

Haben Steroidhormone einen Einfluß auf die sexuelle Prägung? Untersuchungen zu physiologischen Korrelaten eines frühontogenetischen Lernvorganges bei männlichen Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*)

Von Ekkehard Pröve

Abstract. PRÖVE, E. (1990): Do steroid hormones influence sexual imprinting? Investigations in the physiological correlates of a learning process early in ontogeny in male zebra finches. – Vogelwarte 35: 329–340.

Although the ethological aspects of imprinting have been well investigated less is known about its physiological correlates. This paper provides a short review on studies of the neural and hormonal bases of imprinting processes together with the results of our own investigations on the influence of steroid hormones on sexual imprinting in male zebra finches (*Taeniopygia guttata castanotis*). We found that androgens given during the sensitive phase are able to strengthen sexual preferences for an imprinted object, and on the basis of these results, a mechanism is proposed of how the androgens might act in this context.

Key words: sexual imprinting, sensitive phase, steroid hormones, androgens, zebra finch.

Address: Universität Bielefeld, Fakultät für Biologie, Postfach 8640, D-4800 Bielefeld 1, FRG

1. Einleitung

Die Erscheinung des Lernvorganges der Prägung bietet infolge der relativ klar abgegrenzten Phasen optimaler Sensibilität gegenüber sozialen Umwelteinflüssen ein günstiges Untersuchungsgebiet zu der Frage, in welcher Weise endo- und exogene Faktoren bei der Entwicklung des Verhaltens beteiligt sind. Seit der Erstbeschreibung dieses Lernvorganges durch SPALDING (1873) und der wissenschaftlichen Definition durch LORENZ (1935) sind vor allem von ethologischer Seite eine Vielzahl von Arbeiten über diesen Entwicklungsvorgang erschienen (siehe Übersichten von HESS 1973, IMMELMANN & SUOMI 1981). Diese Arbeiten beziehen sich vor allem auf die Nachlaufprägung und die sexuelle Prägung. Von den von LORENZ aufgestellten Kriterien zur Definition von Prägungsvorgängen treffen zwei wohl für alle bisher untersuchten Lernvorgänge in diesem Kontext zu:

- a) Die während des Prägungsvorganges aufgenommene Information wird dauerhaft gespeichert; sie kann – mit anderen Worten ausgedrückt – nicht vergessen werden (Kriterium der Dauerhaftigkeit oder Irreversibilität).
- b) Der Lernvorgang kann nur während einer festliegenden Zeit (in der Regel in der frühen Ontogenese) stattfinden (Kriterium der sensiblen Phase).

Diese beiden Kriterien bieten einen guten Ansatzpunkt für Untersuchungen, in welcher Weise Faktoren des sozialen Umfeldes und innere (physiologische) Faktoren in der Ontogenese zusammenwirken, um das Verhalten eines adulten Organismus zu bestimmen. Gerade die Phasenspezifität, die ein Teil der normalen Entwicklung eines Individuums ist, legt die Vermutung nahe, daß endogene physiologische Faktoren an der Regulierung des Anstiegs und Abfalls der Sensibilität gegenüber Umweltreizen beteiligt sind. Obwohl Prägungsvorgänge aus ethologischer Sicht als gut untersucht gelten können, ist über die Natur solcher physiologischer Faktoren wenig bekannt. Es kann die Hypothese aufgestellt werden, daß die beiden großen Steuerungssysteme in einem Organismus – das zentrale Nervensystem (ZNS) und das endokrine System – hieran beteiligt sind.

Dieser Artikel soll zum einen eine kurze Übersicht über einige physiologische Grundlagen von Prägungsvorgängen geben. Zum anderen sollen eigene Untersuchungen in diesem Zusammenhang vorgestellt werden, die sich mit den hormonellen Grundlagen der sexuellen Prägung bei männlichen Zebrafinken (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould) beschäftigen.

2. Physiologische Grundlagen von Prägungsvorgängen

2.1. Neurale Grundlagen

Die Tatsache, daß die während des Prägungsvorganges aufgenommene Information sehr dauerhaft im Individuum festgelegt wird, läßt vermuten, daß diese irgendwo im ZNS repräsentiert sein muß. Am Beispiel der Nachlaufprägung nestflüchtender Vogelarten konnte gezeigt werden, daß sowohl optische als auch akustische (z. B. JOHNSTON & GOTTLIEB 1981) und olfaktorische (BALTHAZART & SCHOFFENIELS 1979, WÜRDINGER 1979) Reize Einfluß auf diesen Lernvorgang haben. Von daher kann angenommen werden, daß an der Reizverarbeitung und -speicherung assoziative zentralnervöse Areale im Bereich des Telencephalons beteiligt sind, die über multimodale Eingänge verfügen.

Bei Hühnerküken konnte gezeigt werden, daß vor allem das Dach des Vorderhirnes am Prägungsvorgang beteiligt ist. Durch die Verwendung radioaktiv markierter Aminosäuren und Vorstufen der RNA-Bildung konnte nachgewiesen werden, daß diese Region während des Prägungsvorganges besonders stoffwechselaktiv ist (BATESON et al. 1969, 1972; HORN et al. 1971). Detaillierte Studien zeigten in der Folgezeit, daß ein bestimmtes Gebiet – die in der Mitte gelegene Region des mittleren Hyperstriatum ventrale (i.m.h.v.) – wichtig für die Verarbeitung und Speicherung der Prägungsinformationen ist (MCCABE et al. 1981; Übersichten bei BATESON 1981, HORN 1981, 1985).

In den vorgenannten Untersuchungen wird allerdings nicht darauf eingegangen, welche Mechanismen dem Auftreten sensibler Phasen zugrunde liegen. In einem Modell verglich BISCHOF (1983) bei verschiedenen Arten das Auftreten corticaler Plastizität (am Beispiel von Katzen) und die Lage sensibler Phasen für Prägungsvorgänge (bei zwei Vogelarten). Werden die unterschiedlichen Entwicklungsgeschwindigkeiten der zum Vergleich herangezogenen Arten normiert (als Fixpunkte wurden der Zeitpunkt der Geburt und das Erreichen der Geschlechtsreife übereinandergelegt), dann ist die zeitliche Übereinstimmung der Sensibilität gegenüber Umweltreizen in den verschiedenen Entwicklungsverläufen sehr ähnlich. BISCHOF schloß hieraus, daß zumindest formal zwischen der sich verändernden Plastizität des ZNS und der Verhaltensentwicklung (hier der Lage sensibler Phasen für Prägungsvorgänge im Kontext der sexuellen Prägung) ein Zusammenhang gesehen werden kann, auch wenn so verschiedene Arten wie Katze, Zebrafink und Japanwachtel miteinander verglichen werden. BISCHOF stellte folgende Hypothese auf: Unterschiede in der Prägbarkeit verschieden alter Organismen lassen sich letztendlich darauf zurückführen, in welchem Maße morphologische Veränderungen im ZNS in verschiedenen Altersstadien noch möglich sind. Bedingt durch die große Plastizität des ZNS juveniler Organismen hätte dann ein konstanter Reiz bei Jungtieren viel tiefgreifendere (strukturelle) Veränderungen im ZNS zur Folge als bei adulten Tieren.

2.2. Hormoneinflüsse

Sehr wenig ist über den Einfluß hormoneller Substanzen auf Prägungsvorgänge bekannt. Wiederum stammen die meisten Untersuchungen aus dem Kontext der Nachlaufprägung. Hierbei stand im Mittelpunkt des Interesses die Frage nach den Faktoren, die die sensible Phase für das Lernen des Objektes, dem frischgeschlüpfte Nestflüchter folgen, beenden. In der Literatur wird diskutiert, daß sich mit zunehmendem Alter die Motivation eines Kükens ändert, sich neuen Objekten anzuschließen. Die Tiere beginnen ab einem bestimmten Alter, Furchtreaktionen gegenüber neuen, unbekanntem Objekten zu zeigen (MOLTZ et al. 1959, SALZEN 1962). Bei Entenküken konnte gezeigt werden, daß diese zunehmend auftretenden Furchtreaktionen mit einem Anstieg in der Aktivität der Hypothalamus-Hypophysen-Nebennierenrinden-Achse (HHN-Achse) korreliert sind (LANDSBERG 1976, MARTIN 1973). Greift man

experimentell in die HHN-Achse ein, indem man durch Substitution von adrenocorticotropen Hormon (ACTH; MARTIN 1973) oder Corticosteron (LANDSBERG & WEISS 1976) während der sensiblen Phase eine höhere Hormonausschüttung simuliert, dann läßt sich die Prägbarkeit von Entenküken beeinflussen. Eine Erhöhung der Aktivität der HHN-Achse verminderte den Prägungserfolg.

In einer anderen Untersuchung fanden BOLHUIS et al. (1986), daß auch Sexualhormone (Androgene) einen Einfluß auf die Nachlaufprägung haben können. Testosteronbehandelte Hühnerküken ließen sich signifikant besser auf ein natürliches Objekt (Bankivahuhn-Attrappe) prägen als unbehandelte Küken. Desgleichen fanden die Autoren eine positive lineare Korrelation zwischen gemessenen Androgentitern und dem Prägungserfolg bei diesen Küken. Ein solcher Zusammenhang zwischen Testosterontitern und Prägungserfolg wurde aber nicht gefunden, wenn die Küken auf ein artifizielles Objekt (roter Kubus) geprägt wurden. Die Autoren schlossen hieraus, daß an den neuralen Prozessen, die dem Erwerb und der Speicherung solcher Präferenzen zugrunde liegen, verschiedene reizspezifische neurale Instanzen beteiligt sind und diese durch unterschiedliche physiologische Faktoren beeinflußt werden können.

Über den Einfluß hormoneller Substanzen auf andere Prägungsvorgänge ist nahezu nichts bekannt. SCHUTZ (1975) fand, daß bei adulten weiblichen Stockenten, die angeblich nicht prägar seien, durch Testosterongaben Präferenzen für ein σ einer Stiefelternart, von der sie aufgezogen worden waren, hervorgerufen werden können. Die \varnothing zeigte eine solche Präferenzverschiebung nicht, wenn sie kein Testosteron erhielten. In einer anderen Untersuchung zeigten HUTCHISON & BATESON (1982), daß die Kastration juveniler Japanwachteln keinen Einfluß auf die Ausbildung sexueller Präferenzen hat. Geprägte, kastrierte Wachtel- σ , die im Adultstadium mit Testosteron behandelt wurden, unterschieden sich in ihren Präferenzen für ein geprägtes Objekt nicht von intakten Kontrolltieren.

3. Sexuelle Prägung männlicher Zebrafinken

Eines der – aus ethologischer Sicht – wohl mit am besten untersuchten Prägungsphänomene ist die sexuelle Prägung männlicher Zebrafinken. Vor allem aus den Untersuchungen von IMMELMANN sind eine Reihe von Faktoren, die diesen Lernvorgang beeinflussen, bekannt. Dies bezieht sich auf die Lage der sensiblen Phase (ca. 13. bis 40. Lebenstag; aber Einzeltiere lassen sich auch noch im Alter von 60 bis 70 Tagen prägen), auf den Einfluß der Eltern und Geschwister, die Rolle von Verstärkungsmechanismen, die Stabilität des Lernergebnisses und die mögliche Rolle dieses Lernvorganges als Isolationsmechanismus (siehe IMMELMANN 1985).

Dieses umfangreiche Tatsachenmaterial ermöglichte es, nach physiologischen Größen zu suchen, die Einfluß auf die sexuelle Prägung haben. Wie zu Beginn dieses Artikels erwähnt, ist es gerade die Phasenspezifität dieses Lernvorganges, die darauf hindeutet, daß Anstieg und Abfall der Sensibilität gegenüber Umweltreizen mit durch physiologische Prozesse reguliert wird. Beide Regulationssysteme in einem Organismus, das ZNS und das endokrine System, sind möglicherweise hieran beteiligt.

3.1. Einfluß von Steroiden

Ein erster Schritt, um die vorgenannte Hypothese zu überprüfen, bestand darin, die hormonelle Entwicklung männlicher Zebrafinken zu verfolgen. Zu diesem Zweck wurden individuellen σ ($n = 28$) beginnend mit dem 8. Lebenstag bis zum 75. Lebenstag alle fünf Tage Blutproben entnommen. Aus diesen Blutproben wurden nach vorhergehender säulenchromatographischer Trennung auf radioimmunologischem Weg die Steroide Progesteron, Dihydrotestosteron, Testosteron und 17β -Östradiol quantitativ bestimmt.

Die Ergebnisse zeigten, daß die Hormontiter im Verlauf der Entwicklung nicht allein mit dem Alter der Tiere korreliert anstiegen. Vielmehr fanden sich Phasen, die durch hohe Titer gekennzeichnet waren; diese wechselten mit Phasen einer relativ geringen Hormonbildung ab. In der Testosteronentwicklung fanden sich Maxima vom 18. bis 21. Lebenstag, 34. bis 37. Lebenstag und nach dem 74. Lebenstag. Hohe Progesterontiter wurden vom 14. bis 25. Lebenstag und vom 70. bis 73. Lebenstag gemessen. 17β -Östradiol-Titer beginnen nach dem 38. Lebenstag zu steigen und bleiben dann auf einem relativ konstanten Niveau. In der Dihydrotestosteronentwicklung fanden sich keine ausgeprägten Minima und Maxima. Die vorgenannten Maxima waren so definiert, daß sich zu diesen Zeitpunkten Hormontiter messen ließen, die sich nicht signifikant von denen geschlechtsreifer σ unterschieden (PRÖVE 1983).

Diese Daten aus der hormonellen Entwicklung wurden mit solchen aus der morphologischen (SOSSINKA 1975) und der verhaltensmäßigen Entwicklung (IMMELMANN 1962, 1969; KALBERLAH 1980) verglichen und interessante Parallelen gefunden (Abb. 1). Man findet zeitliche Übereinstimmungen zwischen dem erstmaligen Auftreten testosteronabhängiger Verhaltensweisen – wie dem Balzgesang, Verhaltensweisen aus der Balzkette und Kopulationen (PRÖVE 1974) – und dem Auftreten der oben genannten Maxima in der Testosteronbildung. In diesem Zusammenhang wichtig zu erwähnen ist, daß der Beginn, der sich anschließende Zeitpunkt der maximalen Prägbarkeit und das Ende der sensiblen Phase für die sexuelle Prägung der σ mit Maxima in den Testosterontitern einhergehen; der Beginn ist zusätzlich von hohen Progesterontitern begleitet.

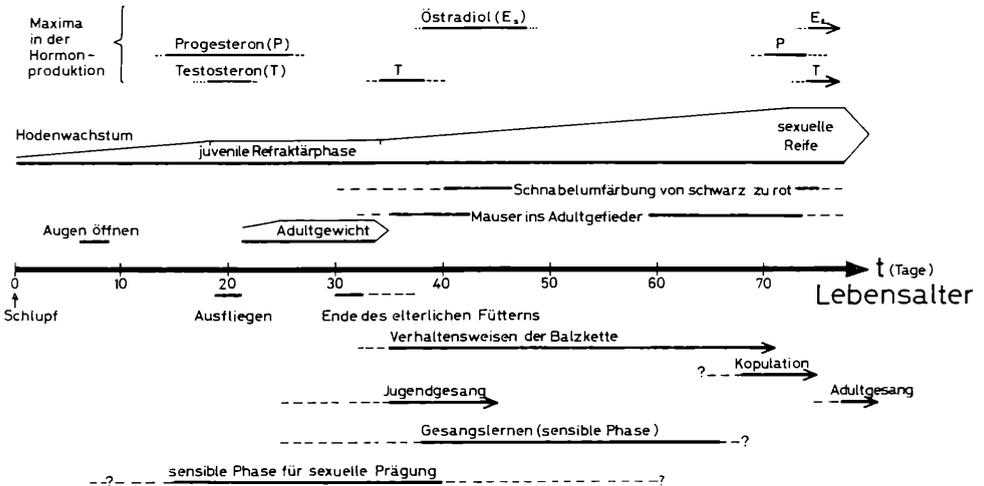


Abb. 1: Schematische Übersicht über die hormonelle, morphologische und verhaltensmäßige Entwicklung männlicher Zebrafinken. Die ablaufenden Ereignisse sind durch vertikale Linien gekennzeichnet. Die Hoden- und Gewichtsentwicklung ist in einer semi-quantitativen Weise dargestellt. Die im Text angesprochenen Maxima in Hormontitern sind durch vertikale Linien gekennzeichnet. Gestrichelte Linien verdeutlichen die individuelle Variation im Verlauf einzelner Ereignisse. Fragezeichen deuten an, daß hier noch wenig über das Auftreten dieses Faktors zu diesem Zeitpunkt bekannt ist (nach PRÖVE 1987).

Fig. 1: Survey of hormonal, morphological, and behavioural developmental processes in zebra finch σ ; vertical lines indicate the time course. Development of testes and body weight is shown in semi-quantitative way. Maxima in the development of hormone titers are indicated by vertical lines, too (dashed lines = range of individual variation). Question marks designate that little is known about the development of this factor at this time (after PRÖVE 1987).

Die in Abb. 1 dargestellten Ereignisse zeigen zeitliche Parallelen in verschiedenen Entwicklungsabläufen auf. Hieraus darf noch nicht auf kausale Zusammenhänge geschlossen werden. Ob z. B. zwischen sexueller Prägung und Steroidhormonen eine kausale Beziehung besteht, kann nur durch das Experiment nachgewiesen werden.

3.1.1. Material und Methoden

Zur Klärung des Problems wurden junge Zebrafinken-♂ während der sensiblen Phase mit verschiedenen Steroidhormonen behandelt. Hierzu wurden Jungtiere um den Zeitpunkt des Schlüpfens zu einer Stiefelternart, dem Japanischen Mövchen (*Lonchura striata* var. *domestica*), umgesetzt und von diesen aufgezogen. Am 10. Lebenstag nach dem Schlupf erhielten die Vögel subkutan hormonegefüllte Silastic-Implantate verabreicht, die über einen Zeitraum von mindestens 25 Tagen die in ihnen enthaltenen Substanzen in physiologischen Dosierungen (soweit dies natürliche Hormone betraf) an das Versuchstier abgaben. Die so erzeugten Hormontiter lagen im obersten physiologischen Bereich, der bei adulten ♂ gemessen wurde. Kontrolltiere erhielten leere Implantate. Im Alter von 35 Tagen wurden die Jungtiere von den Stiefeltern isoliert, und die Implantate wurden entfernt. Den Zeitraum vom 35. bis zum 100. Lebenstag verbrachten die Tiere in optischer Isolation von Artgenossen. Beginnend mit dem 100. Lebenstag wurden die ♂ im Wochenabstand in einer Serie von sechs Zweifachwahlversuchen auf ihre sexuellen Präferenzen getestet. Ein solcher Zweifachwahlversuch wurde diesen Tests folgend nach weiteren zwei bis drei Monaten durchgeführt.

Für die Zweifachwahlversuche wurden die ♂ in einen dreigeteilten Käfig gesetzt. Im mittleren Abteil befand sich das Versuchs-♂. In den Außenabteilen befanden sich je ein ♀ der Stiefelternart (Mö-♀) und ein ♀ der eigenen Art (Zf-♀). Während der Versuche wurde über einen Zeitraum von 20 Minuten die Anzahl der Strophen Balzgesang gezählt, die die ♂ auf jedes der ♀ richteten. Aus der Verteilung der Strophen wurde für jedes ♂ ein Präferenzwert (PS) nach der folgenden Formel errechnet:

$$\text{Präferenzwert (PS)} = \frac{\sum \text{der Strophen Mö-♀}}{\sum \text{der Strophen Mö-♀} + \sum \text{der Strophen ZF-♀}}$$

Dieser Präferenzwert kann einen Wert zwischen 0 und 1 annehmen. Ein Wert 0 bedeutet, daß ein ♂ eine ausschließliche Präferenz für ein arteigenes ♀ (Zebrafink) hat, ein Wert 1, daß es eine ausschließliche Präferenz für ein ♀ der Stiefelternart (Japanisches Mövchen) zeigt.

Folgende Substanzen wurden bisher in den Versuchsreihen getestet:

a) Kontrollen (KO; leere Implantate); b) das Androgen Testosteronpropionat (TP); c) das Androgen 5 α -Dihydrotestosteron (DHT); d) das Antiandrogen Cyproteronacetat (CyA); e) das Östrogen 17 β -Östradiol (E₂); f) das Antiöstrogen Tamoxifen (TAM; diese Substanz wurde alle zwei Tage in einer Dosis von 0,1 mg/0,05 ml Sesamöl lichtgeschützt subkutan injiziert); g) das Gestagen Progesteron (P); h) der Hemmer der Steroidbiosynthese Aminoglutethimid (AG).

Statistische Unterschiede zwischen den Versuchsgruppen wurden mit dem H-Test nach Kruskal und Wallis berechnet. Der Vergleich einzelner Versuchsgruppen untereinander erfolgte mit dem U-Test nach Mann-Whitney.

3.1.2. Ergebnisse der Experimente

Abb. 2 zeigt die Ergebnisse der Kontrolltiere. Die meisten Vögel hatten klare Präferenzen für die ♀ der Stiefelternart (Japanisches Mövchen). Es finden sich aber auch vereinzelte ♂ ohne klare Präferenzen. Anders sehen die Ergebnisse der mit Androgenen behandelten Vögel aus (Abb. 3 – Testosteron; Abb. 4 – 5 α -Dihydrotestosteron). Nahezu alle Versuchstiere (TP-15 von 22 Tieren) hatten eine ausschließliche Präferenz für die ♀ der Stiefelternart ausgebildet. Dieser Unterschied ist gegenüber den Kontrollen statistisch signifikant (KO – T: $p < 0,05$; KO – DHT: $p < 0,05$). Das Antiandrogen CyA (Abb. 5) verhinderte die Ausbildung klarer Präferenzen (KO – CyA: $p < 0,05$). Ebenso wird durch die Behandlung mit dem Östrogen (Abb. 6)

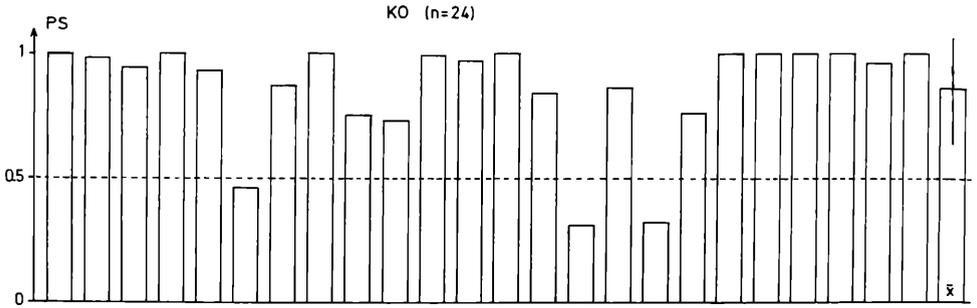


Abb. 2: Präferenzwerte (PS) der Kontrolltiere. Jede Säule gibt die Ergebnisse eines Versuchstieres wieder. Die letzte Säule zeigt den Mittelwert mit Standardabweichung der gesamten Versuchsgruppe (verändert nach PRÖVE 1985).

Fig. 2: Preference scores (PS) of control animals. Each column represents the results of one ♂. The last column shows the mean PS (\pm SEM) of all ♂

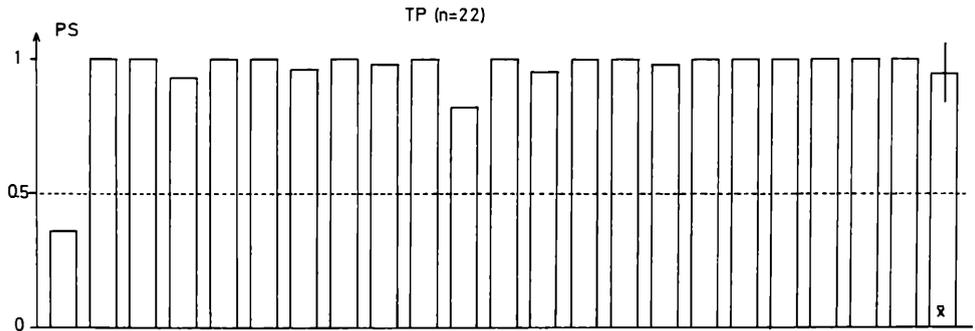


Abb. 3: Präferenzwerte Testosteronpropionat (TP)-behandelter Zebrafinken-♂. Zur Darstellungsweise siehe Abb. 2 (verändert nach PRÖVE 1985).

Fig. 3: Preference scores of zebra finch ♂ treated with testosterone propionate. Mode of presentation see Fig. 2.

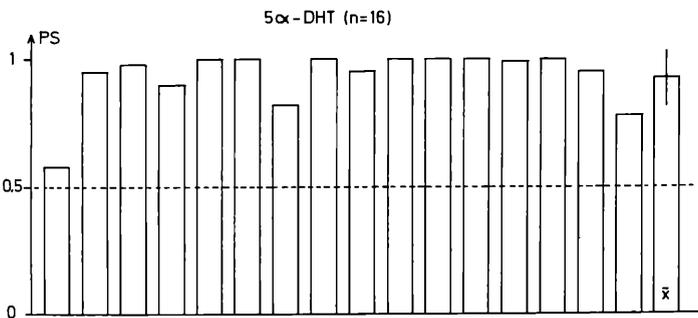


Abb. 4: Präferenzwerte Dihydrotestosteron (DHT)-behandelter Zebrafinken-♂. Zur Darstellungsweise siehe Abb. 2.

Fig. 4: Preference scores of zebra finch ♂ treated with dihydrotestosterone (DHT). Mode of presentation see Fig. 2.

Abb. 5: Präferenzwerte Cyproterona-
cetat (CyA)-behandelter
Zebrafinken-♂. Zur Dar-
stellungsweise siehe Abb. 2.

Fig. 5: Preference scores of zebra
finch ♂ treated with cypro-
terone acetate (CyA). Mode of
presentation see Fig. 2.

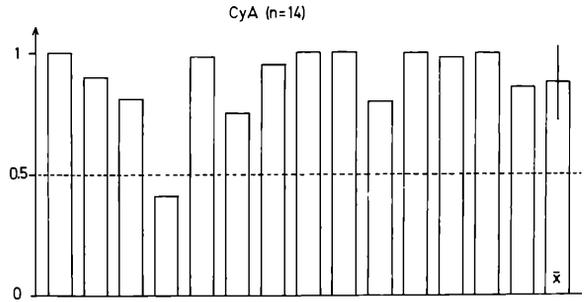


Abb. 6: Präferenzwerte 17β-Östradiol
(E₂)-behandelter Zebrafinken-♂. Zur Darstellungs-
weise siehe Abb. 2 (verändert
nach PRÖVE 1985).

Fig. 6: Preference scores of zebra
finch ♂ treated with 17β-
oestradiol (E₂). Mode of
presentation see Fig. 2.

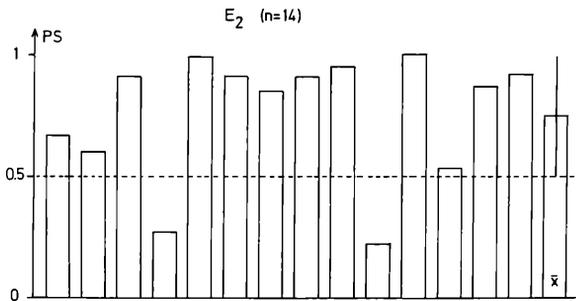
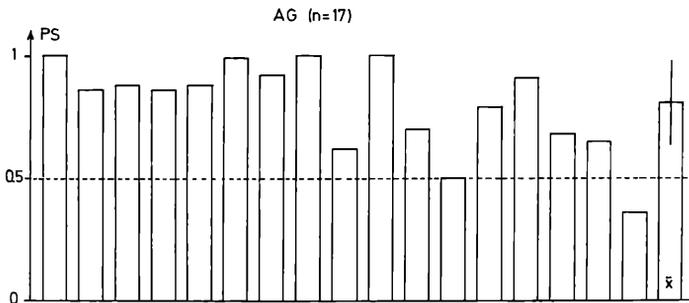


Abb. 7: Präferenzwerte Aminoglutethimid (AG)-behandelter Zebrafinken-♂. Zur Darstellungsweise
siehe Abb. 2.

Fig. 7: Preference scores of zebra finch ♂ treated with aminoglutethimide (AG). Mode of presentation
see Fig. 2.



und dem Steroidhormon-Biosynthesehemmer (Abb. 7) die Ausbildung einer eindeutigen Präferenz verhindert (KO - E₂: p < 0,05; KO - AG: p < 0,05). Die Behandlungen mit dem Anti-östrogen (Abb. 8) oder dem Gestagen (Abb. 9) hatte im Vergleich zu den Kontrolltieren keinen signifikanten Einfluß auf das Wahl-Verhalten der ♂. Abb. 10 stellt die Mittelwerte der Präferenzwerte der einzelnen Versuchsgruppen zum Vergleich noch einmal gegenüber. Die Ergebnisse der beiden Zweifachwahltests sind in den Abbildungen nicht getrennt aufgeführt, da zwischen den ersten und letzten Tests keine signifikanten Unterschiede zu finden waren.

Es muß hier noch erwähnt werden, daß sich adulte, während der sensiblen Phase hormon-behandelte, ♂ in keinem der von uns erfaßten morphologischen Parameter (Körpergewicht, Umfärbung in das Adultgefieder, Schnabelfärbung) von nicht behandelten Kontrolltieren

Abb. 8: Präferenzwerte Tamoxifen (TAM)-behandelter Zebrafinken-♂. Zur Darstellungsweise siehe Abb. 2.

Fig. 8: Preference scores of zebra finch ♂ treated with tamoxifen (TAM). Mode of presentation see Fig. 2.

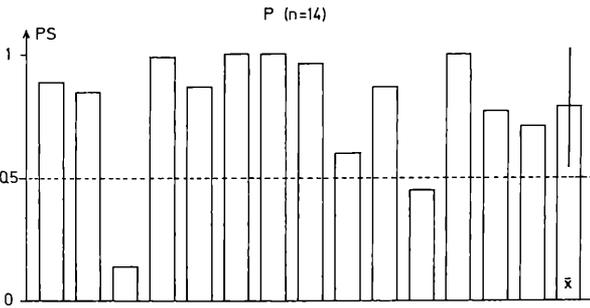
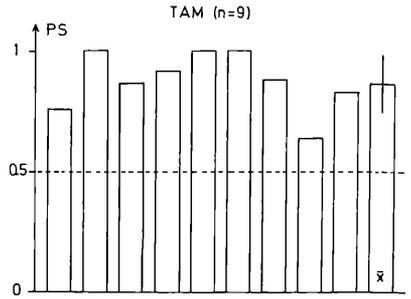


Abb. 9: Präferenzwerte Progesteron-(P)-behandelter Zebrafinken-♂. Zur Darstellungsweise siehe Abb. 2.

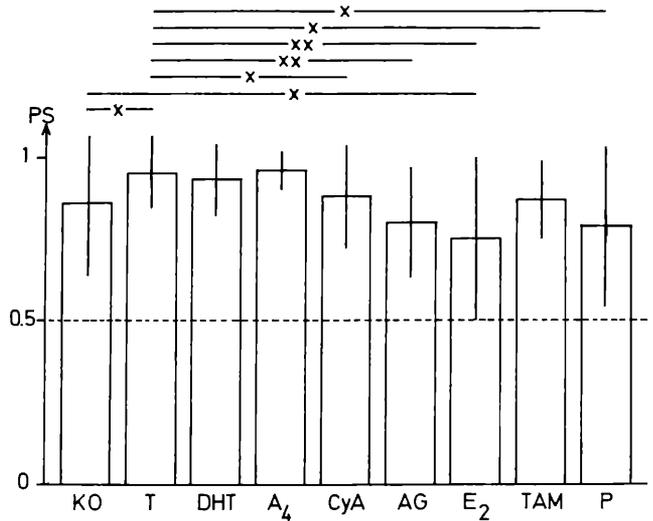
Fig. 9: Preference scores of zebra finch ♂ treated with progesterone (P). Mode of presentation see Fig. 2.

Abb. 10: Vergleich der mittleren Präferenzwerte (± Standardabweichung) aller Versuchsgruppen. Signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen sind in der Abb. eingetragen.

x: $p \leq 0,05$; xx: $p \leq 0,01$;
 $H = 26,21, p = 0,0009$.

Fig. 10: Comparison of mean preference scores (± SEM) of all experimental groups. Significant differences are indicated.

x: $p \leq 0,05$; xx: $p \leq 0,01$;
 $H = 26,21, p = 0,0009$.



unterschieden. Desgleichen unterschieden sich adulte Versuchs- und Kontrolltiere nicht in der Höhe von Hormontitern (Testosteron, Dihydrotestosteron, 17β-Östradiol) voneinander. Auch in der Balzaktivität (Gesamtzahl der während der Zweifachwahlversuche vorgetragenen Gesangsstrophen) fand sich kein signifikanter Unterschied zwischen Versuchs- und Kontrolltieren.

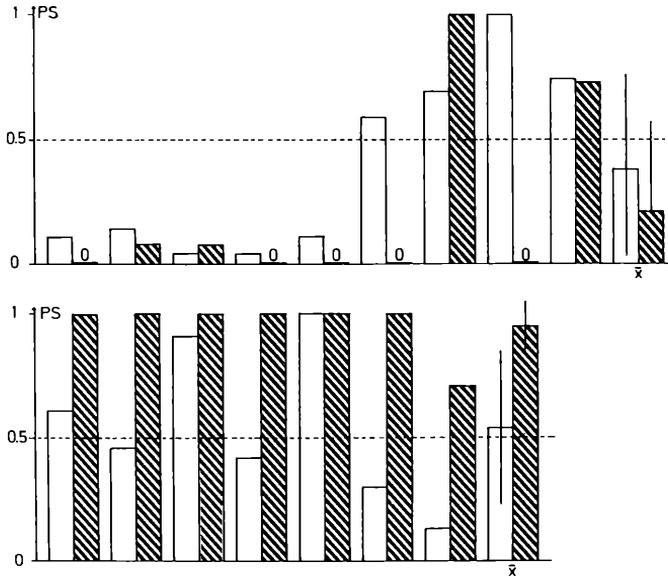


Abb. 11: Präferenzwerte von Zebrafinken- σ nach intraspezifischen Kontakt. Jedes Säulenpaar repräsentiert die Ergebnisse eines σ . Helle Säulen: Ergebnisse der ersten Zweifachwahlversuche. Gestreifte Säulen: Ergebnisse der zweiten Zweifachwahlversuche. Das letzte Säulenpaar zeigt die mittleren Präferenzwerte aller σ der Versuchsgruppe (\pm Standardabweichung). Oberer Teil der Abb.: σ , die während der Dauer des Zusammenseins mit einem Zebrafinken- φ nicht behandelt wurden. Unterer Teil der Abbildung: σ , die während des Aufenthaltes mit einem Zebrafinken- φ mit dem Antiandrogen Cyproteronacetat behandelt wurden.

Fig. 11: Preference scores of zebra finch σ following intraspecific contact. Each pair of columns represents the results of one σ . White columns: results of the first double choice experiments. Striped columns: results of the second double choice experiments. Last pair of columns: mean preference scores (\pm SEM). Upper part of the figure: σ without treatment during contact with a conspecific φ . Lower part of the figure: σ treated with cyproterone acetate during contact with a conspecific φ .

3.1.3. Diskussion

Als generelle Aussage aus diesen Experimenten ergibt sich, daß die mit Androgenen behandelten Vögel im Vergleich zu den Kontrolltieren signifikant stärkere Präferenzen für die φ der Stiefelternart zeigten – sie hatten bessere Lernergebnisse. Bei einer Behandlung mit Östrogenen, Antiandrogenen oder dem Steroidbiosynthesehemmer zeigten die Versuchstiere signifikant schlechtere Präferenzen für die φ der Stiefelternart als die Kontrolltiere – sie hatten schlechtere Lernergebnisse. Androgene können also den Lernvorgang verstärken; Substanzen, die Androgene hemmen, verschlechtern die Lernfähigkeit.

Steroidhormone können, wenn sie während der sensiblen Phase für die sexuelle Prägung verabreicht werden, Einfluß auf diesen Lernvorgang bei männlichen Zebrafinken nehmen. Es ist allerdings bisher noch unklar, auf welchem Wirkungsmechanismus die Wirkung der Hormone in diesem Kontext beruht. Mehrere Möglichkeiten sind denkbar. Die Effekte der Androgene könnten zum einen darauf beruhen, daß sie über noch unbekannte Mechanismen die Lernfähigkeit (oder die Motivation zum Lernen) der σ verbessern (vgl. ANDREW 1983). Des

weiteren ist denkbar, daß Androgene an Differenzierungsprozessen im ZNS (z. B. im visuellen System und/oder assoziativen zentralnervösen Zentren) beteiligt sind, die für die Aufnahme und Speicherung der während des Prägungsvorganges gelernten Information verantwortlich sind. Ein weiterer Mechanismus könnte darauf beruhen, daß bei den androgenbehandelten Tieren das erstmalige Auftreten sexueller Verhaltensweisen vorverlegt wurde, und daß die erstmalige sexuelle Erfahrung mit einem ♀ die während des Prägungsvorganges erworbene Präferenz verändern kann. Die letztgenannte Hypothese wurde von uns überprüft.

3.2. Einfluß intraspezifischen Kontaktes

3.2.1. Material und Methoden

Zur Überprüfung der oben genannten Hypothese wurden die Prägungsversuche wie folgt modifiziert. Junge Zebrafinken wurden um den Zeitraum des Schlüpfens zu der Stiefelternart (Japanisches Mövchen) umgesetzt und von diesen aufgezogen. Am 10. Lebenstag erhielten die Jungtiere Testosteron-gefüllte Silasticimplantate. Am 35. Lebenstag wurden die Jungtiere von den Stiefeltern isoliert und die Hormonimplantate entfernt. Vom 35. bis zum 95. Lebenstag wurden die jungen ♂ mit einem ihnen fremden Zebrafinken-♀ zusammengehalten. Hier wurden zwei Versuchsgruppen gebildet: die eine Gruppe erhielt während des intraspezifischen Kontaktes keine Behandlung. Die andere Versuchsgruppe wurde während dieser Zeit mit dem Antiandrogen Cyproteronacetat (CyA) behandelt. Dieses Antiandrogen hat sich bei adulten Zebrafinken-♂ als hoch verhaltenswirksam erwiesen. Es ist in der Lage, für die Dauer der Behandlung das Sexualverhalten der ♂ reversibel zu unterdrücken (PRÖVE & IMMELMANN 1982). Am 95. Lebenstag wurden alle Versuchstiere isoliert, bei der zweiten Versuchsgruppe die CyA-Implantate entfernt, und alle Tiere bis zum 160. Lebenstag in optischer Isolation gehalten. Beginnend mit dem 160. Lebenstag wurden die ♂ den bereits beschriebenen sechs Zweifachwahlversuchen unterworfen. Eine weitere Serie von Zweifachwahlversuchen folgte beginnend mit dem 250. Lebenstag der Versuchstiere. Für alle Versuchstiere wurde aus den Ergebnissen der Zweifachwahlversuche ein Präferenzwert – wie zuvor beschrieben – errechnet.

3.2.2. Ergebnisse

Abb. 11 zeigt die Ergebnisse dieses Versuches. Die ♂, die während des Kontaktes zu einem arteigenen ♀ nicht behandelt wurden (oberer Teil der Abbildung), wiesen nach der ersten Serie von Zweifachwahlversuchen einen mittleren Präferenzwert von 0,38, nach der zweiten Serie einen Wert von 0,21 auf (fünf von neun Versuchstieren hatten einen Wert von 0), d. h., die Präferenzen dieser Versuchstiere sind in Richtung auf das arteigene ♀ verschoben (vgl. die Ergebnisse von ♂ gleicher Behandlung ohne intraspezifischen Kontakt, Abb. 3). Die Tiere der Versuchsgruppe, die während des intraspezifischen Kontaktes mit dem Antiandrogen behandelt wurden, hatten nach der ersten Serie von Zweifachwahlversuchen einen mittleren Präferenzwert von 0,54, nach der zweiten Serie einen von 0,95 (sechs von sieben Tieren hatten einen Wert von 1), d. h. bei diesen Tieren blieb die wahrscheinlich ursprünglich vorhandene Präferenz für die ♀ der Stiefelternart vollständig erhalten.

3.2.3. Diskussion

Die vorgenannten Ergebnisse stützten die Hypothese, daß frühe sexuelle Erfahrungen mit einem fremden arteigenen ♀ sexuelle Präferenzen von Zebrafinken-♂ modifizieren können. Aus vorhergehenden Untersuchungen ist bekannt, daß durch frühe Testosterongaben das erstmalige Auftreten testosteronabhängiger Verhaltensweisen – wie dem Gesang – in der Ontogenese vorverlegt werden kann (SOSSINKA et al. 1975). Die letzten Untersuchungen können bisher nur ein Hinweis sein, daß dieser Effekt auch für andere sexuelle Verhaltensweisen zutreffend ist. Es ist damit begonnen worden, das Verhalten Testosteron-behandelter Zebrafinken-♂ genauer zu beobachten, um über die Verhaltenseffekte früher Testosterongaben und deren Einfluß auf die Ausbildung sexueller Präferenzen genauere Auskunft zu erhalten.

Dank s a g u n g

Die hier vorgestellten Untersuchungen an Zebrafinken wurden langjährig durch die DFG unterstützt. Mein besonderer Dank und mein Gedenken gilt an dieser Stelle meiner viel zu früh verstorbenen Frau Ragna, die an der Durchführung des größten Teils der hier beschriebenen Prägungsversuche maßgeblich beteiligt war.

4. Zusammenfassung

Prägungsvorgänge sind aus ethologischer Sicht gut untersucht. Weniger ist über physiologische Grundlagen dieser frühontogenetischen Lernvorgänge bekannt. Dieser Artikel gibt eine kurze Übersicht über Arbeiten, die sich mit neuronalen und hormonellen Grundlagen von Prägungsvorgängen befassen. Weiterhin werden eigene Untersuchungen vorgestellt, die sich mit hormonellen Grundlagen der sexuellen Prägung bei männlichen Zebrafinken (*Taeniopygia guttata castanotis*) befassen. Diese Untersuchungen zeigen, daß durch den Einfluß von Androgenen während der sensiblen Phase Präferenzen für ein geprägtes Objekt verstärkt werden können. Es wird diskutiert und durch erste Experimente belegt, auf welchem Weg Androgene ihre Wirkung in diesem Kontext entfalten könnten.

5. Literatur

- Andrew, R. J. (1983): Specific short-latency effects of oestradiol and testosterone on distractibility and memory formation in the young domestic chick. In: Balthazart, J., E. Pröve & R. Gilles (eds.): Hormones and behaviour in higher vertebrates. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg: 463–473. * Balthazart, J., & E. Schoffniels (1979): Pheromones are involved in the control of sexual behaviour in birds. *Naturwissenschaften* 66: 55–56. * Bateson, P. (1981): Ontogeny of behaviour. *Br. Med. Bull.* 37: 159–164. * Bateson, P., G. Horn & S.P.R. Rose (1969): Effects of an imprinting procedure on regional incorporation of tritiated lysine into protein of chick brain. *Nature* 223: 534–535. * Dies. (1972): Effects of early experience on regional incorporation of precursors into RNA and protein in the chick brain. *Brain Res.* 39: 449–465. * Bischof, H.-J. (1983): Imprinting and cortical plasticity: A comparative review. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 7: 213–225. * Bolhuis, J. J., B. J. McCabe & G. Horn (1986): Androgens and imprinting: Differential effects of testosterone on filial preference in the domestic chick. *Behav. Neurosci.* 100: 51–56. * Hess, E. H. (1973): Imprinting. Early experience and the developmental psychobiology of attachment. Van Nostrand Reinhold Comp., New York, Cincinnati, Toronto, London, Melbourne. * Horn, G. (1981): Neural mechanisms of learning: An analysis of imprinting in the domestic chick. *Proc. R. Soc. (Lond.) B* 213: 101–137. * Ders. (1985): Memory, imprinting, and the brain. Clarendon Press, Oxford. * Horn, G., A. L. D. Horn, P. P. G. Bateson & S. P. R. Rose (1971): Effects of imprinting on uracil incorporation into brain RNA in the "split-brain" chick. *Nature* 229: 131–132. * Hutchison, R. R., & P. Bateson (1982): Sexual imprinting in male Japanese quail: The effects of castration at hatching. *Dev. Psychobiol.* 15: 471–477. * Immelmann, K. (1962): Beiträge zu einer vergleichenden Biologie australischer Prachtfinken (*Spermestidae*). *Zool. Jb. Syst.* 90: 1–196. * Ders. (1969): Über den Einfluß frühkindlicher Erfahrungen auf die geschlechtliche Objektfixierung bei Estrildiden. *Z. Tierpsychol.* 26: 677–691. * Ders. (1985): Sexual imprinting in Zebra Finches – Mechanisms and biological significance. *Acta XVIII. Congr. Int. Orn. (Moscow 1982)*: 156–172. * Immelmann, K., & S. J. Suomi (1981): Sensitive phases in development. In: Immelmann, K., H. W. Barlow, L. Petrinovich & M. Main (eds.): Behavioral development. Cambridge University Press, Cambridge (Mass.): 395–431. * Johnston, J. D., & G. Gottlieb (1981): Visual preferences of imprinted ducklings are altered by the maternal call. *J. Comp. Physiol* 95: 663–675. * Kalberlah, H.-H. (1980): Quantitative Untersuchungen zur Ontogenese des Sexualverhaltens beim Zebrafinken (*Taeniopygia guttata castanotis*, Gould). Dissertation; Fakultät für Biologie, Universität Bielefeld. * Landsberg, J.-W. (1976): Der Beitrag des Corticosteronanstiegs an der Beendigung der sensiblen Periode der Prägung auf den Elternkumpan. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1976: 285. * Landsberg, J.-W., & J. Weiss (1976): Stress and increase of the corticosterone level prevent imprinting in ducklings. *Behaviour* 57: 173–189. * Lorenz, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Orn.* 83: 137–215, 289–413. * Martin, J. T. (1973): The role of the hypothalamic-pituitary-adrenal system in the development of imprinting and fear behavior in wild and domesticated ducks. Dissertation; Fakultät für Biologie, Universität München. * Ders. (1978): Imprinting behavior: Pituitary-adrenocortical modulation of the approach response.

Science 200: 565–567. * McCabe, B. J., G. Horn & P. P. G. Bateson (1981): Effects of restricted lesions of the chick forebrain on the acquisition of filial preferences during imprinting. *Brain Res.* 205: 29–37. * Moltz, H., L. A. Rosenblum & N. Halikas (1959): Imprinting and level of anxiety. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 52: 240–244. * Pröve, E. (1974): Der Einfluß von Kastration und Testosteronsubstitution auf das Sexualverhalten männlicher Zebrafinken (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould). *J. Orn.* 115: 338–347. * Ders. (1983): Hormonal correlates of behavioural development in male zebra finches. In: Balthazart, J., E. Pröve & R. Gilles (Eds.): *Hormones and behaviour in higher vertebrates*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg: 368–374. * Ders. (1985): Steroid hormones as a physiological basis of sexual imprinting in male zebra finches (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould). In: Follet, B. K., S. Ishii & A. Chandola (eds.): *The endocrine system and the environment*. Japan Sci. Soc. Press, Tokyo: 235–245. * Ders. (1987): Verhalten und Hormone: Funktionelle Aspekte der Wechselbeziehungen von Hormonen und Verhaltensweisen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 80: 33–44. * Pröve, E., & K. Immelmann (1982): Behavioral and hormonal responses of male zebra finches to antiandrogens. *Horm. Behav.* 16: 121–131. * Salzen, E. A. (1962): Imprinting and fear. *Symp. Zool. Soc. (Lond.)* 8: 199–217. * Schutz, F. (1975): Der Einfluß von Testosteron auf die Partnerwahl bei geprägt aufgezogenen Stockentenweibchen: Nachweis latenter Sexualprägung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1974: 339–344. * Sossinka, R. (1975): Quantitative Untersuchungen zur sexuellen Reifung des Zebrafinken, *Taeniopygia guttata* Gould. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1974: 344–347. * Sossinka, R., E. Pröve, & H.-H. Kalberlah (1975): Der Einfluß von Testosteron auf den Gesangsbeginn beim Zebrafinken (*Taeniopygia guttata castanotis*). *Z. Tierpsychol.* 39: 259–264. * Spalding, D. A. (1873): Instinct with original observations on young animals. *Mac Millian's Magazine* 27: 282–293 (Nachdruck in: *Br. J. Anim. Behav.* 2 (1959) 2–11). * Würdinger, I. (1979): Olfaction and feeding behaviour in juvenile geese (*Anser a. anser* and *Anser domesticus*). *Z. Tierpsychol.* 49: 132–135.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1989/90

Band/Volume: [35_1989](#)

Autor(en)/Author(s): Pröve Ekkehard

Artikel/Article: [Haben Steroidhormone einen Einfluß auf die sexuelle Prägung? Untersuchungen zu physiologischen Korrelaten eines frühontogenetischen Lernvorganges bei männlichen Zebrafinken \(*Taeniopygia guttata*\) 329-340](#)