

Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft.
Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Actes de la Société
Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative
= Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 152 (1972)

Artikel: Früherfahrung und Verhalten

Autor: Schutz, Friedrich

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-90704>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 26.12.2024

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Früherfahrung und Verhalten

FRIEDRICH SCHUTZ (Seewiesen/BRD)

Versuche und Überlegungen zur inhaltlichen Herkunft von Verhaltensprogrammen

Unter der Natur einer Sache versteht man das, was sie kennzeichnet. Zur Zeit der statischen Naturauffassung stand diesem Sinn des Begriffs Natur die Vorstellung von der belebten Natur als der Summe der vorhandenen konstanten Arten gegenüber. Veränderten sich ihre Vertreter auch durch Vermehrung, Heranwachsen und Sterben der Individuen, die Konstanz war doch durch die gleichbleibenden Zahl der Artmerkmale gegeben. DARWIN hat diese Auffassung ein für allemal durch die Entdeckung von Gründen und Vorgängen relativiert, wie es zu einer besseren und leistungsfähigeren Passung der Organismen zur Umwelt kommt. Damit war nicht nur der Schlüssel zum Verständnis der Entsprechung vieler Eigenschaften der Pflanzen und Tiere mit Umweltverhältnissen gegeben, also eine Erklärung des Warum von Merkmalen *an* Lebewesen, sondern auch, wie sich immer mehr herausstellte, der Schlüssel zum Verständnis der Entstehung der verschiedenen Baupläne und damit der Evolution des Lebens überhaupt. Die belebte Natur als Ganze war damit als dynamischer Prozess erkannt worden und die Arten als die Orte des konkreten Prozessgeschehens. Doch hinsichtlich der Erwartung, welche Merkmale ein Vertreter irgendeiner Art zu bestimmter Zeit angesichts dieser Veränderlichkeit der Natur bieten würde, war diese Erkenntnis bedeutungslos. Denn die Zeiträume, in denen man unmittelbar beobachtbare Veränderungen erwarten kann, sind dem Menschen mit seinem viel zu kurzen Leben nicht zugänglich. Von modernen populationsgenetischen Erkenntnissen kann man hier absehen, da sie auf sehr diffizilen Untersuchungsmethoden beruhen, die unter dem unmittelbaren Erfahrungsniveau des Augenscheins arbeiten. Also auch in einer in Evolution befindlichen Natur sind die Arten im Zeitraum unmittelbarer menschlicher Erfahrung konstant.

Wie die vergleichende Verhaltensforschung gezeigt hat, sind viele der arttypischen Verhaltensmerkmale so stabil und unveränderlich, dass sie in ihrem taxonomischen Wert grundsätzlich morphologisch-physiologischen Merkmalen gleichgesetzt werden können. In einem zweiten Schritt hat sie aber auch gezeigt, wie bei Wirbeltieren mit zunehmender Evolu-

tionshöhe individuelle Erfahrungen mit der Umwelt immer grössere Bedeutung für die Ausbildung der Fähigkeiten und der Eigenart des Individuums bekommt. Durch Bauplanveränderungen, nämlich Höherentwicklung zu immer leistungsfähigeren und komplizierter strukturierten Organismen kam es in der Evolution zu Formen, deren Individuen im Verhalten nicht nur durch das gekennzeichnet sind, was ihnen von sich aus, also von ihrer Art her zukommt, sondern auch durch das, was aus der Erfahrung ihrer individuellen Jugendgeschichte resultiert. Je höher eine Lebensform entwickelt ist, um so bedeutsamer ist die Wirkung der Umwelt bzw. um so notwendiger wird deren Einfluss auf die Individualentwicklung. Die Natur eines Individuums, seine Eigenart, kommt so immer mehr durch die Einwirkung der Umwelt zur Ausbildung. Sie ist insofern von dieser abhängig; die Wirkung der Umgebungsreize geht in sie ein. Dies betrifft am meisten die höchstentwickelten Primaten einschliesslich des Menschen.

Individuen hochentwickelter Wirbeltiere haben also eine ererbte Artnatur und eine erworbene Individualnatur. Weil jedoch letztere durch Auseinandersetzung des Individuums in seiner Artnatur mit der Umwelt, in der es lebt, zustandekommt, scheint es mir doch besser und richtiger zu sein, *nur von einer Natur* zu sprechen und in ihr die beiden Anteile nach phylogenetischer Herkunft und ontogenetischem Zustandekommen zu unterscheiden. Zum Zeitpunkt der Geburt ist somit, um zum Ausgangspunkt der Überlegung zurückzukehren, bei höheren Wirbeltieren nur die Anlage für eine unvollständige Natur vorhanden. Diese ist so angelegt, dass sie durch Jugenderfahrungen gewissermassen aufgefüllt und damit speziell für die späteren Lebensverhältnisse des erwachsenen Tieres programmiert werden muss. Dadurch ist ein sehr hoher Grad von Anpassungsfähigkeit gegeben.

Die Vorgänge, die dies bewirken, sind sehr verschiedenartige Lernvorgänge sowie Aktivierungs- und Inaktivierungsvorgänge. Aus dem weiten Feld dieser Erscheinungen möchte ich diejenigen herausgreifen und demonstrieren, die unter dem Stichwort «Prägung» bekannt geworden sind.

Vor rund 60 Jahren hat OSKAR HEINROTH das entdeckt, was wir heute «Prägung der Nachfolgereaktion» nennen. Er hatte ein künstlich erbrütetes Graugänschen aus dem Brutschrank an sich genommen und – weil nicht gleich die Gänsefamilie mit gleichaltrigen Jungen zur Verfügung stand, zu der er das Gössel setzen wollte – zu ihm geredet und sich mit ihm beschäftigt. Solch eine treuherzig und ganz furchtlos einen anblickende junge Gans fordert dazu ja heraus. Und der menschliche Zuspruch behagte ihr offensichtlich. Doch die eigentliche Überraschung kam erst, als er das Gössel zu den Artgenossen gebracht hatte: Vorsichtig hatte er sich der Gänsefamilie genähert. Zischend und mit ausgebreiteten Flügeln glaubten die Eltern, ihre Jungen verteidigen zu müssen. Deshalb setzte er seinen Pflegling schnell in die Schar der irritierten Gänsekinder und rannte befriedigt weg, in der Annahme, die junge Gans würde sich in der natürlichen Familiensituation wohl fühlen und selbstverständlich die

Gänseeltern als solche anerkennen. Doch dem war nicht so. Das Gössel rannte von den Gänsen weg und HEINROTH nach. Trotz weiterer Bemühung suchte es immer wieder den Kontakt zum Menschen. Zu Gänsen war es ohne Beziehung. Der Kontakt mit dem Menschen hatte dies bewirkt. Jahrzehnte später fand KONRAD LORENZ, dass auch bei jungen Stockenten, unserer häufigsten Wildentenart, der Mensch zur Mutter wird, wenn die Küken ihn innerhalb einer gewissen Zeit nach dem Schlüpfen als erstes bewegtes und rhythmische Töne von sich gebendes Objekt erfahren. Ist einmal das Band zum Menschen geknüpft, hält es auch weiterhin während der Jugendzeit über Wochen an. Selbst in einem Wahlversuch zwischen der menschlichen Ersatzmutter und einer konkurrierenden natürlichen Entenmutter mit gleichaltrigen Jungen, die auch auf das Weinen der fremden, menschengepägten Jungen kräftig lockt, erweist sich die Bindung an den Menschen als beständig, ja der Bindung an die natürliche Mutter gleichwertig. Setzt man nämlich enten- und menschengepägte Küken zusammen und lässt sie genau in der Mitte zwischen den 10 m voneinander entfernten, konkurrierenden Wahlobjekten frei, laufen die menschengepägten Entchen von der natürlichen, heftig lockenden Mutter weg zum Menschen und nur deren eigene Junge kommen zu ihr. Durch die Früherfahrung werden die Entenküken also gewissermassen abgestempelt. LORENZ hat deshalb diese Erscheinung «*Prägung*» genannt. Sie ist unter Nestflüchtern weit verbreitet.

Wie geschildert, lässt sich Prägung sehr leicht erreichen. Hat man jedoch nicht gleich Zeit, sich mit den frisch geschlüpften Tieren zu beschäftigen oder sind sie aus anderen Gründen schon älter geworden, erlebt man eine recht unangenehme Überraschung. Nun sind sie scheu und ängstlich und grösstenteils schon am zweiten Lebenstag nicht mehr dazu zu bewegen, sich dem Menschen oder einer Attrappe als Mutterersatz anzuschliessen. Dies bleibt so bzw. es verstärkt sich sogar. Die verpasste Gelegenheit kann also nicht mehr nachgeholt werden. Die Möglichkeit des Prägungsereignisses ist auf eine *sensible Phase* beschränkt, deren Länge nach schwedischen und amerikanischen Untersuchungen etwa von der 8.-24. Lebensstunde, also rund den ersten Tag lang währt.

Schon LORENZ fiel auch die ausserordentliche *Schnelligkeit* auf, mit der diese Bindung zustande kommt. Es ist nicht etwa so, dass sich die Tiere langsam an den Menschen gewöhnen und an der Gewohnheit festhalten. Rhythmische Laute, wie vom Menschen gesprochenes «komm, komm, komm», erregen Aufmerksamkeit und Annäherung. Wenn sich der Tönende Gegenstand, z. B. eine graue, fussballgrosse Kugel mit eingebautem Lautsprecher, bewegt, folgen die Küken. Die Antwortreaktion auf diese optischen und akustischen Reize hat die Prägung zur Folge, nämlich dieselbe Reizbeantwortung auch fernerhin.

Ich habe mir die Frage gestellt, wie rasch dieser Vorgang minimal vor sich gehen kann, d. h. wie lange ein Stockentenküken der genannten Reizsituation ausgesetzt sein und auf sie reagieren muss, damit eine Prägung zustande kommt, die, wenn das Versuchstier fünf Tage später zum zweiten Male wieder derselben Reizsituation ausgesetzt wird, Anziehung

und Nachlaufen auslöst und nicht Angst- und Fluchtreaktionen. Dabei ergab sich für die besten Versuchstiere ein Minimum von 1 min. Diese sogenannte Prägung der Nachfolgereaktion ist also ein Lernvorgang, der durch eine verhältnismässig eng begrenzte sensible Phase und grosse Geschwindigkeit ausgezeichnet ist. Seine Wirkung hält im Vergleich zur Kürze seines Zustandekommens sehr lange an. Auch wenn viele Enten bei verhältnismässig kurzen Tests nur 2–3 Wochen lang gut nachlaufen, heisst das nur, dass spätere Lernvorgänge zur Stabilität der Reaktion beitragen. *Selbstbekräftigung* spielt ohne Zweifel eine wichtige Rolle. Ich habe auch diesbezüglich die Frage nach Grenzwerten gestellt. Den besten Fall stellt ein Stockerpel dar, der im Alter von 103 Tagen gerade noch erkennbar der Attrappe folgte. Die Bindung ging bei ihm auf einen 4 min und 49 sec währenden Prägungsaufenthalt während der sensiblen Phase zurück, bei dem er der Attrappe eine Strecke von 25 m nachgelaufen war. Bis zum letzten Test war er einschliesslich des Prägungsaufenthaltes nur viermal beim Mutterobjekt gewesen mit einer Gesamtzeit von 11 min und 34 sec. Er war dabei 60 m nachgelaufen. Dreimaliges Bekräftigen des ursprünglichen Prägungseindrucks reichte also in diesem Extremfall aus, um eine länger als normal währende Mutterbindung zu gewährleisten.

Gegenüber der Kürze der Zeit, mit der Prägung erreicht werden kann, also «dem Prägungsobjekt in gleicher Situation auch *nach* der sensiblen Phase nachzulaufen», ist für das Erlernen der Merkmale des Prägungsobjektes derart, dass die gleiche Zeit später nur diesem und nicht auch anderen nachgelaufen wird, sehr viel mehr Zeit erforderlich. Auch scheint für den Erwerb der Prägungsspezifität späteres Lernen von grosser Wichtigkeit zu sein. Jedenfalls kann man immer wieder beobachten, wie auf einem stärker von Enten bevölkerten Gewässer junge Entenküken, die ganz natürlich unter ihrer Mutter geschlüpft und mit ihr vom Nest gegangen sind, während der ersten Lebensstage diese mit anderen Enten verwechseln. Später kommt das nicht mehr vor. Auch Entenküken, die künstlich auf unnatürliche Prägungsobjekte geprägt wurden, reagieren mit zunehmender Erfahrung, die sie mit diesen Objekten haben, immer spezifischer. Hier wäre noch sehr viel zu untersuchen. Die Hauptschwierigkeit ist, dass wir noch gar nicht wissen, auf welche Merkmale Enten besonders achten. So ist die Vielzahl der Variablen ausserordentlich gross.

Es ist erstaunlich, wie Verschiedenartiges als Mutterobjekt gelernt werden kann: Stellen wir uns eine natürliche Mutterente, Attrappen der verschiedensten Form, Grösse und Farbe mit verschiedensten Lauten oder sogar den Menschen mit seinem «komm, komm» vor. Andererseits besteht kein Zweifel, dass die individuelle Eigenart des natürlichen Reizsenders, einer Mutterente, viel rascher und besser gelernt werden kann als individuelle Unterschiede von Menschen oder auch künstlichen Attrappen. Denn Entenmütter werden im Gegensatz zu menschlichen Prägungsobjekten schon nach wenigen Tagen nicht mehr verwechselt. Hinsichtlich verschiedener Merkmalsqualitäten liegen also doch unterschiedliche Lern-dispositionen vor, also Einschränkungen und Bedingungen der Lern-

fähigkeit, die dem Lernakt vorausgehen und erfahrungsunabhängig sind. Sie sind in der Eigenart des lernenden Subjekts begründet und müssen als genetisch bedingt angesehen werden. Solche Lerndispositionen werden deshalb als *angeboren* bezeichnet.

Betrachtet man diese Feststellungen hinsichtlich der Lebensweise einer Entenmutter mit ihren Jungen in ihrem natürlichen Lebensraum, erweisen sie sich als sehr zweckmässig. Zwar sind die Jungen Nestflüchter, d. h. sie können schon am ersten Lebenstag gewandt gehen, rennen, schwimmen, 10 m weit tauchen, springen, fressen und auch selbst Futter finden. Doch sie brauchen die Mutter vor allem zum Schutz gegen Kälte und Nässe sowie als Führerin in gefährlichen Situationen und zu geeigneten Futterplätzen. Da sie schon am Anfang des zweiten Lebenstages das Nest für immer verlassen, muss die Bindung an die Mutter rasch vor sich gehen. Schon auf dem Nest äussert sie ab dem zweiten Tag vor dem Schlüpfen der Jungen immer wieder leise die Führungslaute. Die Jungen bewegen sich unter und auf ihr, und auch die Mutter bewegt sich. Wenn sie dann alle zusammen das Nest verlassen, wobei die Mutter heftig lockend den Anfang macht und die Jungen nachfolgen, sind sie auch imstande, den Kontakt zur Mutterente zu halten, und zwar auf doppelte Weise. Stellen wir uns den Lebensraum, Gewässer mit pflanzenreichen Ufern, vor: Im freien Wasser folgen die Küken auch ohne ständigen Führungslaut der Mutter. Der visuelle Kontakt allein genügt. Doch im Pflanzendickicht ist er nicht möglich. Hier wird der Kontakt stimmlich gehalten, gegenseitiges Sehen ist dabei nicht nötig. Angesichts der natürlichen Situation wird deutlich, warum sich Prägung doppelt vollzieht, im Bereich des Sehens und des Hörens.

Nun lässt sich verstehen, was hinter der scheinbaren Selbstverständlichkeit steckt, dass sich junge Enten an ihre Mutter halten: Es ist dies das Ergebnis des Zusammenwirkens der angeborenen Fähigkeit, auf bestimmte Reize anzusprechen und, dadurch angestossen, damit verbundene Merkmale zu erlernen. Während der sensiblen Phase, einer Zeit besonderer Reaktionsbereitschaft und Lernfähigkeit, sprechen frisch geschlüpfte Jungtiere ohne vorangegangene Erfahrung, also angeborenermassen, auf Laut- und Bewegungsreize an, die von der Mutter ausgehen. Indem die Küken auf sie reagieren, prägen sie sich damit verbundene andere Reize ein, auf die sie dann auch weiterhin mit Annäherung reagieren. «Prägung der Nachfolgereaktion» ist also der Erwerbsvorgang für einen Auslösemechanismus der Nachfolgebereitschaft. Dessen Kern ist angeboren und sehr unbestimmt. Durch das Prägungslernen wird er mit Information ergänzt und damit eingengt, so dass nach Ablauf der sensiblen Phase nur mehr auf die gelernte Reizkonfiguration reagiert wird. Und auf etwas weiteres möchte ich noch hinweisen: Wie das Beispiel der Prägung der Nachfolgereaktion zeigt, kommt schon auf der Evolutionsstufe der Vögel Lernvorgängen durch Früherfahrung ganz elementare lebenserhaltende Funktion zu.

Hatten männliche wie weibliche Stockenten, die in ihrer Jugend gut auf den Menschen geprägt waren, im erwachsenen und geschlechtsreifen Zu-

stand Gelegenheit, auch mit Artgenossen zusammenzuleben, also in Wahlsituation, verpaarten sie sich mit einer gegengeschlechtlichen Ente. Sie verhielten sich also ganz normal. Ihre ungewöhnliche Jugendbindung hinterliess anscheinend keine Folgen. Sie bleiben dem Menschen gegenüber nur auffallend zutraulich. Wie wir sehen werden, ist dieser Sachverhalt keineswegs selbstverständlich. Hatten sie jedoch keine oder nur sporadische Gelegenheit, sich bei Artgenossen aufzuhalten, richteten sie sexuelle Verhaltensweisen auch auf den Menschen. Da es für sie keine andere, gleichwertige Wahl gab, wurde der Mensch auch zum Sexualobjekt. Im Fall der Wahlsituation zeigte sich jedoch trotz der Beziehung zum Menschen für die sexuell-sozialen Verhaltensweisen eine deutliche Bevorzugung des Artgenossen. Die Versuchstiere gaben die Nähe zum Menschen auf und lebten zusammen mit Artgenossen. Da sie sich sehr leicht auch weiterhin an den Menschen hätten halten können und ihn auch immer wieder aufsuchen, falls ihnen nur der ententypische Lebensraum besser behagt hätte als jener des Menschen, bleibt auf die Frage nach der Ursache für diese andere Wahl nur der Schluss auf einen inneren, nichtgelernten, angeborenen Faktor, der die sexuelle Präferenz des Artgenossen begründet. Damit wird auch verständlich, warum aus größeren Serien von Versuchstieren, die mit ihrer Nachfolgereaktion auf künstliche Attrappen geprägt waren, immer nur Tiere hervorgingen, die im erwachsenen Zustand ganz normal waren und sich von normal aufgewachsenen Enten nach bisherigen Methoden nicht unterscheiden liessen.

Auf diesen angeborenen, Artgenossenbevorzugung bedingenden Faktor weist auch eine weitere Feststellung hin. Je 3 Stockentenmännchen und -weibchen wurden einzeln in optischer und akustischer Isolierung gegen Tiere 9 Wochen lang aufgezogen, also bis zu einem Alter, in dem sich natürlicherweise eine Entenfamilie auflöst und die Jungen vollkommen ausgewachsen sind. Dann wurden die Enten im Versuchsgebiet in eine Population von etwa 100 Artgenossen, Enten und Erpel, und mindestens ebenso vielen Enten anderer Arten freigelassen. Zunächst erwiesen sich die Versuchstiere sozial stark geschädigt. Sie waren sehr ängstlich und verwickelten sich leicht in Kämpfe oder sie standen abseits. Im Verlauf von einigen Monaten jedoch war dieser Mangel behoben. Bis zum nächsten Frühling waren alle Versuchstiere ganz normal mit Artgenossen verpaart. Es war nicht beobachtet worden, dass sie sich für Enten anderer Arten interessiert hatten, was man angesichts der artlichen Zusammensetzung der Population hätte erwarten müssen, wenn sie ohne Präferenz der eigenen Art reagiert und geworben hätten.

Diese Feststellungen werden mit einer genaueren und differenzierteren Aussage durch das Ergebnis einer anderen Untersuchung ergänzt, die von der Frage ausging, wie reagieren Stockentenmännchen ohne gelernte diesbezügliche Information auf morphologische und Verhaltensmerkmale gleich- und gegengeschlechtlicher Artgenossen und nächstverwandter Formen. Um die Lernmöglichkeiten auszuschliessen, wurden die Versuchstiere einzeln isoliert aufgezogen und so bis zum Test im nächsten Frühling gehalten. Dann wurden sie einem Wahltest unterworfen, bei dem ihre

Reaktionen auf jeweils vier gleichzeitig gebotene Wahlobjekte verschiedener Typen registriert wurden. Insgesamt wurden folgende Wahlobjekte angeboten: jeweils Männchen und Weibchen von Artgenossen, von weissen und schwarzen Hausenten, die von der Stockente abstammen und nur hinsichtlich der Gefiederfarbe unterschieden sind und von Australischen Augenbrauenenten, die verwandtschaftlich der Stockente sehr nahestehen und nahezu identisches Verhalten zeigen. In der Gefiederfärbung sind sie jedoch geschlechtlich vollkommen monomorph, d. h. nicht unterscheidbar und Stockentenweibchen ähnlich. Augenbrauentenerpel stellen also einen Typ dar, der äusserlich einem Stockentenweibchen sehr ähnelt, im Verhalten aber einem Stockentenerpel entspricht. Den Gegentyp stellen kastrierte Stockentenweibchen dar, die äusserlich bis auf die Schnabelfarbe völlig einem Erpel gleichen, im Verhalten aber nichts Männliches, vielmehr schwach weibliches Verhalten zeigen. Diese Typen wurden nach einem Plan geboten, der Verfälschungen des Ergebnisses durch Lernen während der Versuchsabfolge weitgehend ausschloss und die Reaktionen auf diese Typen in qualitativer und quantitativer Hinsicht klassifizierbar machte. Mehrfache Wiederholung der Ergebnisse mit verschiedenen Wahlobjekten eines Typs schloss individuelle Bevorzugung aus. Das Ergebnis dieser viel Geduld erfordernden Versuche ist rasch mitgeteilt: Erfahrunglose Stockentenerpel reagieren auf das bunte Prachtkleid des Artgenossen aggressiv. Dass nicht etwa männliches Verhalten dafür der Grund ist, sieht man an der gleichen Reaktion gegenüber den männlich aussehenden kastrierten Stockentenweibchen, die keine Spur männlichen Verhaltens zeigen, im Gegenteil schwach weibliches. Umgekehrt wird auf das braune Weibchenkleid mit freundlichem, nicht aggressivem und sexuellem Verhalten reagiert, auch wenn solch ein weibchenhaft aussehendes Tier ein Augenbrauentenmännchen ist! Die geschlechtsspezifische Reaktion auf die optischen Auslöser des Artgenosengefieders ist also angeboren und braucht nicht gelernt zu werden. Selbstverständlich bedeutet dieses Versuchsergebnis nicht, dass Verhalten für das Erkennen des Geschlechts keine Rolle spielt. Nur unter den speziellen Versuchsbedingungen war dieses lediglich von untergeordneter Bedeutung.

Nach diesen experimentellen Befunden ist also ein Stockentenmännchen ohne vorangegangenes entsprechendes Lernen, ohne diesbezügliche Informationsaufnahme aus der Umwelt fähig, in der Verpaarungssituation Artgenossen zu bevorzugen. Man wird deshalb um so mehr über das Ergebnis grösserer Serien von Experimenten erstaunt sein, in denen jeweils ein Stockentenküken gleich nach dem Schlüpfen oder innerhalb der ersten Tage mit einem Küken einer anderen Anatidenart zusammengesetzt und unter Isolation gegenüber anderen Tieren aufgezogen wurde. In anderen, hiezu parallelen Versuchen wurde gleich nach dem Schlüpfen ein Stockentenküken zu einer führungsbereiten Entenmutter einer anderen Art gesetzt und allein von dieser aufgezogen. Solche Tiere wuchsen also mit einer andersartigen Stiefmutter auf, diejenigen des ersten Versuchstyps mit einem Stiefgeschwister. Nach 40, 50 oder 60 Tagen wurden die

Tiere auf den Versuchssee gebracht, wo sie, je nach Alter, noch einige Wochen zusammenhielten, etwa bis zum Alter von 8–10 Wochen, in dem sich auch eine normale Familie auflöst. Sie waren nun selbständig lebensfähig und blieben auch im flugfähigen Zustand wegen regelmässiger Fütterung am Ort. Auf dem Versuchssee lebten sie in der oben erwähnten Population von 200–300 Tieren frei in einer Wahlsituation zwischen Artgenossen, Enten derselben Art, mit der sie aufgezogen worden waren, und anderen dritten Arten. Alle Tiere waren farbig beringt, um individuell erkannt werden zu können. Regelmässig wurden sie beobachtet und vor allem hinsichtlich ihrer Verpaarungsaktivitäten überwacht. Gegenüber den geschilderten Versuchsergebnissen besteht die Überraschung nun darin, dass sich die Mehrzahl, nämlich 64% der männlichen Versuchstiere, mit einem Partner der Art – keineswegs mit demselben Individuum, das war der weniger häufige Fall – zu verpaaren suchten oder verpaarten, mit dem sie aufgewachsen waren. Alle normal mit Artgenossen aufgewachsenen Kontrolltiere verpaarten sich dagegen ausschliesslich mit Artgenossen. Der Verpaarungserfolg hing natürlich von der Bereitschaft des gewählten Partners ab. Und dieser war keineswegs immer bereit, eine Bindung mit einem andersartigen Tier einzugehen. Darum zählte hier als Versuchsergebnis schon der Versuch der Verpaarung, also das Interesse und Werben um ein bestimmtes Individuum.

Mit andersartigen Entenpartnern aufgewachsene Stockentenerpel wählen also als sexuell-sozialen Partner Tiere der Art, die sie in ihrer Jugend kennengelernt haben. Wir nennen diese Erscheinung deshalb *Prägung sexuell-sozialer Reaktionen* oder kurz *Sexualprägung* gegenüber der Nachfolgeprägung. Was haben nun die beiden miteinander zu tun? Man könnte meinen – vielfach wird das auch tatsächlich so angenommen –, die erstere sei mit letzterer einfach schon gegeben. Um diese Frage zu entscheiden, wurden Versuche unternommen, bei denen jeweils ein frisch geborenes männliches Stockentenküken zu einer führungsbereiten weissen Hausentenmutter gesetzt wurde, auf die sie sich sehr gut prägten, so dass sich ein ganz normales Bild einer Ente mit ihrem Jungen bot. Eine Mutter wurde bei diesen Versuchen ausschliesslich deshalb verwendet, weil nur sie von Anfang an das endgültige Bild des Prägungsobjektes bietet. Stiefgeschwister dagegen entwickeln erst allmählich die endgültigen Merkmale, wobei man nicht genau sagen kann, wann sie für den Prägungspartner gegeben sind. Denn nach 5 oder 10 Tagen schon, nachdem die Nachfolgeprägung auf jeden Fall gut ausgebildet und die sensible Phase dafür abgeschlossen war, wurden die Jungen von ihren Müttern entfernt und nun in Isolation aufgezogen und gehalten bis zum nächsten Frühling. Jetzt, in ihrer ersten Verpaarungsperiode, wurden sie einem Wahltest zwischen einem Stockenten- und einem weissen Hausentenweibchen unterworfen. Sie zeigten keine Präferenz für die weisse Ente. Die sehr wohl ausgebildete Nachfolgeprägung hinterliess also keine bleibende Wirkung. Dies war erst bei jenen Versuchstieren der Fall, die 30 Tage und länger bei der Stiefmutter oder einem Stiefgeschwister waren. Sexualprägung ist also keineswegs die Konsequenz guter Nachfolgeprägung und mit ihr

hinsichtlich des Zustandekommens nicht identisch. Für sie ist zumindest eine längere Prägungszeit erforderlich.

Weitere Versuche machten die Verhältnisse noch klarer. Stockentenküken, die zunächst mehr als 5, ja bis zu 20 Tage mit Artgenossen gehalten und dann auch zu einem andersartigen Partner gebracht wurden, erwiesen sich als prägbar, wenn auch weniger gut. Wir können also feststellen: Die Nachfolgeprägung, die bis etwa zur 25. Lebensstunde erfolgen kann, ist mit Sicherheit keine notwendige Voraussetzung für die Sexualprägung. Deren sensible Phase erstreckt sich über mehrere Wochen. Was die natürlichen Verhältnisse betrifft, liegt ihr Ende auf jeden Fall zur Zeit der natürlichen Familienauflösung, also etwa um den 60. bis 70. Lebens- tag.

Man wird nun fragen, wie lange die verhältnismässig langsam zustandekommende Sexualprägung anhält. Wie langjährige Erfahrung gezeigt hat, hält sie lebenslang. Dabei ist zu betonen, dass vorhandene achtjährige Versuchstiere, die immer noch geprägt reagieren, weitaus älter sind als das im allgemeinen bei Stockenten in freier Wildbahn der Fall ist. Hier sind Tiere mit 4 Jahren schon selten.

Bemerkenswert sind die Feststellungen zur Frage, ob die Sexualprägung im Laufe der Zeit abnimmt und schwächer wird. Das kann man deshalb nicht entscheiden, weil, wie sich immer wieder gezeigt hat, die Tiere unterschiedlich reagieren können. Wenn bei einem zunächst geprägt reagierenden Erpel eine artgemässe Verpaarung mit einem Weibchen der eigenen Art folgt, kann darauf durchaus wieder eine prägungsgemässe Verpaarung folgen. Solch ein Wechsel kann sogar mehrmals stattfinden. Es gibt sogar zahlreiche Fälle von Tieren, die zwar unter Prägungsbedingungen aufgewachsen waren, bei der Erstverpaarung aber einen Artgenossen wählten. Nach einigen Wochen oder Monaten wurden sie von ihrem Partner getrennt und in eine neue Wahlsituation gebracht. Nun wählten sie prägungsgemäss. Sogar nach mehrfacher Ehe mit einem Artgenossen kann die Prägung erstmals bzw. wieder auftreten. Reagiert also ein unter sexuellen Prägungsbedingungen aufgewachsenes Tier nicht mehr geprägt, kann man nie sagen, ob die Prägung auch wirklich verschwunden ist. Diese Erscheinung wird uns noch beschäftigen.

Um die Grenzen der Sexualprägarkeit zu erforschen, wurden als Prägungsobjekte, also als Stiefgeschwister oder -mütter, Arten gewählt, die über die ganze Enten-/Gänse-Verwandtschaft (Anatiden) verteilt sind, darüber hinaus aber auch gänzlich nicht verwandte, d.h. im Verhalten und den anderen Merkmalen recht unähnliche Arten wie Hühner und Blässhühner. Letztere haben mit Hühnern nichts gemeinsam ausser den Namen. Sie gehören zu den Rallen. Auch Enten sind sie ganz unähnlich. Nur hinsichtlich ihrer Bedürfnisse an den Lebensraum stimmen sie mit diesen überein. Es ergab sich folgendes: Intraspezifische Prägung, also Prägarkeit auf Farbrassen ein und derselben Art, ist leicht möglich, wie Prägungsversuche auf weisse und schwarze Hausenten zeigten. Ebenso interspezifische Prägung, wie sich aus Versuchen mit mehr als einem Dutzend in- und ausländischer Vertreter der Gattung *Anas* ergab. Diese

Arten unterscheiden sich von der Stockente grossenteils morphologisch und ethologisch sehr beachtlich. Aber auch auf Vertreter anderer Gruppen der sehr weiten Anatidenverwandtschaft, wie Tauchenten (Aythyini), Brandenten (Tadornini), Braut- und Türkenenten (Cairinini) und auf Gänse als der fernsten Verwandtschaftsgruppe, lassen sich Stockentenerpel sehr gut prägen. Und auch das Umgekehrte ist der Fall. Sexuelle Prägung ist also unter Anatiden allgemein verbreitet. Anders waren die Ergebnisse bei Prägungsversuchen auf Vertreter nicht verwandter Vogelgruppen. Hier waren die Ergebnisse sehr viel schlechter oder ganz negativ. Damit zeigte sich die taxonomische Ordnung als eine deutliche Grenze sexueller Prägnanz für Stockenten, nicht jedoch umgekehrt! Diese genaue Bestimmung muss man machen. Hähne sind nämlich auf Enten leicht sexuell prägnant – und auch auf den Menschen.

Sexuelle Prägung vollzieht sich also nicht gewissermassen auf einer Tabula rasa, vollkommen ins Leere hinein. Diese spezielle Lernfähigkeit unterliegt art- und verwandtschaftsgruppengebundenen Einschränkungen, die in den Tieren selbst ihren Grund haben und nicht aussenbedingt sind. Denn bei den Prägungsaufzuchten Stockentenerpel-Hahn wurden beide Tiere gleich behandelt. Die Sexualprägung ereignet sich als Festlegung des späteren Partners gewissermassen in einen angeborenen Rahmen hinein, der bei Enten hinsichtlich des Fortpflanzungspartners so eng ist, dass die Merkmale von Hühnern, Rallen und auch des Menschen nur schlecht hineinpassen. Bei Hähnen ist er dagegen so weit, dass Sexualprägung auf Enten und Menschen unschwer möglich ist. In einem anderen Funktionskreis, bei der Nachfolgeprägung, ist er jedoch auch bei der Stockente sehr weit: Entenküken lassen sich ohne weiteres und sehr gut auf den Menschen als Ersatzmutter prägnant. Mit dieser Erkenntnis lässt sich nun auch verstehen, warum die in ihrer Jugend sehr gut auf den Menschen fixierten Stockenten als Erwachsene in der Verpaarungssituation Artgenossen vorziehen. Die Merkmale des Menschen passen schlecht in den angeborenen Rahmen des Geschlechtspartners. Vermutlich sind es angeborene Reaktionsfähigkeiten auf Merkmale des Artgenossen, die diesem «Rahmenphänomen» zugrunde liegen.

Dies dürfte auch die Erklärung dafür sein, warum Stockentenweibchen keine sexuelle Prägung zeigten. Denn alles bisher über sexuelle Prägung Gesagte betraf nur Stockentennännchen. Während bei der Nachfolgeprägung keinerlei Unterschied zwischen Männchen und Weibchen besteht, ist dieser hinsichtlich sexuell-sozialer Prägung sehr deutlich: Kein einziges der zahlreichen, unter gleichen Prägungsbedingungen wie die Erpel aufgezogenen und für die Verpaarung unter den geschilderten Wahlbedingungen gehaltenen Stockentenweibchen verpaarte sich mit einem Tier der Prägungsart oder überhaupt einem Tier einer anderen Art. Und dies, obgleich in zahlreichen Fällen auf Stockente geprägte Erpel anderer Arten sehr intensiv um Stockentenweibchen warben und hinter einem bestimmten Individuum oft monatelang her waren. Stockentenweibchen zeigten in nur wenigen Fällen kurze Ansätze der Reaktion auf die jeweilige Prägungsart zu Beginn der sexuell aktiven Zeit, als sie noch sehr jung

waren und man sich fragen musste, wie weit sie verhaltensmässig schon voll reif waren. Bei einigen anderen Arten wie unseren Schnatterenten oder den Südamerikanischen Krickenten sind dagegen auch die Weibchen sexuell prägar, bei den meisten der einheimischen Entenarten jedoch nicht oder nur sehr schlecht. Erst weitere Versuche, die zu schildern den hier gegebenen Rahmen sprengen würde, machten eindeutig klar, dass auch bei den Weibchen der Stockente die sexuelle Prägung voll vorhanden ist, aber normalerweise nicht in Erscheinung tritt.

Nur 64% der männlichen Stockentenerpel reagierten in den Freilandwahlversuchen geprägt. Was machten die restlichen 36%? Würde man annehmen, die ganze Information hinsichtlich des Sexualpartners müsse in der Jugend gelernt werden und diese Tiere hätten nichts gelernt, da sie sich nicht geprägt verhielten, müssten sie sich mit ihren Verpaarungsreaktionen statistisch zufällig auf die vorhandene Population verteilen. Das ist jedoch nicht der Fall. Sie interessierten sich fast ausschliesslich für Artgenossen. Für Tiere also, die unter sexuellen Prägungsbedingungen aufgewachsen sind, besteht somit die Alternative: Verpaarung entweder mit der Prägungsart oder mit Artgenossen, nicht jedoch mit dritten anderen Arten. Da das Restdrittel der nicht geprägt reagierenden Versuchstiere in der Phase der Sexualprägung Artgenossen nicht kennengelernt hatte, bleibt als Erklärung für diese so auffällige Bevorzugung des Artgenossen bei der Verpaarung wiederum nur der Schluss auf einen angeborenen Faktor, der dies bewirkt. Das Ergebnis mit diesen Tieren stimmt also mit den Ergebnissen der früher erwähnten menschengepägten und der isoliert aufgezogenen Versuchstiere bestens überein.

Damit sind wir auf die wichtige Frage nach den Bedingungen für das Inerscheintreten der Sexualprägung gestossen. Der angeborenen, im Erbgut gespeicherten Information über den Artgenossen steht also die durch prägende Jugenderfahrung erworbene Information antagonistisch gegenüber: die erste zieht zum Artgenossen hin, die zweite zur Prägungsart. Es kommt jeweils auf das Kräfteverhältnis dieser nach verschiedenen Seiten ziehenden Faktoren an: Überwiegen jene auf der Seite des Angeborenen, verpaart sich das Versuchstier mit einem Artgenossen, wiegt die andere Seite schwerer, reagiert das Tier geprägt. Diese Betrachtung hat nun aber nur theoretische Gültigkeit für das, was tatsächlich zu beobachten ist. Denn ein handelndes Tier steht normalerweise immer in einem Reiz-Reaktions-Zusammenhang. Es reagiert in ganz bestimmter Weise auf diese Reize, mit seiner Natur, um den Terminus der einführenden Überlegung zu gebrauchen. Was wir betrachtet haben, ist nur die Beschaffenheit des Subjektes, das nun auf Reize der Objekte reagiert, es ist die Beschaffenheit des Empfängers, der die Signale verschiedener Sender verarbeitet und darauf basierend antwortet. Er tritt in Resonanz mit den Signalen, d. h., in der Reaktionsantwort liegt das Verarbeitungsprodukt der qualitativ und quantitativ unterschiedlichen Signale und der Empfängereigenschaften vor. Für das Verständnis dessen, was tatsächlich zu beobachten ist, kommt es also auch ganz wesentlich auf die Reizsituation an, auf die reagiert wird.

Damit wird nun verständlich, warum der Prägungserfolg unter verschiedenen Bedingungen, wie etwa bei Haltung im Käfig gegenüber Leben im Freiland-Versuchsbiotop, nicht immer gleich ist. Entscheidend ist die soziale Situation, in der ein Versuchstier lebt, d. h. die artliche Zusammensetzung, die Grösse und die Struktur der Population. Es macht einen Unterschied aus, ob viele oder nur wenige Artgenossen oder Individuen der Prägungsart vorhanden sind und vor allem, wie viele Männchen und Weibchen und wie viele noch Unverpaarte gegenüber Verpaarten einerseits die angeborene Tendenz zum Artgenossen oder andererseits die geprägte Tendenz hin zur Prägungsart ansprechen. Wiederholt wurde z. B. beobachtet, wie ein Stockentenweibchen einen an der Prägungsart interessierten Stockentenerpel so lange umwarb, bis dieser mit ihr eine Ehe einging. Er wurde also von ihr zum Normalen verführt. So spielt auch der Zufall, etwa in Form einer der Verpaarung vorangehenden individuellen Bekanntschaft, die z. B. durch gleiches Alter bedingt sein kann, eine wichtige Rolle für die jeweilige Verpaarung. Es sind also auch die Erfahrungen nach der Prägungszeit für eine konkrete Verpaarung bedeutsam, nicht jedoch, jedenfalls nicht in vergleichbarer Masse, über längere Zeit hinweg, wie das gerade für die Prägung typisch ist.

Zur Veranschaulichung der Kräfteverhältnisse, die für die tatsächliche Verpaarung eines experimentell fehlgeprägten Tieres massgeblich sind, bietet sich das Modell der Waage an. Die eine Seite des Waagebalkens repräsentiert die Seite des Angeborenen, die andere die der Prägung. Beide stehen so in einem antagonistischen Verhältnis zueinander. Auf beide Seiten wirken die verschiedenen, eben besprochenen Kräfte ein. Die einen verstärken das Gewicht auf der Seite des Angeborenen, die anderen auf der Seite der Prägung. Vom Gesamtverhältnis der beiden Seiten hängt es dann ab, wie das Tier reagieren wird. Dabei ist zu beachten, dass auch das Grössenverhältnis des Angeborenen gegenüber der jeweiligen Prägung, also gewissermassen die Länge des Waagebalkens auf beiden Seiten, zumindest von Tier zu Tier, nicht immer dasselbe ist. Die Nichtprägbarkeit der weiblichen Stockente dürfte entsprechend dieser Vorstellung dadurch zu erklären sein, dass bei ihr das Angeborene viel stärker entwickelt ist als bei den Männchen, so dass es jede Prägung überwiegt.

Entsprechend diesen Vorstellungen habe ich von einem «*Wägeprinzip*» gesprochen, das bei der Beurteilung der Verpaarungsreaktion anzuwenden ist. Danach muss dreifach unterschieden werden: zunächst das Kräfteverhältnis des Angeborenen zum Geprägten, dann die jeweilige Summe der Faktoren, die auf die eine bzw. auf die andere Seite verstärkend (etwa wenn ein Verpaarungsobjekt wirbt usw.) oder vermindernd (bei schlechten Erfahrungen mit den Verpaarungsobjekten bestimmter Art) wirken, und schliesslich das sich daraus ergebende Gesamtkräfteverhältnis der einen zur anderen Seite.

Man wird vielleicht den Einwand machen, diese Verhältnisse träfen nur bei künstlich pathologisch gemachten Tieren zu. Das ist richtig und falsch zugleich. Richtig ist es insofern, als bei einem natürlich aufgewachsenen Erpel die Verhältnisse praktisch sehr einfach sind. Die sexuell prä-

gende Wirkung der artgleichen Mutter und der ebensolcher Geschwister fällt mit der angeborenen Bevorzugung des Artgenossen zusammen. Solch ein Individuum wird sich nur für Artgenossen interessieren. Die Prägung hat hier nur die Funktion einer Verstärkung der angeborenen Präferenz des Artgenossen, wohl auch die einer präziseren Kenntnis desselben. Denn auf diese Weise könnten Rassenunterschiede selektioniert werden, wofür einiges aus der Erfahrung spricht. Sexualprägung wäre damit für die Evolution wichtig. Jedenfalls aber stellt sie eine zweite Sicherung gegen Artbastardierung dar, hat also eine sehr wichtige arterhaltende Funktion. Denn Hybridisation würde den Untergang der Art, d.h. spezialisierten, angepassten Lebens bedeuten. Es scheint mir eine interessante Feststellung, dass auch Lernphänomene diesem elementaren Naturzweck dienen. Damit sind wir an dem Punkt, wo obiger Einwand falsch ist. Denn es kann kein Zweifel bestehen, dass die aufgezeigte Struktur der Verhaltensorganisation auch ohne Fehlprägung vorhanden ist. Letztere ist nur das gewissermassen technisch notwendige Hilfsmittel, um verborgene Verhältnisse sichtbar zu machen. Ohne experimentellen Eingriff mit dem Ergebnis künstlich erzeugter pathologischer Verhältnisse könnten wir nur sagen, es ist eine Erfahrungstatsache, dass Stockentenmännchen sich immer mit einem Weibchen der eigenen Art verpaaren und umgekehrt. Wir stünden immer noch vor diesem Rätsel und würden vergeblich fragen: «Warum?»

Die Verhaltensforschung erregt heute sehr starkes und allgemeines Interesse. Warum? Ihre Ergebnisse wurden zumeist an Tieren gewonnen. Dennoch bezieht sie das interessierte Publikum meist mehr oder weniger auch auf den Menschen. Nicht ganz zu unrecht! Denn der Gedanke der Evolution, der durch die Ergebnisse von mehr als hundertjähriger, breit angelegter und weltweit durchgeführter biologischer Forschung praktisch allgemeine Anerkennung gefunden hat und zur Grundlage unseres Naturverständnisses geworden ist, bedeutet, dass die Ergebnisse der mit Tieren arbeitenden Verhaltensforschung an real verwandten, d.h. ähnlichen Lebensformen gefunden wurden. Damit ist aber auch schon gesagt, dass solche Ergebnisse nicht einfach unbesehen auf den Menschen übertragen werden dürfen. Für die Berechtigung dazu kann immer nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit bestehen, die der Laie oft nicht beurteilen kann. Letzten Endes muss immer unmittelbar geprüft werden, wie die Verhältnisse beim Menschen tatsächlich liegen. Es kann nun aber, wie wir durch Psychologie, Tiefenpsychologie und Psychiatrie wissen, kein Zweifel bestehen, dass die Eigenart und Reaktionsweise des einzelnen Menschen durch seine Früh- und Jugenderfahrungen sehr stark bestimmt werden. Ich möchte hier an den einleitenden Gedanken erinnern. Der Mensch ordnet sich mit dem, was wir von ihm wissen, aufs allerbeste in das Bild ein, das wir uns heute von der belebten Natur machen. Das berechtigt, *Verhältnisse bei Tieren als mögliche Modellfälle für Teilbereiche menschlicher Wirklichkeit* zu betrachten. Deshalb dürfen wir auch Folgerungen mit einer gewissen Allgemeingültigkeit ziehen: *Es kommt darauf an, dass sich Anlage und Umwelt entsprechen.* Letztere in unvergleichlicher Masse

verändern zu können und damit die Fähigkeit zu haben, sie zu gestalten oder bloss zu zerstören, gehört bekanntlich zur Eigenart des Menschen. Das weltweite, durch die industrielle Produktion und ihre Konsumfolgen bedingte Problem der Umweltverschmutzung und -zerstörung, das, so wie es heute vor allem gesehen wird, hauptsächlich seine körperlichen Gesundheitsbedürfnisse betrifft, gibt es genauso, nur schwerer fassbar, für den Verhaltensbereich und dessen Entwicklung, für die seelische Gesundheit des Menschen. Das psychische Umweltproblem ist schwerer fassbar, weil die Ursache nicht so leicht in der Wirkung erkennbar ist, weil diese beiden zeitlich oft weit auseinander liegen, weil die Ursache einen Teil unseres Selbst, unsere Subjektivität verändert und dadurch die Diskrepanz zwischen der erfahrenen Formung und der gegebenen Anlage in unserer Natur nur als Spannung, Unbehaglichkeit oder als Krankheit wahrgenommen wird. Zum Schluss noch eine Feststellung als Gedankenanstoss: Fehlgeprägte Stockentenerpel sind in vielen Fällen auffällig aktiver als normale Tiere, und dennoch können sie ihre fremdartlichen Partner nicht gewinnen, weil es diesen ihre Natur verbietet. Wären diese Tiere Menschen, ich glaube nicht, dass sie sich recht *glücklich* fühlten.