

**Zeitschrift:** Schweizer Archiv für Tierheilkunde SAT : die Fachzeitschrift für Tierärztinnen und Tierärzte = Archives Suisses de Médecine Vétérinaire ASMV : la revue professionnelle des vétérinaires

**Herausgeber:** Gesellschaft Schweizer Tierärztinnen und Tierärzte

**Band:** 134 (1992)

**Heft:** 1

**Artikel:** Grundlagen der Verhaltensontogenese : ein Beitrag zur Genese von Verhaltensstörungen

**Autor:** Stauffacher, M.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-588845>

### **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:** 18.03.2025

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

# GRUNDLAGEN DER VERHALTENSONTOGENESE – EIN BEITRAG ZUR GENESE VON VERHALTENSTÖRUNGEN

M. STAUFFACHER

## ZUSAMMENFASSUNG

Der Prozess der Ontogenese des Verhaltens erfolgt epigenetisch, d. h. aus der jeweilig aktuellen Wechselwirkung zwischen Phänotyp, aktivierten Genen und Umwelt im Rahmen der phylogenetisch entstandenen Reaktionsnorm. Vor allem während des postembryonalen Lebens bestimmen Lernprozesse wie Gewöhnung, klassische und operante Konditionierung, Nachahmung, Lernen durch Einsicht und Prägung die Verhaltensontogenese wesentlich mit.

Aufgrund der restriktiven Haltungsbedingungen bei landwirtschaftlichen Nutztieren und Labortieren wird unter Berücksichtigung von neurophysiologischen Befunden postuliert, dass sich Verhaltensstörungen ätiologisch zum einen auf eine veränderte Vernetzung und Differenzierung im Gehirn zurückführen lassen, die während der frühen Ontogenese entstanden ist (Deprivationsschäden, Prägungsschäden → z. B. Handlungen am inadäquaten Objekt). Zum andern können Verhaltensstörungen auch direkte Auswirkung einer Dysfunktion im ZNS sein: Die Tiere versuchen erfolglos, sich durch Änderung ihres Verhaltens an die starre und unvermeidbare künstliche Haltungsumgebung anzupassen und entwickeln infolge andauernder neuronaler Unter- bzw. Überforderung Bewältigungs-Strategien, die maladaptiv sind (z. B. Bewegungsstereotypien, erlernte Hilflosigkeit).

Für eine erfolgreiche Prävention von Verhaltensstörungen ist die Erforschung der Genese von Störungen ebenso unabdingbar wie die Untersuchung der Ontogenese des Normalverhaltens. Nur so können tiergerechte Aufstallungsformen entwickelt werden, in denen trotz restriktiver Haltung Reize und Strukturen so geboten werden, dass sich die Tiere schadensfrei entwickeln, erhalten und fortpflanzen können.

**SCHLÜSSELWÖRTER:** Verhaltensontogenese – Ethologie – Entwicklung von Verhaltensstörungen – landwirtschaftliche Nutztiere – Labortiere

## BASICS OF BEHAVIOUR ONTOGENY – A CONTRIBUTION TO THE DEVELOPMENT OF ABNORMAL BEHAVIOUR

The process of behaviour ontogeny occurs epigenetically, i.e. from the interaction at any one time between phenotype, active genes and the environment within the range of the phylogenetically formed «Reaktionsnorm». Particularly during the post-embryonic stage, learning processes, such as habituation, classical and operant conditioning, imitation, perceptive learning and imprinting, will influence behaviour ontogeny.

In view of the restrictive housing conditions of farm and laboratory animals and of neurophysiological findings it may be postulated etiologically speaking that abnormal behaviour should be attributed to a changed network and differentiation within the brain which may have occurred during early ontogeny (e.g. deprivation and missing or misdirected imprinting). In addition, behaviour disorders may result directly from a dysfunction at the level of information coordination. Animals strive without success to adapt to a rigid, unavoidable and artificial housing environment and as a result develop coping strategies which are maladaptive (e.g. stereotypies, learned helplessness).

In order to prevent behaviour disorders, research into their origin is indispensable, as indeed is an examination of the ontogeny of normal behaviour. Only in this way can new housing systems be developed where in spite of restriction crucial stimuli may nevertheless be provided which will enable animals to develop and to breed without suffering harm.

**KEY WORDS:** behaviour ontogeny – development of abnormal behaviour – ethology – farm animals – laboratory animals

### EINLEITUNG

Aus der Sicht des Tierschutzes sind Verhaltensstörungen ein wesentliches Problem der intensiven Haltung von landwirtschaftlichen Nutztieren. Dies kommt direkt oder indirekt in den modernen nationalen Tierschutzgesetzgebungen (z. B. BRD, CH, S) zum Ausdruck. So wird z. B. in der Schweiz. Tierschutzverordnung (1981) in Art. 1 Abs. 1 die tiergerechte Haltung wie folgt umschrieben: «Tiere sind so zu halten, dass ihre Körperfunktionen und ihr Verhalten nicht gestört werden und ihre Anpassungsfähigkeit nicht überfordert wird.» Obschon meistens ein Konsens darüber besteht, welche in intensiver Aufstallung veränderten Verhaltensweisen als Verhaltensstörungen anzusprechen sind, ist es immer noch sehr schwierig, Verhaltensstörungen mit naturwissenschaftlicher Methodik nachzuweisen und damit per se, d. h. ohne direktes Schadenskorrelat, als tierschutzwidrig beurteilen zu können. Die Definitionen für den Begriff «Verhaltensstörung» sind meist zu weit (Adaptive Modifikationen des Verhaltens\* mit eingeschlossen: z. B. Fraser und Broom, 1990; Tembrock, 1968) oder zu eng (Schadenskorrelat verlangt: z.B. Grauvogl, 1990; Meyer, 1976). Im Sinne einer möglichst präzisen Arbeitsdefinition lässt sich der Begriff «Verhaltensstörung» wie folgt umschreiben: Eine Verhaltensstörung ist eine *"Beeinträchtigung eines Verhaltensablaufes bezogen auf die normative (biologische) Norm\*"*. Verhaltensstörungen treten auf als *Auswirkung organischer Schäden und/oder als Auswirkung einer Beeinträchtigung von Informationsaufnahme, Informationsverarbeitung und motorischer Reaktion bzw. ihrer Wechselwirkungen. Sie können zu einer Minderung der körperlichen Funktionsfähigkeit und/oder der für sich selbst und den Sozialverband erbrachten Verhaltensleistungen führen.*»

Wenn es darum geht zu entscheiden, ob ein im Vergleich zum Normalverhalten\* verändertes Verhalten als Verhaltensstörung bezeichnet werden muss, reicht eine Beeinträchtigung des Verhaltensablaufes verbunden mit einer verminderten funktionellen Leistung des Verhaltens meistens aus. Die *Diagnose* von Verhaltensstörungen und die nachfolgende *Beurteilung* der Tiergerechtheit der Haltungsumgebung können anhand des funktionalen Konzeptes der Bedarfsdeckung und Schadensvermeidung (DVG, 1987; Tschanz, 1985) durchgeführt werden (Stauffacher, 1992).

Obschon eine grosse Zahl von Verhaltensstörungen bei landwirtschaftlichen Nutz- und Labortieren beschrieben und klassiert (z. B. Verhalten am inadäquaten Objekt, Stereotypien)

sowie verschiedenen Aspekten der intensiven Haltungsbedingungen zugeordnet worden ist (z. B. Brummer, 1978; Militzer 1986; Sambraus, 1985a, b; Wiepkema et al., 1983), bezieht sich die *Prävention* von Verhaltensstörungen immer noch weitgehend auf die Verhinderung unerwünschter Folgen durch prophylaktische Eingriffe am Tier (z. B. Schnabelkürzen) sowie auf intuitive Veränderungen der Haltung (z. B. Abdunkelung). Das Kürzen der Oberschnäbel bei Eintagsküken kann zwar ebenso zu einer Reduktion von «Federpicken» und «Kannibalismus» bei Hühnern (Sambraus, 1985a) und Masttruten (Gigas, 1987) führen wie stark reduziertes Kunstlicht. Damit werden jedoch nur die vom Tierhalter unerwünschten Symptome, nicht aber deren Ursachen bekämpft. Schnabelkürzen und Abdunkelung verhindern zwar wirtschaftliche Einbussen, tragen jedoch dem arttypischen Verhalten der Tiere nicht Rechnung. So hat, wie differenzierte Untersuchungen zur Verhaltensontogenese von Masttruten gezeigt haben, das Schnabelkürzen negative Auswirkungen auf die Organisation des Verhaltens in Raum und Zeit (z. B. Nahrungsaufnahme, Sozialverhalten), was über Zeit zu erheblichen Störungen des Verhaltens führt (Bircher et al., in Vorb.). Für eine echte Prävention von Verhaltensstörungen muss deren Genese in intensiven Aufstallungsformen ebenso untersucht werden wie die Genese des Normalverhaltens in einer reichen, Wahlmöglichkeiten bietenden (naturnahen) Umgebung (Stauffacher, 1992). Nur aufgrund von unter verschiedenen Haltungsbedingungen vergleichend durchgeführten ethologischen Untersuchungen können *tiergerechte Haltungsalternativen* entwickelt werden, in denen keine Verhaltensstörungen auftreten. Die Kenntnis des Normalverhaltens und der damit erbrachten Verhaltensleistungen sowie das Wissen um die Bezüge einzelner Verhaltensmuster zu spezifischen Objekten und zu Artgenossen ist darum so wichtig, weil es gilt, tiergerechte Haltungssysteme durch eine *den Bedürfnissen der Tiere angepasste* Reduktion von Reizen und Substitution von Strukturen und Stoffen so zu entwickeln, dass sie handhabbar und für die Praxis tauglich sind (Stauffacher, 1989).

Untersuchungen zur Ontogenese des Verhaltens wurden lange Zeit durch den polarisierenden Streit über das Problem gefördert, ob Verhalten mehr durch Vererbung oder mehr durch die Umwelt zustande kommt (Oppenheim, 1982). In der modernen Erforschung der Verhaltensontogenese wird die Entwicklung des Verhaltens als Teil der gen- und umweltabhängigen Entwicklungsprozesse vor dem Hintergrund der

\* Mit einem Stern markierte Fachausdrücke sind in Tab. 4 erläutert.

# GRUNDLAGEN DER VERHALTENSONTOGENESE

Embryologie, der Neurophysiologie und der Evolutionsbiologie verstanden. Aus der Kenntnis der Wechselwirkungen von bestimmenden und bauenden Faktoren der Ontogenese heraus lassen sich zur Untersuchung der Genese von Verhaltensstörungen Forschungsansätze ableiten, die mit ethologischen Methoden bearbeitbar sind und den spezifischen Fragen und Problemen bei der Haltung von landwirtschaftlichen Nutz- und Labortieren Rechnung tragen.

## ONTOGENESE – BEGRIFFSBESTIMMUNG UND DAS PHÄNOMEN DER EPIGENESE

Die Ontogenese, d. h. die Entstehung bzw. die Entwicklung des Seienden, beginnt mit der Zygote und endet mit dem Tod eines Individuums. Die Ontogenese umfasst somit die ganze Spanne des Lebens. Dies ist zwar korrekt, wird aber im allgemeinen Sprachgebrauch wie auch in vielen zoologischen und ethologischen Lehrbüchern nicht so verwendet. Die Ontogeneseforschung bezieht sich meistens auf die Zeit vor dem Erreichen der Geschlechtsreife, die sich in einen embryonalen und einen postembryonalen Abschnitt aufteilen lässt (McFarland, 1989). Unter diesem Gesichtspunkt lässt sich die Ontogenese wie folgt definieren: Ontogenese ist die *Entwicklung vom Embryo zum geschlechtsreifen Tier. Sie bedeutet eine kontinuierliche Wechselwirkung zwischen Phänotyp und genetischer Ausstattung und Umwelt. Jede einzelne Entwicklungsphase ist unerlässlich für die nächste.*

Das Phänomen der *Epigenese*, wonach jedes Entwicklungsereignis den Weg für das folgende bahnt, ist vor allem für die Erklärung der Verhaltensontogenese wichtig und hat darum den genetischen Determinismus verdrängt.

*Entstehung, Entwicklung ist ein Prozess.* Und gerade dieses Prozesshafte, diese multifaktorielle Dynamik macht die Ontogeneseforschung schwierig. Vergleicht man die Ontogenese mit dem Geschehen in einem Film, so können «Gleichzeitigkeiten» in der Wechselwirkung von Strukturen sowie Veränderungen von Strukturen in Raum und Zeit immer nur über

Abb. 1: Ablauf der Epigenese  
(verändert und erweitert nach Brown, 1975)

$P_{t1}$	+	$G_{t1}$	+	$U_{t1}$	→	$P_{t2}$
$P_{t2}$	+	$G_{t2}$	+	$U_{t2}$	→	$P_{t3}$
<hr/>						
$P_{t(n-1)}$	+	$G_{t(n-1)}$	+	$U_{t(n-1)}$	→	$P_{tn}$
<hr/>						
P = Phänotyp						
G = aktive Gene						
U = aktuelle Umwelt						

eine künstliche Verlangsamung, über Einzelbildschaltung und die Analyse von Standbildern erfasst werden. Nur vom Standbild aus lassen sich spezifische Hypothesen über Ursache(n) und Wirkung(en) bzw. Funktion(en) formulieren und dann durch experimentelle Reduktion der vielfältigen Wechselwirkungen im realen Geschehen aus dem Film herausgelöst prüfen. Und um aus diesen «Standbildern» und den künstlichen Bedingungen des Experimentes wieder zum Film zu kommen, müssen theoretische Brücken geschlagen werden, deren Tragfähigkeit nur indirekt durch die Bildung von Hypothesen über bestimmte Korrelationen prüfbar ist.

In Abb. 1 ist der Ablauf der Epigenese modellhaft dargestellt.  $P_{t2}$ , der Phänotyp zum Zeitpunkt  $t_2$ , z. B. der frühe Vogelembryo, entsteht aus der Wirkung der aktiven Gene ( $G_{t1}$ ), deren spezifisch synthetisierte Produkte die Wachstums- und Entwicklungsschritte durchführen, und der Umwelt ( $U_{t1}$ ) auf die befruchtete Eizelle bzw. die Zygote ( $P_{t1}$ ), das Anfangsstadium der Ontogenese. Die Umwelt des Vogelembryos beschränkt sich vorwiegend auf biochemische Faktoren im Eiinnern sowie auf unspezifische Aussenreize wie z. B. die Temperatur. Spätestens mit Beginn der aktiven Auseinandersetzung des fortgeschrittenen Embryos mit der aktuellen Umwelt treten Lernvorgänge auf und bestimmen nun den Fortgang der Ontogenese, insbesondere den der Verhaltensentwicklung, wesentlich mit. P bezieht sich nicht mehr vorwiegend auf den *morphologisch-physiologischen Phänotyp*, sondern umfasst auch den zur aktiven Auseinandersetzung mit der Umwelt notwendigen *Verhaltensphänotyp*.

$P_{t3}$ , das Eintagsküken, sei der aus  $P_{t1}$  und  $P_{t2}$  hervorgegangene Phänotyp. Hier enthält nun  $U_{t2}$  neben biochemischen (z. B. Dottersack) und unspezifischen Reizen (z. B. Temperatur) zusätzliche Informationen, die als spezifische Reize (z. B. Henne, Partikel am Boden) mit den Sinnesorganen wahrgenommen und vom ZNS verarbeitet werden und dann zu einer motorischen Reaktion führen können. Verhaltensmuster, d. h. Stellungen, Bewegungen, Lautäusserungen und Farbänderungen in Raum und Zeit, ergeben sich aus den komplexen Wechselwirkungen zwischen Umweltreizen und Motivation im Rahmen eines phylogenetisch entstandenen, artspezifischen Potentials (= Reaktionsnorm: Lorenz, 1961) von Informationsaufnahme, Informationsverarbeitung und motorischer Reaktion.

Der Verhaltensphänotyp einer jungen Legehennen zum Zeitpunkt  $P_1$  baut somit auf den Ontogeneseschritten  $P_{t1} + P_{t2} + P_{t3} + \dots + (P_{t(n)} + G_{t(n)} + U_{t(n)})$ , die – im Rahmen der im Genotyp angelegten Reaktionsnorm\* – zu z.T. individuell unterschiedlich ausgeprägten phänotypischen Merkmalen geführt haben.

Die Vorstellung darüber, wie Gene wann aktiviert werden, welche Substanzen synthetisiert werden und zu welchen Wachstums- und Differenzierungsschritten anregen, basiert auf immer verfeinerteren Modellen. Obschon einzelne Wirkungs- und Regelungsmechanismen experimentell nachgewiesen werden konnten, kann das dynamische Entwicklungsgeschehen in der Vernetzung nicht völlig sichtbar gemacht werden. Insbesondere Aussagen über Vorgänge der Verhaltensontogenese werden darum oft vom Ergebnis her gemacht: Weil ein junger Schwarzbrauen-Albatros (*Diomedea melanophris*) im Alter von 4 Monaten plötzlich von den steilen Felsklippen subantarktischer Inseln abspringt, den freien Fall durch Ausbreiten der Flügel auffängt und ohne vorheriges Üben perfekt segeln kann, wird die dem Segelflug zugrunde liegende Bewegungskoordination als «angeborenes» Verhaltensmuster bzw. als «Erbkoordination» bezeichnet. Die Perfektion des Segelfluges von Albatrossen und dessen extreme Anpassung an die speziellen Umgebungsbedingungen auf der Hochsee sollte uns auch oder gerade als Wissenschaftler staunen lassen, denn die Fähigkeit zu fliegen, tritt bei Albatrossen spontan, d. h. ohne vorangehende Erfahrungsbildung, als Folge ontogenetischer Differenzierungs- und Reifungsprozesse auf. Demgegenüber kann ein erwachsener Albatros sein Küken erst während dessen zweiter Lebenswoche von fremden Küken unterscheiden (*Stauffacher*, 1980). Die Wahrnehmung und Speicherung individueller Modulationen des Kükenrufes erlaubt dem Elter, sein Küken auch dann zu erkennen, wenn sich das Nest in einer Gruppe von Albatrossnestern befindet, und sich das ältere Küken vom Neststandort entfernt hat. Der individualisierte Kükenruf und dessen erlernbare, von anderen Kükenrufen differenzierende Wahrnehmung durch die Eltern dient dem Erhalt der Elter-Jungvogel-Bindung auch dann, wenn «Unvorhersehbares» eintritt. Beides, die Art und Weise der Ausprägung des Segelfluges wie der akustischen Kommunikation sind im Lebensraum der Albatrosse hoch adaptiv.

*Zusammenfassung:* Die beschreibbare intraspezifische Konstanz (z. B. des Segelfluges) oder Variabilität (z. B. der Kükenrufe) von Verhaltensmerkmalen ist immer das momentane bzw. gegenwärtige «Standbild» der Phylogenese, eines kontinuierlichen Anpassungsvorganges an eine sich rascher oder weniger rasch verändernde Umwelt. Die im Genom einer Art bzw. Population vorhandene Bandbreite an Möglichkeiten für die Individualentwicklung ist Ausdruck phylogenetischer Entwicklungsprozesse. Und die individuellen Geschichten (engl. «life-histories»), d. h. die Ontogenesen der Phänotypen in einer oder verschiedenen Umgebungen (Habitaten), sind das, was wir aktuell von diesen Möglichkeiten

beobachten können. In diesem Netzwerk bewegt sich die Ontogeneseforschung.

### **ERBKOORDINATIONEN, REIFUNG UND LERNEN**

Die Ausformung von Verhaltensmustern kann auf verschiedene Art erfolgen. Unterschiedlich sowohl vom Zusammenwirken von Phänotyp, aktiven Genen und aktuellen Umweltbedingungen her betrachtet wie vom Mechanismus der Informationsaufnahme, Informationsspeicherung und Informationsweiterleitung. Wie wir noch zeigen werden, beruht auch die Art der Informationsverarbeitung auf einer innigen Beziehung zwischen endogenen und exogenen Reizen.

Bei der Betrachtung der Genese von Verhaltensmustern wird oft zwischen angeborenem Verhalten bzw. Erbkoordination und erworbenem bzw. erlerntem Verhalten unterschieden. Dass diese wegen heftiger Kontroversen zwar geschmähte (*Oppenheim*, 1982), doch insbesondere in der Nutztierethologie argumentativ immer noch häufig verwendete starre Unterscheidung problematisch ist, geht aus dem beschriebenen epigenetischen Ontogenesegeschehen hervor. Als angeboren bzw. erbkoordiniert werden Verhaltensmuster bezeichnet, die postembryonal eine hohe Formkonstanz aufweisen und (so wird angenommen) auf spezifischen Informationen beruhen, die im Genom bzw. im «Artgedächtnis» festgelegt sind (*Immelmann*, 1979). Dabei gälte es jedoch immer noch zu überprüfen, ob nicht bereits während der Embryonalphase Umwelterfahrung gespeichert worden ist bzw. Lernvorgänge stattgefunden haben, wie dies für verschiedene Bewegungsmuster von Hühnerembryonen experimentell nachgewiesen wurde (*McFarland*, 1989). Dem experimentellen Zugang zur Frage nach der genetischen Fixierung ganzer Bewegungsmuster sind jedoch Grenzen gesetzt: Zum einen können die Wirkungen des Genotyps und der Umwelt bei der Untersuchung von lebenden Organismen niemals völlig getrennt werden (auch nicht in Experimenten mit sog. «Kaspar-Hauser-Tieren»!). Zum andern ist die Aussagekraft von ethologischen Befunden, die an «erfahrungslos» aufgezogenen Jungtieren erhoben worden sind, fraglich, da die zweifellos vorhandenen, wenn auch meist nicht erfassten bzw. erfassbaren Entwicklungsstörungen potentiell so gross sein können, dass eine Übertragung auf die «Normalsituation» theoretisch und methodisch problematisch ist. Die Literatur zur klassischen Anpassungsforschung und zur behavioristischen Lernforschung enthält ebenso wie die Verhaltensgenetik eine Fülle von Hinweisen, die unsere in dieser Arbeit noch vorzustellenden theoretischen Überlegungen zur Genese von Verhaltensstörungen stützen.

## GRUNDLAGEN DER VERHALTENSONTOGENESE

Demgegenüber beruhen nicht alle sich postembryonal formal verändernden Verhaltensmuster auf erworbenen bzw. erlernten Fähigkeiten. Hier gilt es zwei Mechanismen zu unterscheiden, den der Reifung im Sinne einer Selbstorganisation und -differenzierung neuronaler Koordinationszentren über Zeit und den des Lernens, d.h. des individuellen Aufnehmens und Speicherns von Informationen, die zur Ausbildung veränderter bzw. neuer Bewegungskoordinationen führen.

*Reifungsprozesse* (engl. *maturation*) treten vor allem während der frühen Ontogenese auf. Unter Reifung verstehen wir im ethologischen Sprachgebrauch die Vervollkommnung einer Verhaltensweise ohne Übung. Ein Verhaltensmuster reift, wenn es sich im Verlauf der Ontogenese auch dann verbessert, wenn keine Übungsmöglichkeit besteht. So zeigen z. B. Tauben, die bis zum Zeitpunkt, in dem normal aufgewachsene Tauben voll flugfähig sind, in sehr engen Käfigen gehalten werden, gegenüber den Kontrolltieren keine verminderte Flugbewegungskoordination (Grohmann, 1939). Als weiteres Beispiel seien die Experimente von Hess (1975) zur Reifung des Zielmechanismus beim Körnerpicken von Hühnerküken erwähnt.

Viel häufiger sind jedoch Verhaltensmuster, die während der Ontogenese über individuelle Erfahrungsbildung, also Lernen, verändert werden oder neu auftreten. Jeder Versuch einer Klassifizierung bzw. einer Taxonomie biologischer Phänomene ist problematisch, weil es immer Überschneidungen, Grenzbereiche gibt. Dies unabhängig davon, ob wir den einzelnen Klassen verschiedene Mechanismen zugrunde legen oder sie eher funktional ausrichten. So gibt es eine Vielzahl von Klassierungsvorschlägen für die verschiedenen Formen des Lernens (z.B. Buchholtz, 1973; Foppa, 1970; Hassenstein, 1980; Immelmann, 1979; McFarland, 1981). Die Klassierung in Tab. 1 soll ohne Anspruch auf Vollständigkeit auf diejenigen Lernprozesse ausgerichtet sein, die insbesondere für die angewandte Ethologie von Bedeutung sind und wie folgt umschrieben werden können:

Unter *Gewöhnung* (engl. *habituation*) wird die Fähigkeit eines Tieres verstanden, sich an wiederholt auftretende Reize, die weder mit positiven noch negativen Folgen verbunden sind, zu gewöhnen, d. h. immer weniger stark und dann nicht mehr darauf zu reagieren. So fliehen z. B. Hühner in Auslaufhaltung, wenn sich ein Hund, also ein potentieller Raubfeind, dem Zaun nähert. Geschieht dies öfters, reduziert sich die Fluchtweite und mit der Zeit wird nur noch kurz aufgemerkt. Der Fluchtreiz wird zu einem sog. neutralen Reiz.

Bei einer *klassischen Konditionierung* (engl. *classical conditioning*) wird ein bislang neutraler Reiz zum reaktionsauslösenden bzw. (erfahrungs-)bedingten Reiz. Der Anblick von

Tab. 1: Lernprozesse (Erläuterungen im Text)

- 1) Gewöhnung (langfristige Habituation)
- 2) Klassische Konditionierung (bedingte Reaktion)
- 3) Operante Konditionierung (bedingte Aktion)
- 4) Nachahmung
- 5) Lernen durch «Einsicht»  
(zielbedingt neukombiniertes Verhalten)
- 6) Prägung

Nahrung [Originalreiz] löst z. B. bei einem Hund Speichelfluss aus [unbedingter Reflex]. Das Klingeln einer Glocke hingegen nicht. Werden Nahrung und Klingeln gleichzeitig geboten, so tritt nach kurzer Zeit auch dann Speichelfluss auf, wenn nur das Glockensignal allein geboten wird. Der Speichelfluss tritt nun beim Klingeln als (erfahrungs-)bedingter Reflex auf (Pawlow, zit. in Buchholtz, 1973).

Bei der *operanten* bzw. *instrumentellen Konditionierung* (engl. *operant conditioning*) tritt im Gegensatz zur klassischen Konditionierung nicht ein neuer Reiz an eine bereits vorhandene Reaktion gebunden auf. Bei der operanten Konditionierung tritt eine neue, primär spontan auftretende Aktion bzw. Bewegung mit der Befriedigung eines Bedürfnisses (z. B. Hunger, Durst) bzw. eines Bedarfes (an z. B. Flüssigkeit oder Nahrung) in Beziehung. So lernen Ratten, wenn sie beim zufälligen Drücken eines Hebels mit einem Futterkorn belohnt werden, rasch, über wiederholtes Hebeldrücken ihren Hunger zu stillen (→ «Skinner-Box»; McFarland, 1981).

*Nachahmung* (engl. *imitation*) heisst indirektes Sammeln von Erfahrungen bzw. Lernen durch Beobachtung. So können beobachtete Bewegungen in die eigene Motorik übernommen werden, z. B. das Fangen von Termiten mittels eines Grashalmes bei Schimpansen (Goodall, 1986). Weiter können gehörte Lautäußerungen in das eigene Lautrepertoire aufgenommen werden. So lernen z. B. junge Buchfinken ihren Gesang durch Nachahmung des singenden Vaters (Marler und Hamilton, 1972). Beide geschilderten Phänomene werden auch den «*Verhaltenstraditionen*» zugeordnet. Nachahmung kann aber auch über die Artgrenze hinausgehen: z. B. Stare, die wie Pirole rufen.

Nicht zu verwechseln ist Nachahmung mit *Stimmungsübertragung* bzw. *sozialer Stimulation* (engl. *social facilitation*). Während bei der Nachahmung ein Muster erst erlernt wird, wird ein Tier bei Stimmungsübertragung angeregt, gleichzeitig mit andern eine Aktivität auszuführen, die es bereits kann. *Lernen durch Einsicht* (engl. *intelligence, insight*), also aufgrund eines kognitiven Prozesses, ist vor allem bei Primaten

beschrieben worden. Die Schimpansen von Köhler (1921f., zit. in McFarland, 1989) erreichten eine an der Käfigdecke befestigte Frucht durch Aufeinanderstellen von Kisten. Aus Lernen durch Einsicht könnte auch der Werkzeuggebrauch von Boesch und Boesch's (1983) nüsseknackenden Schimpansen oder das beschriebene Termitenfängen entstanden sein. Gerade hier offenbaren sich aber auch die Grenzen jeder Klassierung: Das Löffeln von Termiten mittels eines Grashalmes kann – zumindest theoretisch – von jedem Individuum neu «aus Einsicht» gelernt werden, es kann über Nachahmung tradiert sein, oder es kann auch auf einem operanten Konditionierungsvorgang beruhen.

Unter *Prägung* (engl. *imprinting*) versteht man einen ontogenetisch meist sehr frühen, zeitlich begrenzten Lernprozess mit einem sehr stabilen Ergebnis. Das Verhaltensmuster selbst unterliegt einer engen genetischen Prädisposition. Was während der sog. «sensiblen» oder präziser «sensitiven Phase» (engl. *sensitive period*) gelernt wird, sind die Merkmale des Zielobjekts.

Während der Phase der *Nachfolgeprägung* (engl. *following response*) lernt ein frisch geschlüpftes Nestflüchterküken die spezifischen Merkmale seiner Mutter bzw. Eltern oder im Experiment eines sich vor dem Küken bewegenden Objektes, einer Kugel, eines Menschen usw. kennen. Während der Phase der *sexuellen Prägung* (engl. *sexual imprinting*) wird die Kenntnis der Merkmale festgelegt, an denen später der Geschlechtspartner erkannt wird. Prägungen sind zwar nicht vollständig irreversibel, sie legen jedoch meist sehr starke Präferenzen fest. Prägungsähnliche Vorgänge während der Ontogenese finden sich auch im Bereich der Nahrungsaufnahme.

*Zusammenfassung:* Alles Verhalten geschieht in Raum und Zeit, hat also einen direkten Umweltbezug. Und allen Verhaltensmustern liegen genetische Prädispositionen zugrunde. Während diese bei den einen Mustern sehr eng sind, was den Eindruck angeborenen Verhaltens macht, führen andere genetische Prädispositionen zu einer zeitlich sehr begrenzten, jedoch vom «Programm» her sehr offenen Ausformung der Funktionalität des Verhaltens (sensitive Phasen und Prägung). Weitere genetische Prädispositionen geben sogar nur den sensorischen, zentralnervösen und motorischen Rahmen, in dem das Individuum reaktiv auf seine aktuelle Umwelt handeln und daraus lernen kann.

### **SPEZIELLE ONTOGENESEBEDINGUNGEN BEI LANDWIRTSCHAFTLICHEN NUTZTIEREN UND LABORTIEREN**

Bei Wildtieren ist eine erfolgreiche Auseinandersetzung mit der Umwelt Voraussetzung für das Überleben des Individu-

ums und für die Weitergabe seiner Gene. Die beobachtbaren bzw. experimentell nachweisbaren Lern- und Reifungsprozesse sind über natürliche Selektion im Verlaufe der Phylogenese entstanden. Lernprozesse haben nur dort evoluiert, wo der Vorteil der Fähigkeit, sich durch spezifisch orientiertes Verhalten spezifischen, jedoch in ihrer Ausprägung variablen Umweltmerkmalen anpassen zu können, das Risiko der potentiellen Fehler überwog. Das Ausmass der ontogenetischen Anpassungsfähigkeit eines Tieres an eine veränderte bzw. sich verändernde Umgebung kann darum nur unter Berücksichtigung der Phylogenese erkannt und vor allem auch verstanden werden.

Lernprozesse sind auch bei domestizierten Tieren entscheidend für eine erfolgreiche Auseinandersetzung mit der Haltungsumgebung. Das Ausmass der Lernfähigkeiten ist wie bei Wildtieren durch die (gemeinsame) Phylogenese gegeben; es hat sich während der Domestikation nicht grundsätzlich verändert.

In der Tierhaltung versucht der Mensch, sich die Anpassungsfähigkeit der Tiere zunutze zu machen, wobei Anpassungsfähigkeit auf der Ebene des Verhaltens mit Lernfähigkeiten gleichzusetzen ist. Es ist darum nicht erstaunlich, dass der Mensch Wildtiere mit relativ grossen Lernfähigkeiten in Obhut genommen und domestiziert hat (bzw. domestizieren konnte?), d. h. solche Tierarten, deren natürliche Verbreitung sich über verschiedene und in sich variable Lebensräume erstreckt(e) und die vorwiegend in strukturierten Sozialverbänden leb(t)en (Clutton-Brock, 1987). Im Gegensatz zu Wildtieren in ihren natürlichen Lebensräumen sind bei Haustieren, insbesondere bei landwirtschaftlichen Nutz- und Labortieren, jedoch nicht mehr erfolgreicher Selbstaufbau und Selbsterhalt sowie eine erfolgreiche Fortpflanzung entscheidende Kriterien für das Überleben. In den Vordergrund treten das vom Menschen formulierte Nutzungsziel, das ebenso bestimmend ist für die vom Menschen angebotenen Ressourcen wie für die vom Menschen gesteuerte Fortpflanzung (Stauffacher, 1992).

Auch Haustiere müssen die Möglichkeit haben, im Verlauf ihrer Ontogenese aus der Erfahrung ihrer durch Verhalten nutz- und veränderbaren Umgebung zu lernen, bestimmte Merkmale der Haltungsumgebung für spezifische Aktivitäten zu nutzen und andere Merkmale ebenso wie schadensträchtige Situationen durch Verhalten zu vermeiden. Bei in intensiver Aufstallung gehaltenen Nutz- und Labortieren wirken sich die künstlichen, festen und starren, d. h. für die Tiere unvermeidbaren Umgebungsbedingungen dann schädigend auf das Individuum aus, wenn während der Ontogenese oder während des Adultstadiums die für eine normale Entwicklung

## GRUNDLAGEN DER VERHALTENSONTOGENESE

und Entfaltung von Verhaltensmustern wesentlichen Umgebungsreize fehlen oder in Gestalt, Raum und Zeit so verändert sind, dass sie vom Tier nicht bzw. falsch erkannt werden. Das Unvermögen, sich über Reizwahrnehmung und Verhalten im Rahmen der (phylo-)genetisch prädisponierten Anpassungsfähigkeit mit der Haltungssituation auseinandersetzen zu können, führt nach *Wiepkema* (1988) zu meist chronischem Stress, d. h. zu physiologischen Veränderungen (z. B. erhöhten Titern von Glukocorticoiden und Katecholaminen) und zu Verhaltensänderungen (z. B. «freezing», erhöhter (unvorhersagbarer) Aggressivität, Selbstverstümmelung). In den folgenden Überlegungen werden wir uns auf die Auswirkungen inadäquater Haltung auf neuronale Prozesse konzentrieren, auch wenn diese letztlich nicht losgelöst von endokrinen Regelungssystemen ablaufen, sondern mit diesen in enger Wechselbeziehung stehen (*Brain und Benton*, 1979).

Eine adäquate Umgebungsreizsituation ist besonders während der *frühen postembryonalen Ontogenese* wichtig, da dann unter Miteinwirkung von Aussenreizen das informationsverarbeitende System, das Gehirn, ausdifferenziert wird (*Bateson*, 1982). Differenzierte Nervensysteme sind strukturell durch nicht zufällige Verbindungen und Vernetzungen zwischen Neuronen gekennzeichnet. Nach dem *Synaptogenese-Modell* von *Wolff* (1982) erfolgt die Differenzierung von Neuronen und die Ausbildung synaptischer Verschaltungen zwar über intrinsische (d. h. endogen geregelte) strukturbildende Prozesse; sie wird jedoch durch spezifische Aussenreize während der frühen postembryonalen Ontogenese noch entscheidend gefördert bzw. gehemmt: So werden in der embryonalen Phase die Regeln für die präsensorische Selbstorganisation der Neuronenverschaltung festgelegt. Oft erst in der frühen postnatalen Phase wird dann diese ursprüngliche Verschaltung an den durch Sinnesreize bedingten Erregungszufluss angepasst. Aufbauend darauf werden dann im Verlauf des weiteren Lebens die Verschaltungen durch Umsortierungsvorgänge weitgehend nur noch optimiert.

*Cooper und Zubek* (1958) verglichen das Orientierungsvermögen zweier unter Standardbedingungen gehaltener Rattenstämme. Der eine Auszuchtstamm\* ging von Elterntieren aus, die sich im Labyrinthtest als besonders «intelligent» erwiesen hatten (steile Lernkurve, wenig Fehler), der andere von besonders «dummen» Tieren (immer viele Fehler). Unter *Standard-Haltungsbedingungen* waren die Testergebnisse auch bei deren Nachkommen signifikant unterschiedlich. Wuchsen die «intelligenten» und «dummen» Ratten jedoch in *extrem reizarmer Umgebung* auf, ergab sich kein stammesspezifischer Unterschied mehr. Das Orientierungsvermögen aller Tiere war sehr schwach ausgeprägt. Demgegenüber waren die

Nachkommen beider Stämme im Labyrinthtest sehr gut, wenn sie in *reizreicher Umgebung* aufgewachsen waren.

Dieses Experiment wird als Beispiel zur Verhaltensgenetik zitiert (*McFarland*, 1989). Es lassen sich daraus aber auch für die Angewandte Ethologie drei wesentliche Merkmale ableiten:

- Auch wenn vorgängig in einer bestimmten Haltungsumgebung auf spezifische Unterschiede in der phänotypischen Merkmalsausprägung selektiert worden ist, lässt sich nicht sicher voraussagen, wie sich Tiere unterschiedlicher Auszuchtstämme bzw. Rassen oder Nutzungstypen mit einer neuen bzw. veränderten Haltungsumgebung auseinandersetzen. Die Ausprägung der Lernfähigkeit ist somit abhängig von Genotyp *und* Haltungsumgebung, wobei insbesondere der Umgebung während der Ontogenese grosse Bedeutung zukommt.
- Ein minimales, vermutlich artspezifisches Umgebungsreizangebot (qualitativ und quantitativ) ist während der Ontogenese offensichtlich notwendig, damit die informationsverarbeitenden Strukturen im Gehirn zur vollen Funktionsfähigkeit ausdifferenziert werden.
- Ein qualitativ reiches Reizangebot kann während der Ontogenese des Verhaltensphänotyps genetische Merkmalsunterschiede weitgehend aufheben.

Dieses Beispiel macht nochmals die starke Wechselwirkung zwischen Genen und Umwelt bei der Ausprägung des Verhaltensphänotyps deutlich. Welche Konsequenzen solche bisher kaum beachteten Befunde für die Zucht und Haltung von landwirtschaftlichen Nutztieren sowie für die Zucht, Haltung und den experimentellen Einsatz von Versuchstieren haben, bleibt zu überprüfen. Vor diesem Hintergrund sind vor allem von den Labornagetieren, insbesondere von den Ratten und Mäusen, die unter Standard-Haltungsbedingungen auf eine Vielzahl spezifischer (vermeintlich?) genotypischer Merkmalsausprägungen (auch emotionaler, «psychischer») selektiert worden sind, neue Erkenntnisse zu erwarten, die u.a. auch zu einem Überdenken der Durchführung und der Aussagekraft von verschiedenen Experimenten führen dürften.

### ZUR GENESE VON VERHALTENSTÖRUNGEN

Die nachfolgenden theoretischen Überlegungen zur Genese von Verhaltensstörungen werden aus den beschriebenen biologischen Mechanismen und Prozessen sowie aus dem epigenetisch ablaufenden Ontogenesegeschehen abgeleitet. Die Funktionsfähigkeit des Informationssystems ergibt sich aus der Ausbildung, Differenzierung und Vernetzung reizleitender Strukturen und aus nach bestimmten Regelungsmechanismen synthetisierten und wirksamen Botenstoffen (Transmitter).



Strukturelle leistungsvermindernde Veränderungen im Gehirn können genetisch und durch Krankheiten bedingt sein oder erst spät, im Verlauf des normalen Alterungsprozesses, auftreten. Neuronale Schäden können jedoch auch infolge einer andauernden Unter- oder Überforderung durch inadäquate Umgebungsreize entstehen. Tritt die inadäquate Umgebungsreizsituation in der frühen Ontogenese während Phasen neuronaler Differenzierung auf, kann dies zu Veränderungen im Rezeptor (d. h. auf der sensorischen Ebene), im Speicher (Neocortex), im Koordinationszentrum (lymbisches System, d. h. auf der emotional-motivationalen Ebene) und/oder im Effektor (d. h. auf der motorischen Ebene) führen. So konnte z. B. bei jungen Katzen ein direkter Zusammenhang zwischen experimentell veränderten bzw. veränderten Umgebungsreizen und einer leistungsmindernden Veränderung im Tectum opticum während bestimmter sensibler Phasen nachgewiesen werden (Bischof, 1985). Es ist anzunehmen, wenn auch im Detail schwierig nachweisbar, dass nicht aufgebaute, verändert aufgebaute oder abgebaute neuronale Differenzierungen und Vernetzungen irreversibel sind.

In Tabelle 2 sind Aspekte der intensiven Nutz- und Labortierhaltung aufgelistet, die für das Individuum eine inadäquate Umgebungssituation darstellen, zu inadäquaten Reizsituationen in den informationsspeichernden und -verarbeitenden Zentren führen und über Zeit Ursache einer chronischen neuronalen Unter- bzw. Überforderung sein können. In Tabelle 3 sind verschiedene Auswirkungen einer chronischen neuronalen Unter- bzw. Überforderung auf der Ebene des Verhaltens zusammengestellt.

Führen die haltungsbedingten Störungen im informationsverarbeitenden System, dem Gehirn, zu strukturellen Veränderungen, so muss von eigentlichen Deprivationsschäden und Prägungsschäden gesprochen werden. Gestörtes Sexual- und

Tab. 2: Aspekte der Haltungsumgebung, die zu einer neuronalen Unter- bzw. Überforderung führen können

- 1) Räumliche Einengung
- 2) Reizarmut
- 3) Reizfülle
- 4) Stark veränderte tagesperiodische Zeitgeber (Hell-Dunkel-Rhythmus)
- 5) Inadäquate Nahrung (Darreichungsform, Fütterungsintervall)
- 6) Soziale Isolation
- 7) Soziale Überforderung («over-crowding»)

Sozialverhalten sind offensichtlichste leistungsvermindernde Folgen solcher neuronalen Schäden.

Es ist anzunehmen, dass Verhaltensstörungen seltener mit strukturellen Veränderungen im Gehirn in Zusammenhang stehen, als eine direkte Auswirkung einer physiologischen Dysfunktion im ZNS sind (Broom, 1987; Dantzer, 1986). So können sich Verhaltensstörungen nach Wechsler (1990) aus der Unmöglichkeit heraus entwickeln, hohe Motivationen bzw. Handlungsbereitschaften (Becker-Carus et al., 1972) über die Auseinandersetzung mit adäquaten Umgebungsreizen abzubauen. Eine hohe Handlungsbereitschaft, z.B. für das Graben einer Erdhöhle beim Kaninchen, führt dann zu Such- bzw. Appetenzverhalten, wenn die Grabbewegungen auslösenden Umgebungsreize ( $\pm$  lockeres Substrat) nicht vorhanden sind bzw. durch Grabbewegungen keine Veränderung des Untergrundes (Plasticspalten- oder Gitterrost) zu erreichen ist. Während des (erfolglosen) Suchens steigt die Handlungsbereitschaft weiter an, was in Analogie zum «psychohydraulischen Modell» von Lorenz (1978) zu einer kontinuierlichen Reizschwellsenkung führt. Inadäquate Reize (Ersatzobjekte) und letztlich keine Reize können nun das Verhaltensmuster (Handlung am inadäquaten Objekt, «Leerlaufhandlungen») auslösen und damit zu einer Erniedrigung der Handlungsbereitschaft führen. Die Schwierigkeiten, die sich aus dem Arbeiten mit dem Lorenz'schen Modell und seinen Ableitungen ergeben, sind vielfältig und gross (McFarland, 1989). Sie haben insbesondere in der Nutztierethologie zu vielen Fehlinterpretationen und fahrlässigen Argumentationen geführt. Ohne Zweifel ist jedoch das in restriktiver Haltungsumgebung erfolglose Suchen nach geeigneten Merkmalen ebenso mit Stress verbunden wie die Versuche, sich durch Verhaltensänderungen an die starre, unvermeidbare Haltungsumgebung anzupassen («coping strategy»; Bewältigungsstrategie: Fraser und Broom, 1990). Aus beidem, dem

Tab. 3: Auswirkungen neuronaler Unter- bzw. Überforderung auf der Ebene des Verhaltens

- 1) Retardierte Verhaltensentwicklung
- 2) (Adäquate) Handlungen am inadäquaten (Ersatz-)Objekt
- 3) Inadäquate Handlungen am adäquaten Objekt/Artgenossen
- 4) Autoaggression
- 5) Automutilation (Selbstverstümmelung)
- 6) Neu auftretende Verhaltensmuster ohne direkten Raum-Zeit-Bezug (z. B. Bewegungstereotypien)
- 7) Erlernte Hilflosigkeit

unablässigen Suchen wie den erfolglosen Anpassungsversuchen ergeben sich direkt oder indirekt Verhaltensstörungen. Bewegungsstereotypien sind klassische Beispiele für Verhaltensstörungen in einer reizarmen und räumlich stark eingeschränkten Haltungsumgebung (Holzapfel, 1939). Als Stereotypien werden von der normativen (biologischen) Norm\* abweichende Verhaltensabläufe bezeichnet, die meist aus einem einzelnen oder wenigen, aus dem funktionalen Kontext herausgelösten Verhaltenselement(en) bestehen, das (die) mit hoher Form- und oft auch Ortskonstanz repetitiv in langen Sequenzen und über lange Zeit andauernd gezeigt wird (werden). Was bei solchen Verhaltensabweichungen auffällt, ist eine Art afunktionale Verselbständigung, bei der über Zeit oft eine Eigendynamik entsteht. Die direkt mit dem Ausführen von Stereotypien korrelierbare Ausschüttung von Endorphinen und Enkephalinen dürfte dabei einen positiven Rückkopplungseffekt haben (Wiepkema et al., 1984). Von der Steuerung her betrachtet, unterliegen Bewegungsstereotypien und Endorphinausschüttung grundsätzlich adaptiven Mechanismen: Nach Manning (1979) dürfte die grosse Formbeständigkeit von Bewegungsstereotypien neuromotorisch ähnlich koordiniert und kontrolliert werden wie das formkonstante Ausführen bestimmter erbkoordinierter Bewegungsmuster. Weiter ist der Wirkungsmechanismus von Endorphinen hoch adaptiv (McFarland, 1989). Eine durch Endorphine gedämpfte Schmerzempfindung ermöglicht z. B. einem Wildtier die Flucht, auch wenn es durch einen Raubfeind (oder Jäger) verletzt worden ist. Solche spontan erhöhten Endorphintiter können als «Überlebensstrategie für Notfälle» verstanden werden. Eine funktionale Verbindung zwischen stereotypem Ausführen von Bewegungsmustern und einer Erhöhung des Endorphintiters ist bei potentiell schmerzenden Verhaltensmustern wie z. B. Stangenbeißen bei Schweinen noch vorstellbar, bei Ortswechsel-Stereotypien aber unklar. Ohne Zweifel wird diese «Notfallstrategie» bei in restriktiver Haltung stereotypierenden Nutz- und Labortieren zur «Dauerstrategie», d. h. ggf. zum bestmöglichen, jedoch niemals erfolgreichen Versuch, sich an die unvermeidbaren Umgebungsbedingungen anzupassen.

Eine chronische Unter- bzw. Überforderung des ZNS durch eine inadäquate Haltungsumgebung ist oft Ursache von Verhaltensstörungen. Sie kann aber auch (und wohl häufiger und primärer) zu Verhaltensänderungen führen, die weder morphologisch noch im funktionalen Kontext vom «Normalverhalten» abweichen. Auffallend dabei ist nur das Zeitmuster. Produktionstechnische Veränderungen in der Tierhaltung (z. B. konstante und lange Dauer des Lichttages, Darreichungsform und -intervall der Nahrung) können zu veränder-

ten Aktivitätsrhythmen führen, deren auffallendste Merkmale z. B. stark verkürzte, jedoch häufigere Sequenzen von Nahrungsaufnahme, Ruhe, Komfort und Erkundungsverhalten sowie eine Vermischung von Verhaltensweisen aus verschiedenen Funktionskreisen in einer Sequenz sind. Eine solche Änderung der Verhaltensorganisation in Raum und Zeit ist unphysiologisch und kann (abhängig vom Schweregrad) über Zeit zu Störungen der Körperfunktionen bzw. bis zum Tod führen. Verkürzte Sequenzen sowie afunktionale Aktivitätsschübe bestehend aus Verhaltenselementen verschiedenster Funktionskreise sind Ausdruck gestörten Verhaltens, wenn auch keine mit einem phänomenologischen Begriff belegbare Verhaltensstörung.

In Käfigbatterien gehaltene Kaninchen kauern stundenlang in einer Käfigecke und reagieren kaum auf Veränderungen in der Umgebung (z. B. Störungen). Dies führt immer wieder zur Annahme, die so ruhigen Tiere hätten sich an ihre restriktive Haltungsumgebung anpassen können. Bietet man solchen Tieren eine strukturierte Umgebung, fliehen sie nach einer Angewöhnungszeit bei Störungen in Sichtschutz. Vor der Bewertung sollte das Phänomen des «Nicht-Verhaltens» darum immer daraufhin überprüft werden, ob es ätiologisch nicht der «erlernten Hilflosigkeit» (Fox, 1984) zugeordnet werden muss: Erreicht ein Tier mit seinem Verhalten das nicht, was es sucht bzw. braucht (Fluchtreiz → Aufsuchen von Sichtschutz), lernt es über Zeit, dass es mit seinem Verhalten nichts zur Veränderung bzw. «Verbesserung» seiner (starren) Umgebungsbedingungen beitragen kann. Es wird apathisch und reagiert auch auf neu auftretende Umgebungsreize immer weniger bzw. weniger adäquat.

### DOMESTIKATION UND VERHALTENSSTÖRUNGEN

Aus den vorgängigen Überlegungen geht hervor, wie eng das Verhalten mit neurophysiologischen Prozessen verknüpft ist. Vergleichende Messungen der Volumina und Gewichte von Gehirnteilen bei domestizierten Tieren und ihren wildlebenden Stammformen haben nach Herre und Röhrs (1990) gezeigt, dass insbesondere die für die Organisation des Verhaltens in Raum und Zeit bedeutsamen übergeordneten Hirnregionen, der Neocortex (Langzeit-Speicher) und das limbische System (emotional-motivationaler Koordinationsbereich), bei Haustieren geringer ausgeprägt sind als bei ihren Stammformen. Dies führt die Autoren zum Schluss, dass die domestikationsbedingten Veränderungen im Gehirn im Zusammenhang mit einem Funktionswandel des Nervensystems und des Verhaltens stehen. Ohne Bezugnahme zur aktuellen Haltungssituation sowie zu den Bedingungen während der Onto-

genese führen sie in Anlehnung an *Lorenz (1959)* Verhaltensabweichungen wie Handlungen am inadäquaten Objekt oder Teilverluste von Verhaltensmustern auf die domestikationsbedingten Veränderungen im Nervensystem zurück und bewerten u. a. auch solche Veränderungen als Anpassungen an die Bedingungen in der Tierhaltung. Die Schlussfolgerung, dass es durch gezielte Auswahl der Zuchttiere gelinge, das Verhalten landwirtschaftlicher Nutztiere an die intensive Haltungsumgebung anzupassen (*Beilharz und Zeeb, 1981; Herre und Röhrs, 1990*), ist jedoch zweifellos falsch. So haben Untersuchungen an Hausschweinen (*Stolba und Wood-Gush, 1984*) und Hauskaninchen (*Lehmann, 1989; Stauffacher, 1986*) gezeigt, dass auch Hochleistungsrassen in reich strukturierter und Wahlmöglichkeiten bietender naturnaher Umge-

bung ein den wildlebenden Stammformen qualitativ vergleichbares Verhaltensrepertoire haben und dass unter solchen Umgebungsbedingungen keine Verhaltensstörungen auftreten.

Obschon zwischen Wildform und domestizierter Form sowie zwischen einzelnen Rassen erhebliche quantitative Unterschiede in der Ausprägung von Verhaltensmerkmalen auftreten können (z.B. bezügl. Frequenz, Intensität, Dauer), sind bei unseren landwirtschaftlichen Nutz- und Labortieren alle Verhaltensmerkmale immer noch vorhanden. Trotzdem gibt es jedoch Rassen und Linien der extremen Leistungszucht, die züchtungsbedingt nicht mehr zu normalem Verhalten fähig sind. So führte die auf Hypertrophie des *M. pectoralis* ausgerichtete Selektion bei Masttruten (B.U.T. Big-6) dazu, dass

Tab. 4: Begriffsbestimmungen (*Stauffacher et al., in Vorbereitung*)

**Adaptive Modifikation des Verhaltens = ontogenetische Anpassung**

Adaptive Modifikationen des Verhaltens erfolgen auf phänotypischer Ebene und führen zu umgebungsbezogenen Modifikationen in der Ausprägung von Verhaltensmerkmalen innerhalb der im Genotyp fetgelegten Reaktionsnorm.

**Auszuchtstamm**

Tierstamm, bei dem die Zuchtpartner zur Vermeidung von Allelverlusten nach möglichst kleinem Verwandtschaftsgrad ausgewählt werden (Gegensatz: Inzuchtstamm; *GV-Solas, 1987*)

**Normalverhalten**

Der Begriff Normalverhalten bezieht sich auf die Ausprägung des Verhaltens von gesunden Tieren im Referenzsystem (= reich strukturierte, Wahlmöglichkeiten bietende, oft semi-natürliche Haltungsumgebung; s. auch *Stauffacher, 1992*).

**Normative (biologische) Norm**

Die normative bzw. gewertete biologische Norm umfasst alle Merkmalsausprägungen, die den Merkmalsträgern das Gelingen von Selbstaufbau und Selbsterhalt sowie den Erhalt der Fortpflanzungsfähigkeit ermöglichen.

**Qualzucht**

Durch Zucht gezielt geförderte Merkmalsausprägungen, die zu Minderleistungen bezügl. Selbstaufbau, Selbsterhalt und Fortpflanzung führen und sich in züchtungsbedingten morphologischen und physiologischen Schäden bzw. in Verhaltensstörungen äussern.

**Reaktionsnorm**

Die Reaktionsnorm (*Lorenz, 1961*) ist die im Genom vorhandene Gesamtheit aller möglichen phänotypischen Ausprägungen eines Merkmals.

**Verhaltensstörung**

Eine Verhaltensstörung ist eine Beeinträchtigung eines Verhaltensablaufes bezogen auf die normative (biologische) Norm. Verhaltensstörungen treten auf als Auswirkung organischer Schäden und/oder als Auswirkung einer Beeinträchtigung von Informationsaufnahme, Informationsverarbeitung und motorischer Reaktion bzw. ihrer Wechselwirkungen. Sie können zu einer Minderung der körperlichen Funktionsfähigkeit und/oder der für sich und den Sozialverband erbrachten Verhaltensleistungen führen.

durch die extrem rasche Gewichtszunahme und die Verlagerung des Schwerpunktes nach vorne erhebliche morphologische Veränderungen an den Gliedmassen auftreten, die haltungsunabhängig schon im Alter von wenigen Wochen zu Störungen des Lokomotionsverhaltens und der Organisation des Gesamtverhaltens in Raum und Zeit führen (Schlup, 1991). Zuchtbedingte Schäden und damit verbundene Störungen des Verhaltens sind zweifellos tierschutzrelevant und im novellierten *Deutschen Tierschutzgesetz* (1986) im Sinne von Qualzuchtungen\* grundsätzlich verboten (§ 11b). Unter diesem Aspekt sind auch in der Schweiz gesetzliche Massnahmen zur Regelung der Tierzucht unbedingt anzustreben.

Bei der Genese von Verhaltensstörungen greifen Ursachen und Wirkungen eng ineinander. Unter dem Gesichtspunkt der Ontogenese bilden Organismus und Umwelt eine systemische Ganzheit, auf deren komplexe Vernetzung immer nur indirekt geschlossen werden kann. Es dürfte äusserst schwierig sein, die Wirkungsgefüge Gene ↔ Umwelt sowie Gehirndifferenzierung ↔ Verhalten unter Berücksichtigung der Zeitachsen, der Ontogenese und der Phylogenese (Reaktionsnorm), sauber nachzuweisen. Weiter ist immer fraglich, wie weit unter experimentellen Bedingungen erhobene Befunde auf die Wirklichkeit, die Haltung von landwirtschaftlichen Nutz- und Labortieren, direkt übertragbar sind. Trotzdem ist das Schaffen von theoretischen Ansätzen zum Verständnis des Geschehens bei der Entwicklung von Verhaltensstörungen wichtig, denn es ist Voraussetzung für die Ableitung von Forschungsfragen, die über eine Interpretation beobachtbarer Phänomene und die Bekämpfung von Symptomen hinausgehen und ursächlich zur Prävention von Verhaltensstörungen bzw. zur Entwicklung von tiergerechten Haltungsalternativen, in denen keine Verhaltensstörungen auftreten, beitragen.

## LITERATUR

- Bateson P. (1982): Die Ansprechbarkeit gegenüber Umweltreizen und ihre Steuerung während der Entwicklung. In: Verhaltensentwicklung bei Mensch und Tier. Das Bielefelder Projekt (Hrsg. K. Immelmann et al.). Parey, Berlin, Hamburg, 544–565. — Becker-Carus Ch., Buchholtz Ch., Etienne A., Franck D., Medioni J., Schöne H., Sevenster P., Stamm R.A., Tschanz B. (1972): Motivation, Handlungsbereitschaft, Trieb. *Z. Tierpsychol.* 30, 321–326. — Beilharz R.G., Zeeb K. (1981): Applied ethology and animal welfare. *Appl. Anim. Ethol.* 7, 3–10. — Bircher L., Schlup P., Stauffacher M. (in Vorb.): Auswirkungen des Schnabelcoupierens auf das Verhalten von Masttruten. — Bischof H. J. (1985): Environmental influences on early development: a comparison of imprinting and cortical plasticity. In: Perspectives in Ethology (Eds. P.P.G. Bateson, P. Klopfer). Plenum Press, New York, 169–217. — Boesch C., Boesch H. (1983): Optimization of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behaviour* 83, 265–286. — Brain P., Benton D. (1979): The interpretation of physiological correlates of differential housing in laboratory rats. *Life Sciences* 24, 99–116. — Broom D.M. (1987): Applications of neurobiological studies to farm animal welfare. In: Biology of Stress in Farm Animals: An integrated Approach (eds. P. R. Wiepkema, P. W. M. van Adrichem). *Curr. Top. Vet. Med. Anim. Sci.* 42, 101–110. — Brown J. L. (1975): The Evolution of Behavior. W. W. Norton, New York. — Brummer H. (1978): Verhaltensstörungen. In: Nutztierethologie (Hrsg. H. H. Sambras). Parey, Berlin, Hamburg. — Buchholtz C. (1973): Das Lernen bei Tieren. Fischer, Stuttgart. — Clutton-Brock J. (1987): A Natural History of Domesticated Animals. Cambridge Univ. Press, Cambridge. — Cooper R. M., Zubek J. P. (1958): Effects of enriched and restricted early environments on the learning ability of bright and dull rats. *Can. J. Psychol.* 12, 159–164. — Dantzer R. (1986): Behavioral, physiological and functional aspects of stereotyped behavior: a review and a re-interpretation. *J. Anim. Sci.* 62, 1776–1786. — DVG (*Deutsche Veterinärmedizinische Gesellschaft*) (1987): Bedarfsdeckung und Schadensvermeidung – ein ethologisches Konzept. Freiburg i./Br. — Foppa K. (1970): Lernen, Gedächtnis, Verhalten. 7. Aufl., Kiepenheuer und Witsch, Köln, Berlin. — Fox M.W. (1984): Farm Animals. Husbandry, Behavior and Veterinary Practice. University Park Press, Baltimore. — Fraser A. F., Broom D. M. (1990): Farm Animal Behaviour and Welfare. Baillière Tindall, London. — Gigas H. (1987): Puten. Neumann-Neudamm, Melsungen. — Goodall J. (1986): The Chimpanzees of Gombe. Patterns of Behaviour. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts. — Grohmann J. (1939): Modifikation oder Funktionsreifung? *Z. Tierpsychol.* 2, 132–144. — Grauvogl A. (1990): Terminologie der Ethopathien. In: Aktuelle Arbeiten zur artgemässen Tierhaltung 1989 (Hrsg. K. Zeeb). *KTBL-Schrift* 342, Darmstadt, 11–30. — GV-Solas (1987): Versuchstierkundliche Fachbegriffe. Veröffentl. Ges. f. Versuchstierkunde. *GV-Solas*, 10, Basel. — Hassenstein B. (1980): Instinkt, Lernen, Spielen, Einsicht. Einführung in die Verhaltensbiologie. Piper, München. — Herre W., Röhrs M. (1990): Haustiere – zoologisch gesehen. 2. Aufl., Fischer, Stuttgart, New York. — Hess E. H. (1975): Prägung. Kindler, München. — Holzappel M. (1939): Über Bewegungstereotypien bei gehaltenen Säugern. *Zs. Tierpsychol.* 2, 46–72. — Immelmann K. (1979): Einführung in die Verhaltensforschung. Parey, Berlin, Hamburg. — Lehmann M. (1989): Das Verhalten junger Hauskaninchen unter verschiedenen Haltungsbedingungen. Dissertation, Universität Bern. — Lorenz K. (1959): Psychologie und Stammesgeschichte. In: Die Evolution der Organismen (Hrsg. G. Heberer). 2. Aufl., Fischer, Stuttgart, 131–172. — Lorenz K. (1961): Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens. *Zs. Tierpsychol.* 18, 139–187. — Lorenz K. (1978): Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie. Springer, Wien, New York. — Manning A. (1979): Verhaltensforschung. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. — Marler P., Hamilton W. J. (1972): Tierisches Verhalten. BLV, München. — McFarland D. (1981): The Oxford Companion to Animal Behaviour. Oxford University Press, Oxford, New York. — McFarland D. (1989): Biologie des Verhaltens. VCH, Weinheim. — Meyer P. K. W.

(1976): Taschenlexikon der Verhaltenskunde. Schöningh, Paderborn. — *Militzer K.* (1986): Wege zur Beurteilung tiergerechter Haltung bei Labor-, Zoo- und Haustieren. Parey, Berlin, Hamburg. — *Oppenheim R. W.* (1982): Präformation und Epigenese in der Entwicklung des Nervensystems und des Verhaltens. In: Verhaltensentwicklung bei Mensch und Tier. Das Bielefelder Projekt (Hrsg. K. Immelmann et al.). Parey, Berlin, Hamburg, 157–221. — *Sambraus H. H.* (1985<sub>a</sub>): Mouth-Based Anomalous Syndromes. In: Ethology of Farm Animals (ed. A. F. Fraser). Elsevier, Amsterdam, 391–422. — *Sambraus H. H.* (1985<sub>b</sub>): Stereotypies. In: Ethology of Farm Animals (ed. A. F. Fraser). Elsevier, Amsterdam, 431–441. — *Schlup P., Bircher L., Stauffacher M.* (1991): Auswirkungen von Zucht und Haltung auf die Entwicklung des Fortbewegungsverhaltens von Hochleistungs-Masttruten. In: Aktuelle Arbeiten zur artgemässen Nutztierhaltung 1990 (Hrsg. K. Zeeb). KTBL-Schrift 344, Darmstadt, 47–58. — *Stauffacher M.* (1980): Die Brutbiologie des Schwarzbrauen-Albatros' (*Diomedea melanophris*) auf den südatlantischen Falkland-Inseln. Diplomarbeit, Universität Basel. — *Stauffacher M.* (1986): Social contacts and relationships in domestic rabbits kept in a restrictive artificial environment. In: Ethology of Domestic Animals (ed. M. Nichelmann). Proc. 19. Int. Ethol. Congr. IX, Privat, Toulouse, 100–106. — *Stauffacher M.* (1989): Kaninchenhaltung in Zucht- und Mastgruppen – ein neues tiergerechtes Haltungskonzept für Hauskaninchen. Schweiz. Tierschutz 116/1, 20–35. — *Stauffacher M.* (1992): Ethologische Grundlagen zur Beurteilung der Tiergerechtheit von Haltungssystemen für landwirtschaftliche Nutztiere und Labortiere. Schweiz. Arch. Tierheilk. 134, im Druck. — *Stauffacher M., Fröhlich E. K. F., Oester H. C., Vogel R.* (in Vorb.): Begriffsbestimmungen zur Schweiz. Tierschutzgesetzgebung. — *Stolba A., Wood-Gush D. G. M.* (1984): The identification of behavioural key features and their incorporation into a housing system design for pigs. Ann. Rech. Vét. 15, 287–298. — *Tembrock G.* (1968): Grundriss der Verhaltenswissenschaften. Fischer, Stuttgart. — *Tierschutzgesetz der Bundesrepublik Deutschland* vom 24. Juli 1972, Novellierung 18. August 1986. — *Tierschutzgesetz Schweden* vom 6. Juni 1988. — *Tierschutzgesetz Schweiz.* vom 9. März 1978. — *Tschanz B.* (1985): Kriterien für die Beurteilung von Haltungssystemen für landwirtschaftliche Nutztiere aus ethologischer Sicht. Tierärztl. Umschau 40, 730–738. — *Wechsler B.* (1990): Verhaltensstörungen als Indikatoren einer Überforderung der evolvierten Verhaltenssteuerung. In: Aktuelle Arbeiten zur artgemässen Tierhaltung 1989 (Hrsg. K. Zeeb). KTBL-Schrift 342, Darmstadt, 31–39. — *Wiepkema P. R.* (1988): Stress: ethological implications. In: Psychobiology of stress (eds. A. Oliverio und S. Puglisi-Allegra). Kluwer Acad. Publ., Dordrecht. — *Wiepkema P. R., Cronin G. M., van Ree J. M.* (1984): Stereotypies and endorphins: functional significance of developing stereotypies in tethered sows. Proc. Int. Congr. Appl. Ethol. Farm Anim., Kiel, KTBL, Darmstadt, 93–96. — *Wiepkema P.R., Broom D.M., Duncan I.J.H., van Putten G.* (1983): Abnormal behaviour in farm animals. CEC-Report, Bruxelles, 1–16. — *Wolff J. R.* (1982): Morphogenetische Aspekte der Hirnentwicklung. In: Verhaltensentwicklung bei Mensch und Tier. Das Bielefelder Projekt (Hrsg. K. Immelmann et al.). Parey, Berlin, Hamburg, 282–308.

### **Bases de l'ontogénèse du comportement – Contribution à la genèse des troubles du comportement**

Le processus d'ontogénèse du comportement se déroule de façon épigénétique, c'est-à-dire sous l'influence des interactions entre phénotype, gènes activés et environnement dans le cadre de la réaction phylogénétique normale. Avant tout dans la vie post-embryonnaire, certains processus d'apprentissage tels l'accoutumance, le conditionnement classique ou opérant, l'imitation, l'examen et l'imprégnation déterminent l'ontogénèse du comportement de façon essentielle.

Sur la base des conditions de détentions restrictives des animaux de rente et de laboratoire, on suppose au vu d'observations neurophysiologiques que les troubles du comportement peuvent être causés par une modification des liaisons ou de la différenciation dans le cerveau au cours de l'ontogénèse précoce (lésions de déprivation et d'imprégnation conduisant à des actions sur un objet inadéquat). D'autre part, les troubles du comportement peuvent aussi être l'expression d'une dysfonction du système nerveux central: Les animaux essaient sans succès de s'adapter à un environnement rigide, inévitable et artificiel et développent suite à une sous- respectivement surstimulation des neurones des stratégies de contrôle inadapées (mouvements stéréotypés, détresse acquise).

Pour une prévention efficace des troubles du comportement, l'étude approfondie de la genèse des troubles est aussi inévitable que l'étude de l'ontogénèse du comportement normal. Alors seulement on pourra développer des systèmes de détention où, malgré une détention restrictive, les stimuli et les structures offerts permettront aux animaux de se développer, de se maintenir et de se reproduire sans dommages.

### **Principi dell'ontogenesi del comportamento – un contributo alla genesi dei disturbi comportamentali**

Il processo dell'ontogenesi del comportamento avviene in modo epigenetico, il che significa che proviene dagli effetti reciproci momentanei fra fenotipo, geni attivati e l'ambiente che ci circonda nel quadro della norma di reazione sviluppata filogeneticamente. Soprattutto durante la vita postembrionale i processi di apprendimento come l'abitudine, il condizionamento classico e operante, l'imitazione, l'apprendimento attraverso la comprensione e la caratterizzazione segnano l'ontogenesi del comportamento.

In base alle condizioni d'alloggio restrittive degli animali domestici e da laboratorio viene postulato, tenendo conto dei risultati neurofisiologici, che i disturbi comportamentali deri-

## GRUNDLAGEN DER VERHALTENSONTOGENESE

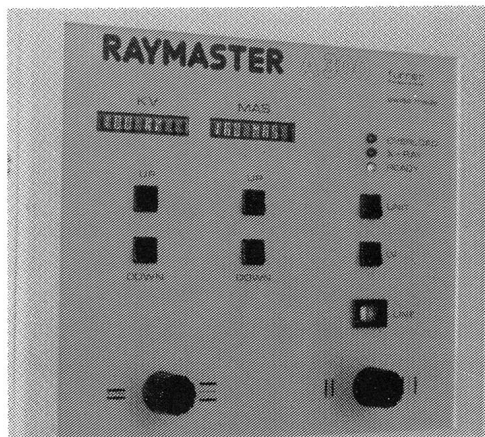
vano etiologicamente da un differente concatenamento e differenziazione nel cervello, che si sono attuati durante la prima parte dell'ontogenesi (danni da privazione, danni caratteriali → per es. atteggiamenti sull'oggetto inadeguato). Dall'altra parte i disturbi comportamentali possono essere l'espressione di una disfunzione del sistema centrale nervoso (CNS): gli animali provano inutilmente modificando il loro comportamento di adattarsi alle condizioni d'alloggio fisse, inamovibili ed artificiali con cio'sviluppando, sotto costante iperspecificatamente ipostimolazione neuronale, delle strategie di adattamento, che male si addicono alla loro situazione (p. es. movimenti stereotipi, inettitudine appresa). Per prevenire con successo i disturbi comportamentali e' necessario non solo

ricercare la genesi dei disturbi, bensì anche analizzare l'ontogenesi del comportamento normale. Solo così possono essere sviluppate forme d'alloggio a misura di animale nelle quali sia possibile, nonostante la ristrettezza dello spazio, creare strutture e stimoli nelle quali gli animali possano crescere senza danni e possano riprodursi.

Adresse: Dr. M. Stauffacher  
Zoologisches Institut  
Ethologische Station Hasli  
CH-3032 Hinterkappelen

Manuskripteingang: 28. Januar 1991

**So einfach  
kann Röntgen sein**



*Alles andere überlassen Sie getrost seinem  
Computer.*



**furrer RÖNTGENTECHNIK**  
Büelmatt 12 · 6204 Sempach · 041 - 99 21 20