

Der sogenannte Grunzpfiff – Feinanalyse aus dem Balzverhalten der Stockente *Anas platyrhynchos*

Hans-Heiner Bergmann und Wiltraud Engländer

Der Erinnerung an Ellen Thaler (1933–2024) gewidmet

The water-flick display *cum* grunt-whistle – a new analysis of the male Mallard's behaviour *Anas platyrhynchos*

As stated in early ornithology and ethology (Heinroth, Lorenz), the so-called *Grunzpfiff* or grunt-whistle is a common part of the display behaviour in male Mallards. It is shown by the birds in the preceding autumn and winter long before the beginning of the breeding period. It can be regarded as an exaggerated and enriched derivation of the normal body-shake displayed by all Anatidae species. The *Grunzpfiff* is part of the communal display behaviour in groups of male Mallards.

In the behaviour pattern of grunt-whistle both movement and acoustical components are combined. During a forward bowing movement of the male, he pulls a string of water with the tip of his bill from the water surface. This water string then falls down in a series of drops on either side of the bird. This component is called water-flick display in English (Cramp and Simmons 1970). In addition to the movements, a whistle and then a low-pitch grunt are produced. These vocalizations are preceded and followed by two normal calls ('räb') of the male Mallard. The production of the whistle is not bound to a certain bowing phase of the male, as maintained by earlier observers, and it can be produced from the normal swimming position. Moreover, male Mallards and other male waterfowl are not limited to producing high-pitched sounds but can utter deep-voiced vocalizations below 1 kHz, which was recently shown also in male Mandarin Ducks (*Aix galericulata*, in prep.). In the course of their communal display, male Mallards synchronize their behaviour to a certain degree. However, only part of the whistles really overlap. A single male's unusual behaviour was shown by video and sound analysis to include both whistles and 'räb'-calls independently. They were repeated quickly and combined into varying patterns. Whistling calls are also produced by Mallard males in a number of other contexts.

Key words: Display, vocal communication, sound production, sonograms, Mallard, *Anas platyrhynchos*

Prof. Dr. Hans-Heiner Bergmann, Landstr. 44, D-34454 Bad Arolsen, Deutschland
E-Mail: bergmannhh@web.de

Dr. Wiltraud Engländer, Richard-Strauß-Str. 12, A-5020 Salzburg, Österreich
E-Mail: w.englaender@a1.net

Einleitung

Der sogenannte Grunzpfiff der Stockente (Abb. 1) ist Teil des klassischen Ausdrucksverhaltens, das die Männchen schon im Spätsommer und Frühherbst zu zeigen beginnen, sobald sie ihr Prachtkleid nach der sommerlichen Mauser wieder

anlegen. Er gehört zur Gemeinschaftsbalz der Erpel (Heinroth 1910), die nicht im direkten Zusammenhang mit der Paarbildung oder Fortpflanzung steht. Auch während des Winters treffen sich Stockenten immer wieder zu diesem sozialen Ereignis. Heinroth hat das gemeinschaftliche Balzverhalten der Erpel als Gesellschaftsspiel

bezeichnet. Der Grunzpfiff ist nicht rein stimmlicher Natur, sondern vereint einen zusammengesetzten Bewegungsablauf mit mehreren Lautäußerungen.

Als einer der Begründer der Ethologie hat Konrad Lorenz seine Beobachtungen über das Verhalten der Entenvögel in einer Untersuchung mit dem Titel „Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen“ veröffentlicht. Diese Publikation, zuerst in einem Sonderheft der Zeitschrift Journal für Ornithologie im 79. Band 1941 erschienen, wurde später in einem Sammelband (Lorenz 1965, Neuausgabe 1984, 13. Auflage) nachgedruckt. Wie dort beschrieben, gehören zur Balz der Stockente neben dem Grunzpfiff (Abb. 1) weitere Verhaltensweisen wie einleitendes Kopfschütteln, Ab-auf, Kurzhochwerden, Scheinputzen und andere mehr, nicht jedoch die Paarung. Das Verhalten des Individuums spielt sich innerhalb desjenigen einer Gruppe von Artgenossen ab.

Der Begriff Grunzpfiff ist geeignet, falsche Vorstellungen von dem zugehörigen Verhaltensablauf zu erzeugen. Eigene neue Beobachtungen, Tonaufnahmen, Tonfilme und Sonogramme können jedoch jetzt mehr zur Kenntnis des Verhaltens beitragen, als es früher möglich war. Dabei gilt als unbestreitbare Voraussetzung: Die Stockente hat ihr Verhalten seit den Zeiten von Konrad Lorenz nicht verändert. In diesem Beitrag soll der Grunzpfiff der männlichen Stockente einer deskriptiven Analyse auf der Basis des neuen Materials unterzogen werden. Dabei geht es vor allem um die genaue raum-zeitliche Erfassung und die zeitliche Koordination der beteiligten Komponenten im motorischen wie im akustischen Ablauf beim Individuum. Ist das stimmliche Repertoire des Erpels auf einen hohen Tonhöhenbereich begrenzt? Gibt es zwingende Bindungen zwischen Bewegungskomponenten und Lautäußerungen, wie früher vermutet wurde?

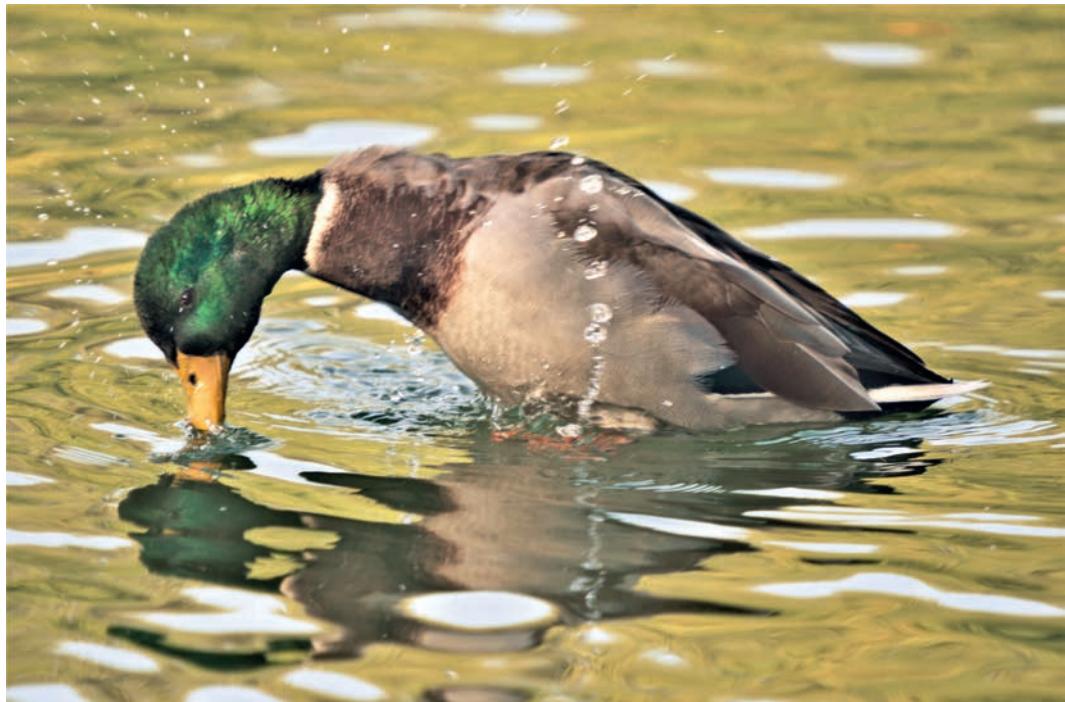


Abb. 1. Grunzpfiff einer männlichen Stockente *Anas platyrhynchos* mit aufgeworfenem, in Tropfen zerfallendem Wasserstrang. Nach dem seitlichen Wegschleudern des Tropfenbogens wird der Schnabel erneut eingetaucht. Dies ist der Moment für den Pfiff. – Male Mallard *Anas platyrhynchos* pulling a string of water with the tip of his bill. This water string falls down in a series of drops. Then the bird tips his bill again into the water and whistles.

Aufn.: H.-H. Bergmann, 09.09.2012, Bad Arolsen, Hessen

Material und Methode

Um den Ablauf der motorischen und akustischen Komponenten sicher zu belegen, bedarf es der Analyse von Filmaufnahmen mit Originalton, bei deren Auswertung der Laufzeitunterschied zwischen Bild und Ton berücksichtigt werden muss: Vom Objekt zur Kamera wird das Bild schneller übertragen als der Ton. Praktisch benötigt das Bild eine Zeit, die gleich Null zu setzen ist. Die verwendete Kamera (Lumix G9) liefert bei der verwendeten Einstellung 30 Bilder (frames) pro Sekunde. Man rechnet mit einer Schallgeschwindigkeit von 340 Metern pro Sekunde. Daher ergibt sich rechnerisch für den Laufzeitunterschied bei einer Beobachtungsentfernung von zehn Metern nur eine dreißigstel Sekunde Verzug des Tones, bei dreißig Metern etwa eine zehntel Sekunde, was im Film etwa 3 Bildern entspricht. Wegen der allgemeinen akustischen Störung durch die Außenwelt kommen für eine Auswertung fast ausschließlich Aufnahmedistanzen bis zu 10 m in Frage, was einer Zeitdifferenz von 1 Bild (frame) entspricht. Wir haben vier Filmdokumente zum Grunzpfiff in Einzelbildauswertung analysiert, die einzigen, die in der Gemeinschaftsbalz einem Individuum zugeordnet werden konnten, alle

Elemente erkennen ließen und Messungen ermöglichten. Insgesamt zwölf Aufnahmen lagen uns vor und wurden in Zeitlupe und Normalprojektion vielfach durchgesehen. Präziser als die Bildanalyse ist die Auswertung von Sonagrammen. Sie erlaubt die Angabe von Zeitverläufen im Bereich von Sekundenbruchteilen. Zahlreiche Einzelsonogramme wurden mit dem Programm Praat bei linearen Skalen und für einen Frequenzbereich bis 10 kHz erstellt. Sie wurden, soweit nötig, für die Abbildungszwecke graphisch bearbeitet. Messungen der Tonhöhe von tonalen Stimmelementen erfolgten mit dem Teilprogramm „periodicity to pitch“ des Programms Praat (s. o.). Messungen der Elementdauer wurden in den Sonagrammen auf dem Bildschirm mit Lineal mit einer Genauigkeit von 1 mm vorgenommen (Sonogrammlänge von 3,5 s auf Bildschirm 250 mm).

Ergebnisse 1: der Grunzpfiff

Beziehung zum Schüttelstrecken. Der Grunzpfiff ist, anders als seine historische Bezeichnung vermuten lässt, nicht eine rein akustische Verhaltensweise. Die stammesgeschichtliche Entwicklung des Verhaltensablaufs geht wahrscheinlich auf das Schüttelstrecken zurück (Heinroth 1910, Lorenz

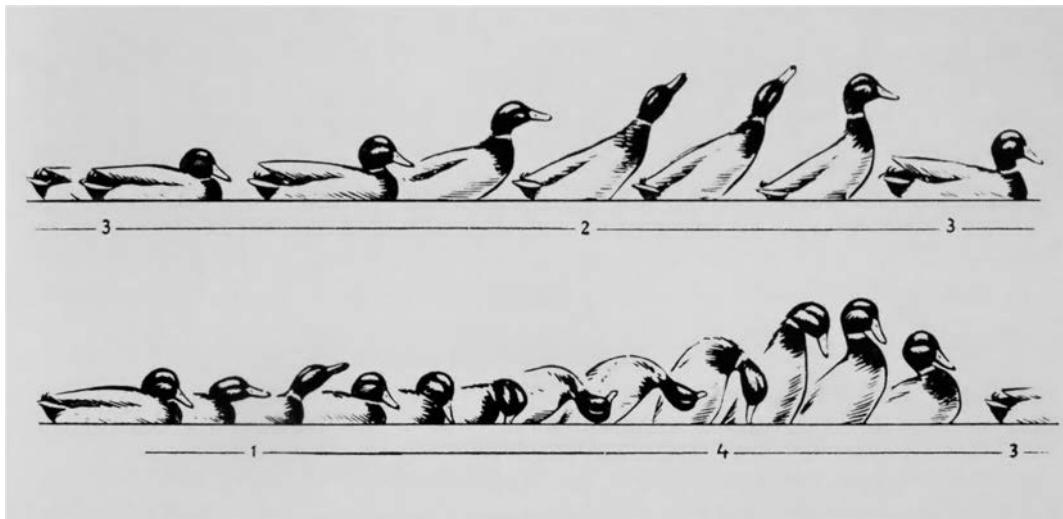


Abb. 2. Schüttelstrecken und Grunzpfiff (schematisch, nach Kacher in Eibl-Eibesfeldt 1967, verändert). Die Ziffern bedeuten: 1 Kopfschütteln, 2 Aufbäumen vorwärts, 3 Schwanzschütteln, 4 Pfiff. – *Body-shake (above) and grunt-whistle (below). Numbers are: 1 head-shake, 2 erect forward, 3 tail-shake, 4 whistling position.*

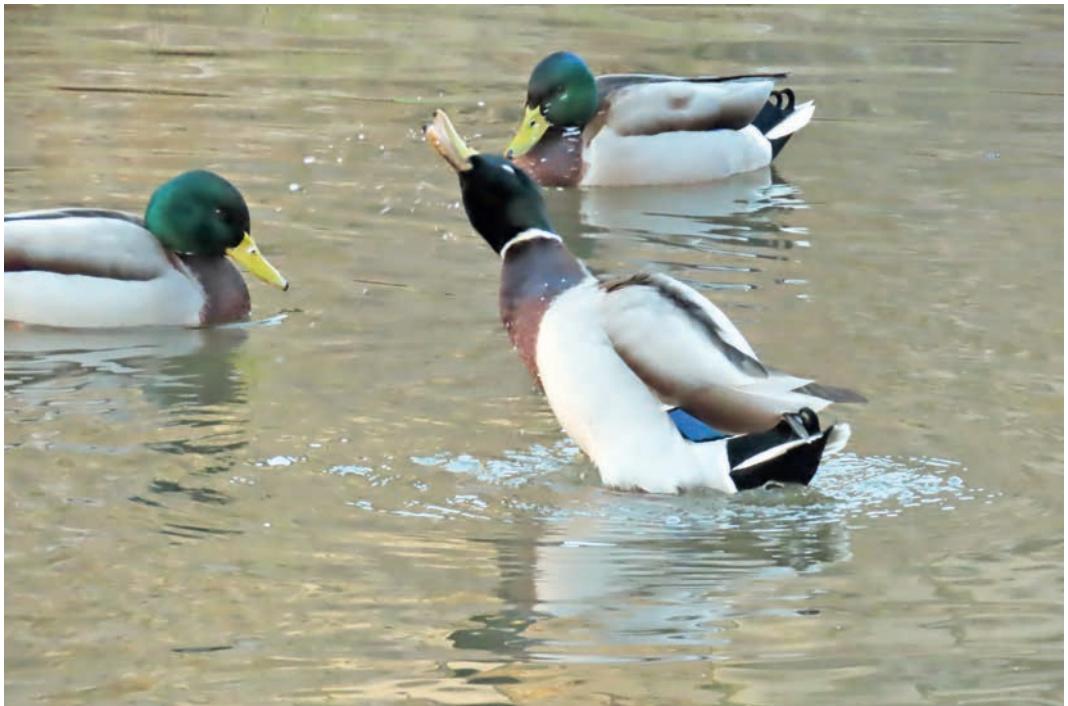


Abb. 3. Schüttelstrecken eines Stockerpels während der vor- und aufwärts gerichteten Streckphase. Beim Kopf-Hals-Drehschütteln wird Wasser weggeschleudert. – *Erect forward phase of body-shake in a male Mallard. Water drops are shaken off by neck- and head-shaking.*

Aufn.: H.-H. Bergmann, Bad Arolsen, 09.09.2012

1965). Diese Verhaltensweise, über die alle Entenvögel verfügen, gehört dem Funktionskreis des Komfortverhaltens an. Das Schüttelstrecken auf dem Wasser beginnt mit einem rechts-links gerichteten Schwanzschütteln, dann folgt ein Körperschütteln und schließlich streckt der Vogel seinen Hals lang nach vorn oben und schüttelt gleichzeitig mehrfach abwechselnd nach rechts und links drehend Hals und Kopf. Während dieser Verhaltenssequenz hat sich der Vogel mit Hilfe der unter dem Körper rudernden Füße in der Sagittalebene vorwärts aus dem Wasser aufgerichtet und sinkt danach wieder zurück in die normale Schwimmposition. Der Vorgang endet mit nochmaligem Schwanzschütteln. Vermutlich wird das Gefieder des Vogels durch das kombinierte Drehschütteln in seine normale Lage gebracht und zugleich von anhängendem Wasser befreit. Eine Übersicht von Schüttelstrecken und Grunzpfiff-Bewegungssablauf bietet Abb. 2. Dem Grunzpfiff liegen teilweise die-

selben Bewegungskomponenten zugrunde. Sein grundlegender Ablauf gilt gegenüber seinem vermuteten Ursprung nach der Einschätzung von Lorenz (1965) aber als mimisch übertrieben. Statt des alternierenden Drehschüttelns findet jedoch nur ein einziger drehender Schwenk von Hals und Kopf nach rechts oder links statt. Gemeinsam ist beiden Verhaltensabläufen das vorwärts gerichtete Aufbäumen in der Sagittalebene des Körpers (Abb. 2, Abb. 3) sowie das einleitende und abschließende Schwanzschütteln.

Bewegungskomponenten, Wasserschleudern und Wasserziehen. Der gesamte Ablauf des Verhaltenskomplexes „Grunzpfiff“ nimmt eine Zeit von ca. 1 s in Anspruch. Auf den zentralen Anteil vom ersten Schnabeleintauchen bis zum Hochreißen des Kopfs entfallen ca. 0,16 s (5 Bilder). Der Kopf wird dabei aus der Schwimmhaltung so weit gesenkt, dass er schließlich mit der Schnabelspitze

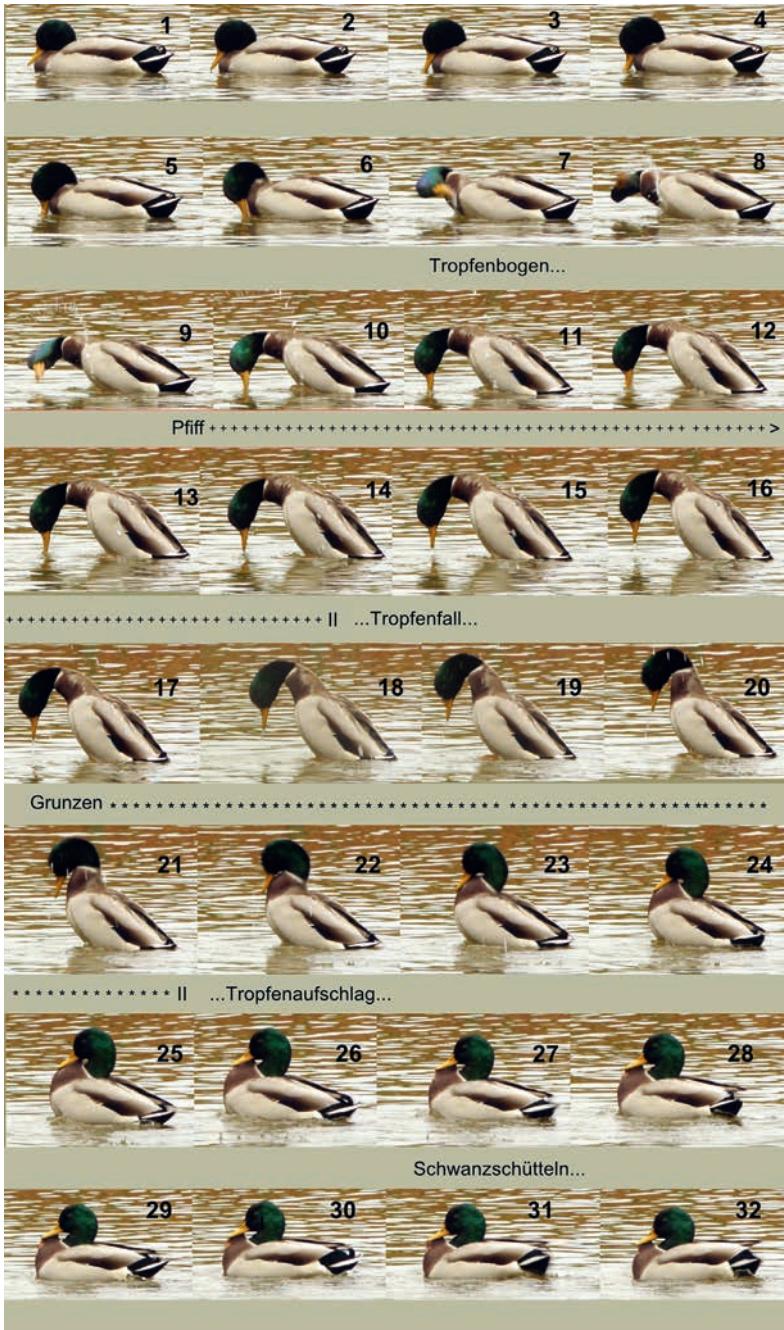


Abb. 4. Einzelbildanalyse eines Grunzpfiffs in 32 Bildern. Die Ziffern bezeichnen die Bildfolge. Die Wassertropfen aus dem Wasserfaden heben sich hell ab. HD-Filmaufnahme mit 30 Bildern/s. – *Single-frame video analysis of water-flick display in a male Mallard in 32 frames (numbered). Droplets from the water string extracted in frame 7 are falling down on the water surface (e.g. 26). Durations of whistle and grunt are indicated. The behaviour is ended by tail-shaking (after 27). Video recording 30 frames per second.*

Aufn.: H.-H. Bergmann und W. Engländer, Filmbearbeitung und Einzelbildanalyse: W. Engländer

ins Wasser eintaucht (Abb. 4: 3–6; die folgenden Ziffern bezeichnen die Einzelbilder aus Abb. 4). Unmittelbar danach wird er entweder zur rechten oder zur linken Körperseite gedreht und nach oben gerissen (7–10), wobei mit dem leicht geöffneten Schnabel ein Wasserfaden herausgehoben (7) und im Bogen seitlich neben dem Körper hochgeschleudert wird (8). Danach zerlegt sich dieser Wasserfaden zu einer Tropfenserie (9 ff.). Die Tropfen fallen geräuschaft auf das Wasser zurück (12–27). Der Kopf wird dann in die sagittale (Mittel-)Ebene des Körpers zurückgewendet und neuerlich zum Wasser gesenkt (10). Der Schnabel kann wieder mit seiner Spitze eintauchen und sogar erneut einen dünnen Wasserfaden herausziehen (14 ff.), bevor er in ausholendem und steilem Schwung hochgezogen wird (ab 13). Dabei richtet der Erpel unter rudernden Fußbewegungen den Oberkörper weit auf, der Kopf zeigt abwärts und der Hals bildet dadurch einen vorwärts gerichteten Bogen. Dann wird der Kopf enger angezogen, damit der Hals stärker abgeknickt (21 ff.), und der Erpel sinkt zurück in seine normale Schwimmlage (24–32). Dabei fehlen aber die Schüttelkomponenten sowohl des Halses als auch des Körpergefieders, die beim Schüttelstrecken auftreten. An ihrer Stelle ist als Einziges das beschriebene einseitige Kopfwenden mit Wasser-Hochschleudern erkennbar. Am Ende des Grunzpfiffs folgt ein Schwanzschütteln (31 ff.) – ebenso wie beim Schüttelstrecken.

Bewegung und Lautäußerungen. Während das Schüttelstrecken stumm verläuft, treten beim

Grunzpfiff drei verschiedene Typen von Lautelementen auf. Der Pfiff und das Grunzen werden von zwei „räb“-Lauten begleitet. Nach der Ansicht von Lorenz (1965) bringt der Vogel beim Grunzpfiff den Pfiff und danach das Grunzen in dem Augenblick hervor, wenn der gebeugte Hals sich in größter Anspannung befindet und sich beim Aufrichten wieder streckt. Die Einzelbildanalyse von Filmmaterial mit Originalton zeigt mehr Detail: Das Pfeifen beginnt schon früher, sobald sich der Kopf nach dem Wasserschleudern in die Sagittale des Körpers zurückdreht und der Schnabel zum zweiten Mal Kontakt mit der Wasseroberfläche bekommt (Abb. 4: 10). Der Erpel pfeift dabei sozusagen ins Wasser. Man kann sogar sehr kurz sehen, wie der geöffnete Schnabel die Wasseroberfläche berührt (11). Es ist anzunehmen, dass das Pfeifen ein Öffnen des Schnabels erfordert oder dadurch begleitet wird, wie es auch bei anderen stimmlichen Lautäußerungen der Fall ist.

Der Pfiff liegt in seiner Tonhöhe bei etwa 3.000 Hz. Er sinkt im Beispiel von etwa 3.100 auf 2.800 Hz ab. Er wird von einem schwachen Oberton (Harmonische in der doppelten Tonhöhe) bei 6 kHz und einem weiteren bei 9 kHz begleitet. Die Obertöne sind im Sonogramm je nach Aufnahmedingungen kaum oder gar nicht zu erkennen. Der Pfiff zeigt zu Beginn ein kurzes Einschwingen und zu Ende ein ebenso kurzes Ausschwingen, wobei der Formant jeweils schwach nach unten gebeugt wird. Auch in seinem Gesamtverlauf kann der Pfiff etwas absinken, was

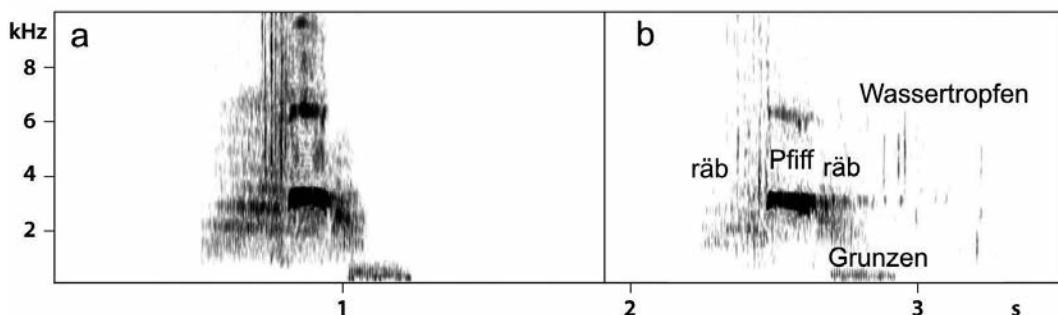


Abb. 5. (a) Grunzpfiff eines einzelnen Erpels im Sonagramm: Pfiff schwarz mit zwei Obertönen, begleitet von „räb“-Rufen. Am Ende unten über der Nulllinie das Grunzen. (b) Anderer Grunzpfiff mit Beschriftung. Wassertropfen nur in b sichtbar. – (a) Sonagram of grunt-whistle of a single Mallard male: whistle black with two harmonics above, grunt after 1 s above zero line. (b) Sonagram of another grunt-whistle with captions; sound of falling water droplets only in b.
Aufn.: H.-H. Bergmann, Bad Arolsen, Sonogramme: W. Engländer

man in der originalen Tonaufnahme hört, besser noch bei Zeitdehnung. Für den Pfiff ergibt sich nach Einzelbildanalyse der Filmaufnahmen eine Dauer von 3–4 Bildern (frames), für das nachfolgende Intervall 1–2 frames und für das anschließende Grunzen 1–2 frames. Beim Ausmessen von 6–10 sonagraphischen Darstellungen ergaben sich für den Pfiff 0,14–0,18 Sekunden Dauer ($n = 10$), für das nachfolgende Intervall 0,03 bis 0,04 Sekunden und für das Grunzen 0,14 bis 0,25 Sekunden ($n = 7$). Das erste „räb“ dauerte 0,18 bis 0,29 Sekunden ($n = 8$), das zweite 0,14 bis 0,20 Sekunden ($n = 6$). Für die Dauer des Pfiffs ergab sich ein Variationskoeffizient von 9,9 %, für die Gesamtlänge des akustischen Ablaufs 11,8 %.

Das Grunzen besteht aus einem tiefen Ton. Dieser ist mit etwa 100 Hz so tief und für die menschliche Wahrnehmung energieschwach, dass er im üblichen dumpfen Umgebungslärm häufig unkenntlich ist und überhört wird. Man kann ihn auch im Sonogramm nur mit größter Sorgfalt und unter besten Aufnahmebedingungen erkennen und isolieren (Abb. 5a, b). Dabei ergibt sich klar: Der tiefe Grunzlaut geht dem Pfiff nicht voraus, wie der alte Begriff nahelegt, sondern er folgt auf den Pfiff nach einer kurzen Pause, die vom zweiten „räb“ abgedeckt wird. Lorenz (1965) hat das auch deutlich so gehört und beschrieben.

Nach dieser Beschreibung müsste man – in der richtigen Reihenfolge – eher vom Pfeifgrunzen sprechen: erst das Pfeifen, dann das Grunzen. Ob der Begriff Grunzen den tiefen Ton richtig beschreibt, sei dahingestellt. Er erinnert manchmal

auch an ein tiefes Knurren oder an das ferne Brummen eines Automotors. Die beiden tonalen Komponenten, eine hoch, eine tief, sind eingebettet in ein gedehntes „räb“ vor dem Pfiff und ein variables, zuweilen noch längeres „räab“ danach, welches das Grunzen überlagert. Da im Sonogramm sowohl vor als auch nach dem Pfiff meist eine kleine Pause zu sehen ist, scheint der Tonapparat des Erpels hier jeweils umzuschalten in eine andere Art der Lauterzeugung. Ob dabei die Knochentrommel (Bulla ossea oder syringialis) des Erpels (s. Pierko 2007) eine Rolle spielt, muss offenbleiben.

Ergebnisse 2: Vergleich und Kontext

Vergleich: die anderen Pfiffe. Sehr deutlich tritt ein lauter Pfiff auch bei anderen Verhaltensweisen des Erpels auf: beim Kurzhochwerden (Abb. 7), beim Ab-auf (Abb. 8), beides ebenfalls während der Gruppenbalz, und schließlich am Ende der Paarung (Abb. 9), gleichfalls durch den Erpel erzeugt. Im letztgenannten Fall läuft zugleich eine Bewegung ab, die nach Lorenz Aufreißen genannt wird. Im Einzelnen ist dabei Folgendes zu sehen: Häufig noch während der Erpel über seinen Penis mit der Ente verbunden ist und sie mit dem Schnabel im Nackengefieder festhält, reißt er ihren Kopf nach oben und rückwärts. Wenn er mit dem Schnabel losgelassen hat, kann er sich zugleich mit dem Vorderkörper aus dem Wasser heben (Weidmann 1956). In diesem Moment ertönt bei nach hinten gezogenem Hals der kurze Pfiff

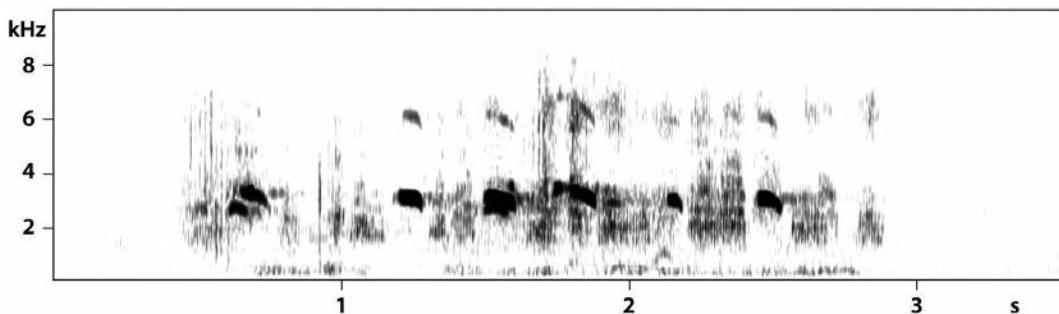


Abb. 6. Sonogramm der Gemeinschaftsbalz: Darin sind mehrere Pfiffe (schwarz), wahrscheinlich vom Ab-auf, sowie begleitende „räb“-Rufe zu erkennen. – *Sonogram of calls during communal display in a group of male Mallards, alternating between whistles (black) and 'räb'-calls (grey).*

Aufn.: H.-H. Bergmann, Bad Arolsen, Sonogramm: W. Engländer

(Weidmann 1956). An das Erreichen der Normalhaltung schließt sich das Nickschwimmen des Erpels um die Ente herum an. Beide Partner gehen danach zur Gefiederpflege über.

Kontext: Soziale Synchronie des Verhaltens. In einer Balzgruppe von Stockerpeln werden neben den Grunzpfiffen auch das Ab-auf und das Kurzhochwerden der verschiedenen Erpel häufig synchron ausgeführt – eine Anzahl von Erpeln produziert sie gleichzeitig – dies gilt aber nur ungefähr. Wie die Tondokumente und die Sonagramme (Abb. 6, 7, 8) zeigen, werden die Pfiffe der verschiedenen beteiligten Erpel schnell aneinander gereiht, überlappen sich aber nur zum Teil (Abb. 6).

Zusätzlich gehen ihnen kurze „räb“-Rufe voraus und einer oder mehrere weitere solche Rufe folgen nach. Die „räb“-Rufe der verschiedenen Erpel hüllen den Ablauf ein und machen akustisch eine Art gemeinsame Strophe daraus, die dann verklingt. Der ganze Ablauf gerät bei Beteiligung einer Gruppe von gleichgeschalteten Erpeln zu einem kurzen Konzert von Pfiffen, Grunzelementen und „räb“-Rufen. Die Erpel haben sich vorher schon aneinander angenähert. Die Weibchen halten sich etwas abseits auf und scheinen wenig an dem Geschehen beteiligt zu sein. Das männliche Schauspiel mit Lautäußerungen ist nach wenigen Sekunden zu Ende, um nach ein paar Minuten erneut anzuheben.

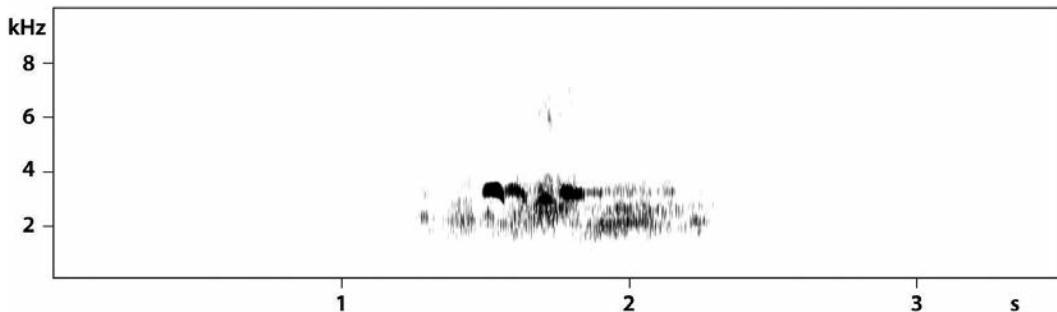


Abb. 7. Sonogramm mehrerer Pfiffe beim Kurzhochwerden, ringsum Spuren von „räb“-Rufen. – *Sonogram of multiple whistle calls combined with low-voiced 'räb'-calls in male Mallards.*

Aufnahme H.-H. Bergmann, Bad Arolsen, Sonogramm W. Engländer

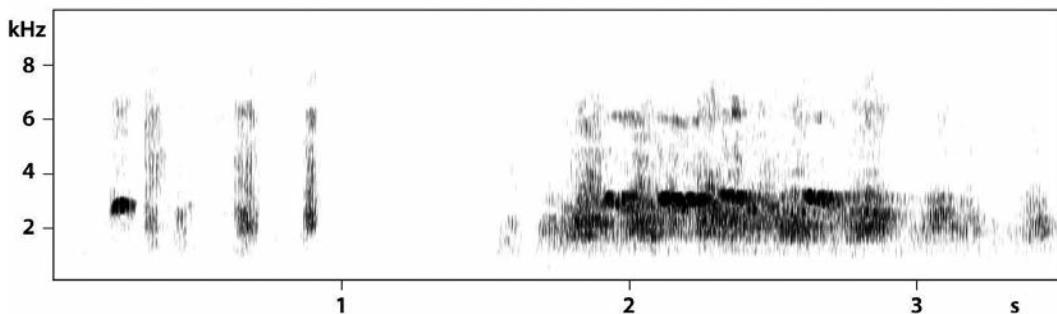


Abb. 8. Sonogramm von Pfiffen beim Ab-auf von Stockerpeln während der Gemeinschaftsbalz, verbunden mit „räb“-Rufen. Nach Tonfilmaufnahmen. – *Sonogram of whistle with 'räb'-calls during communal display in a group of Mallard males.*

Aufnahme H.-H. Bergmann, Bad Arolsen, Sonogramm W. Engländer

Kontext: Einzelbeobachtungen: Pfeif-„räb“-Strophen. Am 19. und 26. Januar 2022 haben wir am Leopoldskroner Weiher bei Salzburg einen adulten Stockerpel mit Film und Ton dokumentiert, der als Einzelvogel auf Distanz hinter einem anderen Erpel und einer Ente herschwamm und anhaltend rief. Der Vogel trug das normale männliche Prachtkleid und hatte einen gelben Schnabel wie die anderen männlichen Artgenossen. Er ließ variable strophige Folgen von „räb“-Rufen und Pfiffen hören (Abb. 10). Die Elemente folgten schnell aufeinander. In einem Fall zählten wir fünf Pfiffe innerhalb von 2,7 s, in einem anderen drei Pfiffe in 2,4 s. In Abb. 10 sind ebenfalls 3 Pfiffe in etwa 2 s zu erkennen. Zwischen die Pfiffe schoben

sich die „räb“-Rufe ein. Das „räb“ konnte unterschiedliche Dauern einnehmen. Die Pfiffe konnten ebenfalls unterschiedlich lang und auch mehrteilig sein, wie sich aus den analysierten Aufnahmen ($n = 43$) ergab.

In vielen Fällen waren zwischen „räb“ und Pfiff klare Intervalle von recht einheitlicher Dauer ausgeprägt. Die beiden Elementtypen berührten und überlappten sich nicht. Die „räb“-Elemente sind stark oberton- und geräuschhaltig. Sie weisen ferner eine rhythmische Modulation auf, die das hörbare rhythmische Rattern des Rufes erzeugt. Die Pfiffe waren ebenfalls nicht reintonig, sondern schwach geräuschhaft überformt. In diesem Geräusch waren auch wieder angedeutete rhyth-

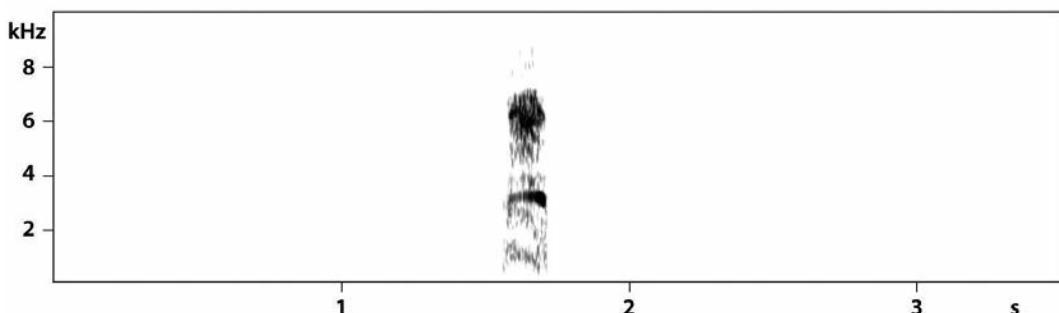


Abb. 9. Nach der Kopulation erfolgt ein einzelner Pfiff des Erpels, zugleich mit dem Bewegungsablauf des Aufreißens. – *Single whistle call of a male Mallard after copulation, combined with pull up 'Bridling' behaviour.*

Nach Tonfilmaufnahme: W. Engländer, Sonogramm: W. Engländer

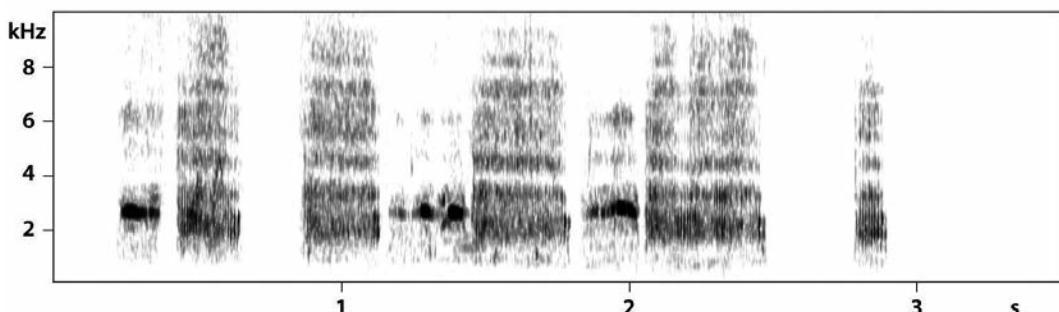


Abb. 10. Ungewöhnliche Rufserie einer männlichen Stockente während des Schwimmens. Pfiffe und „räb“-Rufe wechseln sich ab. – *Unusual series of alternating whistle and 'räb'-calls in a swimming male Mallard.* 19.01.2022, Leopoldskroner Weiher, Salzburg.

Aufn. und Sonogramm: W. Engländer

mische Modulationen erkennbar. Sie sind annähernd mit gleicher Frequenz wie beim „räb“ ausgebildet. Wegen Materialmangels lässt sich das nicht belegen.

In einem Fall wechselten sich „räb“ und Pfiffe periodisch ab. Sonst war der Aufbau der Sequenzen oft ungleichmäßig. Pfiffe ebenso wie das „räb“ konnten unterbrochen sein, auch mehrfach. Teilweise waren die Unterbrechungen nur im oberen Frequenzbereich sichtbar, unten waren die Elemente durchlaufend. An den Pfiffen wie auch beim „räb“ trat an Beginn und Ende angedeutetes Ein- und Ausschwingen auf. Für den Pfiff wurde der Schnabel schwach geöffnet. Für das „räb“ wurde er weiter geöffnet. Zwischen den Rufen wurde er geschlossen gehalten. Im Oszillogramm ist zu erkennen: Der Pfiff ist lauter als das „räb“, obwohl der Schnabel dabei weniger weit geöffnet wird.

Beide Elemente überlappen sich in dem vorliegenden Material nicht ($n = 43$ Pfiffe); durchweg bestehen kurze leere Intervalle (Dauer mindestens 0,04 Sekunden) zwischen Pfiff und „räb“ und umgekehrt. Spuren von Grunzelementen wie beim klassischen Grunzpfiff sind nicht zu erkennen.

Diskussion

Der Grunzpfiff ist eine rein männliche Verhaltensweise. Bei einem Weibchen haben wir ihn noch kein Mal festgestellt. Den Weibchen fehlt überdies eine Knochenstrommel an der unteren Trachea. Dieses mit Membranen bespannte Geblide ist immer wieder für die pfeifende Lauterzeugung der Männchen verantwortlich gemacht worden (Diskussion bei Rüppell 1933), wofür aber auch Pierko (2007) in ihrer anatomischen Studie keine Belege anführt. Das Organ wird schon im Kükenalter ausgebildet – aber nur bei den Erpeln, bei denen man es schon früh ertasten kann. Der Pfiff des Erpels kann in Wirklichkeit nicht mit einem Pfiff gleichgesetzt werden, wie wir Menschen ihn mit den Lippen oder auf den Fingern pfeifend als Instrumentallaut hervorbringen, eher mit dem Pfeifen des Verlassenseins bei einem verwaisten Graugangskükens (Lorenz 1988). Er ist ohne Zweifel ein Stimmlaut. Aber er wirkt mit seiner Lautstärke und seinem Klang genauso rein- und hochtonig wie ein lauter menschlicher Pfiff. Er hebt sich allerdings so stark aus den sonstigen Lautäußerungen des Stockerpels heraus, dass man ihn ohne Erfahrung überhören oder einer anderen Quelle zuschreiben könnte.

Nach den Vorstellungen von Lorenz (1965) kommt der tief gebeugten Kopfstellung vor dem Aufrichten des Körpers die mechanische Aufgabe zu, die Spannung der Luftröhre für den Pfiff herzustellen. Wie unsere Beobachtungsserie an einem Erpel mit Film und Sonagrammen zeigt, ist weder der Pfiff noch das „räb“ an eine bestimmte Stellung oder Bewegung während des Grunzpfiffs gebunden, sondern beide Komponenten können wechselnd und wiederholt aus normaler Schwimmhaltung heraus erzeugt werden. Sollte dabei die Bulla ossea beteiligt sein, ließe sich das gut verstehen, da dieses Organ formkonstant zu sein scheint, so dass es nicht durch Halsbewegungen verformt werden dürfte. Für die Beteiligung unterschiedlicher Mechanismen der Lauterzeugung spricht aber die kurze Pause, die konstant zwischen „räb“-Lauten und Pfiff auftritt. Hier scheint ein Umschalten im lauterzeugenden Mechanismus an einen Zeitaufwand gebunden zu sein. Wie oben dargestellt, kommen Pfiffe gleichen Klanges und ähnlicher Gestalt bei der Balz der männlichen Stockente auch in Kombination mit anderen Verhaltensweisen zum Einsatz, beispielsweise beim Kurzhochwerden, beim Ab-auf und beim Aufreißen nach der Kopulation. Das spricht für die Unabhängigkeit der Pfiffe von einer bestimmten Haltung oder Bewegung.

Das beim Grunzpfiff auf den Pfiff folgende „räb“ und der tiefe Grunzton können dagegen gleichzeitig hervorgebracht werden (Abb. 5 a, b), wobei das Grunzen länger dauern kann als das „räb“. Die Frage nach ihrer Erzeugung ließe sich besser beurteilen, wenn der Grunzton nicht so leise wäre und sich wegen seiner Energieschwäche häufig einer Feinanalyse entzieht. Würde er in seiner synchronen Phase das gleiche Vibrato wie das „räb“ aufweisen, hätte man einen Anhaltspunkt für die Erzeugung. Dafür fehlt es aber bei der Stockente an Belegen. Das Hervorbringen tief frequenter Lautäußerungen beschränkt sich unter den Anatiden nicht auf die Stockente. Wir haben bei den Rufen männlicher Mandarinente *Aix galericulata* ebenfalls tief frequente Begleitaute unter 1 kHz wahrgenommen und mit Tonfilm-aufnahmen sowie sonagraphisch belegt (Bergmann & Engländer, in Vorber.).

Das „räb“ vor und hinter dem hohen Pfiff steht in einer für die ganze Anatinengruppe typischen Position. Andere Arten wie etwa die Pfeifente *Mareca penelope* und die Spießente *Anas acuta* begleiten einen entsprechenden Balzpfiff der Erpel

ebenfalls mit nasal-stimmlichen Elementen, die vorangehen und nachfolgen (Bergmann u. a. 2021). Diese dreiteilige Zusammensetzung der Balzlaute scheint auch sonst bei Anatiden verbreitet zu sein, so bei Schwänen und anderen, den Enten ferner stehenden Verwandten. Wünschenswert wäre hier eine Auswertung von zeitgedehnten Filmaufnahmen mit zusätzlicher synchroner Tondokumentation. Mit dem von uns verwendeten Aufnahmegerät war das nicht möglich, weil bei Zeitlupenaufnahmen der Ton nicht aufgenommen wird.

Die hohe und die tiefe Stimme. Bei den Küken der Anatiden kann man vier bis sechs verschiedene Stimmlaute unterscheiden, die sämtlich tonal pfeifend sind und ihren Frequenzschwerpunkt zwischen 3 und 4 kHz haben. Wir haben dazu nur wenige Daten von der Stockente, aber zahlreiche von der Brandente (Brandgans, *Tadorna tadorna*; Engländer und Bergmann 1990, 2000), die der gleichen Unterfamilie Anatinae angehört (Gonzalez u. a. 2009), und verschiedenen Gänsearten (A. ten Thoren und Bergmann 1987, B. ten Thoren und Bergmann 1987). Die Jugendentwicklung der Stimme führt bei den weiblichen Brandenten und bei den Gänsen über einen Stimmbruch direkt zu den sonoren Lautäußerungen der Altvögel. Demgegenüber entwickelt sich das pfeifende Repertoire der männlichen Brandente indirekt nach einem beginnenden Stimmbruch völlig neu (Engländer und Bergmann 1990). Das dürfte bei der Stockente auch so sein. Auf welche ontogenetischen Quellen die tiefen Rufelemente zurückgehen, ist völlig offen.

Zusammenfassung

Der so genannte Grunzpfiff der männlichen Stockente stellt, wie schon in der frühen Ethologie vermutet wurde, in seinem Bewegungsablauf eine mimisch übertriebene und bereicherte Form des Schüttelstreckens dar. Dieses ist in ähnlicher Form eine bei den Anatiden verbreitete Komponente des Komfortverhaltens. Die Bezeichnung Grunzpfiff leitet sich von Lautäußerungen ab, die den Bewegungsablauf begleiten. Der Grunzpfiff ist Teil der Gemeinschaftsbalz der Stockerpel und wird schon weit vor der Paarbildung in der Männchen-Gruppe vorgetragen. Während des Bewegungsablaufs wirft der vor dem Vogel ins Wasser eingetauchte Schnabel seitlich neben dem Körper einen Wasserstrang hoch, der sich in eine Tropfenreihe

auf löst. Anschließend wird der Schnabel ein zweites Mal eingetaucht und dann der Kopf hochgezogen. Wie neu erstellte Sonagramme bestätigen, sind mit dem Ablauf ein hoher Pfiff und ein anschließendes tiefes und energieschwaches „Grunzen“ um 100 Hz verbunden. Diese Komponenten sind in zwei „räb“-Rufe des Erpels eingebettet. Da das Verhalten meist in gemeinschaftlicher Situation von mehreren Erpeln vorgebracht wird, entsteht ein kurzes soziales „Konzert“, bei dem die Erpel die verschiedenen Balzverhaltensweisen annähernd synchron produzieren. Die einzelnen Piffe der Erpel überlagern sich dabei nur zum geringen Teil. Die Analyse eines einzelnen, sich ungewöhnlich verhaltenden Erpels zeigt zusätzlich: Sowohl Piffe wie auch das „räb“ können unabhängig voneinander und in variablem Zeitablauf vorgebracht sowie zu längeren Einheiten kombiniert werden. Der Pfiff ist nicht an eine Zwangshaltung oder einen Bewegungsablauf gebunden, sondern kann in schneller Folge und aus normaler Schwimmhaltung heraus erzeugt werden. Das wird auch durch das Auftreten pfeifender Laute in anderem Verhaltenskontext bestätigt. Ebenso können die Erpel tieffrequente Laute um 100 Hz hervorbringen, was sich auch in neueren Untersuchungen bei der Mandarinente *Aix galericulata* zeigt.

Literatur

- Bergmann H-H, Engländer W, Baumann S (2021) Die Stimmen der Vögel Europas. DVD und App, Aula, Wiebelsheim, Version 3 (auch frühere Ausgaben in Buchform oder auf CD können verwendet werden)
- Cramp S, Simmons KEL (Eds., 1970) The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1, Oxford University Press, Oxford
- Eibl-Eibesfeldt I (1967) Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Piper, München
- Engländer W, Bergmann H-H (1990) Geschlechtspezifische Stimmentwicklung bei der Brandente *Tadorna tadorna*. Journal für Ornithologie 131: 174–176
- Engländer W, Bergmann H-H (2000) Le Tadorne de Belon. Eveil Nature, St. Yrieix sur Charente
- Glutz von Blotzheim UN, Bauer KM (Hrsg., 1990) Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 2, 2. Aufl., Aula, Wiesbaden
- Gonzalez J, Düttmann H, Wink, M (2009) Phylogenetic relationships based on two mitochondrial genes and hybridization patterns in Anatidae. Journal of Zoology 2009: 1–9

- Heinroth O (1910) Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verhandlungen des 5. Internationalen Ornithologen-Kongresses Berlin 1910: 589–702
- Lorenz K (1965) Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. In: Über tierisches und menschliches Verhalten – Aus dem Werdegang der Verhaltenslehre. Bd. 2, Piper, München
- Lorenz K (1988) Hier bin ich – wo bist du? Piper, München
- Pierko M (2007) Morphological comparison of upper respiratory tract in Mallard *Anas platyrhynchos* and Scaup *Aythya marila*. Electronic Journal of Polish Agricultural Universities 10 (04): #08; <http://www.ejpau.media.pl/volume10/issue4/art-08.html>
- Rüppell W (1933) Physiologie und Akustik der Vogelstimme. Journal für Ornithologie 81: 433–542
- ten Thoren A und Bergmann H-H (1987) Die Entwicklung der Lautäußerungen bei der Graugans (*Anser anser*). Journal für Ornithologie 128: 181–207
- ten Thoren B und Bergmann H-H (1987) Veränderung und Konstanz von Merkmalen in der jugendlichen Stimmentwicklung der Nonnengans *Branta leucopsis*. Behaviour 100: 61–91
- Weidmann U (1956) Verhaltensstudien an der Stockente I. Das Aktionssystem. Zeitschrift für Tierpsychologie 13: 208–271

Eingegangen am 4. Februar 2024

Angenommen nach Revision am 20. Februar 2024



Hans-Heiner Bergmann, Jg. 1939, Prof. Dr., war Hochschullehrer an den Universitäten Marburg/L. und Osnabrück, arbeitet seither in Nordhessen. Ornithologische Schwerpunkte: Vogelstimmen, Vogelfedern, Grasmücken, Anseriformes.

Wiltraud Engländer, Jg. 1961, Dr. phil., ist Verhaltensbiologin aus der Schule von Konrad Lorenz. Sie hat seit vielen Jahren Film- und Tonaufnahmen von Vögeln gesammelt und ediert sowie als Autorin in Büchern, CDs, DVDs und APPs veröffentlicht.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 2024

Band/Volume: [62_1](#)

Autor(en)/Author(s): Bergmann Hans-Heiner, Engländer Wiltraud

Artikel/Article: [Der sogenannte Grunzpfiff – Feinanalyse aus dem Balzverhalten der Stockente *Anas platyrhynchos* 31-42](#)