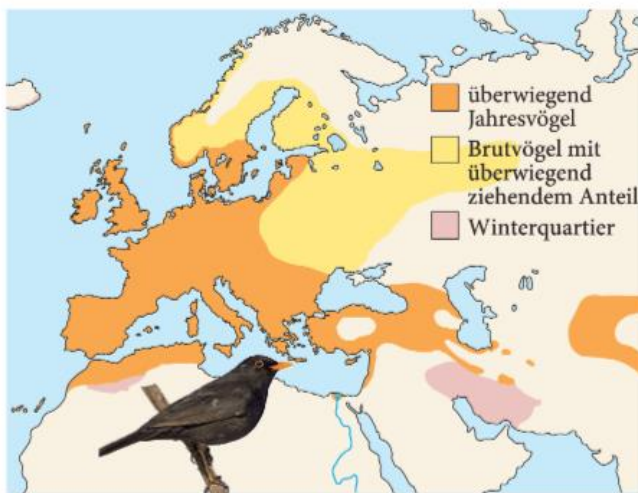
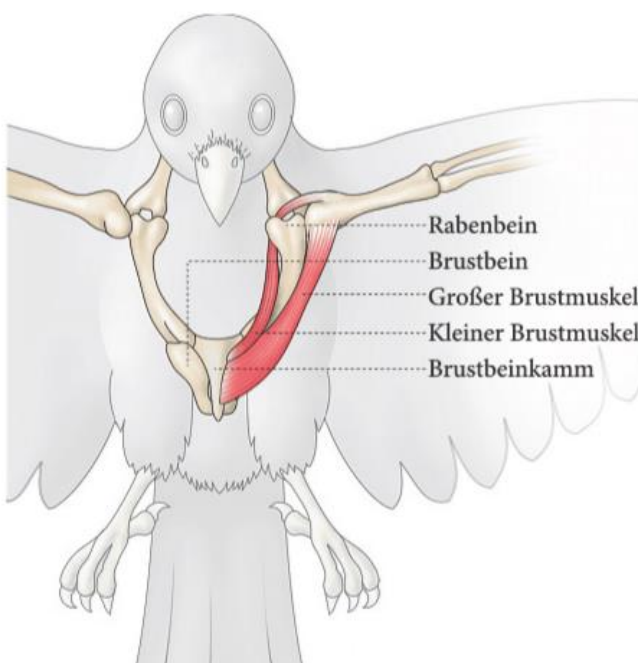




106.1 Amsel im Winter. A in Deutschland; B in Afrika



106.2 Verbreitungsgebiet der Amsel



106.3 Flugmuskulatur der Amsel

## 1.2 Proximate und ultimate Ursachen des Verhaltens

Nur ein Teil der Amseln bleibt über den Winter in ihrer Brutheimat (Abb. 106.1). Der andere Teil zieht in den Süden. Der Anteil der ziehenden Vögel ist regional unterschiedlich. Während in Finnland etwa 90 Prozent der Amseln gen Süden ziehen, sind es in Mitteleuropa nur 25 Prozent (Abb. 106.2).

Die Frage, wie ein bestimmtes Verhalten funktioniert, führt zu den **proximaten Ursachen** (lat. *proximus*, nächste) oder Wirkursachen. Das sind die Faktoren, die ein Verhalten unmittelbar ermöglichen, also auslösen und steuern. Die Veränderungen der Tageslichtdauer im Jahresverlauf beeinflusst die innere Uhr der Amseln. Dies wirkt sich auf ihren Hormonhaushalt aus. Die Änderung im Hormonhaushalt löst letztlich den Vogelzug aus. Den Zusammenhang von Verhalten und hormonellen Mechanismen untersucht die biologische Teildisziplin der **Ethoendokrinologie**.

Während des Vogelzugs ermöglichen die vom Gehirn gesteuerten Flugmuskeln den Flügel Schlag. Der große Brustmuskel sorgt für den Flügelabschlag, der kleine Brustmuskel für den Aufschlag (Abb. 106.3). In der Nacht ziehende Vögel orientieren sich an den Sternen beziehungsweise am Erdmagnetfeld, welches sie mit Hilfe ihres Magnetsinnes wahrnehmen können (→ S. 90). Die Teildisziplin der Biologie, die sich mit den neurologischen Mechanismen des Verhaltens beschäftigt, ist die **Neuroethologie**. Zusammen mit der Ethoendokrinologie bilden diese zwei Teildisziplinen den Bereich der **Verhaltensphysiologie** (Abb. 107.1).

Zu den proximaten Ursachen gehört auch die Frage, wie sich Verhaltensweisen im Laufe des Lebens eines Individuums entwickeln. Ob eine Amsel gen Süden zieht oder nicht ist angeboren. Zugrichtung und -dauer sind bei Zugvögeln ebenfalls angeboren. Mit den genetischen Grundlagen des Verhaltens beschäftigt sich die **Verhaltensgenetik**. Verhalten kann aber auch erlernt sein. Sofern junge Störche oder Kraniche zusammen mit älteren Tieren fliegen, lernen sie auf ihrem ersten Flug gen Süden gute Rastplätze kennen.

Die Frage nach den evolutionsbiologischen Zusammenhängen führt zu den **ultimaten Ursachen** (lat. *ultimus*, der entfernteste) oder Zweckursachen. Sie erklären, warum sich gerade dieses **Verhalten in der Evolution durchgesetzt** hat. Untersuchungen an Am-



seln zeigten, dass der Energieverbrauch nicht-ziehender Vögel in einer kühlen Nacht etwa genauso hoch ist wie der von ziehenden Vögeln bei zwei bis drei Stunden Flug. Gerade im Winter verursacht die Aufrechterhaltung der Körpertemperatur einen hohen Energie- und damit Nahrungsbedarf. So kann der Gesamtenergiebedarf zur Überdauerung der kalten Nächte den Energiebedarf des Vogelzuges übersteigen. Gleichzeitig herrscht in der kargen Winterzeit Nord- und Mitteleuropas Nahrungsknappheit für die Vögel. Die Energiezufuhr über die Nahrung kann geringer sein als der Energiebedarf, so dass die Gesamtbilanz negativ ist. Zugvögel umgehen das Problem der Nahrungsknappheit, indem sie in wärmere Regionen mit einem größeren Nahrungsangebot fliegen.

Im Zuge der Klimaerwärmung nimmt der Anteil sesshafter Amseln in Mitteleuropa zu. Die milden Winter erhöhen nicht nur ihre Überlebenschancen, sondern auch die Fortpflanzungschancen im Frühjahr. Sie können nämlich die Brutreviere bereits im Winter ohne Konkurrenz durch ziehende Amseln besetzen (Abb. 107.2). Die Qualität des Reviers ist für die Partnerwahl von großer Bedeutung. Durch die milden Winter vermehren sich sesshafte Amseln also weitaus erfolgreicher als ziehende. Der Anteil sesshafter Amseln steigt deshalb im Laufe der Generationen. Ultimate Faktoren, die ein Verhalten begünstigen, erhöhen also den **Überlebens- und damit auch Fortpflanzungserfolg: die Fitness**. Verhaltensweisen werden sich in der Evolution durchsetzen, wenn der Nutzen einer Verhaltensweise für das Überleben und die Fortpflanzung eines Individuums höher ist als die

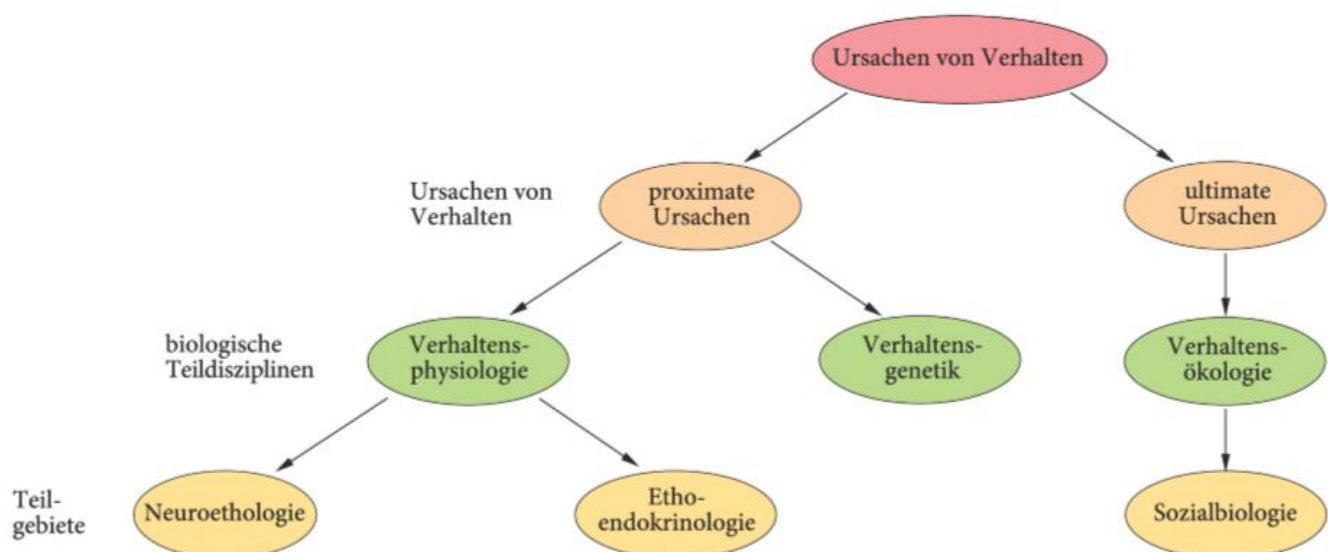


107.2 Amsel bei der Brutpflege

Kosten. Die Kosten sind die Energiemengen, die Lebewesen für die jeweilige Verhaltensweise aufwenden müssen. So müssen ziehende Amseln große Energiemengen für den Vogelzug bereitstellen. Amseln, die in Deutschland überwintern, müssen mehr Energie bereitstellen, um die Körpertemperatur aufrechtzuerhalten. Kosten und Nutzen hängen also stets von den Umweltbedingungen ab, denen ein Lebewesen ausgesetzt ist. Mit **Kosten-Nutzen-Analysen** von Verhaltensweisen beschäftigt sich die **Verhaltensökologie**.

An der Aufzucht der Jungen beteiligen sich beide Amsel Eltern. Durch die Kooperation der Eltern erhöht sich der Fortpflanzungserfolg und damit die Fitness. Die **Soziobiologie** ist das Teilgebiet der Verhaltensökologie, das sich mit dem Sozialverhalten von in Gruppen lebenden Tieren beschäftigt.

- 1 Fassen Sie proximate und ultimate Faktoren des Zugverhaltens bei Amseln tabellarisch zusammen.



107.1 Erklärungsansätze für Verhalten