kybernetische, mathematische und ökonomische Modelle . . . . .	626
9	Implikationen und offene Fragen der vergleichenden Motivations- forschung . . . . .	628
9.1	Die Rolle der ontogenetischen Betrachtungen . . . . .	628
9.2	Tiermodelle menschlichen Verhaltens und umgekehrt . . . . .	630
9.3	Intelligente Maschinen . . . . .	631
9.4	Allgemeine Schwierigkeiten der vergleichenden Motivations- forschung . . . . .	632
	Literatur . . . . .	635

## 8. Kapitel: Biologische Rhythmen

Von Till Roenneberg

1	Einleitung . . . . .	653
1.1	Ökologische Aspekte rhythmischer Umweltbedingungen . . . . .	655
1.2	Taxonomie der biologischen Rhythmen . . . . .	655
2	Die vier „Circa“-Rhythmen . . . . .	657
2.1	Jahresrhythmus . . . . .	657
2.2	Lunar- und Tidalrhythmus . . . . .	660
2.3	Tagesrhythmus . . . . .	661
3	Lokalisation der Schrittmacher . . . . .	662
3.1	Neuronale Oszillatoren . . . . .	662
3.2	Zelluläre Oszillatoren . . . . .	664
4	Physiologische Mechanismen der circadianen Uhr . . . . .	665
4.1	Der Freilauf unter konstanten Bedingungen . . . . .	669
4.2	Synchronisation durch Zeitgeber . . . . .	670
4.3	Die Phasenresponsekurve . . . . .	671
5	Die Beeinflußbarkeit der inneren Uhr . . . . .	674
5.1	Licht ist der wichtigste äußere Einflußfaktor . . . . .	674
5.2	Temperatur und das circadiane System . . . . .	676
5.3	Rückkopplungsschleifen und endogene Einflüsse . . . . .	678
6	Zelluläre Mechanismen des circadianen Systems . . . . .	678
6.1	Der biochemische Oszillator . . . . .	679
6.2	Die molekulare Genetik . . . . .	681
6.3	Die Komplexität des Systems . . . . .	682
7	Praktische Aspekte der chronobiologischen Forschung . . . . .	684
	Literatur . . . . .	685

## 9. Kapitel: Kognition bei Tieren

Von Martina Siemann, Lorenzo von Fersen und

Juan D. Delius

1	Einleitung . . . . .	695
1.1	Allgemeines und Biologische Evolution . . . . .	695
1.2	Zwischenartlicher Leistungsvergleich . . . . .	696
2	Säuger . . . . .	699
2.1	Räumliches Gedächtnis . . . . .	699
2.2	Kategorisierungs- und Äquivalenzleistungen . . . . .	700
2.3	Analoge und transitive Schlußfolgerungen . . . . .	704
2.4	Problemlösen, Werkzeuggebrauch und Nachahmungslernen . . . . .	705
2.5	Sprachähnliche Fähigkeiten . . . . .	707

3	Vögel (und Bienen)	711
3.1	Räumliche Gedächtnisleistungen	711
3.2	Kategorisierung und Konzeptbildung	712
3.3	Ordinale Schlußfolgerungen und numerische Fähigkeiten	719
3.4	Sprachähnliche Leistungen, Werkzeuggebrauch und Nachahmungslernen	722
4	Schluß	724
	Literatur	727

## 10. Kapitel: Kommunikation

Von Barbara König

1	Einführung	739
2	Die Informationstheorie	740
2.1	Bidirektionale Kommunikation	742
3	Bedeutung der Übertragungsstrecke zwischen Sender und Empfänger	744
3.1	Einfluss der Umwelteigenschaften auf die Kommunikation	745
3.2	Reichweite und Verstärkung von Signalen	746
4	Kommunikation als Information oder als Manipulation	747
4.1	Natürliche Selektion und Anpassung	749
4.2	Kommunikation als Manipulation	751
4.3	Kommunikation als Information	751
5	Kooperation und Konflikt bei der Kommunikation	752
5.1	Spieltheoretische Analyse von Konfliktsituationen	753
5.1.1	Konflikt um Informationserhalt beim Stichling	753
6	Semantische Kommunikation	756
7	Entstehung von Signalen durch Ritualisierung	758
8	Klassifizierung von Kommunikationssystemen	761
8.1	Chemische Kommunikation	761
8.1.1	Chemische Kommunikation in Ameisensozietäten	762
8.2	Elektrosensorische Kommunikation	766
8.2.1	Kommunikation von Art- und Geschlechtszugehörigkeit bei schwach-elektrischen Fischen	768
8.3	Mechanische Kommunikation	770
8.3.1	Akustische Kommunikation (Luftschall)	770
8.3.1.1	Die Bienensprache	771
8.3.1.2	Evolution der „Bienensprache“	775
8.3.2	Vibrationskommunikation (Substrat-Schall)	778
8.4	Optische Kommunikation	779
9	Funktion von Kommunikation	782
9.1	Männlich und weiblich — biologisch betrachtet	783

9.2 Sexuelle Selektion . . . . .	783
9.2.1 Intrasexuelle Selektion. . . . .	784
9.2.2 Intersexuelle Selektion. . . . .	785
9.2.2.1 Modelle zur „ausser Kontrolle geratenen“ sexuellen Selektion. . . . .	788
9.2.2.2 „Gute Gene“-Modelle. . . . .	788
9.2.2.3 Überprüfung des „Parasiten“-Modells der sexuellen Selektion. . . . .	790
9.2.2.4 Das Modell der „sensorischen Ausbeutung“. . . . .	791
9.3 Der Einfluss der genetischen Verwandtschaft. . . . .	792
9.3.1 Bedeutung von Verwandtschaft für die Wahl eines Paarungs- partners. . . . .	793
9.3.2 Bedeutung von Verwandtschaft für das Fortpflanzungsverhalten	793
9.3.3 Bedeutung von Verwandtschaft für die innerartliche Kooperation. . . . .	794
9.3.3.1 Verwandtenselektion am Beispiel von Bienenfressern .	795
9.3.4 Verwandtenerkennung . . . . .	797
9.3.4.1 Mechanismen der Verwandtenerkennung. . . . .	798
9.3.4.2 Verwandtenerkennung bei der tunesischen Wüstenassel. . . . .	799
10 Schlußbemerkung. . . . .	802
Literatur. . . . .	803
Autorenregister. . . . .	809
Sachregister. . . . .	837