© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Droh- und Warnfärbung bei Vögeln

nebst einer allgemeinen Erörterung der biologischen Funktionen der Farbe.

Von **Julian S. Huxley.**[1])

(Zoological Society, London.)

Inhalt.

1. Einleitung 240
2. Klassifikation der Droh- und Warnmerkmale 241
3. Epigamische Merkmale 254
4. Der biologische Antagonismus zwischen verschiedenen Funktionen der Färbung 262
5. Allgemeine Klassifikation der Färbung und der anderen allotelaesthetischen Merkmale 267
6. Zusammenfassung 268
7. Literatur 270

---

1. Einleitung.

In einem kürzlich erschienenen Buch vertritt HINGSTON (1933) die Theorie, daß alle tierische Färbung, soweit sie biologisch bedeutsam ist, einer von den folgenden zwei Funktionen diene: dem Verbergen oder der Drohung, in POULTON's Terminologie (1890) mit „cryptisch" und „aposematisch" bezeichnet. Bei den meisten Beispielen verwirft HINGSTON die Ansicht, daß die Farbe einer sexuellen Funktion dienen könne (POULTON's „epigamische" Färbung). Falls HINGSTON aber durch Tatsachen gezwungen wird, einen sexuellen Gebrauch der Farbe zuzugeben, dann behauptet er, daß ihre Funktion doch noch Drohung oder Gewalt bleibe, nur sei sie dann gegen das andere Geschlecht gerichtet, anstatt gegen Rivalen desselben Geschlechts oder gegen Feinde einer anderen Art. Er scheint ferner überhaupt Wiedererkennungs-Färbung oder Merkfärbung [recognition coloration] — POULTON's Be-

---

1) Uebersetzt mit freundlicher Genehmigung des Verfasser aus „Proceedings of the Eighth International Ornithological Congress Oxford, July 1934" Oxford 1938, p. 430—455. Uebersetzung besorgt durch Frau MARGA SICK.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

griffe der „episematischen“ und „pseudepisematischen“ Färbung — völlig zu leugnen.

Ich möchte in dieser Arbeit HINGSTON's Stellungnahme kritisieren und, wie ich hoffe, verdeutlichen, indem ich, wo nur irgend angängig, Vögel als Beispiele gebrauche. Zu Beginn möchte ich betonen, daß ich HINGSTON's Arbeit sehr anregend und wichtig finde. Nachdem ich sein Buch gelesen und darüber nachgedacht hatte, gelangte ich zu der Ueberzeugung, daß viele Eigentümlichkeiten, die bei der Färbung der Vögel vorkommen und die ich vorher als epigamisch angesehen hatte, tatsächlich überwiegend oder ganz aposematisch seien. Ich bin der Meinung, daß HINGSTON ein für alle Mal nachgewiesen hat, daß die Funktion der Drohung nicht etwa ein sporadisches und verhältnismäßig unwichtiges Phänomen der tierischen Färbung ist, für das sie gewöhnlich gehalten wurde, sondern daß sie in Wirklichkeit eine beträchtliche biologische Bedeutung hat, die in allen Gruppen der höheren Tiere gut entwickelt und in einigen Gruppen fast ebenso wichtig ist wie die Verbergung.

Nach dieser Voranschickung werde ich jedoch zuerst zeigen, daß HINGSTON's Leugnen vom Vorhandensein sexueller oder epigamischer Färbung auf einem Irrtum beruht, da diese Einstellung in einigen Fällen von Auslassungen oder sogar falschen Zitierungen von Tatsachen und in anderen Fällen von völlig falschen Deutungen herrührt. Zweitens will ich versuchen, im Sinne POULTON's eine weitere Klassifikation der zahlreichen Typen von Färbungsbedeutungen aufzustellen, die HINGSTON unter dem Begriff Drohung oder Warnung zusammenfaßt. Um dies auszuführen, werde ich auch absichtlich das ausschließliche Gebiet der Farbe verlassen und zur Unterstreichung meines Standpunktes auch Beispiele von Struktur, Stimme, Haltung etc. hinzufügen. Ich danke Sir EDWARD POULTON und Mr. ELIOT HOWARD, daß sie diese Arbeit im Manuskript lasen und mir eine Anzahl wertvoller Anregungen gaben.

2. Klassifikation der Droh- und Warnmerkmale.

Es scheint am besten zu sein, mit der zweiten Aufgabe zu beginnen. Innerhalb HINGSTON's sehr umfassender Kategorie der Drohung soll nach Meinung dieses Autors der fundamentalste Unterschied zu machen sein zwischen Drohungen oder Warnungen, welche gegen andere Individuen derselben Species und solchen, die gegen Individuen anderer Arten gerichtet sind. HINGSTON arbeitet dies nicht genügend heraus. Wir haben zu entscheiden, ob die Funktion primär eine Drohung oder

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

eine Warnung ist, in dem wir Drohung als eine Drohung körperlicher Kraft gegen einen möglichen Rivalen derselben Art gebrauchen, und Warnung als Warnung gegenüber Feinden derselben Art, gewöhnlich verbunden mit Eigenschaften, die potentiellen „Verschlingern" unangenehm sind. Ein ausgezeichnetes Beispiel für das erstere ist das drohende Verhalten des Pavianmännchens, welches von ZUCKERMAN (1932) sorgfältig beschrieben und von ihm als „Dominanz" bezeichnet worden ist (s. a. ALLAN, 1934 über *Bonasa umbellus*). Für das zweite bildet die bekannte Warnfärbung von Wespen, Korallenschlangen, Raupen des Zinnoberfalters, etc. ein gutes Beispiel. Drohungen sind immer mit Kampf verbunden, Warnungen meist mit dem Besitz unangenehmer Eigenschaften (Stachel, Dornen, Gift, Ekelgeschmack, etc.).

Eine weitere wichtige Unterscheidung auf dem Gebiet der Drohung in diesem engeren Sinn ist die, daß sie einmal die Funktion hat, die kämpferische Wirksamkeit bei einem tatsächlichen Kampf zu erhöhen, und daß sie andererseits als ein Symbol potentieller Kampfstärke dienen kann und so ihren Besitzer vor der Notwendigkeit zu kämpfen bewahrt. Für das erstere kann als Beispiel die Haltung zweier kämpfender Hähne dienen, für das letztere die Form des Geweihes beim Rothirsch, dessen Größe nach Angabe vieler Beobachter von potentiellen Herausforderern in Rechnung gezogen wird, wenn sie sich zu entscheiden haben, ob sie sich in einen Kampf einlassen sollen oder nicht. Dasselbe gilt anscheinend für die westafrikanische Wespe *Synagris cornuta* (LAMBORN, 1913), deren Männchen sehr stark vergrößerte, in ihrer relativen Größe jedoch stark variierende Kieferhörner haben. Beide Funktionen gehen zwar in einander über, sind aber an den Enden der Reihe verschieden.

Auf dem Gebiet der Warnung ist die wichtigste weitere Unterscheidung diejenige zwischen echter Warnung und Bluff. Letzterer umfaßt alle Arten von Batesischer Mimikry, außerdem sogenannte schreckeinflößende Warnungen, z. B. die der Raupe von *Stauropus fagi*, die nur im weitesten Sinn mimetisch sind. POULTON bezeichnet die echten Warnungen als aposematisch und den Bluff als pseudo-aposematisch. Die „Erschreckungs-Handlungen" von Sphingiden-Raupen, die eine Aehnlichkeit mit einem Schlangenkopf entwickelt haben, dürften Batesische Mimikry sein, während im Gegensatz dazu die der Raupe von *Cerura vinula* (p. 264) echten Warncharakter tragen (POULTON, 1890). Manchmal gehen Bluff und symbolische Drohung in einander über und verbinden dadurch die beiden Gebiete der Warnung und der Drohung.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Eine andere Art der Klassifikation ist folgende: erstens ausgesprochen symbolische Drohungen, welche in Strukturen oder Handlungen bestehen, die zu wirklichem Kampf Verwendung finden, z. B. das Knurren eines Pavians oder das Geweih eines Hirsches; zweitens Drohungen, welche an sich einschüchternd oder drohungssteigernd wirken und gleichzeitig die beängstigenden Eigenschaften des Tieres betonen, wie die Gesichtsfärbung des männlichen Mandrill oder die von Hingston erwähnte Färbung von Wolf, Luchs, etc. (pp. 19, 24, etc.); und schließlich Merk-Drohungen *[recognitional threats]*, wie die Färbung verschiedener männlicher Eidechsen — beschrieben von Noble (1934, Noble und Bradley, 1933) — oder auch, unter einem bestimmten Gesichtspunkt gesehen, die Gesänge der im Besitz eines Brutreviers befindlichen Vogelmännchen, die als Signal der Anwesenheit eines potentiellen Gegners dienen — eine Art von Drohung auf Entfernung oder Warn-Drohung. Dies ist wahrscheinlich die einfachste Klassifikation, in die sich die beobachteten Erscheinungen einordnen lassen, obwohl auch hier wieder die Kategorien in einander übergehen können.

Die meisten Erscheinungen dieser Art, die uns an Vögeln interessieren, fallen in die Kategorie Drohung, obgleich in einigen Fällen auch Mimikry (falsche Warnung) und echte Warnung für diese Gruppe angegeben wurden.

Ich möchte zuerst einige anscheinend klare Beispiele — hauptsächlich bei Vögeln — für die verschiedenen Typen der Drohfärbung und des Droh-Verhaltens anführen, und dann dazu übergehen, ihre Beziehung zur epigamischen Färbung zu erörtern, die sich im Verhalten kundgibt.

Zuvor möchte ich bemerken, daß ich Hingston's Parallele zwischen Droh-Merkmalen beim Tier und dem Gebrauch von Kriegsbemalung, Federbüschen, Schlachtrufen und anderen „Droh"-Merkmalen beim Menschen für durchaus zutreffend und äußerst anschaulich halte.

I. Gegen andere Arten gerichtete Warnungen.

Bei den Vögeln gibt es nur wenige oder keine allgemein anerkannten Beispiele für echte Warnfärbung. Jedoch glaubt Mottram (1915, 1918), daß die leuchtende Färbung des Eisvogels (*Alcedo*) aposematisch sei und sucht diese These zu belegen. Er glaubt auch, daß Warnfarbe als Signal schlechten Geschmacks bei Vögeln häufiger vorkomme, als man landläufig vermutet. Tabelle I faßt die sich daraus ergebende Diskussion und Klassifikation zusammen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Tabelle I. Klassifikation der Droh- und Warnmerkmale.

Drohung und Warnung.

- Warnung (ihre Funktion: Anzeigen von Waffenbesitz, Ekel-Geschmack oder anderen unangenehmen Eigenschaften, gewöhnlich gegen Feinde anderer Specieszugehörigkeit gerichtet).
  - Echte Warnmerkmale (proaposematisch) (einschließlich Müllerscher Mimikry als speziellen Falles (synaposematisch)).
  - Falsche Warnmerkmale (pseudoproaposematisch). Batesische Mimikry, Bluff und erschreckendes Warn-Verhalten.
- Drohung (ihre Funktion: Anzeigen der Bereitschaft zum Kampf, gewöhnlich gegen Rivalen der gleichen Species gerichtet).
  - Direkte Drohung (antaposematisch).
    - Symbolisch, angewandt in echtem Kampf.
    - Drohungs-steigernd, unterstreicht auffallende Erscheinung.
  - Merk-Drohung (antepisematisch).
  - Falsche Drohung (pseudantaposematisch). Bluff und schreckendes Droh-Verhalten.

Ein ausgezeichnetes Beispiel für Warnung vor Kampf ist das Verhalten junger Raubvögel und Eulen bei der Annäherung eines potentiellen Feindes: sie plustern sich auf, zeigen ihre Krallen usw. Dies ist deutlich eine symbolische Handlung, sie geht aber auch, in Anbetracht ihres geringen Vermögens, wirklichen Schaden anzurichten, in ein Erschreckungsverhalten von der Natur des Bluffs über. Solche Warnung vor Kampf unterscheidet sich von der Drohung nur dadurch, daß sie gegen Feinde anstatt gegen Rivalen gerichtet ist.

Viele in Gefahr befindliche erwachsene Vögel, z. B. Eulen, zeigen ebenfalls dieses symbolisch-kämpferische Verhalten. Es besteht im allgemeinen im Aufplustern der Federn, um größer zu erscheinen, im Vorweisen von Krallen und Schnabel, manchmal auch in die Drohung unterstreichenden Lauten (diese können, wie das Zischen, zur mimetischen Warnung überleiten, s. u.).

Die Warnlaute einiger Höhlenbrüter bei Störungen am Nest gehören in die gleiche allgemeine Kategorie. Sie sind jedoch teils Drohung-unterstreichend, teils zur Erkennung dienend [„recognitional"]: sie warnen den Eindringling vor einem Angriff. Manchmal leiten sie zu Mimikry oder auch zum bloßen Bluff über. Es scheint z. B. kein bloßer Zufall zu sein, daß die Kohlmeise und die Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*) und andere Vögel wie eine Schlange zischen. Und das seltsame Verhalten des brütenden Wendehalses (*Iynx torquilla*),

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

der bei einer Störung seitlich an der Nesthöhle hinaufklettert und sich dann unter lautem Zischen mit einer heftigen Bewegung zurückzieht, ist eine Mischung von Schlangen-Mimikry und purem Bluff — das ganze aber ist von außerordentlicher Wirksamkeit.

In keinem dieser Fälle erfährt das Verhalten eine besondere Akzentuierung durch die Färbung.

II. Gegen Individuen der gleichen Art gerichtete Drohungen.

Dies ist bei Vögeln unzweifelhaft die interessanteste Kategorie. Die Drohung kann unmittelbar auf einen Kampf Bezug nehmen, oder sie ist mehr eine Drohung auf die Entfernung hin, vor allem, um die Grenzen eines besetzten Territoriums zu kennzeichnen und zu sichern.

Das augenfälligste Beispiel einer Drohung, die unmittelbar auf den Kampf Bezug nimmt, kann man bei Vögeln wie dem Birkhahn (*Lyrurus tetrix*) und dem Kampfläufer (*Philomachus pugnax*) bemerken. Hier rempeln sich die Männchen während der Brutzeit stundenlang gegenseitig an, solange die Weibchen auf dem Paarungsplatz nicht anwesend sind (beim Kampfläufer geschieht das sogar vereinzelt auf dem Zug). Die dabei eingenommenen Haltungen sind entweder solche, die bei echten Kampf-Handlungen verwendet werden (also symbolische), oder dienen, wie die tollen Pirouetten und Wirbel beider Arten, offenbar zur Lösung übermäßiger Spannung der Erregung. Im ersten Fall unterstreichen Struktur und Färbung die Wirksamkeit der Drohung — Ohrbüschel, ausgebreiteter Halskragen und Warzen des Kampfläufers; Rosen, weiße Schwanzsäumung beim Birkhahn. Im zweiten Fall könnte man vielleicht die Bewegungen an sich als drohungs-steigernd ansehen, aber ich möchte die ganze Erscheinung lieber als ein Nebenergebnis des Erregungszustandes betrachten, ohne ihm besondere funktionelle Bedeutung beizumessen.

Ein anderes Beispiel bildet das Verhalten der männlichen Hohltaube (*Columba oenas*), das von Edmund Selous ausführlich beschrieben worden ist — jenem großen Pionier der Feldornithologie, dessen kürzlichen Tod wir beklagen. Hier führen die beiden feindlichen Vögel ein langsames Zeremoniell von Verbeugungen und anderen theatralischen Stellungen aus. Selous war der Meinung, daß dieser Vorgang eine „Ritualisierung“ des Kämpfens darstelle, nämlich die Verkehrung des echten Kampfes in ein Tournier. Aus persönlicher Beobachtung heraus glaube ich jedoch, daß die Haltung ein Drohakt ist und daß ihre biologische Bedeutung darin liegt, die Bereitschaft zum Kampf

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

zu bekunden, obgleich sie darüber hinaus noch ritualisiert sein kann, wie es häufig bei den Verhaltungsweisen der Vögel geschieht.

Ein ausgezeichnetes Beispiel einer Merk-Drohung bietet der Haubentaucher (*Podiceps cristatus*). Zum Ausdruck der Feindseligkeit wölbt er den Hals vor, läßt die Halskrause teilweise nach vorn hängen (aber nicht gefächert, wie bei der Balz) und stößt einen besonderen Ruf aus. Dies wird nicht nur gegenüber Eindringlingen ins Brutrevier geübt, sondern tritt schon sehr früh in der Brutsaison auf, wenn die Anpaarung noch im Gange ist (HUXLEY, 1924), (s. a. p. 255).

Die wohlbekannte Drohstellung des Bläßhuhns (*Fulica atra*) mag hier ebenfalls erwähnt werden: tief gesenkter Kopf, erhobene und gewölbte Flügel. Diese Stellung wird häuptlich vom Männchen als Ausdruck territorialer Feindseligkeit gebraucht. Im Anschluß daran folgt manchmal eine weitere Spezialisierung: nachdem sich der Vogel dem Störenfried genähert hat, hält er plötzlich an und spritzt Wasser mit den Füßen. Die Wirkung ist verblüffend und scheint, wie mir Mr. ELIOT HOWARD versichert, allen Vögeln in der Umgebung großen Schrecken einzujagen; Teichhühner, Zwergtaucher und sogar Stockenten schwimmen und fliegen aufgeregt davon, ebenso Angehörige der gleichen Art.

Einen ganz bestimmten Feindschafts-Ausdruck kann man beim brütenden Louisiana-Reiher (*Hydranassa tricolor*) beobachten, wenn ein anderer Vogel seinem Nest zu nahe kommt; er sträubt die Nackenfedern zum Teil und stellt die weiße Haube auf (s. a. p. 256). Die Vögel gebrauchen diese Drohung am häufigsten beim Eindringen eines anderen Vogels in ihren Nestbereich, der bei dieser in Kolonien brütenden Art sehr eng begrenzt ist. Zweifellos wird diese Drohung aber auch bei anderen Gelegenheiten angewandt. Sie wird nach meinen Beobachtungen von beiden Geschlechtern ausgeführt. Ein gutes Beispiel einer drohungs-steigernden Handlung liefert das Männchen des Teichhuhns (*Gallinula chloropus*). Wenn es im Verlauf einer Auseinandersetzung über das Brutrevier auf einen Rivalen eindringt, senkt es den Kopf und breitet den Schwanz aus, eine außerordentlich auffällige Haltung: der rote Schnabel wird gegen das dunkle Gefieder aufgestellt, das durch den weißen Halbkreis der Unterschwanzdecken eingefaßt wird. Dieses Verhalten wird zu Wasser wie zu Lande geübt und wirkt vielleicht auf dem Lande am auffallendsten.

Das Männchen des Schwarzkehlchens (*Saxicola torquata*) bietet ein weiteres Beispiel für den Gebrauch von Droh-Färbung. Die weißen, gewöhnlich verborgenen Flecke auf den Flügeln treten bei Feindschafts-Haltung plötzlich zutage und machen dadurch den Vogel außer-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

ordentlich auffallend. Ebenso scheinen die leuchtendroten Abzeichen am Flügelbug des Männchens von *Agelaius phoeniceus* hauptsächlich Droh-Funktion, weniger Balz-Funktion zu besitzen.

In diesem Zusammenhang möchte ich eine Tatsache erwähnen, die allen Vogelbeobachtern aus der freien Natur geläufig ist: das auffällige Aussehen, das ein Vogel spitz von vorn gesehen bieten kann und das oft völlig verschieden ist von dem von anderer Seite her gewonnenen Anblick (Huxley, 1916). Folgende klaren Beispiele möchte ich anführen: *Parus caeruleus*, *Charadrius hiaticula*, *Charadrius vociferus*, *Arenaria interpres*, verschiedene Wasservögel, *Carduelis carduelis*, *Passer montanus*, usw.

Diese überraschende Wirkung bei der Ansicht genau von vorn wird oft gesteigert oder überhaupt erst hervorgerufen durch die Einnahme besonderer Stellungen, z. B. bei dem eben erwähnten Teichhuhn und bei der Drohhaltung des Bläßhuhns, bei dem die aufgestellten dunklen Flügel sich in ihrer Wirkung mit dem weißen Feld überm Schnabel verbinden; beim Kampfläufer und beim Haubentaucher durch Aufrichten der Haube und der Ohrbüschel; beim Louisiana-Reiher durch Aufrichten des weißen Nackenschopfes hinter dem roten Auge und der blauen Schnabelbasis.

Die häufigste Gelegenheit, bei der eine Vorderansicht für einige Zeit eingenommen wird, ist die Vorbereitung zu einem Kampf, was die Annahme stützt, daß die Auffälligkeit dieses Anblicks eine Drohbedeutung hat. Jedoch wird sie manchmal auch bei der Balz gebraucht, hauptsächlich bei wechselseitigen Zeremonien, z. B. bei Haubentaucher, Louisiana-Reiher. Zwar erzielen einige der auffallendsten Schaubalz-Stellungen der Werbung überhaupt nur bei Vorderansicht ihre volle Wirkung, z. B. bei Pfau (*Pavo cristatus*), Argusfasan (*Argusianus argus*), Stachelschwanzhuhn (*Centrocercus urophasianus*), Truthahn (*Meleagris gallopavo*). Bei diesen ist aber der Unterschied zwischen Vorder- und Dreiviertelansicht nicht so auffallend wie bei den meisten vorhergehenden Beispielen.

Ich möchte nun einige weitere spezielle Eigenheiten der Färbung anführen, deren primäre Bedeutung mit der Drohung verbunden sein dürfte. Ein bekanntes Beispiel ist die rote Farbe am Unterschnabel verschiedener Möwen (*Larus argentatus*, *L. fuscus* und *L. marinus*). Diese sitzt genau an der Krümmung des Unterschnabels und scheint dadurch für das menschliche Auge dessen Größe, Gestalt und schreckliche Erscheinung als Waffe zu betonen. Andererseits vermutet Heinroth (1928, III. 46) auf Grund sorgfältiger Beobachtungen, daß das

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Rot die Jungen anregt, nach dem Schnabel der Eltern zu picken und diese dadurch zum Auswürgen von Futter zu reizen.

Unter den Säugetieren scheint der Gesichts- und auch anderer Schmuck der männlichen Primaten in erster Linie für die Drohung und erst in zweiter Linie — wenn überhaupt — für die Zurschaustellung gegenüber dem anderen Geschlecht dazusein. Dies geht gut aus den oben erwähnten Beobachtungen ZUCKERMAN's an Mantel-Pavianen hervor. Bei diesen besteht die Drohung, die er als „Dominanz-Haltung" bezeichnet, im Zähnefletschen, Kopfheben und Aufrichten des Pelzes. Der Eindruck wird noch durch das Sträuben des langen Haarmantels verstärkt. Dieser ist also nicht nur ein teilweiser Schutz beim echten Kampf, sondern scheint auch noch den Größeneindruck und damit die Wirksamkeit der Drohung zu steigern.

Dagegen besitzt der Mandrill (*Mandrillus sphinx*) keinen solchen Haarmantel. Bei ihm wird das Drohen durch die Färbung und die Haarbüschel des Gesichtes verstärkt, was die Wirkung des Brummens erhöht (s. HINGSTON, op. cit.). Bei der Droh-Handlung wirft er den Kopf zurück, wodurch ein grünlich-gelbes Haarbüschel am Kinn auffällig hervortritt. Ebenso sind die Bärte, Halskrausen, Schnurrbärte, lebhaft gefärbten Flecken an der Nase und im Gesicht usw., welche verschiedene männliche Anthropoiden und andere Affen besitzen, aller Wahrscheinlichkeit nach primär zur Verstärkung des Drohverhaltens ausgebildet. Andererseits scheint aber die lebhafte Farbe des Hinterteils bei den Männchen von Drill und Mandrill (*Mandrillus leucophaeus* und *M. sphinx*) nicht mit der Droh-Handlung verbunden zu werden. Das mag mit den Beziehungen zwischen den Geschlechtern zusammenhängen, da „Präsentierung" durch Rückwärts-Annäherung bei Anthropoiden und Altweltaffen sehr verbreitet ist (s. ZUCKERMAN, op. cit.) und entweder sexuelles Begehren des Weibchens oder Unterwürfigkeit seitens beider Geschlechter auszudrücken scheint (s. p. 253). Jedoch hat sich die „socio-sexuelle" Bedeutung der lebhaften Färbung des Hinterteils nur für weibliche Primaten voll bestätigen lassen, während ihre biologische Bedeutung bei den Mandrill-Männchen noch etwas unklar ist. Die auffallende Färbung männlicher Genitalien bei verschiedenen neu- und altweltlichen Affen hat vermutlich ebenfalls sexuelle Bedeutung.

Nach Beobachtungen in Zoologischen Gärten ist die Länge und die lebhaft orange-gelbe Farbe des Haares am Hinterteil bei bestimmten Agoutis (*Dasyprocta*) anscheinend ein Droh-Merkmal. Es wird aufgerichtet und wirkt dadurch bei gewissen Gelegenheiten sehr auffällig.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Es mag auch episematische Bedeutung besitzen. Ich finde über diese Gewohnheiten in der Literatur keine näheren Angaben.

Einige der interessantesten Fälle betreffen den Gebrauch der Drohfärbung als Merkzeichen. Das bestbekannte Beispiel bietet eine Eidechse, *Sceloporus undulatus*, und ist von Noble (1934) beschrieben worden. Die Weibchen dieser Art sind unscheinbar gefärbt; dagegen haben die Männchen einen auffallenden blauen Streifen längs der Seite. Noble fand, daß die Färbung in keiner Weise für sexuelle Zurschaustellung Verwendung findet, daß sie also keine epigamische Funktion besitzt. Die Männchen leben in ziemlich festbegrenzten Revieren, und die blaue Farbe dient dazu, die Anwesenheit eines männlichen Rivalen kundzutun. Ein Männchen mit übermaltem blauen Streifen, das dadurch das Aussehen eines Weibchens gewinnt, wird nicht angegriffen, während ein mit einem blauen Streifen (oder, interessanterweise, einem beliebigen bunten Streifen) bemaltes Weibchen in feindlicher Absicht angegangen wird. Ein Männchen, in dessen Gebiet ein anderes Männchen eindringt, bringt durch bestimmte Haltung den blauen Streifen besonders deutlich zur Geltung; dies ist ein Zeichen, daß der Kampf aufgenommen werden wird, falls sich der Eindringling nicht zurückzieht, und die lebhafte Färbung dient dazu, das Zeichen auch auf weitere Entfernung sichtbar zu machen. Der wesentliche biologische Wert davon liegt wohl in der häufigeren Vermeidung eines tatsächlichen Kampfes. Denselben Zweck erfüllt auf dem Gebiet der Warnung das Klappern der Klapperschlange; dadurch wird vermieden, daß die Schlange in einen Kampf verwickelt wird, in dem sie selbst Schaden nehmen könnte, obwohl sie wahrscheinlich den Gegner töten würde. Aehnliche Bedeutung hat die Haltung der Kobra, die ihren Kragen ausbreitet, bevor sie zustößt, und ohne Zweifel auch das Zischen, das den meisten Schlangen eigentümlich ist.

Noble und Bradley (1933) haben sich in einer größeren Arbeit vergleichend mit dieser Frage befaßt. Als Versuchsobjekte wählten sie eine große Zahl von Arten aus verschiedenen Familien der Eidechsen. Ihre Folgerungen sind von größtem Interesse. In erster Linie stellte sich heraus, daß leuchtende Färbung niemals in erster Linie der sexuellen Zurschaustellung dient. Gewöhnlich besitzt sie überhaupt keine Balz-Funktion (mit Ausnahme ganz weniger Fälle). Dies hängt damit zusammen, daß die Eidechsenweibchen, im Gegensatz zu Vögeln, beim Geschlechtsakt anscheinend keine Befriedigung empfinden und nie die Initiative dazu ergreifen; sie versuchen vielmehr zunächst stets, dem Männchen zu entfliehen, das sie ergriffen hat. Daher dienen die

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

„Werbungs"-Handlungen der Männchen und die in einigen Fällen damit verbundenen Strukturen (Sub-Kaudal-Säcke bei den Geckos, Femoral-Organe bei *Ameiva*) ausschließlich der Aufgabe, das Weibchen zum Stillhalten und zum Dulden der Handlung des Männchens zu zwingen. Sie sind deshalb im wesentlichen *akzessorisch* und nicht *epigamisch*.

Höchst interessant ist die Beziehung zwischen den Droh-Merkmalen (Verhalten und Färbung) einerseits und der Streitlust des Männchens andererseits bei verschiedenen Arten. Im Allgemeinen ist diese Korrelation negativ: je größer die Entwicklung der Drohung, desto geringer die Tendenz zum wirklichen Kampf. Das Droh-Verhalten kann manchmal sehr spezialisiert sein, z. B. bei *Leiocephalus*, wo das Männchen sich derartig zusammenzudrücken vermag, daß es, von der Seite gesehen, scheinbar das Doppelte der gewöhnlichen Größe hat. Es ist dann immer dieser Seitenanblick, der dem Gegner dargeboten wird. Lebhafte Färbung steigert noch den Effekt. Bei dieser Gattung findet ein wirklicher Kampf nur sehr selten statt, während er bei Formen mit weniger spezialisierten Droh-Handlungen (z. B. *Anolis*) häufig und heftig ist.

Wir finden also, daß hochspezialisierte Drohung häufig in Bluff übergehen kann, und daß dennoch der gleichen primären Funktion gedient bleibt, nämlich der territorialen Verteilung der Männchen. Bei einigen Arten scheint das Droh-Verhalten in erster Linie eine Methode zum Erkennen und zur Diagnose des Geschlechts geworden zu sein: kein Männchen versucht die Paarung mit einem sich drohend verhaltenden Individuum (s. u. p. 255: bezüglich einer etwas abweichenden Methode, in der eine Drohhandlung bei Vögeln als Hilfsmittel zum Bestimmen der Geschlechter dient).

Wir brauchen uns nicht zu wundern, daß die Entwicklung der Drohung einhergeht mit einer Verminderung der Heftigkeit des Kampfes, den sie ursprünglich symbolisiert. Ein einigermaßen ähnlicher Vorgang zeigt sich in menschlichen Dingen hinsichtlich der Schlachtschiffe: diese werden mehr und mehr als Symbole der Macht benützt (z. B. für „Demonstrationen" in Friedenszeiten), aber ihre zunehmende Größe und Bewaffnung hat *de facto* eine merkliche Abnahme ihrer eigentlichen Verwendung zum Kampfe nach sich gezogen: Seeschlachten mit großen Kampfschiffen sind jetzt viel weniger häufig als in früheren Jahrhunderten.

Bei Vögeln besitzt der Gesang der Männchen zur Verteidigung ihres Brutreviers (ebenso wie die Instrumental-„Musik" bei Specht und

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Bekassine) höchstwahrscheinlich eine ähnliche, wenn auch über das Gehör einwirkende Aufgabe.[1]) Jedes andere, solchen Gesang hörende Männchen weiß, daß es bei zu großer Annäherung in die Gefahr eines Angriffs gerät. In Verbindung damit möchte ich an die wohlbekannte Tatsache erinnern, daß territorialer Gesang gewöhnlich von einem möglichst exponierten Standpunkt aus vorgetragen wird, entweder vom Wipfel eines Baumes oder Busches aus, oder, bei in baumlosen Gebieten brütenden Vögeln, während eines besonderen Singfluges (Haecker, 1900). Diesen Singflug gibt es nicht nur bei Singvögeln (Pieper, Lerchen, etc.), sondern auch bei vielen Limicolen, z. B. Rotschenkel (*Tringa totanus*), Kiebitz (*Vanellus vanellus*), Bekassine (*Capella gallinago*), Strandläufer (*Calidris*) usw., und auch bei anderen Gruppen, z. B. bei einer amerikanischen Nachtschwalbe, *Chordeiles minor*. Dieses Sichbesonders-auffällig-Machen dient der gleichen Funktion wie die lebhafte Farbe des Streifens der männlichen Eidechsen: die Drohung eines Kampfes auch auf größere Entfernung hin wirken zu lassen.

In der Brutzeit besitzen einige männliche Vögel neben oder statt ihrem Singflug noch besondere Flugarten, die nicht von stimmlichen Aeßerungen begleitet sind, oder bei denen die letzteren zu verhältnismäßig geringer Bedeutung reduziert sind. Dies trifft hauptsächlich für Limicolen zu, z. B. der oszillierende Flug des männlichen Halsbandregenpfeifers (*Charadrius hiaticula*) oder der mit langsamem Schlag ausgeführte „Schmetterlingsflug" des Austernfischers (*Haematopus ostralegus*) (Huxley und Montague, 1925). Diese Flüge dienen physiologisch zweifellos als Auspuff überschüssiger Energie, sind aber biologisch mit dem Revierbesitz verknüpft und dienen daher bis zu einem gewissen Grade als Merk-Drohungen gegenüber ins Gebiet eindringenden Männchen. Es ist wahrscheinlich, aber durchaus nicht sicher, daß die lebhafte Färbung der meisten männlichen Enten (Anatidae) und vieler Singvogelmännchen (z. B. Finken und Ammern), welche in den meisten Fällen nicht deutlich zu Werbungshandlungen in Beziehung stehen, als Merk-Drohung dienen und zwar dadurch, daß sie die Auffälligkeit des im Besitz eines Reviers befindlichen Männchens steigern. Außerdem kann, wie Mottram (1914, 1915, 1918) vermutet, solche Färbung ein

1) Gesang kann ebenso gut anderen Funktionen dienen, z. B. dem Abreagieren zorniger Erregung (z. B. Schilfrohrsänger), oder er wirkt als Reizmittel für das Weibchen; meist scheint aber die „benachrichtigende" Funktion bei weitem zu überwiegen. Dies kann sich anderen Männchen gegenüber in einer Drohung auf Distanz auswirken, oder den Weibchen offenbaren, daß hier ein Männchen im Besitz eines Brutreviers ist. Daher ist es sowohl als antepisematisch wie als gamosematisch zu bezeichnen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Beispiel für das sein, was POULTON in Erweiterung seiner früheren Terminologie als parasematische oder ablenkende Merkmale bezeichnet hat. Diese Ausdrücke beziehen sich auf Merkmale, die die Aufgabe haben, einen feindlichen Angriff von einem lebenswichtigeren auf ein weniger lebenswichtiges Ziel abzulenken. Sie können erstens individuell sein, wobei sie von einem wichtigeren auf einen weniger lebenswichtigen Körperteil ablenken, vgl. die Lage von Augenflecken, Schwänzen, etc. nahe dem Rand des Hinterflügels bei Schmetterlingen; in extremen Fällen (z. B. gewisse Lycaeniden) verlockt ein auffälliger „falscher Kopf" mit falschen Augen, Antennen, usw. zu einem ungefährlichen Angriff nach hinten, während bei der dabei eingenommenen Ruhestellung der wirkliche Kopf größtenteils versteckt ist. Zweitens können die erwähnten Merkmale sozial sein: sie lenken von einem hilfloseren oder biologisch wertvolleren Individuum auf ein anderes ab, das entweder nicht so hilflos oder biologisch weniger wertvoll ist (vgl. die zahlreichen Beispiele des Verhaltens von Vogeleltern, dessen Aufgabe es ist, potentielle Feinde von Nest oder Jungen abzulenken).

Falls die lebhafte Färbung der meisten Entenmännchen zu dieser „sozial-parasematischen" Kategorie gehören sollte, dann dürfte sie die Feinde der Art auf das Männchen und fort vom Weibchen lenken, das nach Beendigung der Legezeit den biologisch wertvolleren Teil verkörpert, da auf ihm alle Fürsorge für Brut und Junge ruht. In der Diskussion, die diesem Vortrag auf dem Ornithologen-Kongreß zu Oxford folgte, stimmte Herr Dr. STRESEMANN der Wahrscheinlichkeit einer parasematischen Funktion dieser Färbung männlicher Enten zu. Ferner führte er aus, daß, wenn dies der Fall sei, bei solchen Entenmännchen, bei denen beide Geschlechter gleich gefärbt sind oder bei denen die Anlage des Eklipsekleides durch das Männchen sehr frühzeitig erfolgt, z. B. bei *Harelda*, eine stärkere Beteiligung des Männchens an der Bebrütung und (oder) Jungenpflege zu erwarten sei. Dr. STRESEMANN führte weiterhin bestimmte Arten von *Lagopus* an, bei denen das Männchen nicht eher, als bis das Weibchen die Bebrütung beendigt hat, sein weißes Wintergefieder völlig ablegt. Diese auffallende Weißfärbung wäre demnach parasematisch. Sie würde zur Folge haben, daß in dieser Zeit verhältnismäßig mehr Männchen und weniger Weibchen ihren Feinden (Adlern usw.) zum Opfer fallen, als es sonst der Fall sein würde.

Wenn ich den allgemeinen Begriff der Drohung behandle, dann muß ich auch noch eine interessante Kategorie erwähnen, welche teilweise einer Funktion dient, die das Gegenteil von Dominanz-Drohung ist,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

nämlich die Unterwerfung. Sie scheint vorzukommen bei gesellig lebenden Arten, bei denen Droh-Verhalten häufig ist. Wie es für das stärkere Individuum vorteilhaft ist, seine Herrschaft ohne die Notwendigkeit eines dafür ausgetragenen wirklichen Kampfes zu behaupten, so ist es von Vorteil für das hilflosere Individuum, seine friedlichen Absichten zu zeigen, ohne daß es in die Gefahr eines wirklichen Angriffs gerät. Die Methode, sich den erstgenannten Vorteil zu verschaffen, besteht in einer Handlung, die den Kampf symbolisiert (nämlich Drohung), während der zweitgenannte Vorteil durch die Handlung symbolischer Unterwerfung erlangt wird.

Das bekannteste Beispiel hierfür bietet das Verhalten von Hunden, wenn sie sich auf den Rücken wälzen und dabei ihre Pfoten in die Luft strecken. Das erfolgt am häufigsten seitens der Jungen und alter Weibchen. Die Häufigkeit dieses Verhaltens-Typus bei dem gesellig lebenden Hund im Gegensatz zu seinem völligen Fehlen bei der ungesellig lebenden Katze ist bemerkenswert.

Wie schon gesagt, sind diese Handlungen ursprünglich sinnbildlich: sie versinnbildlichen die Haltung der Unterwerfung. Dadurch wirken sie als Stimulans, das die Reaktion potentieller Feinde beeinflußt. Auf Drohung mit Drohung zu reagieren, heißt die Streitlust des Bedrohers vergrößern; einer Drohung mit unterwürfigem Verhalten zu begegnen, heißt seinem kämpferischen Impuls keinen Auslaß zu geben, das Schwinden dieses Impulses hervorzurufen und zu bewirken, daß an seine Stelle freundliche oder wenigstens neutrale Impulse und Verhaltensweisen treten. Unterwürfiges Betragen braucht nicht immer eine Antwort auf eine Drohung zu sein, sondern wird auch primär gezeigt, nämlich bei der Annäherung eines relativ schwachen Individuums an ein stärkeres. Hier stimuliert es nichtkämpferisches und hemmt kämpferisches Verhalten.

Ein etwas ähnliches Unterwürfigkeits-Verhalten verzeichnet Zuckerman für Paviane und andere Primaten (op. cit. pp. 239, 285). Hier ist jedoch Unterwürfigkeit mit der Sexualität verquickt. Die Präsentier-Reaktion, bei der einem anderen Individuum das Hinterteil zugekehrt wird, kann bei dominierten Tieren zweierlei bedeuten: die Geste einer nichtgeschlechtlich bedingten Unterwürfigkeit und, bei Weibchen, die Bereitwilligkeit zur Paarung. Die soziale Funktion hat sich zweifellos sekundär aus der geschlechtlichen entwickelt. In solchem Fall kann die Streitlust des Bedrohers durch sexuelles Interesse übertönt, oder die Handlung kann unmittelbar ein Symbol der Unterwerfung werden.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Gerade so wie die Zurschaustellung von kämpferischem Verhalten durch besondere Farben oder Strukturen auffällig gemacht und dadurch die Wirksamkeit der Drohung erhöht wird, so kann auch die Wirksamkeit von Unterwürfigkeitsbetragen durch ähnliche Mittel vergrößert werden. Die Weibchen der Paviane (und nahezu aller Affen) tragen auf ihrem Hinterteil eine auffallende, nackte Stelle, das „Sexualfeld", dessen gewöhnliches Rosa zu Rot gesteigert werden kann. Dies macht die Präsentier-Geste noch viel auffälliger.

Ich verdanke Herrn Dr. LORENZ ein durch das Fehlen des sexuellen Elements unkompliziertes Beispiel (cf. a. LORENZ, 1935). Er erzählte mir, daß die Dohle (*Corvus monedula*) ihre Unterwürfigkeit dadurch bekundet, daß sie dem potentiellen Angreifer die Hinterseite des Kopfes zuwendet. Wie der Hund bei Unterwürfigkeitsverhalten Kehle und Bauch als verwundbarste Stellen exponiert, so ist bei der Dohle der Hinterschädel der empfindlichste Teil, der dem Schnabel des Feindes ausgesetzt werden kann. Dr. LORENZ ist der Meinung, daß die graue Färbung des Nackens die Wirksamkeit dieser Unterwürfigkeitshandlung steigert. Der plötzliche Anblick dieser einzigen mit Kontrastfärbung ausgestatteten Stelle des ganzen Gefieders trägt dazu bei, den potentiellen Angreifer davon zu überzeugen, daß ein Kampf nicht gewünscht wird. Hier handelt es sich also um ein die Unterwürfigkeit betonendes Merkmal.[1])

3. Epigamische Merkmale.

Als nächstes will ich HINGSTON's Stellung zu epigamischer Färbung und Gebahrung besprechen. Bei Vögeln (s. sein Kap. 5 und besonders 14) sind dabei im wesentlichen drei Hauptpunkte zu berücksichtigen. Der erste betrifft eine Tatsache: HINGSTON behauptet, daß bei verschiedenen Vögeln der sekundäre geschlechtliche Schmuck des Männchens in Wirklichkeit nicht dazu benutzt werde, vor dem Weibchen zur Schau gestellt zu werden, sondern daß er nur in Verbindung mit Kampf oder Drohhandlungen Verwendung finde. Werden dieselben aber doch für die Balz verwandt, so seien die Handlungen identisch mit solchen, die bei Drohung oder Kampf gebraucht werden. Zur Unterstützung dieser letzteren Behauptung führt er u. a. auch Kampfläufer und Birkhahn, und, als verfehltestes Beispiel, den Haubentaucher (p. 335) an. Nun ist aber das Verhalten dieser Vögel sehr genau

1) Bei Pavianen liegen die Dinge ziemlich verschieden: die Handlung, die die Unterwürfigkeit im Kampfe anzeigt, ist hier verbunden mit einer Handlung, die Unterwerfung in Bezug auf sexuelles Verhalten anzeigt.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

in der Literatur behandelt worden, und es ist daher schwer verständlich, weshalb HINGSTON es unterläßt, die genauen Tatsachen zu zitieren. Für die im wesentlichen gleich liegenden Fälle Birkhahn und Kampfläufer kann man besonders die Beschreibungen von E. SELOUS (1909) heranziehen, siehe auch KIRKMAN's Angaben (1912). In beiden Fällen äußern sich die theatralischen Balz-Stellungen der Männchen in zwei verschiedenen Typen. Der eine ist gegen andere Männchen gerichtet und wurde bereits oben erwähnt (s. p. 245). Der andere ist gerichtet gegen Weibchen, wenn diese die Paarungsplätze besuchen. Der Birkhahn läßt dabei die Flügel hängen, hält den gespreizten Schwanz schräg, senkt Kopf und Hals und zeigt eine Tendenz zum Sichducken. Dieses Ducken ist beim Kampfläufer noch ausgeprägter und kann zu völligem Niederhocken führen. Der Schnabel wird in einer seltsamen, wie hypnotisiert erscheinenden Art gegen den Boden gerichtet, die Flügel hängen herunter oder werden flach auf dem Boden ausgebreitet, die Halskrause wird voll gespreizt. In dieser Haltung verharrt das Männchen regungslos, nur ab und an dreht es sich ein wenig, um den Bewegungen des Weibchens gegenüber in Vorderansicht zu folgen. Dadurch und durch die ganze Haltung unterscheidet sich dieses Verhalten stark von der gegen andere Männchen gerichteten Streit-Stellung.

In diesem Zusammenhang möchte ich ALLENS (1934) Beobachtungen erwähnen. Er stellt fest, daß die für gewöhnlich als „Werbung" angesprochenen Handlungen von *Bonasa umbellus* in Wirklichkeit eine „Dominanz-Schaustellung" darstellen — d. h. ein Droh-Verhalten ähnlich dem der Paviane. Jedes Geschlecht wendet dies auf ein Individuum seines eigenen oder des entgegengesetzten Geschlechts mit Erfolg an. Außerdem gibt es hier aber noch erstens echte epigamische Balz und zweitens das Trommeln der Männchen, das dem Gesang der Singvögel in seiner territorialen Aufgabe entspricht, und das wir daher in unserer Klassifikation als Merk-Drohung zu bezeichnen haben.

Für den Haubentaucher kann man wieder SELOUS (1901—02) heranziehen; auch ich (1914) habe einen mit Bildern reich ausgestatteten Bericht über alle vorkommenden Stellungen veröffentlicht. Kurzgesagt, die schon beschriebene Feindschaftshaltung des Männchens ist völlig verschieden von den anderen Haltungen, die bei den zahlreichen Zeremonien der wechselseitigen Balz eingenommen werden. Diese wiederum differieren von den die Begattungs-Bereitschaft anzeigenden symbolischen Paarungs-Haltungen. Wir können in den Balz-Stellungen drei Haupttypen unterscheiden: 1. Das Kopfschütteln mit aufgerichtetem Hals und dreiteilig gespreizter Haube. 2. Das Vorzeigen der Flügel

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

mit seitlich gespreizten Flügeln und voll aufgerichteter Haube. 3. Das senkrechte Auftauchen, wenn die Vögel einzeln oder zu zweit sich vertikal aus dem Wasser heben und dabei ihren weißen Unterkörper zur Schau stellen (und ihre teilweise gespreizte Haube). Keine dieser drei Stellungen ähnelt im entferntesten der Feindschafts-Positur, weder in der Haltung, noch in der Art der Hauben-Spreizung, noch im begleitenden Ruf.

Ein anderes ausgezeichnetes Beispiel bietet der Louisiana-Reiher. Obgleich er für die Droh-Stellung dieselben lebhaft gefärbten Gefiederstellen benützt wie für epigamische Zeremonien (die verlängerten, dunkelbraunen Halsfedern und die weiße Nackenhaube), so ist seine Droh-Stellung doch von diesen verschieden. Es würde unmöglich sein, beide miteinander zu verwechseln, sei es in ihren objektiven Aeußerungen oder im subjektiven Gefühl, das der Beobachter intuitiv damit verbindet. Beim Tölpel (*Sula bassana*) herrscht zwischen den Haltungen der Feindschaft und denjenigen sexueller Erregung sogar noch weniger Aehnlichkeit.

Ein ähnlich scharfer Unterschied zwischen Feindschaftshaltung gegen andere Männchen einerseits und sexueller Schaustellung gegenüber Weibchen andererseits, aber bei einer Art mit einseitig männlicher Balz, ist beim Haushahn zu beobachten: Die Kampf-Stellung mit vorgestrecktem Kopf und gesträubtem Halsbehang ist völlig anders als die „Galanterie", während der der Hahn mit gesenktem Flügel um die Henne herumläuft. Dieser Unterschied tritt bei vielen anderen Hühnervögeln ebenfalls auf. Einige Fasanen besitzen einen dem Haushahn ähnlichen, aber auffallenderen und spezialisierteren Balzlauf, vor allem *Chrysolophus pictus* und *Chrysolophus amherstiae*. Bei diesen besteht eine der wesentlichsten Balz-Strukturen des Männchens im Kragen am Kopf. Läuft das Männchen am Weibchen vorbei, dann wird der Kragen in vollster Entfaltung nach vorn herumgeworfen, aber immer nur auf der dem Weibchen zugekehrten Seite. Diese Tatsache macht es deutlich, dass die Schaustellung nicht nur ein Ausfluss besonderer Erregung ist, sondern sich auch gegen das Weibchen als Objekt richtet.

Mehrere der voranstehenden Beispiele (hauptsächlich Kampfläufer und Haubentaucher) zeigen folgende wichtige, wenn auch vielleicht triviale Tatsache: ein und dasselbe Organ (oder Geräusch oder Farbmuster) kann mehr als einer Aufgabe dienen, indem es auf verschiedene Weise zu verschiedenen Zeiten gebraucht wird. Der Halskragen von *Philomachus* wird benutzt beim symbolischen Drohverhalten zwischen Männchen, bei der Balz zwischen Männchen und Weibchen. Die Haube von *Podiceps* wird verwandt als Merkzeichen für feindselige Haltung zwischen Angehörigen des gleichen Geschlechts und bei der Schaubalz seitens der

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Angehörigen des einen Geschlechts gegenüber einem des anderen, entweder einseitig oder wechselseitig. Bei der letzgenannten Species wird aber die Haube selbst in verschiedener Weise benutzt und mit einer verschiedenen Allgemeinhaltung kombiniert, je nachdem es sich um Drohung oder Balz handelt; bei *Philomachus* dagegen wird der Kragen immer auf die gleiche Weise ausgebreitet, aber in Verbindung mit verschiedenen Körperstellungen.

Ferner kann das gleiche Organ zu gleicher Zeit verschiedene Funktionen erfüllen. Beim Merk-Verhalten kann dies abhängen davon, von welchem anderen Individuen-Typ es zufällig wahrgenommen wird. Z. B. kann ein zur Behauptung des Brutreviers vorgetragener Gesang gleichzeitig als Warnung gegenüber eindringenden Männchen und als „Einladung" an ungepaarte Weibchen dienen (Howard, 1920).

Es gibt einige seltsame Fälle, in denen die gleichzeitige Verwendung einer Handlung mit drohender und einer solchen mit epigamischer Funktion zu einem sonderbar gemischten Verhalten führt. Das bestanalysierte Beispiel hierfür ist das „Trillerspiel" des Austernfischers (*Haematopus ostralegus*): Ein, zwei oder auch mehrere Vögel laufen in sonderbarer Haltung mit nach unten gerichtetem, offenem Schnabel im Kreise herum, wobei ein sehr charakteristischer, laut trillernder Ton ausgestoßen wird. Meine Beobachtungen (Huxley und Montague, 1925) mit seither erfolgten Ergänzungen zeigen die Formen, in denen sich Austernfischer diesem Balzspiel hingeben: (1.) *zu zweien.* (a) von einem Vogel eines gepaarten Paares, vermutlich dem Männchen, gegenüber dem Partner; (b) von den beiden Vögeln eines Paares gegenseitig; (c) von einem einzelnen Vogel im Brutrevier gegenüber einem vorüberfliegenden oder sich in der Nähe niederlassenden Vogel; (2.) *zu dreien.* (a) von einem Vogel eines gepaarten Paares gegenüber einem Eindringling; (b) von einem Vogel des Paares zusammen mit dem Eindringling; (c) von beiden Paarvögeln gegenüber dem Eindringling; (d) von allen dreien zusammen; (3.) *zu vieren*, von einem Paar gegenüber einem zweiten Paar, das ins Revier eingedrungen ist oder dem sie an der Grenze ihres Gebiets begegnen. Auch hier ergeben sich wieder verschiedene Kombinationen, je nachdem ob nur einer oder beide Vögel eines oder beider Paare wirklich trillern. Charakteristisch für das „Quartettverhalten" ist die Tatsache, daß auch dann, wenn nur ein Partner trillert, dennoch beide Gefährten des betreffenden Paares dicht neben einander umherlaufen. (4.) *in Gruppen* inmitten von Schwärmen. Das Trillern kann in einem Schwarm ausbrechen und wird dann gewöhnlich durch einen einzelnen Vogel ausgelöst, der einen anderen antrillert. Die Erregung kann auf diesen einen Vogel be-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

schränkt bleiben oder kann sich ausbreiten, bis zwei, drei oder mehr Vögel, bis zu acht oder zehn, sämtlich umherlaufen und zusammen trillern. Dieser seltsame Zustand scheint auf die Tatsache zurückzugehen, daß die Trillerhandlung der einzige Auspuff ist, den dieser Vogel besitzt, sowohl um Feindschaft auszudrücken wie um zu balzen. LEVICK (1914) berichtet, daß das Männchen beim Adeliepinguin *(Pygoscelis adeliae)*, das normalerweise als Teil der Balz dem Weibchen Nestmaterial in Gestalt von Steinen anbietet, dies ebenfalls Schlittenhunden oder Menschen gegenüber tut, anscheinend weil es an ihnen Interesse findet oder durch sie beeinflußt wird. Auch das Männchen des Stanley-Kranichs (*Tetrapteryx paradisea*) bietet Zoo-Besuchern oder seinem Wärter Nistmaterial an. Es ist auch bekannt, daß bestimmte Vögel als Ausdruck zorniger Erregung singen, z. B. der Schilfrohrsänger (*Acrocephalus schoenobaenus*).

Das Bemerkenswerte im Fall des Austernfischers ist, daß die beiden Erregungen, wenn gleichzeitig vorhanden, einander zu verstärken scheinen. Nehmen wir als Beispiel die häufigste Verhaltungsweise, das Trio, bei dem ein Männchen eines gepaarten Paares und ein eingedrungenes Männchen trillern und dabei um das Weibchen des Paares herumlaufen. Hier scheint es, daß z. B. bei dem angepaarten Männchen Feindseligkeit und sexuelle Erregung einander dermaßen verstärken, daß keines von beiden die völlige Oberhand gewinnt, bis der Eindringling entweder verjagt wird unter Vernachlässigung des Weibchens, oder die Balz sich verstärkt unter Vernachlässigung des Eindringlings; beide aber verschmelzen zu einer mutmaßlich reichlich gemischten Erregung. Bei den „Triller-Gesellschaften", die sich gruppenweise im Schwarm bilden, findet diese Erregung einen sonderbaren Auslaß: hier kann sie schwerlich sexuell oder feindlich oder eine bloße Mischung daraus genannt werden, sie ist vielmehr etwas „sui generis", eine auf gemischter Erregung basierende soziale Aktivität. Wahrscheinlich haben andere „soziale" Handlungen ähnlichen Ursprung, wie die Trios beim Sporenkiebitz, die HUDSON (1892) beschreibt, oder die sozialen Tänze der Jacanas und des Triels (*Burhinus oedicnemus*), über die HUDSON (loc. cit.) und SELOUS berichten (1901).

Beim Austernfischer hat das auffällige Scharlachrot des Schnabels unzweifelhaft eine biologische Bedeutung; diese Bedeutung ist aber ebenso groß für die Droh-Funktion wie für die epigamische Funktion.

In anderen Fällen wendet das Männchen die gleiche Handlung als Drohung und wenigstens als einen Teil der Balz an (z. B. das Oeffnen des Schnabels, zur Entblößung seiner auffälligen Färbung,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

beim Eissturmvogel (*Fulmarus glacialis*) und anderen Seevögeln). Das gleiche trifft auch, wie ich im Gespräch mit Herrn Dr. Lorenz erfuhr, für den Kolkraben *(Corvus corax)* zu. Ferner stellte Dr. Lorenz eine sehr interessante, mit solchen Fällen verbundene These auf. Er gibt an, daß, soweit ihm bekannt, das gleiche Verhalten für Drohung wie für Balz bei den Männchen nur derjenigen Vogelarten auftritt, bei denen die Geschlechter gleichgefärbt sind (das Umgekehrte trifft nicht immer zu); er ist ferner der Meinung, daß dieses „Verhalten mit doppeltem Zweck" oft als ein Mittel zur Erkennung oder, genauer genommen, zur Diagnose des Geschlechtes dient. Denn wenn der Vogel, gegen den das Verhalten gerichtet wird, ebenfalls ein Männchen ist, dann wird er mit derselben Handlung antworten und es wird daraus ein Kampf folgen; handelt es sich aber um ein Weibchen, dann wird er mit einer ganz anderen Handlung antworten, die dann zu sexuellem Verhalten weiterleitet.

Eine Variation dieses Verhaltens findet sich beim Haubentaucher (Huxley, 1924). Hier wird die Droh-Handlung auch dann angewandt wenn ein ungepaarter Vogel einen Gefährten sucht (und von den Partnern eines Paares auf der Suche nach dem eigenen Gefährten) (Huxley, 1914). In diesem Fall ist also die Droh-Handlung mit der zur Diagnose eines potentiellen Gefährten angewandten identisch; im Gegensatz dazu stimmt sie aber nicht mit den auffallenden Zeremonien der wechselseitigen Balz überein. Das angeführte Beispiel des Austernfischers liegt dagegen etwas anders. Weitere Beobachtungen sind erforderlich, um festzustellen, wie hier die Diagnose des Geschlechtes zustande kommt.

Eine weitere Variation ist bei der Lachmöwe (*Larus ridibundus*) beobachtet und von Kirkman (1937) beschrieben und abgebildet worden. Hier ist die Pose der Droh-Handlung beinahe identisch mit einer bei der Balz benützten Pose, doch unterscheiden sich beide in leichten Nuancen. Ziemlich ähnlich liegt der Fall beim Louisiana-Reiher (p. 246, 256), bei dem wir vielleicht eine leichte Spezialisierung des von Dr. Lorenz beschriebenen Zustandes erkennen können.

Als eine Ausnahme der von Dr. Lorenz gemachten Verallgemeinerung teilt mir Mr. Eliot Howard mit, daß beim Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*) die Handlung des Flügelzitterns, die bei der Balz Verwendung findet, anscheinend identisch sei mit dem zur Drohung benützten Verhalten, obgleich hier die Geschlechter bekanntlich verschieden gefärbt sind. Mögen also auch Ausnahmen vorkommen, so dürfte die Deutung von Dr. Lorenz doch die allgemeine Regel zeigen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Als nächstes komme ich zu HINGSTON's Deutung der klassischen Fälle epigamischer Balz, wie die des Pfaus, verschiedener Fasanen etc. HINGSTON hält sie lediglich für spezielle Typen der Droh-Handlung, die hier gegen das Weibchen statt gegen männliche Rivalen gerichtet sei.

Ich halte diese Erklärung für geradezu pervers. Selbst wenn man zugibt, daß ebensogut Feindschaft wie Begehren zwischen den Geschlechtern herrschen, und daß eine sadistische Komponente selbst im leidenschaftlichsten sexuellen Gefühl enthalten sein kann, so ist es doch klar, daß sexuelles Begehren nicht an sich Feindseligkeit ist, und daß die sadistische Komponente nicht das Hauptelement beim sexuellen Gefühl darstellt, mit Ausnahme einiger weniger abnormer Fälle. Wir würden also mit vollem Recht überrascht sein, wenn sexuelles Verhalten und sexuelle Färbung stets ein Ausdruck von Feindschaft und Gewalttätigkeit (des untergeordneten Elements bei der geschlechtlichen Erregung), und nicht ein Ausdruck des übergeordneten Elementes des Begehrens und der Zuneigung bildeten.

Wenn wir weiterhin zur eigentlichen Beobachtung übergehen, so ist es schlechterdings unmöglich, HINGSTON's These anzuerkennen. Eine weitverbreitete Form des Werbungsverhaltens bei Vögeln besteht darin, daß das Männchen das Weibchen füttert, z. B. bei der Saatkrähe (*Corvus frugilegus*) (s. YEATES, 1934), bei den Seeschwalben (*Sterna*), etc. Es ist auch bei aller Einbildungskraft einfach unmöglich, dieses Betragen als Ausdruck von Feindschaft zu deuten. In der Gefangenschaft bieten Vögel denen, die ihnen bekannt sind, Futter an. Sir E. B. POULTON erzählte mir, daß sich der afrikanische Graupapagei so gegenüber einer ihm bekannten, ihn liebkosenden oder seinen Kopf kraulenden Person verhält. Ebensowenig kann das Anbieten von Nestmaterial, sei es vom Männchen gegenüber dem Weibchen (Sylviidae, Adelie-Pinguin, etc.), oder seitens eines von beiden Geschlechtern gegenüber dem anderen (Louisiana-Reiher, Haubentaucher), oder vom Männchen anderen Tierarten gegenüber (wie beim Adelie-Pinguin), oder das bloße Behandeln oder genauer gesagt Beschnäbeln des Nestmaterials (Tölpel) ein Ausdruck von Feindseligkeit sein. Genau so ungerechtfertigt wäre es, dies Balz-Handlungen unterzulegen, die offensichtlich von der Tätigkeit der Nestformung abgeleitet sind (z. B. beim Kiebitz (*Vanellus vanellus*) — SELOUS 1901—02, 1905; BROCK 1911).

Wenn es daher nicht mit der Zurschaustellung von Farben verbundene Formen des geschlechtlichen Verhaltens gibt, die keinesfalls als Ausdruck von Feindseligkeit aufgefaßt werden können — welches Recht

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

haben wir dann, zu folgern, daß Zurschaustellung in anderen Fällen ein Ausdruck von Feindseligkeit ist?

In der Tat könnte man noch viele andere positive Gründe gegen einen solchen Schluß anführen. Der Argusfasan (*Argusianus argus*) bietet eines der klassischen Beispiele männlicher Schaustellung. De Haan (1926) berichtet über einen Argusfasan im Amsterdamer Zoo, der mit einem Weibchen einer anderen Art zusammengesperrt worden war. Da dieses nicht mit dem bei Argusfasanen üblichen Stehenbleiben reagierte, gab das Männchen schließlich sein Schaubalzen diesem unbefriedigenden Objekt gegenüber auf und konzentrierte sich darauf, seine Schaustellungen dem Futtertrog gegenüber auszuüben, mit dem es sogar zu kopulieren versuchte. Nun können wir aber nicht annehmen, daß der Vogel für seinen Futtertrog ein feindliches Gefühl hegte. Die Uebertragung seines Verhaltens war vermutlich gegen ein Objekt gerichtet, das eine ähnliche Erregung in ihm auslöste wie das Weibchen, indem es sowohl willfährig war wie auch eine Komponente des Begehrens beisteuerte.

Ferner muß nachdrücklich betont werden, daß, während viele offensichtlich einer Droh-Funktion dienende Handlungen, wie schon angeführt, symbolisch d. h. teilweise Stellvertreter einer feindseligen Handlung sind, andererseits viele Balzhandlungen, die gegen das Weibchen gerichtet sind, symbolisch d. h. teilweise Stellvertreter des Paarungsaktes sind. Dies haben verschiedene Beobachter, von denen ich Selous und Howard nennen möchte, festgestellt. Ein ausgezeichnetes Beispiel bietet das Flügelzittern, das oft von abwärts gerichteten Schwanzbewegungen begleitet ist, bei der Heckenbraunelle (*Prunella modularis*), beim Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*), beim Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*), usw.

Es ist ganz offensichtlich, daß die Handlung in diesen Fällen ein Ausdruck von unbefriedigtem sexuellen Begehren ist und nicht von Feindschaft.

Beim Tölpel (*Sula bassana*) habe ich beobachtet, daß der extremste Typus der wechselseitigen Balz, der auftritt, sobald das Männchen mit dem Weibchen am Nest zusammentrifft, fast immer dadurch eingeleitet wird, daß das Männchen den Nacken des Weibchens bepickt, gerade so, wie er es macht, bevor er ihren Nacken während der Begattung festhält.

Zum Schluß noch folgendes: Obwohl sexuelle Merkmale, gleichgültig, ob auf ein Geschlecht beschränkt oder bei beiden vorhanden, sowohl für die Droh-Handlung wie auch für die epigamische Zurschau-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

stellung benutzt werden können, so ist doch die Verwendungsweise in beiden Fällen gewöhnlich eine gänzlich verschiedene; und die intuitive Deutung des Beobachters, jener als Ausdruck von Feindseligkeit, und dieser als Ausdruck von Verlangen oder Zuneigung oder beiderseitiger Befriedigung, ist fast immer eine ganz natürliche.

4. Der biologische Antagonismus zwischen verschiedenen Funktionen der Färbung.

Eine der allgemeinen Folgerungen HINGSTON's (Kap. VIII und *passim*) besteht darin, daß Drohfärbung und Schutzfärbung meist Antagonisten seien. Der Antagonismus zeigt sich auf zwei ziemlich verschiedene Weisen: *a*) je größer im Allgemeinen in einem bestimmten Fall die Bedeutung der Schutzfärbung ist, desto geringere Möglichkeiten werden sich dabei für das gleichzeitige Vorhandensein einer auffälligen Droh-Färbung bieten und umgekehrt; *b*) dagegen können bei einem Tier, dessen Färbung vorwiegend cryptisch ist, bestimmte Haltungen oder die Bewegungen besonderer Organe recht auffällige Drohfärbung enthüllen, wenn solche notwendig ist. Gerade die Plötzlichkeit des Wechsels aus der Schutzfärbung wird die Wirksamkeit der Drohung steigern. Es scheint keine Beispiele für den umgekehrten Fall zu geben.

Hierin stimme ich mit HINGSTON ganz überein. Jedoch möchte ich noch weitergehen und behaupten, daß zwischen den Merkmalen, die die Aufgabe haben, den Organismus weniger auffallend zu machen (sei es Färbung, Struktur, Geruch oder Verhalten) und allen das Gegenteil bewirkenden Merkmalen ein biologischer Antagonismus herrscht. Die erstgenannte Kategorie umfaßt nur verbergende Merkmale, mit wiederum mehreren Unterabteilungen, z. B. ob procryptisch oder anticryptisch; ob erreicht durch „*allgemeine Aehnlichkeit*", sei es einer Allgemeinfärbung gegenüber einem einförmigen Untergrund (meist graubraun oder grau, aber manchmal, wie bei den Lokalrassen der Maus *Peromyscus* (SUMNER, 1932), durch Farbähnlichkeit mit weißem oder schwarzem Sand), oder gegenüber einem weniger einförmigen Untergrund (durch auffällige Zeichnungen wie beim Tiger, Flecken wie beim Rehkalb oder Jaguar, oder verblendende Camouflage wie bei der Waldschnepfe); oder erreicht durch „*spezielle Aehnlichkeit*" mit einem bestimmten Gegenstand des Hintergrundes, der für einen potentiellen Feind bedeutungslos ist, z. B. mit einem Stock, Stein, Blatt. Vogelkot, usw.

Die zweite erwähnte Kategorie umschließt ihrerseits mehrere Merkmals-Typen, die in ihren biologischen Funktionen ganz verschieden sind, nämlich solche, die der Drohung, Warnung (einschließlich der MÜLLER'schen Mimikry), Batesischer Mimikry, der sexuellen Schaustellung,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

dem Erkennen, der Anlockung und der Ablenkung dienen, d. h. alles Merkmale, die, wie die Augenflecke auf den Flügeln vieler Schmetterlinge, den unmittelbaren Angriff von etwas Lebenswichtigerem oder Hilfloserem auf einen weniger lebenswichtigen Teil oder ein weniger hilfloses Ziel hinlenken sollen (s. p. 252). In POULTON's Terminologie enthält die erste Kategorie lediglich cryptische Merkmale, während die zweite Kategorie epigamische, aposematische, synaposematische, pseudaposematische und episematische, pseudepisematische (= anlockende) und parasematische Charaktere umfaßt.

Ich möchte hier noch einmal daran erinnern, daß das gleiche Farbmuster, wie auch jedes andere Merkmal, unter verschiedenen Umständen Wirkungen erzeugen kann, die von sich aus biologisch antagonistisch sind — z. B. berichten mehrere Beobachter, daß die Warnfärbung des Feuersalamanders (*S. maculosa*) und offensichtlich auch die des Stinktiers auf die Entfernung hin einen camouflierenden Effekt erzielt; außerdem wird angegeben, daß die schillernden grünen und blauen Farben den männlichen Pfau im tropischen Urwald, auf einige Entfernung gesehen, völlig unsichtbar werden lassen (POULTON, 1903).

Der Antagonismus zwischen den beiden Typen offenbart sich auf die oben erwähnte allgemeine und spezielle Weise bei allen Formen auffallender Merkmale. Ich will dies mit Beispielen belegen.

I. Allgemeiner Antagonismus.

a) Fehlen auffallender Droh-Färbung oder auffallender epigamischer Färbung bei den Männchen vieler procryptischer Vögel, z. B. Feldlerche, verschiedene Grasmücken; ferner die Abwesenheit auffallender Erkennungsmale bei beiden Geschlechtern anderer, z. B. Heckenbraunelle und einige Grasmücken.

b) Im Gegensatz dazu: Fehlen jeglicher Schutzfärbung, wenn sich in den Vordergrund drängt ein hoher biologischer Wert von I) epigamischer Färbung, wie bei den Männchen polygamer oder eheloser Arten (HUXLEY, 1923), z. B. Birkhahn, verschiedene Fasanen; II) Drohfärbung, die wahrscheinlich das Uebergewicht besitzt über epigamische Färbung bei männlichen Enten und denjenigen Singvögeln, die ein abgegrenztes Brutrevier besitzen und die nicht vorwiegend schutzfarbig sind, z. B. viele Finken; III) Warnfärbung, z. B. Stinktier, bei dem die größte Auffälligkeit (auf mittlere und geringe Entfernung) dadurch erreicht wird, daß die üblichen „Obliterations-Gradienten" sich umgekehrt haben und das Tier zum Teil oben weiß und unten schwarz geworden ist; Korallenschlange; Wespen; viele Schmetterlinge usw.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

IV) episematischer Färbung, wie bei beiden Geschlechtern jener Arten, bei denen, weil sie groß sind und oft in Kolonien brüten, die Notwendigkeit unauffällig zu sein nicht zusammenprallt mit der Erwünschtheit, aus der Entfernung erkannt zu werden, z. B. das Weiß bei Schwänen, Tölpel, einigen Störchen, Reihern, Löfflern und einigen Pelikanen, das Schwarz bei anderen Störchen, Saatkrähen (und anderen Rabenvögeln) und Kormoranen, die dunklen Farben bei verschiedenen Reihern, braunen Pelikanen und einigen Ibissen, das leuchtende Rot bei Flamingos, einigen Ibissen, usw.

II. Spezieller Antagonismus.

a) Enthüllen epigamischer Merkmale nur zu bestimmten Zeiten oder in bestimmten Stellungen, während die Wirkung sonst ganz oder zum größten Teil eine cryptische ist, z. B. Schaubalz der männlichen Großtrappe. Sogar die auffallenden epigamischen Strukturen beim Haubentaucher oder Kampfläufer sind, wenn außer Gebrauch, in ihrer allgemeinen Wirkung überwiegend cryptisch (Kampfläufer) oder können es durch eine spezielle Stellung werden (Haubentaucher). In vielen Fällen kann bei Vögeln die allgemeine Wirkung von oben, von woher ein feindlicher Angriff am ehesten zu erwarten steht, cryptisch sein, während sie von bestimmten Blickrichtungen her, z. B. in Vorderansicht, auffallend ist und für die Balz benutzt wird. Der Zwergtaucher (*Podiceps ruficollis*) bildet ein gutes Beispiel. Hier ist die cryptische Tendenz offensichtlicher als beim Haubentaucher, die epigamische Tendenz dagegen weniger auffällig.

b) Die gleichen Wirkungen sind ebenso deutlich bei der Droh-Färbung, wofür HINGSTON zahlreiche Beispiele anführt. Wahrscheinlich gehören die meisten auffälligen Farbmuster, die nur von vorn gesehen wirken, vorwiegend diesem Typus an, aber sie mögen in vielen Fällen auch eine Balz-Funktion haben.

c) Der plötzliche Uebergang von cryptischer zu Warn- oder Schreck-Färbung oder -Verhaltensweise (beim Auftauchen eines Feindes innerhalb eines gewissen Umkreises) ist wohlbekannt und wird in den meisten Büchern über Tierfärbung kommentiert (POULTON 1890, usw.).

Beispiele liefern die Annahme der schlangenähnlichen „Schreck"-Stellung bei gewissen, mit Schutzfärbung versehenen Sphingiden-Raupen; das Ausstoßen roter Fäden und das Zurschaustellen eines schrecklich aussehenden „Gesichts" bei der Gabelschwanz-Raupe (*Cerura vinula*); der Gebrauch der Klapper durch die Klapperschlange; das bereits oben erwähnte Verhalten des brütenden Wendehalses (p. 244); die

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

beim Fluge zustande kommende Enthüllung aposematischer Farben bei Schmetterlingen, die in der Ruhehaltung cryptisch gefärbt sind, z. B. *Protogonius*, *Elymnias*.

d) Ein besonderer Fall ist der der sogenannten Verwirrungs-Färbung, bei der die lebhafte Färbung den Verfolger irreführt, indem sie die Beute in der Bewegung sehr auffällig macht und das Auge des Verfolgers irreführt, wenn die Beute, wie gewöhnlich in diesem Falle, sich plötzlich setzt.[1]) Die Wirksamkeit dieser Einrichtung hängt natürlich von der Kontrastgröße ab, die zwischen der cryptischen Färbung der Ruhestellung und der lebhaften Färbung herrscht, die während der Bewegung zeitweise enthüllt wird. Das beste Beispiel liefern die zahlreichen Grashüpfer (*Oedipoda*) mit ihren leuchtend gefärbten Hinterflügeln aber im Uebrigen hochentwickelter Schutzfärbung. Auch viele Lepidopteren zeigen die gleiche Erscheinung, z. B. *Calocala*, *Tryphaena*, usw. Wahrscheinlich spielt dieser Verhaltens-Typus auch bei einigen Vögeln eine gewisse, wenn auch nicht sehr wichtige Rolle.

e) Bei den episematischen Merkmalen tritt dieser spezielle Antagonismus wiederum stark hervor und zeigt sich deutlich bei jenen zahlreichen Vogelarten, bei denen ein oder beide Geschlechter vorherrschend cryptisch gefärbt sind, die aber auch zugleich Kennmale verwenden. Solche Male sind dann entweder unsichtbar oder sehr unauffällig, solange der Vogel sitzt; im Fluge dagegen werden sie sofort enthüllt, z. B. weiße oder lebhaft gefärbte Bürzel, auffällig helle oder dunkle Flügelbinden; der Spiegel cryptisch gefärbter Entenweibchen; die weißen, im Fluge zutage tretenden Schwanzsäume so vieler Singvögel.

Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir bei Säugetieren, der einzigen anderen Gruppe, bei der episematische Färbung in einem gewissen Betrage vorkommt, z. B. der Schwanz von Hirschen, Kaninchen usw., der nur dann auffällig wird, wenn er während der Bewegung aufgerichtet wird.

Molony (1937) hat wertvolle Gedanken über die Bedeutung episematischer Färbung bei höheren Tieren veröffentlicht und hat gewisse neue Gesichtspunkte vorgebracht, besonders in Hinsicht auf die Bedeutung solcher Merkmale für die Beziehungen des Jungen zum Elterntier und der jugendlichen Erwachsenen zu der vorangehenden Generation.

---

1) Das Verhalten des Tintenfisches (*Sepia*), der, wenn er verfolgt wird, zugleich mit dem Wechsel von Färbung und Richtung eine Wolke Tinte ausstößt, ist eine besondere Modifikation dieses Verhaltens-Typus.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Zum Schluß ist es vielleicht wünschenswert, die erörterten Merkmale und Verhaltensweisen zusammenfassend in ein allgemeines Schema einzufügen. Zu diesem Zweck habe ich als Ausgangspunkt POULTON's (1890) Klassifikation der Färbungs-Typen gewählt. Ich habe es jedoch nicht nur notwendig gefunden, seine Terminologie teilweise abzuändern und die Anzahl der Kategorien zu vergrößern, sondern außerdem die Basis der behandelten Merkmale zu verbreitern. Die wichtigste Eigenschaft der von POULTON analysierten Farbmerkmale ist nicht die, daß sie Farben sind, sondern daß sie Merkmale sind, deren einzige oder hauptsächliche biologische Funktion ausgeübt wird durch ihre Wirkung auf die Sinnesorgane und das Gehirn eines anderen Individuums, sei es der gleichen oder einer anderen Art. Es existieren zahlreiche weitere Farben, die nicht in diese Kategorie gehören, z. B. die Farbe des Blutes, die ein Nebenprodukt der physiologisch-adaptiven chemischen Konstitution des Haemoglobins darstellt, die grüner Pflanzen, die eine zufällige Eigenschaft des Chlorophylls ist, die der dunkelhäutigen Menschenrassen, die anscheinend einen Schutz gegen tropische Sonnenbestrahlung bildet, usw. Ferner besitzt, wie POULTON häufig ausführt, jener Typus der Färbung, den er analysiert, oft keine Bedeutung außer derjenigen, welche sich aus dem mit der Färbung verbundenen Verhalten ergibt.

Auf jeden Fall läßt sich, wenn man Merkmale unter dem Gesichtspunkt ihres vermutlichen adaptiven Wertes betrachtet, als einzige logische Anordnung nur eine funktionelle Klassifikation anwenden. Ich schlage daher vor, alle diejenigen Merkmale darin aufzunehmen (seien es solche der Farbe, Form, Körperhaltung, Stimme, des Geruches, usw.), die ihre biologische Wirkung auf dem Wege über Distanz-Rezeptoren eines anderen Individuums ausüben. Ich führe ausdrücklich die Einschränkung „Distanz-Rezeptoren" ein, d. h. die des Geruchs, Gehörs und des Gesichts. Denn wenn wir auch alle jene Merkmale behandeln wollten, die ihre Wirkung auf dem Wege über Kontakt-Rezeptoren äußern, wie diejenigen der Tastempfindung, des Schmerzes und des Geschmackes, so würde die Liste unhandlich werden, da sie dann auch Kennzeichen wie Stacheln, Dornen, Gift und widerlichen Geschmack etc. enthalten müßte. Auch würde eine solche Vergrößerung der Liste ohne irgendwelchen Vorteil sein. Es existiert ein ausgeprägter biologischer Unterschied zwischen dem Typ der Wahrnehmungen, die von Kontakt-Rezeptoren, und denen, die von Distanz-Rezeptoren abhängig sind. Und demgemäß vertreten die Merkmale, die in Verbindung mit den Distanz-Rezeptoren eines anderen Individuums zur Ausbildung gekommen sind, in biologischer Hinsicht einen ganz anderen Typ als

Tabelle II. Allgemeine Klassifikation der Färbungs- und anderer allotelaesthetischer Merkmale.

Psychisch selektierte (allotelaesthetische) Merkmale; mit biologischer Einwirkung auf die Distanz-Rezeptoren anderer Individuen der gleichen oder einer anderen Art (Färbung, Geruch, Geräusch, Verhalten, etc.).

I. *Apatetisch.* Mit einer Funktion der Angleichung an einen Gegenstand der Umgebung (einschließlich. in einigen Fällen, an Individuen anderer Arten).		II. Sematisch. Mit einer Funktion der Warnung, Bedrohung, Signalisierung, Ablenkung eines Angriffes etc.	III. Epigamisch. Mit einer Funktion in Bezug auf Geschlechts-Kennzeichnung, Paarung oder mit sonstiger sexueller Bedeutung.
I. (*a*) *Cryptisch.* Mit der Funktion des Verbergens. 1. *Procryptisch.* Schützende Aehnlichkeit. (i) *allgemein,* Aehnlichkeit mit dem Untergrund. (ii) *speziell,* Aehnlichkeit mit einem bestimmten Gegenstand. 2. *Anticryptisch.* Aggressive Aehnlichkeit. (i) *allgemein.* (ii) *speziell.*	I. (*b*) *Pseudosematisch.* Mit der Funktion der falschen Warnung, Bedrohung und Signalisierung. 1. *Pseudaposematisch.* Falsche Warnung u. Drohung, Schutzmimikry (Bates), Bluff. (i) *Pseudoproaposematisch* (falsche Warnung). (ii) *pseudantaposematisch* (falsche Drohung, Bluff gegenüber Rivalen). 2. *Pseudepisematisch.* Aggressive Mimikry, Anlockende Merkmale.	1. *Aposematisch.* Warnung und Drohung. (i) *Proaposematisch.* Warnung sensu stricto (gegen Feinde). (ii) *Synaposematisch,* Müllersche Mimikry. (iii) *Antaposematisch,* Drohung u. Dominanz (gegen Rivalen). 2. *Katasematisch,* Unterwerfung anzeigend. 3. *Episematisch,* Signalisierend u. kenntlichmachend. (i) *Proepisematisch,* Kenn-Male sensu stricto. (ii) *Antepisematisch,* Merk- (Distanz-) Drohung. 4. *Parasematisch,* Ablenkung. (i) *individuell,* von einem lebenswichtigeren auf einen weniger lebenswichtigen Teil. (ii) *sozial,* vom hilfloseren auf ein weniger hilfloses oder biologisch weniger wertvolles Individuum.	1. *Heterospezifisch.* Mit Einwirkung auf andere Species (z. B. Blumenfarben in Beziehung zu Insekten). 2. *Autospezifisch.* Mit der Funktion der Einwirkung auf andere Individuen der gleichen Species. (i) *gamosematisch,* mit der Funktion der Erkennung und Zusammenführung der Geschlechter. (ii) *epigamisch,* mit der Funktion der Balz und Förderung der sexuellen Vereinigung. (a) *einseitig,* (nur bei einem Geschlecht). (b) *gegenseitig,* (bei beiden Geschlechtern).
A. *Cryptisch,* die Unauffälligkeit steigernd.	B. *Phanerisch,* die Auffälligkeit steigernd.		

Einige Kategorien greifen natürlich ineinander über, z. B. einige signalisierende Merkmale erleichtern die Vereinigung der Geschlechter und sind daher sowohl proepisematisch als auch epigamisch (Gesänge der Vögel, Quaken der Frösche, Aufblitzen der Leuchtkäfer). Andererseits existieren alle Uebergänge zwischen pseudaposematischer und synaposematischer (Batesischer und Müllerscher) Mimikry, zwischen Bluff und Drohung, usw.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner, download www.zobodat.at

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

diejenigen, die sich in Verbindung mit Kontakt-Rezeptoren entwickelt haben. —

Sucht man eine Bezeichnung für den erörterten Merkmals-Typus, so sei der Ausdruck „allotelaesthetisch" vorgeschlagen, was natürlich nur eine Unterabteilung einer allgemeineren „allaesthetischen" Klasse ist. Eine einfachere, aber dafür ungenauere Methode würde darin bestehen, sie mit MORGAN als Charaktere zu bezeichnen, die durch „psychische Selektion" veranlaßt sind oder als „psychically selected characters".

5. Tabelle II wird wohl für sich selber sprechen. Ich will sie hier nicht noch im einzelnen erörtern. Ich möchte nur darauf hinweisen, daß sie lediglich eine bequeme Methode darstellt, die Tatsachen einzuordnen. Ihre verschiedenen Kategorien greifen in einander über und können sich auf komplizierte Weise verschränken.

Zusammenfassung.

Zusammenfassend können wir feststellen:

1. HINGSTON's Ansicht von der Wichtigkeit der Droh-Funktion bei der Färbung und Verhaltungsweise von Vögeln erscheint im wesentlichen gerechtfertigt. Ihre Wichtigkeit liegt dann auf der Hand, wenn sie unmittelbar angewandt wird zur Symbolisierung oder Vorbereitung eines Kampfes, und auch dann, wenn sie benutzt wird, um das Bedrohliche der Erscheinung zu steigern, sei es durch Vermehrung der scheinbaren Größe, durch Betonung von Waffen oder durch Unterstreichung von Kampf-Haltungen oder durch andere Methoden, die erschreckende Eigenschaft zu vermehren. Es gibt jedoch noch einen anderen, feineren Droh-Typus, den wir mit Merkdrohung (*recognitional threat*) bezeichnet haben, dessen Verschiedenheit von den anderen Typen mir durch HINGSTON nicht genügend betont worden zu sein scheint. Er dient dazu, die Anwesenheit eines potentiellen Gegners schon auf eine beträchtliche Entfernung anzuzeigen, und erspart so seinem Besitzer viele wirkliche Kämpfe. Dieser Typus dürfte von besonderem Wert für die Arten sein, die ein gewisses Brutrevier zu verteidigen haben. Er braucht die kämpferische Wirksamkeit nicht zu verkörpern oder zu steigern, obwohl das der Fall sein kann: das einzig wesentliche an ihm ist Augenfälligkeit. Seine potentielle Bedeutung kann wahrscheinlich zur Erklärung mancher auffälliger Eigentümlichkeiten der Allgemeinfärbung männlicher Vögel dienen, vor allem bei monogamen Formen mit Revierbesitz.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

2. Hingston's weitere Behauptung jedoch, daß es epigamisch wichtige Struktur, Färbung und Verhaltensweise nicht gäbe, oder daß sie, falls vorhanden, im Dienste einer unmittelbaren oder abgeänderten Drohhandlung gegenüber dem anderen Geschlecht stünden, trifft für die meisten Arten nicht zu. Bei Vögeln scheinen gerade epigamische Struktur, Färbung und Verhaltensweise ihre höchste Entwicklung erfahren zu haben. Die Korrelation bestimmter Farben und Strukturen mit einer gegen das entgegengesetzte Geschlecht gerichteten Schaustellung ist ebenso offensichtlich wie die Korrelation anderer mit einer gegen dasselbe Geschlecht gerichteten Drohhandlung. Es ist in der übergroßen Mehrzahl der Fälle klar, daß das Balz-Verhalten Verlangen und Zuneigung ausdrückt, nicht aber Drohung oder Feindschaft, so stark es auch abgewandelt sein mag. Die letztere Folgerung ergibt sich besonders deutlich bei der wechselseitigen Balz, ist aber auch ganz deutlich in vielen Fällen einseitiger Schaustellungen.

3. Eine episematische Funktion kann in vielen Fällen aus der Gruppe der Vögel auch ohne Schwierigkeit für gewisse Farbmuster vorausgesetzt werden, vor allem für solche, die im Fluge enthüllt werden (weiße Bürzel, hellgeränderte Schwänze, auffällige Flügelbinden oder Spiegel, usw.); auch scheint parasematische oder ablenkende Färbung vorzukommen. Der eifrige Theoretiker sollte aber bedenken, daß es in vielen Fällen, besonders in solchen allgemeiner Auffälligkeit, unmöglich ist, Färbung mit Verhalten in der Weise zu korrelieren, daß man ihr mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit eine Funktion zuschreiben kann. In solchen Fällen können wir nicht entscheiden, ob die auffallende Färbung oder Zeichnung als Merkdrohung, als ablenkendes Merkmal, als Merk-Kennzeichen mit der Aufgabe, die Angehörigen einer Art zusammenzuhalten, oder als epigamisches Merkmal dient.

4. Hingston's These vom biologischen Antagonismus zwischen Schutzfärbung und Drohfärbung kann (*a*) erweitert werden, um einen Antagonismus einzubeziehen zwischen aller biologisch nützlichen Färbung und Verhaltensweise, die zur Abnahme der Auffälligkeit und aller, die zur Zunahme der Auffälligkeit führt, und sie kann (*b*) klassifiziert werden, indem man den Antagonismus analysiert unter den Kapiteln (1.) allgemeiner Antagonismus in Bezug auf die Gesamterscheinung, und (2.) spezieller Antagonismus in Bezug auf das Nebeneinander normaler cryptischer Färbung und auffälliger Färbung, welch letztere nur sichtbar wird bei Anlässen, wo sie besonders vonnöten ist.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Ich hoffe, daß diese kurze und unzulängliche Zusammenfassung und kritische Beleuchtung auch weiterhin das Interesse anregen wird, das HINGSTON's Buch für die Probleme der Vogelfärbung und ihre biologische Bedeutung hervorgerufen hat.

Literatur.

ALLEN, A. A. 1934. The Auk. April 1934.
BROCK, S. E. 1911. Zoologist, 1911, p. 296.
HAAN, J. A. BIERENS DE. 1926. Biol. Zentralbl. **46**, 428.
HAECKER, V. 1900. Der Gesang der Vögel. Jena.
HEINROTH, O. und M. 1928. Die Vögel Mitteleuropas. Berlin.
HINGSTON, R. W. G. 1933. The Meaning of Animal Colour and Adornment. London.
HOWARD, ELIOT. 1907—14. The British Warblers. London.
—, 1920. Territory in Bird Life. London.
HUDSON, W. H. 1892. The Naturalist in La Plata. London.
HUXLEY, J. S. 1914. Proc. Zool. Soc., 1914. p. 491.
—, 1916. Auk. **33**, 152, 256.
—, 1923. J. Linn. Soc. Zool. **35**. 253.
—, 1924. Brit. Birds, **18**. 129.
—, und MONTAGUE, F. A. 1925. Ibis, 1925. p. 868.
KIRKMAN, F. B. 1912. British Bird Book. Edinburgh.
—, 1937. Bird Behaviour. London and Edinburgh.
LAMBORN, W. A. 1913. Brit. Ass. Repts., 1913, p. 511.
LEVICK, G. M. 1914. Antarctic Penguins. London.
LLOYD MORGAN, C. 1921. Brit. J. Psychol. **11**, 206.
LORENZ, K. 1935. J. f. Ornith. **83**, 137. 289.
MOLONY, H. J. C. 1937. Evolution Out of Doors. London.
MOTTRAM, J. C. 1914. Controlled Natural Selection and Value marking. London.
—, 1915. Proc. Zool. Soc. 1915, p. 663.
—, 1918. Linn. Soc. Journ. (Zool.), **34**, 47.
NOBLE, G. K. 1934. Nat. Hist. **34** (I).
—, und BRADLEY, H. T. 1933. Ann. N. Y. Acad. Sci. **32**, 25.
POULTON, E. B. 1880. The Colours of Animals. Their Meanings and Use, especially considered in the Case of Insects. London.
—, 1903. Trans. Ent. Soc. (1903), 311.
SELOUS, E. 1901. Bird Watching. London.
—, 1901—02. Zoologist (4), **5** and **6**.
—, 1905 a. The Bird Watcher in the Shetlands. London.
—, 1905 b. Bird Life Glimpses. London.
—, 1906. Zoologist 1906, 201.
—, 1909. Zoologist (4), **13** and **14**.
—, 1912. Zoologist (4), **16**, 197.
SUMNER, F. B. 1932. Bibliogr. Genet. **9**, I.
YEATES, G. K. 1934. The Life of the Rook. London.
ZUCKERMAN, S. 1932. The Social Life of Monkeys and Apes. London.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Nachschrift.

Seitdem diese Arbeit geschrieben war, haben NOBLE und seine Mitarbeiter zwei wichtige Abhandlungen veröffentlicht (NOBLE, G. K., und VOIGT, W., 1935, AUK, **52**, 278; und NOBLE, G. K., 1936, AUK, **53**, 269), in denen gezeigt wird, daß gewisse Merkmale, wie die lebhaften Flügelzeichnungen des Männchens von *Agelaius phoeniceus* und der Bartstreif des männlichen Goldspechts (*Colaptes auratus*) dem doppelten Zweck der Geschlechtserkennung und der Drohung auf Entfernung dienen und keine epigamische Aufgabe besitzen (s. p. 250, 259).

Mr. D. LACK berichtet mir, seine genauen noch unveröffentlichten Beobachtungen am Rotkehlchen (*Erithacus rubecula melophilus*) hätten gezeigt, daß die rote Brust keine epigamische Funktion habe, sondern hauptsächlich der Drohung auf Entfernung diene [Proc. Zool. Soc. London 1939, im Druck]. In diesem Fall ist die rote Brust sowohl beim Weibchen wie beim Männchen ausgebildet, weil beide Geschlechter ein Revier innehaben. Außerdem scheint diese Färbung das Erkennen der Alten seitens der noch unselbständigen Jungen zu erleichtern (s. p. 265).

Berichtigungen.

Die vorstehend veröffentlichte Uebersetzung hat dem Autor vorgelegen, der auf die folgenden Mißverständnisse oder Ungenauigkeiten hinwies:

p. 241 Zeile 5/6 von unten: Es muß heißen „Innerhalb HINGSTON's sehr weitgefaßter Kategorie der Drohung ist ein grundsätzlicher Unterschied zu machen."

p. 242 Zeile 3/4 von oben: Es muß heißen „Warnung gegenüber Feinden anderer Artzugehörigkeit, gewöhnlich ausgedrückt durch Eigenschaften" [Irrtum in der Original-Arbeit].

p. 242 Zeile 10 von oben. Der Zinnoberfalter ist *Hipocrita jacobaeae* [fehlt in der Original-Arbeit].

p. 243 Zeile 13/14 von unten: Es muß heißen „ihre Beziehung zu epigamischer Färbung und Verhaltensweise".

p. 243 Zeile 1/2 von unten: Der Hinweis auf Tabelle I gehört ans Ende des vorangehenden Abschnittes, also hinter Zeile 9 von unten. [Irrtum in der Original-Arbeit].

p. 248 Zeile 16 von oben: statt „Stimulans, das" ist einzusetzen „Reiz, der".

p. 267, Tabelle, Spalte III, 2 II b statt „gegenseitig" ist einzusetzen „wechselseitig".

p. 268 Zeile 7 von oben: statt „MORGAN" ist einzusetzen „LLOYD MORGAN (1921)" [neuer Zusatz].

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Journal für Ornithologie

Jahr/Year: 1939

Band/Volume: 87_1939

Autor(en)/Author(s): Huxley Julian S.

Artikel/Article: Droh- und Warnfärbung bei Vögeln nebst einer allgemeinen Erörterung der biologischen Funktionen der Farbe 240-271