

Schleidt, W. M., 1984.
Quantitative Verhaltensbeschreibung
am Beispiel der Balzbewegung des
Stockerpels, *Anas platyrhynchos*.
In: W. Nachtigall, ed.,
Verhaltensphysiologischer Grundkurs,
pp. 126-131, Weinheim:
Verlag Chemie GmbH.

Themenkreis XI: Verhaltensphysiologische Versuche an Vögeln

*Versuch 31 Quantitative Verhaltensbeschreibung am Beispiel der Balzbewegung des Stockerpels, *Anas platyrhynchos* von Wolfgang M. Schleidt*

1 Theoretische Grundlagen und Geräte

Die Beschreibung ist die Grundlage aller Wissenschaft. Selbst das Experiment, das dem Forscher das „Hochgefühl“ gibt, ein Versuchsobjekt zu beherrschen und es seinem Willen unterzuordnen, bleibt sinnlos, wenn nicht das Ergebnis festgehalten und kritisch analysiert wird. Die teuerste Versuchsanlage, und sei es ein international finanziertes Super-Zyklotron, dient letztlich der Beschreibung! Wissenschaftliche Beschreibung ist immer selektiv. Eine vollständige Beschreibung ist nur in Form einer detaillierten Nachbildung möglich, die mit dem zu beschreibenden Objekt in allen Einzelheiten identisch ist; praktisch ist sie nicht realisierbar. Selbst eine kinematographische Abbildung ist selektiv, da sie sich auf einen ausgewählten Teilbereich der Oberfläche des Objektes und auf einen begrenzten Teil des reflektierten elektromagnetischen Spektrums mit beschränktem Auflösungsvermögen, beschränkt. Die „Kunst“ der Beschreibung besteht darin, aus der Fülle der Eigenschaften eines Objektes jene Variablen auszuwählen und in ihrer Größe zu verfolgen, die es zweifelsfrei identifizieren und von anderen Objekten statistisch signifikant abgrenzen. Die Beschreibung muß quantitativ sein, damit unsere intuitiv getroffene Auswahl rigoros überprüfbar wird.

Als Beispiel wählen wir die bekannten Balzbewegungen des Stockerpels (Lorenz) und untersuchen mit dem Verfahren der Einzelbildanalyse Szenen des Filmes IWF C 626 (s. Literaturhinweise). Die beschriebene Methode kann natürlich auch auf eigene Fernseh-Aufzeichnungen gleicher oder anderer Verhaltensweisen und auf andere Filme angewendet werden.

Geräte: Nötig ist ein 16-mm-Filmprojektor (wenn möglich mit Einzelbildschaltung und Bildzähler), ein Oberflächenspiegel ($10 \times 15 \text{ cm}^2$) mit Halterung und Stativ zum Umlenken des Bildes auf eine horizontale Fläche. Alternativ: Fernsehkamera, Aufnahmegerät (muß für die Betrachtung einzelner Bilder geeignet sein, z. B. SONY AV-3600) und Fernseher. Filmmaterial aus eigenem Archiv oder durch Fernleihe vom Institut für den Wissenschaftlichen Film, 3400 Göttingen, Nonnenstieg 72) oder Fernsehband. Zum Nachzeichnen benötigt man weißes Papier (besonders günstig ist das zick-zack-gefaltete, in EDV-Anlagen verwendete Papier; es ist einseitig bedruckt und als Altpapier frei erhältlich) oder Zeichenfolie (zum Pausen vom Bildschirm; Klarsichtfolie in Rollen ist gut geeignet und für Overhead Projektoren vorrätig). Schließlich braucht man Millimeterpapier, Zeichenstift und Dreiecke, sowie einen elektronischen Taschenrechner oder Zugang zu einer EDV-Anlage.

2 Grundgedanken, Fragestellung

Verhalten kann in erster Annäherung als Veränderung von Merkmalen über der Zeit t beschrieben werden. Wir messen die Größe von Variablen $a, b, c, \dots, z$ der Merkmale $A, B, C, \dots, Z$ eines Organismus zum Zeitpunkt $t_0, t_1, t_2, \dots, t_n$ und nehmen als Nullhypothese an, daß die Meßwerte der Variablen zufällig um einen Mittelwert streuen, keine Ordnung im zeitlichen Ablauf zeigen, und voneinander unabhängig variieren. Die am einzelnen Organismus meßbaren Variablen lassen sich in drei Hauptgruppen „Ort“, „Orientierung“, und „Oberflächenbeschaffenheit“ des Organismus (im Laborjargon „die drei O des O“) einordnen.

Gemessen werden physikalische Größen. Als Beispiel dient das Verhalten der Ortsveränderung. Nehmen Sie an, die Bewegung einer Maus während der Futtersuche soll allgemein beschrieben werden; besonders soll entschieden werden, ob das Tier ungezielt umherstreift und rein zufällig auf Eßbares stößt (Nullhypothese) oder ob es das Gebiet systematisch absucht (Hypothese 1). Unser Modell für die Nullhypothese ist die Brown'sche Molekularbewegung in Form eines

Zufallszuges („random walk“) in einer unendlichen Fläche. Ausgangspunkt des Verhaltensablaufes ist der Ausgang des Mausestes, gleichzeitig der Ursprung unseres Koordinatensystemes. Wir messen in regelmäßigen Zeitabständen (etwa jede Minute), wo sich die Maus befindet; es werden die jeweiligen x, y -Koordinaten in Metern bestimmt. Durch den Vergleich der empirischen Werte und ihrer Verteilung um den Ursprung mit den für den Zufallszug bekannten kann entschieden werden, ob das Ergebnis unserer Hypothese 1 unterstützt wird oder von der Nullhypothese nicht signifikant verschieden ist. In entsprechender Weise kann man eine Vorzugsrichtung in der Orientierung oder Fortbewegung eines Tieres gegen den Zufall absichern, letztlich auch jede Änderung an seiner Oberfläche.

Es mag zunächst ungewohnt erscheinen, jedes Verhalten, das nicht in einer Ortsveränderung oder Drehung (Orientierung) besteht, als Änderung der Oberflächen-Beschaffenheit aufzufassen. Wir sind zu sehr daran gewöhnt, nach dem in der Tiefe Verborgenen zu suchen und das offen zu Tage liegende als „oberflächlich“ abzutun. Wir glauben zu wissen, daß die Ursache des Verhaltens in der Tiefe des Zentralnervensystemes zu finden sei, in der Verschaltung von Nervenzellen oder der Biochemie von Molekülen, und vergessen darüber nur zu leicht, daß Organismen durch phylogenetische Anpassung an bestimmte Umweltveränderungen entstanden sind. Jede Umwelt wirkt aber diikt und unmittelbar *nur auf die Oberfläche* des Organismus, und der Organismus kann nur durch seine Oberfläche auf seine Umwelt einwirken. Die in der Tiefe liegenden Teilsysteme sind durch die Oberfläche von der Umwelt isoliert. Nur durch auf Transport von Materie, Energie und Information spezialisierte Teilsysteme kann der Austausch zwischen Innen und Außen aufrecht erhalten werden. Ausnahmen bilden nur Schwerkraft und extrem kurzwellige Strahlung, welche den Organismus praktisch ungehindert durchdringen. Dies beeinträchtigt aber nicht den taktischen Vorteil, das Verhalten als Oberflächenerscheinung zu definieren und seine Merkmale als physikalische Größen oder chemische Beschaffenheit an der Trennfläche zwischen Organismus und Umwelt zu messen.

Im einfachsten Fall kann das Verhalten als signifikante Abweichung in der Größe einer einzigen Merkmalsvariablen quantitativ beschrieben werden. Bei feinerer Zeitauflösung können wir feststellen, daß ein derart abweichender Wert durch Zwischenwerte verbunden ist, die eine genauere Beschreibung und Differenzierung gestatten. Ein Beispiel: Der mit einer „Skinnerbox“ verbundene Schreiber registriert jeden Schlag des Schnabels einer Taube auf den „key“ als Verhaltenselement. Die kinematographische Analyse mit hoher Bildfrequenz (1000 Bilder/s) zeigt jedoch weitere Einzelheiten. Es wird erkennbar, daß der Schnabel in zwei unterschiedlichen Weisen an den „key“ geschlagen wird, die als rudimentäre Freßbewegung oder Trinkbewegung klassifiziert werden können, wobei die Form davon abhängt, ob die Taube als Belohnung Futter oder Wasser erwartet.

Je komplexer die einzelnen zu beschreibenden Verhaltensweisen sind, und je mehr Verhaltensweisen unterschieden werden sollen, desto mehr Merkmalsvariable müssen in der Beschreibung berücksichtigt werden. Als Grenzfall kann angenommen werden, daß ebensoviele Variable gemessen werden müssen als Verhaltensweisen unterschieden werden sollen. In der Regel ist die Zahl der benötigten Variablen viel geringer, und schon zwei Merkmalsvariable können ausreichen, alle in einer bestimmten Situation auftretenden Verhaltensweisen als unverwechselbare „Orte“ in einem zweidimensionalen „Merkmalraum“ zu bezeichnen. In dem vorliegenden Versuch wird die Aufgabe gestellt, zwei oder mehrere Verhaltensweisen (z. B. die Balzbewegungen des Stockerpels) in einem zweidimensionalen Merkmalsraum voneinander abzugrenzen.

3 Versuchsaufbau

Falls eigenes Aufnahmемaterial – als Teil des Versuchs – gewonnen werden soll, ist darauf zu achten, daß ein Objektiv mit langer Brennweite verwendet und die Entfernung zwischen Kamera und Objekt möglichst gleich gehalten wird (besonders bei Zoom-Objektiven). Das Objekt soll während des Bewegungsablaufes im Bild bleiben. (Wenn z. B. der Kopf des Erpels beim Schnabelschütteln oder beim Gruntzpiff über

den Bildrand hinausstößt, wird die ganze Bildfolge unbrauchbar).

Vorhandenes oder angefertigtes Aufnahmемaterial wird zunächst mehrmals abgespielt. Mit Hilfe des Zählwerkes werden Beginn und Ende der zu analysierenden Szenen bestimmt. Die Absicht der quantitativen Beschreibung entbindet nicht von der Verpflichtung, sich mit den Einzelheiten des Verhaltensablaufes zunächst *qualitativ* vertraut zu machen. Nur die Vertrautheit mit dem Verhalten macht es wahrscheinlich, daß Sie die Merkmals-Variablen finden, die für Messungen am besten geeignet sind. Theoretische Überlegungen zeigen, daß eine solche Auswahl auch mit Hilfe von Mustererkennungs-Algorithmen gefunden werden können (Schleidt und Crawley). Aber wegen des erheblichen Rechenaufwandes bleibt die Gestaltwahrnehmung des Forschers doch das wichtigste analytische Werkzeug in der Verhaltensforschung (Lorenz).

Der Filmprojektor (oder Fernseher) wird am günstigsten in einem verdunkelten Raum aufgebaut. Das Bild kann auf eine vertikale Mattglasscheibe projiziert und durchgepaust werden. Praktischer ist es jedoch, den Projektor erhöht aufzustellen und das Bild mit einem Umlenkspiegel auf eine horizontale Zeichenfläche zu projizieren. (Vorsicht! Wenn der Projektor zu weit aus der normalen, annähernd horizontalen Projektionsrichtung gekippt wird, kann die Lampe durchbrennen oder explodieren!) An Stelle des Projektors kann auch ein Schneidetisch verwendet werden. Selbst ein Filmbetrachter kann gute Dienste leisten, erfordert aber wegen des kleinen Bildes besondere Sorgfalt beim Markieren der Meßpunkte.

4 Durchführung

Zunächst ist zu entscheiden, welche Punkte im Bild vermessen werden sollen. Wählen Sie nur solche Punkte, die auf allen Bildern klar zu erkennen sind. In der Analyse der Stockentenbalz haben sich besonders Schnabelspitze und Schwanzspitze bewährt. Gemessen wird die Höhe des Punktes über einer gedachten Grundlinie, dem Schnitt zwischen Wasseroberfläche und Mediansagittaler. (Vorsicht: Diese Grundlinie muß sorgfältig abgeschätzt werden; grobe Schät-

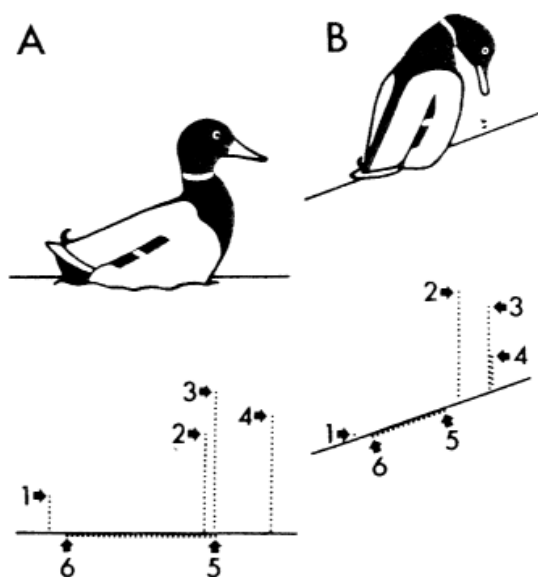


Abb. 31-1. Einzelbilder aus dem Film IWF C 626: „einleitendes Schütteln“ (A) (Bild Nr. 1483) und „Kurzhoch“ (B) (Bild Nr. 2967). (Die Bildnummern beziehen sich auf das 1. Bild nach dem Titel bei einer unverletzten Kopie.) Die untere Bildhälfte gibt eine Anleitung zur Definition der Meßpunkte und Meßstrecken: 1 Schwanzspitze, 2 Halsring, 3 Auge, 4 Schnabelspitze, 5, 6 vorderer bzw. hinterer Schnittpunkt von Körperoberfläche, Medianebene und Wasserspiegel. Die „Grundlinie“ ist eine Gerade durch die Punkte 5 und 6. Die Meßstrecken werden senkrecht von den Meßpunkten 1 bis 4 zur Grundlinie gemessen.

zungen ergeben eine große Streubreite der Meßwerte.) Ist ein einzelner Punkt in einem Bild unsichtbar (zu geringer Kontrast, Verdeckung durch ein Hindernis), so kann im Einzelfall der Wert geschätzt oder von Werten des vorhergehenden und folgenden Bildes intrapoliert werden. Bleibt ein Meßwert über mehrere Bilder hinweg unbestimmbar, so muß ein bestimmter Wert angenommen oder „Null“ eingetragen werden. Besonders wichtig ist es, die einzelnen Szenen nicht zu knapp zu bemessen und mindestens 10 Bilder vor und nach dem zu analysierenden Bewegungsablauf zu vermessen, damit der Mittelwert der „Ruhelage“ bestimmt werden kann, der für die Normierung der Daten auf gleichen Maßstab unentbehrlich ist.

Im ersten Arbeitsgang werden die „Rohdatenprotokolle“ angefertigt. Das erste Bild wird auf einen Papierbogen projiziert (Abb. 31-1) und die

Grundlinie mit einem Lineal gezogen. Die einzelnen Meßpunkte werden eingetragen und mit der Bildnummer (und gegebenenfalls Rollennummer) versehen. Das nächste Bild wird auf einen neuen Bogen projiziert und in gleicher Weise registriert.

Im zweiten Arbeitsgang werden die Abstände zwischen den Meßpunkten (bzw. zwischen Meßpunkt und Grundlinie, Abb. 31-1) gemessen und tabelliert oder direkt in der EDV-Anlage gespeichert. Falls ein „digitizer tablet“ vorhanden ist, können beide Arbeitsgänge vereinigt werden. Sollen Daten von Szenen mit unterschiedlichem Maßstab verglichen werden, müssen alle Meßwerte auf eine einheitliche Bezugsgröße umgerechnet werden. Im Fall der Entenbalz ist die mittlere Höhe der Schwanzspitze über der Grundlinie (vor und/oder nach dem Bewegungsablauf, in Ruhestellung) eine günstige Bezugsgröße. Der Kehrwert des Mittelwertes ist der Faktor, mit dem alle Meßwerte dieser Szene multipliziert werden müssen. Die mittlere Schwanzspitzenhöhe in Ruhestellung wird zur Einheit (1).

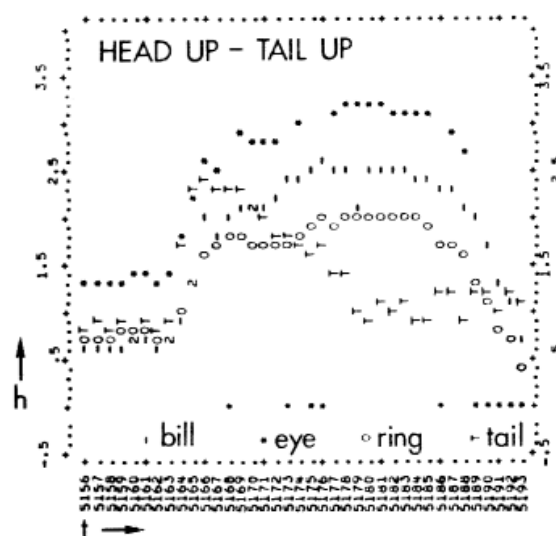


Abb. 31-2. Beispiel für die Aufzeichnung des zeitlichen Ablaufes einer Verhaltensweise („Kurzhoch werden“, Bild Nr. 5161-5193, IWF C 626; aus einer Praktikumsübung, University of Maryland, USA). Die in der EDV-Anlage gespeicherten Bildnummern und Merkmalsvariablen wurden als graphische Darstellung ausgedruckt. h Häufigkeit des Merkmalsauftretens, t Zeit.

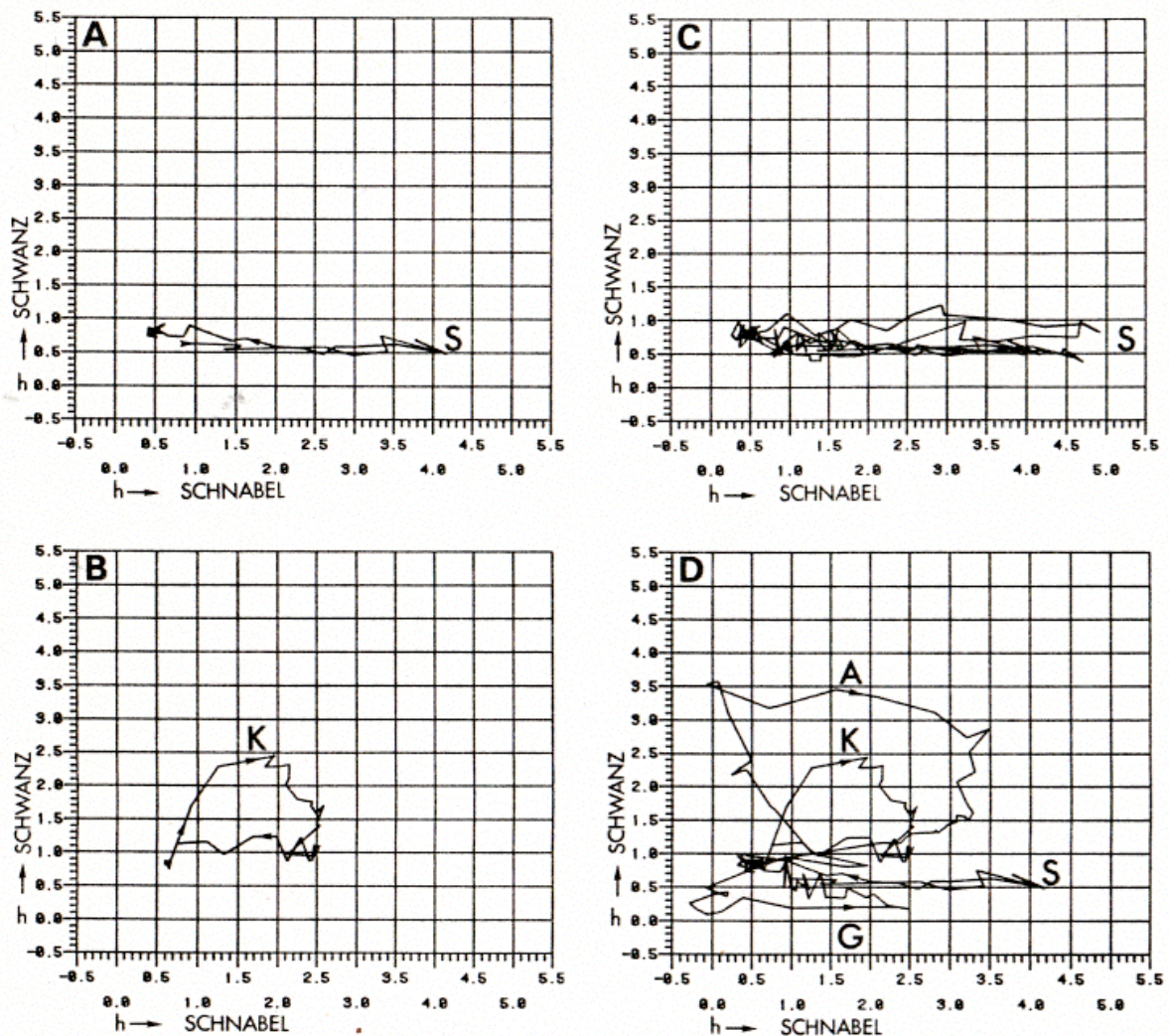


Abb. 31-3. Beispiel für die Darstellung des zeitlichen Ablaufes in einem Merkmalraum (IWF C 626; aus einer Praktikumsübung, University of Maryland, USA). Die gespeicherten Daten wurden mit einem Tektronix X, Y-Schreiber unter Verwendung der „PLOT 10“-Programmsammlung aufgezeichnet. A bis D: eine Einzelbewegung, eine weitere Einzelbewegung, drei Schüttelbewegungen, vier verschiedene Balzbewegungen. S „einleitendes Schütteln“, K „Kurzhoch werden“, A „Ab-Auf“, G „Grunzpiff“.

5 Fehlermöglichkeiten

Da geometrische Entzerrungen selbst mit Rechnern kompliziert und aufwendig sind, ist bei dieser Übung besonders darauf zu achten, daß das Bildmaterial frei von Bewegungen ist, die nicht Teil des zu analysierenden Verhaltensablaufes sind (Stativ verwenden!). Alle Aufnahmen müs-

sen die gleiche Orientierung haben (z. B. „Ente genau von der Seite gesehen“).

Bei der Datenaufnahme und Analyse können wir zwischen „echten Fehlern“ und „Nachlässigkeiten“ unterscheiden. Ein echter Fehler ist es, zwei Meßpunkte oder Meßwerte zu verwechseln oder den Abstand zwischen zwei Meßpunkten falsch abzulesen. Solche Fehler sind in den Roh-

daten leicht zu finden, indem man die Werte aufeinanderfolgender Bilder vergleicht. Falls eine EDV-Anlage zur Verfügung steht und die Daten gespeichert werden, empfiehlt es sich, die Datenblöcke auszudrucken, und die Listen auf fehlende oder grob abweichende Werte zu prüfen. Schwankt eine Merkmalsvariable (z. B. zwischen 20 und 45), so fällt ein fehlerhafter Wert (z. B. von 2 oder von 432) schon durch seinen unterschiedlichen Stellenwert auf, wenn man die aufeinanderfolgenden Werte in einer Kolonne überfliegt. Findet sich ein „Abweicher“, so muß man zu den Rohdaten zurückgehen, und den Meßwert nochmals bestimmen. Als Nachlässigkeit bezeichnet man das Versäumnis, einen bestimmten Meßpunkt nicht klar zu definieren oder sich nicht an die Meßvorschrift zu halten (z. B. den Punkt am Halsring des Erpels einmal vorne, einmal an der Seite des Halses anzunehmen oder die Grundlinie ungenau zu bestimmen). Andererseits kostet Genauigkeit Zeit. Versuchen Sie einen Genauigkeitsgrad von mindestens 5% vom Mittelwert der Meßgröße einzuhalten.

6 Auswertung

Machen Sie sich zunächst mit den Daten vertraut. Beim Überprüfen der Tabellen auf Fehler sind Ihnen sicher schon gewisse Regelmäßigkeiten aufgefallen. Die quantitative Analyse soll nicht Ihre spielerischen Neigungen hindern! Versuchen Sie verschiedene Formen der graphischen Darstellung und verschiedene statistische Prüfverfahren. Zur Unterstützung des Konzeptes, Verhalten als Veränderung über der Zeit aufzufassen, ist es anschaulich, die einzelnen Merkmalsvariablen über der Zeit (x-Achse trägt die Bildnummern) aufzutragen (Abb. 31-2).

Wählen Sie ein erfolgversprechendes Merkmalpaar x und y . Tragen Sie die Meßwerte h_x und h_y für jedes Bild der ersten Szene als Punkt im zweidimensionalen Merkmalsraum ein und verbinden Sie jeweils aufeinanderfolgende Punkte mit einer Linie (Abb. 31-3).

Fertigen Sie einige Fotokopien der Originalzeichnung an. Tragen Sie auf einer Fotokopie die Meßwerte von einer anderen Szene ein (die gleiche Balzbewegung von verschiedenen Erpeln oder von einer anderen Schwimmartenart oder

eine andere Balzbewegung). Vergleichen Sie die jeweiligen Positionen der Merkmal-Linien im Merkmalraum und skizzieren Sie ein abstrahierendes Schema (Abb. 31-4).

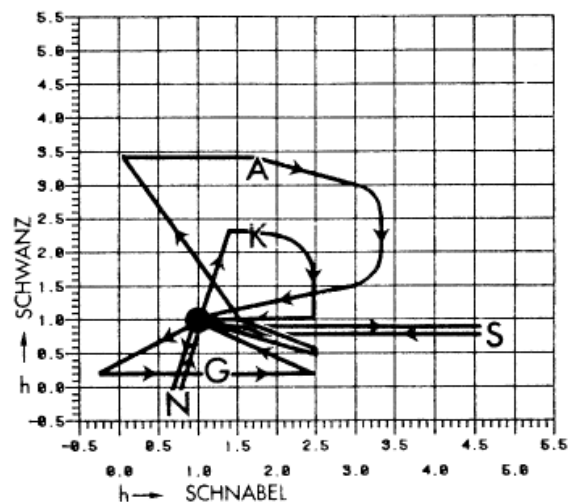


Abb. 31-4. Abstrahierendes Schema aus Auswertungsfolgen nach Art der Abbildung 31-3. N Normalstellung (vgl. Legende in Abb. 31-3).

Jede Verhaltensweise bildet eine mehr oder weniger charakteristische Schleife, die vom Ruhepunkt in ein bestimmtes Gebiet des Merkmalraumes vorstößt und zum Ruhepunkt zurückkehrt. Demnach kann man eine Verhaltensweise als eine Folge von Orten in einem Merkmalraum definieren.

7 Literaturhinweise

- K. Lorenz, „Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden“, *J. Ornith.* **89** (1941) 194-293.
- K. Lorenz: „Balz und Paarbildung der Stockente, *Anas platyrhynchos* L.“, Begleitheft zum gleichnamigen Film des Instituts für den wissenschaftlichen Film, Göttingen **C 626** (1952).
- K. Lorenz, „Gestaltwahrnehmung als Quelle wissenschaftlicher Erkenntnis“, *Z. angew. exper. Psychol.* **4** (1959) 118-165.
- K. Lorenz: *Über tierisches und menschliches Verhalten*. Piper Verlag, München 1965.
- K. Lorenz, „The fashionable fallacy of dispensing with description“, *Naturwissenschaften*. **60** (1973) 1-9.
- W. M. Schleidt und J. N. Crawley, „Patterns in the behaviour of organism“, *J. Social. Biol. Struct.* **3** (1980) 1-15.

Siehe auch:

Finley, J., Ireton, D., Schleidt, W. M. & Thompson, T. A. 1983. A new look at the features of mallard courtship displays. *Anim. Behav.*, **31**: 348-354.