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

JOURNAL
FÜR
ORNITHOLOGIE

Siebenundachtzigster Jahrgang

Heft 4 Oktober 1939

(Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.)

Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars.

(Ein Beitrag zum Instinktproblem.)

Von **Monika Holzapfel.**

Ermöglicht durch die Basler Stiftung für experimentelle Zoologie.

Inhaltsübersicht.

		Seite
1.	Einleitung	525
2.	Material und Haltung	527
3.	Die Erscheinung des Sperrens	528
4.	Tritt das Sperren „spontan“ auf?	529
5.	Spontaneität und Alter	531
6.	Reizen sich die Jungvögel gegenseitig zum Sperren?	531
7.	Die Auslöser-Reize des Sperrens	535
8.	Der Zusammenhang zwischen Sperren, Fütterung und Kotabgabe	541
9.	Sperren und Orientierungsbewegungen	542
10.	Das Einsetzen des Schnappens und Pickens	545
11.	Dauer und Abbau des Sperrens	547
12.	Zusammenfassung	552
	Schrifttum	553

1. Einleitung.

Das Instinktproblem, das durch die grundlegenden Arbeiten von Lorenz (1937 und 1937a) eine weitgehende theoretische Klärung erfahren hat, steht heute wieder im Vordergrund tierpsychologischen Interesses. Der Lorenz'sche Instinktbegriff besitzt den Vorzug, durch Versuche prüfbar zu sein. Die Theorie des Instinktes braucht jetzt vor allem neue durch Beobachtung und Experiment gewonnene Tatsachen. In diesem Sinne möchte die vorliegende Arbeit einen Beitrag zum Instinktproblem liefern.

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

In den meisten Fällen wird ein bestimmtes biologisches „Ziel" durch einen einzigen Instinkt erfüllt. Bei den Nesthockern unter den Vögeln liegt nun der interessante Sonderfall vor, daß im Verlaufe der Ontogenese zwei verschiedene Instinkthandlungen, eine „larvale" und eine „adulte", in den Dienst eines einzigen biologischen Zieles, der Nahrungsaufnahme, treten. Weitaus den größten Unterschied zeigen diese Instinkte bei den Passeres, Picidae, Cuculi, Colii und Upupae (vgl. STRESEMANN 1927—1934, S. 310), bei denen das sog. „Sperren", d. h. das Erwarten des Futters mit weitgeöffnetem Schnabel, eine durchaus andere Handlung darstellt als das Picken.

Es erschien von instinkttheoretischem Interesse, das Sperren, das stammesgeschichtlich eine evoluierte und auf das Zusammenwirken von Jung- und Altvogel eingestellte Erscheinung darstellt (vgl. PORTMANN 1935, 1936, 1938), zum Gegenstand einer Untersuchung zu machen und die Entwicklung dieser Verhaltensweise zu analysieren.[1])

Das Sperren ist bisher nie für sich an einer bestimmten Vogelart eingehend untersucht worden. Bei HEINROTH (1924—1928) finden sich viele, aber wenig ausführliche Bemerkungen über das Sperren einzelner Arten. LORENZ (1935, S. 181—183, 195—196) gibt einige wesentliche allgemeine Angaben über das Sperren, die später noch erörtert werden. GROEBBELS (1927) macht Angaben über den Zusammenhang zwischen Sperren und Entleerung. Dieser Autor ebenso wie STRESEMANN (1927—1934, S. 401) bezeichnen das Sperren als Reflex.

Es stellte sich also zunächst die Frage, welcher Verhaltensform das Sperren zuzuordnen sei. Zu diesem Zwecke mußte geprüft werden:

a) ob das Sperren „spontan" auftreten kann, d. h. unabhängig von besonderen Außenreizen; ein spontanes Auftreten würde gegen die Reflexnatur des Sperrens sprechen;

b) ob das Sperren durch spezifische oder unspezifische Reize ausgelöst wird. Die Beantwortung verschiedener, unspezifischer Reize mit der gleichen Handlung würde ebenfalls gegen die Auffassung des Sperrens als Reflex sprechen.

---

1) Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. A. PORTMANN für seine wertvollen Anregungen und sein lebhaftes Interesse an meiner Arbeit meinen herzlichen Dank aussprechen. Ebenso danke ich der Basler Stiftung für experimentelle Zoologie, insbesondere dem Stiftungspräsidenten Herrn Dr. R. GEIGY-SCHLUMBERGER aufs beste für ein Stipendium, das diese Arbeit im Frühling und Sommer 1938 ermöglicht hat.

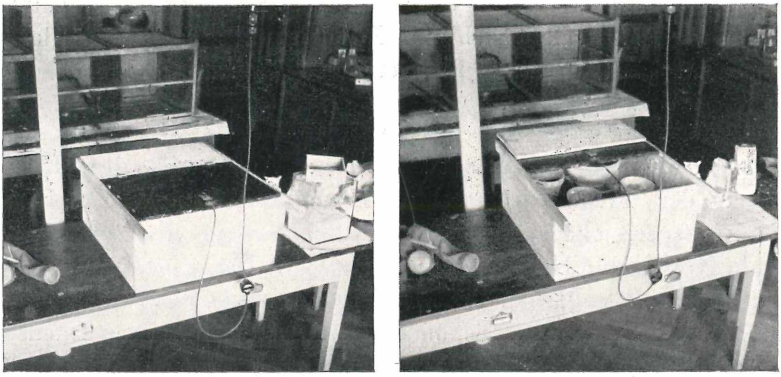
© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Weiterhin wurde der Zusammenhang zwischen Sperren, Fütterung und Entleerung untersucht und schließlich das Einsetzen des Pickens und der Abbau des Sperrens einer eingehenden Analyse unterzogen.

Eine wichtige Seite des Problems, die Beziehung des Sperrens zum Altvogel, mußte vorerst vernachlässigt werden. Es handelt sich um Laboratoriumsversuche, die später durch Freilandbeobachtungen ergänzt werden müssen. — Alle Beobachtungen und Experimente gelten zunächst nur für den Star (*Sturnus vulgaris vulgaris* L.).

2. Material und Haltung.

Es standen mir im ganzen rund 60 Jungstare verschiedenen Alters aus der Umgebung von Basel und von Sempach zur Verfügung, die teilweise im Brutschrank ausgebrütet oder in verschiedenem Alter dem Nest entnommen wurden. Sie wurden bis etwa zum 17. Tag in Gruppen von 3—5 Nestlingen in mit Torfmull halbgefüllten Blumentöpfen gehalten. Diese standen in einer mit einer elektrischen Wärmeplatte bedeckten Kiste (Abb. 1). Die Temperatur in der Kiste betrug durchschnittlich 29—30° C, konnte aber (bei älteren Vögeln) auch auf etwa 23° und weniger eingestellt werden.



a b

Abb. 1. Wärmekasten. a geschlossen — b geöffnet.

Die Vögel wurden, namentlich in den ersten Tagen, von morgens 6 bis abends 7 Uhr (mit 2-stündiger Mittagspause) durchschnittlich alle 20 Minuten mit einem Pinsel gefüttert. Fast flügge Vögel wurden nur noch jede Stunde 1 mal gefüttert. Das Futter bestand aus einer Grundmasse von Quark, die mit Ameiseneiern, gehackter Leber und Herz gemischt und mit Wasser zu einem Brei verdünnt wurde. Es wurde dem Futter meist etwas D-Vitamin in Form von Kückentran und etwas Calcium-Sandoz zugesetzt.

Die Vögel entwickelten sich mit wenigen Ausnahmen sehr gut und durchaus normal. Nur die frisch geschlüpften Stare konnten nicht aufgezogen werden. Sie

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

starben meist am 1. oder 2. Tag. Auch Heinroth ist es nicht gelungen, Stare vom Schlüpftag an aufzuziehen (mündliche Mitt.). Dagegen gelang die Aufzucht schon bei ca. 2-tägig dem Nest entnommenen Staren.

Von den älteren Tieren starben nur wenige sog. Kümmerlinge, die unter normalen Bedingungen wahrscheinlich ebenfalls gestorben wären. Etwa 3—4 starben offenbar an einem Ausschlag. Von den flüggen Tieren starben 4 plötzlich ohne ersichtlichen Anlaß.

Das Alter der Vögel war z. T. genau bekannt. Bei den übrigen Bruten konnte es durch Vergleich ziemlich genau auf den Tag bestimmt werden.

Die Versuchstiere wurden individuell durch bunte Wollfäden an Flügel oder Bein markiert (und später außerdem beringt).

3. Die Erscheinung des Sperrens.

Unter Sperren versteht man gemeinhin nur das Aufsperren des Schnabels der jungen Sperlingsvögel und anderer hochentwickelter Jungvögel. Dies ist jedoch nur die wichtigste Teilhandlung eines ganzen Bewegungskomplexes, der je nach dem Erregungsgrad des Nestlings total oder nur partiell abläuft. Die einzelnen Teilhandlungen sind lose miteinander verbunden, und bei sinkender Instensität kann die eine oder andere wegfallen oder die Dauer des ganzen Komplexes verkürzt werden. Es läßt sich eine Intensitätsskala aufstellen, die sich, schematisiert, etwa wie folgt einteilen läßt:

1. Jungstar vom Schlüpftag bis etwa zum 10. Tag:

A. Höchste Intensitätsstufe: Aufrichten des Körpers, Spreizen der Flügel, senkrechtes Emporstrecken des Halses und weites Aufsperren des Schnabels. Besonders in den ersten Tagen wackeln Körper und Hals seitlich hin und her. Dauerndes lautes Piepsen begleitet diese Bewegungen. Die Dauer eines solchen Bewegungsablaufes kann bis zu 20 und mehr Sekunden betragen. Auf dieser Intensitätsstufe wird die ganze Handlung mehrmals hintereinander wiederholt. —

B. Mittlere Intensitätsstufe: Der Hals wird nicht senkrecht, sondern nur schräg aufwärts gestreckt, der Schnabel unter kurzem Piepsen aufgesperrt. Das Aufrichten des Körpers und Spreizen der Flügel fällt weg.

C. Niederste Intensitätsstufe: Aufsperren des Schnabels unter leichtem Heben des Halses; oder: Strecken des Halses ohne Aufsperren des Schnabels. Kein Piepsen. Dauer nur 1—2 Sekunden.

2. Jungstar vom 10. bis etwa 16. Tag:

Die Intensitätsstufen bleiben im Prinzip gleich. Doch kann der Hals auf dieser Altersstufe (aus strukturellen Gründen) nicht mehr so

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

steil gestreckt werden. Das Wackeln bleibt aus. Der Piepston wandelt sich in ein lautes, schnarrendes „Säge"-Geräusch um. Stufe A wird nur selten erreicht: Der Vogel bleibt beim Sperren meist liegen.

3. Jungstar vom 16.—18. Tag bis zum Abbau des Sperrens:

Der Vogel steht fast ständig, so daß Stufe B wegfällt. Das rein triebmäßige „blinde" Strecken von Körper und Hals fällt ebenfalls weg (vgl. Abschn. 9).

Stufe A besteht in Aufsperren des Schnabels unter lautem Schnarren und Flatterbewegungen der Flügel. Stufe C: nur lautloses Aufsperren des Schnabels. Stufe A oder C werden je nach dem Hungergrad oder Stärke der Außenreize erreicht. Meist wird gegen Ende einer ausgiebigen Fütterung nur noch lautlos gesperrt.

Von theoretischem Interesse ist es, daß nach Lorenz (1937a, S. 25/26) gerade die Verschiedenheit der Intensität, mit der die gleiche Reaktion auf verschiedene Reize anspricht, ein kennzeichnendes Merkmal einer Instinkthandlung ist. Diese Intensitätsskala „ist durchaus nicht einer regellosen Willkür des Tieres unterworfen, sondern gehorcht eigenen Gesetzen, die sich jedoch nicht aus dem Reiz-Reaktionsschema des Reflexes ableiten lassen".

4. Tritt das Sperren spontan[1]) auf?

Es stellte sich die Frage, ob das Sperren ohne Einwirkung besonderer äußerer Reize auftreten kann, noch bevor es durch irgendwelche Außenreize „eingefahren" ist. Zu diesem Zwecke mußten die Tiere unmittelbar nach dem Schlüpfen beobachtet werden. Die Beobachtungen sollten zugleich die Frage beanworten, wie rasch nach dem Schlüpfen das Sperren überhaupt auftritt. Dies ist wichtig im Hinblick auf das Problem, ob der Elternvogel durch das Junge zur Fütterung angeregt oder ob umgekehrt das Junge erst auf Reize, die vom Altvogel ausgehen, zum Sperren gebracht wird.

Gang der Untersuchung. Sobald ein Starenei im Brutschrank eine Bruchstelle aufwies, wurde es in eine flache, mit Holzwolle und Watte ausgekleidete Schachtel gelegt und in einen auf 38° C eingestellten Thermostaten gebracht, der durch eine Glastür verschließbar war. Um den natürlichen Verhältnissen (Nistkasten) möglichst nahe zu kommen, wurde der Versuchsraum durch starke Abblendung einer Lampe (und Verkleidung des Fensters mit schwarzem Papier) so stark verdunkelt, daß im Thermostaten nur ganz schwache diffuse Beleuchtung

1) Unter „spontan" verstehen wir nur: unabhängig von besonderen nachweisbaren Außenreizen.

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

herrschte, die die Vorgänge gerade noch erkennen ließ. Obwohl der schlüpfende Jungstar noch geschlossene Augen hat, mußte doch mit einer eventuellen Wirksamkeit von Helligkeitsreizen gerechnet und deshalb die entsprechenden Vorsichtsmaßnahmen ergriffen werden, die Lichtreize als Sperr-Auslöser ausschlossen. — Erschütterungsreize wurden sowohl durch die wattierte Schachtel als durch möglichste Ruhe im Versuchsraum und in den benachbarten Räumen während der Kontrollzeit ausgeschaltet. — Ebenso wurden akustische Reize nach Möglichkeit ausgeschaltet oder sofort registriert. Die an 9 Versuchstieren gewonnenen Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Tabelle 1.

Nr. des Geleges	Nr. des Versuchstieres	Schlüpfmoment [1])	Beobachtungsdauer nach Schlüpfmoment in Stunden:	Spontanes Sperren	Umgerechnet auf 1/2 Stunde: durchschnittl.:
1	2	22^{00} Uhr	1 1/2	5 mal	2 mal
	3	8^{18}	1 1/2	24 [2])	8
2	6	18^{54}	2	43 [3])	12
	8	10^{05}	1 1/2	41	14
3	9	1^{52}	1	1 [4])	1
	10	2^{56}	1	9	5
	12	5^{18}	1	0	0
	13	8^{02}	1	17	9
	15	18^{30}	1 1/2	2	1

Die Tabelle zeigt, daß der Star kurz nach dem Schlüpfen spontan sperren kann. Es kann schon wenige Minuten nach dem Freiwerden von Kopf und Hals erfolgen. Schon beim ersten Mal kann der Hals in kennzeichnender Weise senkrecht nach oben gestreckt werden und das Sperren von Piepsen begleitet sein. Meist ist jedoch das Sperren die ersten zwei bis drei Male weniger charakteristisch, der Hals wird nur schräg nach vorne gestreckt und der Schnabel oft unvollkommen geöffnet. Auch ist es dann meist nicht von Piepsen begleitet.

Wie die Tabelle zeigt, gibt es gute und schlechte „Sperrer", wahrscheinlich je nach der Konstitution der Tiere. So sperren auch in der späteren Entwicklung die Kümmerlinge viel weniger und müssen stärker

1) Moment des Freiwerdens von Hals und Kopf. Der Schlüpfprozeß ist damit nicht abgeschlossen, doch ist von diesem Zeitpunkt an das Sperren möglich.

2) Außerdem: 2 mal nach Geräusch.

3) Wie [2]).

4) Zwischen der 2. und 3. Stunde nach dem Schlüpfmoment noch 4 mal spontanes Sperren, zwischenhinein Sperren auf Außenreize.

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

gereizt werden als die kräftigen Geschwister. — Ein einziges der 9 Versuchstiere sperrte zunächst überhaupt nicht, und zwei Tiere bloß 1 und 2 mal spontan. Demgegenüber sperrten andere oft mehrmals hintereinander und schon nach wenigen Minuten aufs neue.

Die gewonnenen Ergebnisse stimmen gut mit der Angabe von Lorenz (1935, S. 194) überein, wonach der Jungvogel bei sehr vielen Vögeln, wenn sein Hunger gewisse Grade überschreitet, die Bettelreaktionen bringt, auch ohne daß er das Elterntier überhaupt sieht.

„Besonders groß sind darin herangewachsene Reiherjunge, die mit ihren Bettelbewegungen und -tönen stundenlang fortfahren, auch wenn die Eltern gar nicht in der Nähe des Nestes sind."

Bei solchem stundenlangem Betteln scheint es unwahrscheinlich, daß hier dauernd andere Auslöserreize an die Stelle der normalen elterlichen getreten sind, und ich vermute, daß es sich in diesen Fällen ebenfalls, wenigstens teilweise, um spontanes Verhalten handelt. Freilich ist hier zu berücksichtigen, daß sich die Geschwister gegenseitig zum Betteln reizen könnten (vgl. Abschnitt 6).

Die Spontaneität, d. h. das reizunabhängige Hervorbrechen einer erbkoordinierten Bewegungsfolge, nennt Lorenz (1937, S. 27) „Leerlaufreaktion". Sie ist nach diesem Autor aller Wahrscheinlichkeit nach für alle Instinkthandlungen bezeichnend, dagegen aus dem Reiz-Reaktionsschema des Reflexes nicht ableitbar. Lorenz spricht von der Möglichkeit einer inneren Kumulation eines reaktionsspezifischen Erregungsstoffes, der durch Ablaufen der Bewegung vernichtet oder unwirksam gemacht wird. Beim spontanen Sperren liegt es nahe, an eine Auswirkung von besonders starken Hungerreizen zu denken, wobei die Frage offenbleiben muß, wieweit spezifische Stoffe hierbei maßgebend sind. Da jedoch, wie später gezeigt werden wird, bei älteren Staren Hunger nicht zu spontanem Sperren führt, dürften bei den ganz jungen Nestlingen noch andere Innenfaktoren eine Rolle spielen.

Sowohl die Intensitätsverschiedenheit beim Sperren wie auch dessen Vorkommen unabhängig von Außenreizen sprechen gegen die reine Reflex- und für die Instinktnatur des Sperrens. Ferner spricht das spontane Auftreten des Sperrens dafür, daß der Altvogel auf Reize des Nestlings mit der Fütterung beginnt.

5. Spontaneität und Alter.

Es war von Interesse, festzustellen, ob das spontane Auftreten des Sperrens in jeder Altersstufe vorkommt oder nicht. Die erwähnten Versuche wurden deshalb auch mit älteren Tieren durchgeführt, die

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

schon an verschiedene auslösende Reize bei der Fütterung gewöhnt waren. Der Thermostat wurde bei ganz jungen Tieren auf 36—37°, bei etwas älteren auf 33—35° C gehalten, da zu große Wärme die älteren Tiere ziemlich inaktiv macht und kein normales Bild ergibt. Außerdem mußten die Tiere vor dem Versuch eine Zeitlang, in den meisten Fällen mindestens eine Stunde lang, fasten, so daß angenommen werden konnte, daß sie Hunger oder zumindest Appetit hatten. Auf die Auslöserreize sperren die Tiere nach solcher Fastenzeit im allgemeinen sehr intensiv. Auch wurden nach dem Versuch Kontrollversuche (Auslösung des Sperrens durch Außenreize) angestellt, um festzustellen, ob das Tier in „Sperrstimmung" war. Während des Versuches wurde jeder Vogel isoliert im Thermostaten gehalten. Die Beobachtungsdauer betrug je eine halbe Stunde. Tabelle 2, linke Hälfte, gibt eine Uebersicht über die Versuche. Die Experimente zeigen, daß die Tiere um den 4. und 5. Tag herum noch ab und zu spontan sperren, wenn auch öfters nicht sehr intensiv. Von den 7- bis 8-tägigen Tieren sperrte keines mehr spontan, obwohl zwei davon 2 und fast 3 Stunden hungerten. In den Kontrollversuchen konnte nach den Hauptexperimenten in allen Fällen durch verschiedene Reize Sperren ausgelöst werden wenn auch in einigen Fällen nicht ganz leicht. Im folgenden wird gezeigt, daß auch bei Gruppenversuchen das spontane Sperren mit zunehmendem Alter bis zum völligen Verschwinden abnimmt. Zudem hatte ich vielfach Gelegenheit, ältere flügge Stare im Käfig zu beobachten. Niemals sah ich eines der Tiere spontan sperren.

6. Reizen sich die Jungvögel gegenseitig zum Sperren?

Aus den geschilderten Untersuchungen ergab sich die weitere Frage, ob der Jungstar innerhalb der Gruppe von Geschwistern mehr sperrt als isoliert, wenn alle Außenreize, außer den von den Geschwistern erzeugten, fehlen. Der gleiche Versuch, der an isolierten Tieren durchgeführt worden war, wurde nun mit einer ganzen Brut angestellt. Nach einer Fastenzeit von 1—2 Stunden wurde die Versuchsgruppe während 30 Minuten auf „spontanes" Sperren hin geprüft. Um festzustellen, ob sich das zunehmende Alter auch innerhalb der Gruppenversuche in bezug auf das Sperren bemerkbar macht, wurden auch Bruten in den Versuch einbezogen, deren Individuen nicht isoliert geprüft worden waren.

Die Versuche wurden teils im Thermostaten ausgeführt, wo akustische Reize, die nicht von der Versuchsgruppe selbst ausgingen, ausgeschaltet waren; teils im Wärmekasten, wo sich eine Anzahl z. T.

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

Tabelle 2.

Isolierte Stare					Stare im Verband					
Nr. der Brut	Versuchs-tiere	Alter in Tagen	Fastenzeit v. Versuchsbeg.	Spontanes Sperren	Nr. der Brut	Zahl der Individ.	Alter in Tagen	Fastenzeit v. Versuchsbeg.	Sperren ohne normale Sperr-Reize	
6	Rot	4	1 h 48′	3 mal	6	5	4	1 h	33 mal	Thermostaten-Versuche 1—2 Bruten pro Versuch 29—30° C.
6	Gelb	4	1 h	4 mal	6	5	5	1 h	16 mal	
6	Citrongelb	5	1 h 48′	5 mal	6	5	10	1 h 30′	1 mal	
6	Orange	5	1 h 8′	2 mal	6	5	11	1 h 45′	4 mal	
6	Farblos	5	1 h	1 mal	13+14	5 + 5	3 + 4 ½	1 h 30′	19 + 14 mal	
13	Grün	7	1 h 7′	0 mal	13+14	5 + 5	6 + 5 ½	2 h	6 + 7 mal (schwach)	
13	Gelb II	7	33′	0 mal	13	5	8	1 h	8 mal	
13	Blau	8	2 h 5′	0 mal	14	3	7 ½	1 h 15′	1 mal	
13	Rot II	8	2 h 44′	0 mal	5	4	10	1 h	8 mal	
					6	5	8	1 h 45′	32 mal	Wärmekasten-Versuche ca. 23—25° C.
					6	5	11	1 h 15′	10 mal	
					5	4	12	1 h 45′	5 mal (+ 1 × n. spont.)	
					5	4	14	1 h 30′	5 mal (+ 3 × „	
					5	4	15	1 h 15′	1 mal	
					1—4	14	14	1 h 45′	1 mal	
					1—4	14	16	1 h 30′	1 mal	

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

älterer Stare und eine Krähe befanden. Die älteren Stare erzeugten durch ihr unruhiges Wesen öfters Geräusche und ließen auch häufig ihre schnarrenden Rufe hören. Die Wärmekastenversuche sind deshalb mehr rohe Gruppenversuche. Das Ergebnis ist in Tabelle 2 rechts enthalten.

Zunächst seien die Bruten 6 und 13 verglichen, die sowohl isoliert als im Verband geprüft wurden. Hier sind freilich nur die Thermostatenversuche vergleichbar, da die Temperatur im Wärmekasten geringer war.

Die 5 Individuen von Brut 6 sperrten 4- und 5-tägig isoliert insgesamt 15 mal spontan in einer halben Stunde. Im Verband sperrten sie 4-tägig zusammen in der gleichen Zeit 33 mal, also mehr als doppelt so oft; dagegen 5-tägig 16 mal, also ungefähr gleich wie isoliert. 10- und 11-tägig sperrt die ganze Gruppe nur noch 1- und 4-mal, also bedeutend weniger. —

4 Individuen von Brut 13 sperrten 7- und 8-tägig isoliert insgesamt kein einziges Mal, im Verband 8-tägig in der gleichen Zeit 8 mal. (Das 5. Individuum, das beim Gruppenversuch mitverwendet wurde, war ein schlechter Sperrer und das Ergebnis kann durch dieses Tier praktisch kaum beeinflußt worden sein.)

Die Versuche zeigen, daß von den Geschwistervögeln ein gewisser Anreiz zu vermehrtem Sperren ausgehen kann, teils wohl durch das Piepsen des sperrenden Geschwisters, teils durch Bewegungen der anderen Vögel (Zurechtsetzen etc.), obwohl durchaus nicht jede Unruhe im Nest Sperren zur Folge hat. Man kann das „Mitgerissenwerden" oft direkt beobachten: ein Vogel sperrt heftig spontan, darauf beginnt ein zweiter und dritter. Die „mitgerissenen" Tiere sperren nicht immer gleich heftig wie der erste Vogel.

Weiterhin zeigt die Tabelle, daß die ältere (6- bis 11-tägige) Gruppe deutlich weniger sperrt als die jüngere (4- bis 5-tägige) Gruppe. Auch die Intensität läßt hier nach. Die Reize, die von den Geschwistervögeln ausgehen, nehmen offenbar stark an Wirksamkeit ab, nachdem die Bereitschaft zu vollständig spontanem Sperren nachgelassen hat.

Bei den Wärmekastenversuchen ergibt sich bei der 8- bis 11-tägigen Gruppe (Brut 6) gegenüber der gleichalten Gruppe (Brut 6, 13, 14) im Thermostatenversuch ein vermehrtes Sperren, obwohl nur diejenigen Fälle in der Tabelle eingetragen sind, bei denen stärkere Reize (starkes Schnarren der älteren Stare) nicht wirksam sein konnten. Dies hängt wahrscheinlich weniger mit der niedrigeren Temperatur im Wärmekasten als mit der Anwesenheit einer größeren Zahl von Vögeln zusammen,

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

die auch bei geringem Lärm stets einige Unruhe erzeugen. Aber auch hier sehen wir, daß sich vom 14. Tage an ein auffallendes Zurückgehen des von besonderen Auslöser-Reizen unabhängigen Sperrens bemerkbar macht. Bei achtzehn 15- bis 16-tägigen Individuen erfolgte nur noch 2 mal Sperren ohne ersichtlichen äußeren Anlaß.

Bei diesen Versuchen zeigt sich die interessante Tatsache, daß die Leerlaufreaktion *nicht in allen Stadien der Ontogenese einer Instinkthandlung auftritt* und die Tendenz zum Leerlauf ständig abnehmen kann. Ich glaube, sagen zu dürfen, daß ein älterer Star, der jedoch noch vollständig vom Futterspender abhängig ist, bis zum Verhungern nicht mehr spontan sperren würde. *Hungerreize sind deshalb kaum die einzigen Auslöser des spontanen Sperrens.* Diese Annahme wird durch neuere Arbeiten, besonders von Levy (1938) gestützt. Dieser Autor stellte fest, daß Instinkte, die der Nahrungsaufnahme dienen, wie Saugen bei Kindern und jungen Hunden, Picken bei Kücken, gerade in der ersten Zeit ihres Auftretens eine Tendenz zum Ablaufen zeigen, die weit über daß bloße Nahrungsbedürfnis hinausgeht. Bei diesen Instinkten kommt es zunächst sehr leicht zu einem Ablaufen auf unspezifische Ersatzreize hin (Schwellenerniedrigung der Instinkthandlung, Lorenz 1937, S. 26). Es scheint demnach, daß es gerade in der Anfangsphase des Auftretens mancher Instinkthandlungen zu einer Ueberproduktion an spezifischer Erregung und somit in dieser Phase besonders leicht zur Schwellenerniedrigung kommt. Es ließe sich dies als Sicherungsmechanismus auffassen.

Beim Jungvogel z. B. ist dieses zeitliche Gefälle von der Spontaneität beim Sperren vom biologischen Standpunkt aus sehr „zweckmäßig“: Der Fütterungstrieb beim Altvogel muß nach dem Schlüpfen der Jungen zunächst möglichst intensiv aktiviert werden. Das spontane Sperren der Jungen trägt hierzu sehr wahrscheinlich bei. Ist der Fütterungstrieb aber einmal richtig im Gang, wird das spontane Sperren der Jungen biologisch überflüssig und die Existenz des Jungvogels ist völlig gesichert, wenn er auf die normalen Auslöser-Reize mit Sperren reagiert.

7. Die Auslöser-Reize des Sperrens.

Es sei vorausgeschickt, daß alle als Auslöser festgestellten Reize nicht jederzeit und nicht immer gleich intensiv das Sperren auslösen. Wie stark der Auslöser-Reiz wirkt, hängt in erster Linie vom Hungerzustand und ferner von der individuell verschiedenen Sperrbereitschaft des Jungvogels ab. Die Wirkung eines Aus-

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

löser-Reizes ist auch vom Alter des Vogels abhängig. Der gleiche Reiz, der z. B. bei einem 5-tägigen Star intensives Sperren auslöst, bleibt beim 18-tägigen Star unwirksam. Mehrmaliges Auslösen des Sperrens durch einen bestimmten Reiz innerhalb einer kurzen Zeitspanne hebt die Wirksamkeit temporär auf; es kommt zu einer Ermüdung.

1. Taktile Reize.

A. Einfache Berührungsreize. — Beim Jungstar sind bis zum vollen Oeffnen der Augen, also bis etwa zum 8. Tag, Berührungsreize als die stärksten Auslöser des Sperrens zu bezeichnen. Wirksam sind sowohl Körper-, Kopf-, Nacken- als auch Schnabelberührungen. Die Berührung des Schnabelwulstes wirkt meist am stärksten. — Nestlinge mit sehr geringer Sperrtendenz, die auf keine anderen Reize hin zum Sperren gebracht werden können, sperren auf mehrmalige Berührungen. — Uebereinstimmend stellte Lorenz (1935, S. 195) die gleiche starke Wirkung von Berührungsreizen beim Eichelhäher fest.

Die Berührungsversuche mit verschieden alten Staren wurden jeweils 20—25 Minuten nach einer Fütterung durchgeführt, wenn angenommen werden konnte, daß die Tiere wieder Hunger hatten. Neben den zahlreichen täglichen Zufallsbeobachtungen wurden 49 Berührungsversuche mit 6-, 7-, 8-, 10- und 11-tägigen Staren aus zwei verschiedenen Bruten ausgeführt. Davon verliefen 44 (89,8 %) positiv und nur 5 (10,2 %) negativ (bei vier 7- und 8-tägigen Staren, die in anderen Versuchen auch positiv reagiert hatten). — Versuche mit 13-tägigen und noch älteren Staren ergaben kein eindeutiges Resultat mehr, da die Tiere in diesem Alter bereits stark auf alle Bewegungsreize reagieren und man dann nicht sicher entscheiden kann, ob diese oder die taktilen Reize zum Sperren führten. Bei 13- bis 15-tägigen Tieren scheinen Berührungsreize immerhin noch etwas wirksam zu sein, während sie bei 16-tägigen und älteren Tieren höchstens gelegentlich ganz schwach, meist aber sicher unwirksam sind.

B. Schüttelreize. — Mit 2 Bruten wurden an verschiedenen Tagen Versuche angestellt, bei denen der als Nest dienende Blumentopf unter Vermeidung aller Geräusche etwa eine halbe Minute lang schwach geschüttelt wurde. Eine Brut (5 Individuen) wurde 10-, 11-, 12-, 13- und 14-tägig, die andere 11-tägig (5 Individuen) und 12-tägig (3 Individuen) eine Zeitlang nach einer Fütterung geprüft. Im ganzen wurden 12 Versuche ausgeführt. Sie verliefen alle positiv, d. h. es

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

sperrten bei allen Versuchen mindestens 2, meist aber mehr Individuen. Es war hierbei sehr kennzeichnend, daß in allen Fällen *mit zunehmender Dauer des Schüttelns* auch *die Zahl der sperrenden Individuen zunahm.* So sperrte durchschnittlich nach 2—7 Sek. 1 Tier, nach ca. 15—20 Sek. 3, nach 25—30 Sek. alle 5 Tiere. — Die Schüttelreize stellen im Grunde nichts anderes dar als rasch wiederholte Berührungsreize, so daß das Ergebnis durchaus zu erwarten war. Anders steht es mit den folgenden Erschütterungsversuchen, bei denen keine direkte Berührung stattfindet.

C. Vibrationsreize. — Es wurden 10 Versuche an 3 Tagen bei zwanzig 9- bis 10-tägigen und vier 7-tägigen Staren angestellt. Mehrmalige stärkere Erschütterung des Wärmekastens unter Vermeidung jeden Geräusches löste in keinem Fall Sperren aus. Außerdem blieb die häufig bei 2- bis 5-tägigen Staren durchgeführte Erschütterung des Versuchthermostaten immer unwirksam. Da unter natürlichen Bedingungen bei der Fütterung kaum Erschütterungen vorkommen dürften, sind sie als unbiologische Reize anzusprechen, und es ist deshalb verständlich, daß sie beim Star als Sperr-Reize keine Rolle spielen. Lorenz (1935, S. 182) macht bereits darauf aufmerksam, daß die Jungvögel je nach der Art des Nistens der betreffenden Art auf Erschütterungen positiv (hängendes Nest) oder negativ (Höhlennest) reagieren.

D. Anblasen. — Während Anhauchen bei 7- und 9-tägigen Jungstaren kein Sperren auslöste, sperrten 8-tägige Stare mehrmals auf leichtes Anblasen, das offenbar wie ein Berührungsreiz wirkt, wenn auch entsprechend schwächer.

2. Kältereize. — Systematische Versuche über die Wirkung von Kältereizen wurden nicht angestellt. Lorenz (1935, S. 182) bemerkt, daß die Jungen von Sperlingsvögeln manchmal zu sperren beginnen, wenn die wärmende Mutter sich so leise vom Neste entfernt hat, daß dadurch kein Reiz gesetzt wurde. „Da dann die Jungen erst nach einiger Zeit unruhig werden und schließlich zu sperren anfangen, so liegt mir der Gedanke nahe, daß in diesem Falle der Kältereiz die auslösende Ursache darstellt.“ — Nach gelegentlichen Beobachtungen, die ich machen konnte, scheinen Kältereize als Auslöser des Sperrens beim Star kaum eine Rolle zu spielen. Nimmt man einzelne Individuen oder ganze Bruten im Nest-Blumentopf aus dem Thermostaten (also aus einer Temperatur von etwa 36—37° C) und stellt den Topf geräuschlos auf den Tisch (Zimmertemperatur etwa 20°), so sperren sie nicht, auch wenn sie lange gefastet haben.

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

3. Akustische Reize. — Bis etwa zum 12. Lebenstag spielen akustische Reize neben taktilen als Auslöser des Sperrens die Hauptrolle. Die wirksamen Reize sind zwar recht unspezifisch, jedoch wirken nicht alle Geräusche. So sind es vor allem „Schieb-" und Kratzgeräusche, die sehr intensives Sperren auslösen. Außerordentlich stark wirkte z. B. bei 7- bis 14-tägigen Staren das Hin- und Herschieben des Wärmekasten-Deckels. Dies geschah auch dann, wenn nur so wenig geschoben wurde, daß kein Licht in den Kasten fiel. Bei den an 8 Tagen durchgeführten Versuchen (und zahlreichen nicht registrierten Beobachtungen) bewirkte dieses Schieben in allen Fällen eine deutliche Sperr-Reaktion bei einer Anzahl von Tieren. Lautloses Auf- und Zuschieben blieb wirkungslos. Auch das Hin- und Herschieben des Riegels, der zum Oeffnen und Schließen der Thermostatentüre diente und ein ziemlich lautes, metallenes Schiebgeräusch erzeugte, bewirkte in fast 100 % der zahlreichen Versuche Sperren. Oft genügte ein einmaliges Schieben, manchmal war eine Wiederholung notwendig. — Aehnlich wirkt auch das rasche Blättern in einem Block, ferner gelegentlich auch Kratzgeräusche beim Kratzen auf dem Deckel des Wärmekastens und Aehnliches. Pfeifen scheint höchstens ganz schwach zu wirken. Ganz erfolglos blieb auch mehrmaliges Klopfen an den Wärmekasten (10 Versuche mit 7—13-tägigen Tieren). Sehr wirksam erwies sich das automatische Einschaltgeräusch im Thermostaten (kurzer Knacks), das auch bei frischgeschlüpften Staren Sperren auslösen kann. —

In Uebereinstimmung mit diesen Ergebnissen stehen die Angaben von Hussey (1917), denen zufolge 3-tägige Junge einer Drosselart (*Hylocichla guttata*) auf kleine Geräusche, wie Rascheln von Papier, stärker sperrten als auf schärfere Geräusche wie Klopfen oder Piepsen. Selbstverständlich wirken auch biologische Reize, wie das Schnarren der älteren Stare, auslösend auf das Sperren, doch nicht merklich intensiver als die erwähnten Reize [1]).

Ungefähr um den 14. Tag herum hören die akustischen Reize auf, als Sperr-Auslöser zu fungieren. Wohl dienen die gewohnten Geräusche weiterhin noch längere Zeit als Futteranzeiger und lösen ein sehr lautes Schnarren aus. Zum Sperren genügen sie aber nicht mehr.

4. Optische Reize. — Das Oeffnen der Augen geschieht beim Star sehr allmählich. Um den 5./6. Tag zeigt sich ein ganz schmaler

1) Lorenz (1935, S. 182) fand, daß junge Dohlen durch den Lockruf der Eltern viel leichter zum Sperren angeregt wurden als durch andere Geräusche.

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

Lidspalt, der sich im Verlaufe der nächsten 3—4 Tage langsam vergrößert. 9- bis 10-tägige Junge können die Augen schon halb öffnen, 11- bis 12-tägige haben bereits ganz offene Augen. Von diesem Alter an war in erster Linie mit optischen Reizen als Sperr-Auslöser zu rechnen. Doch mußte die Möglichkeit berücksichtigt werden, daß auch vor dem Oeffnen der Augen Helligkeitsunterschiede vom Jungvogel wahrgenommen werden könnten.

A. Hell-Dunkel-Reize. — Die starke Wirkung des Auf- und Zuschiebens des Wärmekastens legte die Vermutung nahe, daß neben akustischen Reizen der Wechsel von Belichtung und Verdunkelung als Sperr-Auslöser dienen könnte. Diese Vermutung hat sich nicht bestätigt. Es wurden 10 Versuche angestellt mit 24 2- bis 3-, 4- bis 6- und 10- bis 12-tägigen Staren: Der Deckel der Wärmekiste wurde unter Vermeidung jeden Geräusches und jeder Erschütterung bei jedem Versuch rasch gehoben und kurz darauf rasch gesenkt. In keinem Fall wurde gesperrt.

Bei jungen eben geschlüpften und etwas älteren ca. 3- bis 8-tägigen Staren, die im Thermostaten im Halbdunkel auf spontanes Sperren geprüft wurden, wurde in zahlreichen Fällen nach Abschluß der „Spontankontrolle“ plötzlich mit einer Taschenlampe belichtet oder das Deckenlicht eingeschaltet. In keinem Falle wurde hierdurch Sperren ausgelöst. Auch das Ablöschen des Lichtes hatte keinen Einfluß, sofern Geräusche ausgeschaltet waren. Lichtreize, die vom Schlüpftag bis zum 5.—7. Tag möglicherweise durch die geschlossenen Lider dringen, haben also keinesfalls eine Wirkung in bezug auf das Sperren.

Mit zwei 8-tägigen Bruten (je 5 Individuen) wurde dann noch folgender Versuch angestellt. Der Versuchsraum war durch Abblenden einer Lampe stark verdunkelt. Das mit schwarzem Papier überkleidete Fenster wurde dann rasch geöffnet und nach kurzer Zeit wieder rasch geschlossen. Im ganzen wurden 19 Versuche angestellt. Beim Oeffnen sperrte keines der Tiere. Beim Schließen sperrten in 3 Fällen 1, in einem Fall 2, in einem Fall 3 der 10 Tiere. Da sich der Nesttopf zuerst in der Nähe des Fensters befand und beim raschen Schließen ein Luftzug entstand, vermutete ich, daß dieser das Sperren auslöste, da ja auch Anblasen auslösend wirken kann. Einer der Töpfe wurde weiter weggestellt, so daß der Luftzug ihn kaum treffen konnte. 7 der 19 Versuche wurden unter diesen Bedingungen ausgeführt und verliefen alle negativ. Dann wurde der Topf wieder in den Luftzugbereich des Fensters gestellt, und nun sperrten beim Schließen des Fensters 3 Tiere gleichzeitig. (Es ist hier nicht ausgeschlossen, daß ein ganz schwaches Geräusch, das beim Schließen entstand, in diesem Versuch mitwirkte.) Die nicht ganz eindeutigen Versuche bedürfen noch der Nachprüfung, besonders da einige Experimente in rascher Folge hintereinander ausgeführt wurden.

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

Immerhin darf gesagt werden, daß rasche Verdunkelung, sofern sie überhaupt wirksam ist, als Auslöser des Sperrens höchstens von ganz untergeordneter Bedeutung ist. Vielleicht gilt dies nur für den Star. Jedoch scheint mir die Angabe von Lorenz (1935, S. 194), wonach sehr viele junge Höhlenbrüter bei Verfinsterung zu betteln beginnen,[1]) einer Nachprüfung zu bedürfen. Es darf nämlich nicht vergessen werden, daß das Anfliegen des Elternvogels in den Höhleneingang sicher mit einem Geräusch verbunden ist. So wäre es sehr wohl möglich, daß dieses und nicht die gleichzeitige Verfinsterung das Sperren auslöst.

B. Bewegungsreize. — Ungefähr zwischen dem 11. und 13. Tag (je nach Individuum etwas variabel) beginnen Bewegungs-Reize die Auslöser-Rolle für das Sperren zu übernehmen. Jede Handbewegung, die vor den Augen des Tieres ausgeführt wird, löst dann Sperren aus, ebenso das Hin- und Herbewegen von Gegenständen. Eine genauere Prüfung der Wirkung von Bewegungsreizen wurde während 8 Tagen an 9 Bruten von je 2 bis 5 Individuen verschiedenen Alters vorgenommen. Es reagierten positiv mit Sperren auf Bewegungsreize: Brut 1—4, 8, 9: 12- und 13-tägig (vorher nicht geprüft); Brut 5: 11-tägig; Brut 6: erst 13-tägig (10- und 11-tägig nicht); Brut 7: 17-tägig (vorher nicht geprüft). Bei dieser Reaktion ist es vollständig gleichgültig, was bewegt wird.

C. Bildreize. — Im letzten Sperr-Stadium, ungefähr vom 20. Tage an, wenn also der Star voll ausgewachsen ist, setzt eine Phase ein, in der Bewegungsreize nur noch eine sekundäre, verstärkende Wirkung auf das Sperren ausüben. Sie genügen allein nicht mehr zur Auslösung. Das Sperren wird jetzt nur noch durch den Futterpinsel (oder ähnlich geformte Gegenstände) ausgelöst. Es setzt also ein Lernprozeß ein, der die Tiere befähigt, den Futterspender als Bild bzw. Gegenstand von anderen Gegenständen zu unterscheiden. *Die Auslösung der Sperr-Reaktion ist also auf dieser letzten Stufe von einer erlernten Reiz-Situation abhängig.*

Zusammenfassend kann man sagen, daß sich die Auslöser-Reize des Sperrens beim Jungstar in gesetzmäßiger Weise mit zunehmendem Alter ablösen und von den ursprünglichen zwei Sinnesgebieten (Tast-, Gehörsinn) auf ein neues (Gesichtssinn) übergehen. Die Reize sind zu

---

1) „für sie bedeutet eben die Verfinsterung des Höhleneinganges immer die Ankunft eines Elternvogels und wird triebmäßig in diesem Sinne beantwortet."

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

Beginn sehr unspezifisch und vielfältig. Sie nehmen mit der Zeit an Zahl immer mehr ab, so daß schließlich nur noch der futterspendende Gegenstand selbst das Sperren auslöst. Diese Befunde stimmen mit den Angaben von LORENZ (1937 a, S. 33) sehr gut überein, wonach „ein solches Hinzukommen von erworbenen, „bedingt" handlungsauslösenden Merkmalen zu den unbedingt wirkenden Merkmalen des angeborenen Schemas ungemein häufig ist"

8. Der Zusammenhang zwischen Sperren, Fütterung und Kotabgabe.

GROEBBELS (1927) spricht von einer sehr engen Koppelung des „Sperr-Reflexes" und des „Kotentleerungsreflexes" bei den Sperlingsvögeln. Er stellte an Eichelhähern durch Einspritzen von etwas Wasser in die Kloake fest, daß bei Hunger während des Sperrens die Entleerung je nach der Wassermenge nach $1^1/_2$– 6 Sek., in gefüttertem Zustand aber erst viel später, z. B. nach $3^1/_2$ Minuten erfolgte. Nach GROEBBELS besteht also eine Entleerungsbereitschaft während des Sperrens und das Fehlen derselben nach der Fütterung. Ebenso soll die Entleerung die Sperr-Reaktion für kurze Zeit hemmen. Der „Entleerungsreflex" trifft in seiner Koppelung mit dem „Kotabführreflex" des Altvogels zusammen.

Diese enge Verschränkung von Triebhandlungen zwischen Alt- und Jungvogel trifft für eine Anzahl von Singvögeln sicher zu. Doch dürfte eine Verallgemeinerung dieser Verhältnisse auf alle Passeres verfrüht sein.

Die Frage des Zusammenhanges zwischen Sperren, Fütterung und Entleerung wurde an 8 Bruten (34 Individuen) in aufeinanderfolgenden Altersstufen untersucht.

Insgesamt wurden 366 Kotentleerungen registriert. Es wurde sowohl unmittelbar nach als auch vor der Fütterung gekotet, sowie in den Fütterungsintervallen. Da der Wärmekasten bald nach jeder Fütterung geschlossen werden mußte, konnte eine große Zahl der in den Intervallen erfolgten Entleerungen nicht notiert werden, was bei den folgenden Zahlen zu berücksichtigen ist. — Von den 366 Fällen wurde nur 15 mal unmittelbar vor der Fütterung, also in engstem Zusammenhang mit dem Sperren gekotet, dagegen 247 mal unmittelbar nach einer Fütterung (nicht während des Sperrens) und 104 mal in Fütterungsintervallen. Bei diesen wurde 3 mal sicher spontanes Sperren und Piepsen unmittelbar vor und nach dem Koten festgestellt. In Wirklichkeit wurde freilich noch viel öfter in den Intervallen gekotet.

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

Es zeigt sich also eine Tendenz zur Entleerung, wenn das Tier eben etwas verschluckt hat. Meist kommt es schon nach ein bis zwei Pinseln voll Futter zur Entleerung. Während des Kotens wird nicht gesperrt. Nach der Entleerung sperrt das Tier, im Gegensatz zu den Befunden von Groebbels, gleich weiter.

Aus der Feststellung, daß sehr oft ohne Sperren und ohne Zusammenhang mit der Fütterung, dagegen nach einer Fütterung ziemlich regelmäßig gekotet wird, geht hervor, daß die Fütterung (und vielleicht hie und da das Sperren) die Entleerung erleichtert, aber nicht auslöst, wie dies auch bei Säugetieren oft der Fall ist. Das Sperren selbst scheint eine untergeordnete Rolle zu spielen. Die Aufregung durch die herannahende Fütterung erklärt auch, warum zuweilen schon vor der Fütterung gekotet wird.

Diese Befunde gelten vorerst nur für den Star. Bei anderen Singvögeln, z. B. bei der Amsel kommt Sperren während des Kotens vor, und bei Corviden oder Meisen z. B. ist der Zusammenhang zwischen Fütterung und Koten ein viel engerer.

9. Sperren und Orientierungsbewegungen.

Orientierungshandlungen, die ein Organismus ausführt, um sich in eine Lage zu bringen oder eine Lage aufrechtzuerhalten, die für den Ablauf einer Instinkthandlung notwendig ist, nennt Lorenz (1937 u. 1937a) Appetenzhandlungen („appetitive behavior", Craig 1918), da sie einem appetit-ähnlichen Zustand entspringen. Ein Frosch stellt sich z. B. vor dem Ablaufenlassen seiner Schnappreaktion zuerst mit den Augen, dann durch kleine Schritte mit seinem ganzen Körper symmetrisch zu dieser Fliege ein (Lorenz 1937a, S. 42). Die Appetenzhandlung ist hier eine angeborene Bewegungsreaktion auf bestimmte Außenreize, eine Taxis. Die Appetenzhandlung kann aber auch eine erlernte Orientierungsreaktion darstellen: Ein Vogel fliegt z. B. zu einer ihm schon bekannten Niststelle zurück, um dort die Instinkthandlung des Verbauens eines Halmes ablaufen zu lassen. Auch hier wird die Form der Handlung durch richtunggebende Außenreize (Orientierungsmarken) bestimmt. Zwischen angeborenen und erlernten Appetenzhandlungen bestehen alle Uebergänge. Da die meisten Instinkthandlungen von solchen Appetenzhandlungen eingeleitet oder begleitet werden, hat man sie bisher nicht begrifflich von der Instinkthandlung getrennt. Lorenz weist nun darauf hin, daß die Form der Instinkthandlung im Gegensatz zu der der Appetenzhandlung nicht von richtungsgebenden Außenreizen abhängig ist, sondern erbkoordiniert, durch Außenreize

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

demnach nicht veränderlich ist. Er trennt deshalb grundsätzlich (l. c. S. 18, 42, 47) die Orientierungsreaktionen im allgemeinen (auch die angeborenen) und die Appetenzhandlungen im besonderen von den Instinkthandlungen.

Daß diese von LORENZ wohlbegründete Trennung zu Recht besteht, ist unter anderem auch durch die Experimente von LORENZ und TINBERGEN (1938) gezeigt worden, denen es gelang, Taxis und Instinkthandlung bei der Einrollbewegung der Graugans zu trennen, da wo sie normalerweise stets gleichzeitig vorkommen.

Nun scheint mir eine Tatsache in gleichem Sinne zu sprechen: Es gibt Instinkthandlungen, bei denen eine Orientierungsreaktion, d. h. auch ein Appetenzverhalten zeitweilig völlig fehlt. Dieses Fehlen sowohl wie das spätere Hinzutreten von Orientierungsreaktionen im Bedarfsfall stützt die Annahme von der funktionellen Selbständigkeit beider Handlungstypen.

Die Sperr-Reaktion des jungen Sperlingsvogels ist ein Beispiel einer Instinkthandlung mit zeitweise fehlendem Appetenzverhalten. Zur Zeit des intensivsten Sperrens ist der Jungvogel teils gestaltlich, zur Hauptsache aber psychisch nicht in der Lage, eine Orientierungsreaktion zur Ermöglichung oder zur Aufrechterhaltung des Sperrens auszuführen. Das Appetenzverhalten des Jungvogels ist hier gewissermaßen auf den Altvogel übertragen, der in dieser Phase alle Orientierungshandlungen allein ausführen muß. Es ist äußerst eindrucksvoll, einen 9—10-tägigen Star, mit bereits offenen Augen, zu beobachten, dem der Futterpinsel vorgehalten wird. Wird der Pinsel etwas hin- und herbewegt, so verändert sich absolut nichts im Verhalten des Vogels. Er sperrt schräg aufwärts und ist psychisch absolut nicht imstande, den Bewegungen des Pinsels auch nur im mindesten nach der Seite oder nach vorwärts zu folgen.

Mit zunehmendem Alter setzen dann gewisse Orientierungsreaktionen ein. 1. Etappe: Mit rund 14 Tagen verfolgt der Star sperrend die Bewegungen des Pinsels mit dem Kopf, und bei einzelnen Individuen kommt es ganz ausnahmsweise zu aktivem Vorwärtsbewegen des Kopfes und Schnappen nach Finger oder Pinsel (vgl. unten). — 2. Etappe: Vom 16. Tage an, wenn also die Stare schon fast ausschließlich stehen, kommt der Star nicht herbei, wenn der Futterpinsel etwas weiter vor ihn hingehalten wird. „Es ist, als ob das Sperren an sich den Jungvogel an seinen Ort banne .“ sagt LORENZ (1935, S. 196). Ich kann diese Angabe voll bestätigen: Das Sperren hemmt deutlich die Ortsbewegung. Vom 18.—20. Tag bis zum Aufhören des Sperrens fliegen

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

dagegen die Stare mit Vorliebe zum Futterpinsel ans Gitter oder kommen ihm auf der Sitzstange entgegen. Dies geschieht jedoch vor Beginn des Sperrens. Während des Sperrens bleiben sie auch jetzt meist an Ort und Stelle, strecken aber ihren Hals u. U. weit vor, dem Pinsel entgegen und bringen Hals und Kopf je nach der Lage des Pinsels in jede beliebige Stellung. Ausnahmsweise konnte bei älteren Staren ein Hinhüpfen zum Pinsel während des Sperrens beobachtet werden. Das Herbeifliegen, Herankommen und Wenden des Kopfes nach dem Pinsel hat völlig den Charakter eines Appetenzverhaltens. Es ist durchaus nicht so, daß es sich bei diesem Verhalten um eine Erscheinung handelt, die der Instinkthandlung in einer bestimmten Phase ihrer Entwicklung zugeordnet und als deren Bestandteil aufgefaßt werden könnte; denn auch in der Zeit des Auftretens von Orientierungsbewegungen sind sie nicht streng an das Sperren gebunden und fallen auch sofort weg, wenn sie nicht gebraucht werden. Eine derartige Anpassung an Vorgänge der Umgebung fehlt jedoch einer Instinkthandlung.

Zusammenfassung: 1. Das Sperren tritt im ersten Lebensabschnitt ohne vorangehende oder begleitende Orientierungshandlung auf. 2. Etwa vom 14. Tag an kommen während des Sperrens Orientierungsbewegungen des Halses und Kopfes vor. 3. Das Herbeikommen zum Futterpinsel wird während des Sperrens gehemmt, fehlt vor dem 18. Tag überhaupt, ist nach dem Flüggewerden jedoch vor dem Sperren häufig.

Die an Staren gewonnenen Beobachtungen bestätigen die Feststellungen von Lorenz (1935, S. 195—196) an anderen Singvogelarten, bei denen die Hemmung von Orientierungshandlungen durch das Sperren z. T. noch ausgesprochener ist.[1])

Das zeitweilige Fehlen und das spätere Ausbleiben oder Auftreten je nach „Gebrauch" der Orientierungsreaktionen, sowie die Hemmung derselben durch das Sperren dürfte deutlich zeigen, daß es sich bei den Orientierungsbewegungen nicht um einen Bestandteil des Sperr-

1) „Besonders auffällig ist es, daß auch der flügge Jungvogel dem fütternden Menschen auch nicht um den Bruchteil eines Zentimeters entgegenkommt, solange er gerade sperrt und in den meisten Fällen auch nicht vorher, um zu sperren, auf einen zugeflogen kommt." „Nur von ganz wenigen Arten, und zwar durchweg bei solchen, deren Junge noch lange nach dem Ausfliegen der Eltern nachfolgen, lernen die flüggen Jungen allmählich, zum Sperren an den menschlichen Pfleger heranzukommen, aber auch diese tun es meist nur dann, wenn sie gerade nicht sperren."

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

Instinktes, sondern um eine von diesem grundsätzlich verschiedene Verhaltensform handelt.

10. Das Einsetzen des Schnappens und Pickens.

Bei Staren bis etwa zum 14. Tag wird die Zuschnapp- und Schluckbewegung ausschließlich durch Berührung des Schnabelinneren und zwar in erster Linie der Gaumenrinnen-Ränder und der Zungenumgebung ausgelöst (Abtastversuche mit feinem Pinsel an einer Reihe von Individuen). Man kann einem Star in diesem Alter den Futterpinsel direkt in den Schnabel halten, er sperrt unentwegt weiter, solange keine Berührung stattfindet und ist nicht imstande, das Futter zu packen.

Ungefähr vom 14. Tage an, schon mehrere Tage bevor der Star zu echten Pickbewegungen fähig ist, ist er gelegentlich imstande, aktiv und ohne vorangehende Berührung nach dem Futter zu schnappen, wenn der Pinsel vor dem Schnabel hin- und herbewegt wird. Dieses aktive Zuschnappen macht ihm aber sichtlich die allergrößte Mühe, und es wird vorher immer lange und wiederholt gesperrt. Dann neigt er den Kopf immer sperrend stark auf die Seite; dies ist das Zeichen, daß er zuschnappen wird. — Auch älteren, schon flüggen Staren, die längst selbständig fressen können, macht das Zuschnappen, wenn sie gerade sperren, immer noch Mühe, und es dauert dann oft noch 5—10 Sek., bis zugeschnappt wird.

Diese Schnappreaktion ist aus verschiedenen Gründen von Interesse. Wir sehen, daß sie zunächst rein reflektorisch verläuft und dann vom ursprünglichen Auslöser-Reiz unabhängig wird. Der Jungstar macht von diesem Moment an eine Phase durch, in der er fähig ist, das Futter aktiv vom Futterspender abzunehmen, also eine Mittelstufe zwischen ganz unselbständiger und selbständiger Nahrungsaufnahme erreicht. Diese Fähigkeit bleibt praktisch bedeutungslos, da die Sperr-Reaktion das aktive, nicht durch Berührung ausgelöste Zuschnappen fast vollständig blockiert.

Das Schnappen ist also nicht etwa eine Entwicklungsstufe des Sperr-Verhaltens, sondern eine funktionell vom Sperren völlig unabhängige Handlung. Analog verhält es sich mit der Pick-Reaktion, die sich vom Schnappen dadurch unterscheidet, daß der Schnabel kaum und nur im allerletzten Augenblick vor dem Zupacken geöffnet wird. Im Gegensatz zum Sperren ist das Picken eine Instinkthandlung, die ohne zumindest angedeutete Orientierungsbewegungen nicht vorkommt. Außerdem beginnt das Picken nicht etwa, wenn das Sperren aufhört, in Form

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

eines Ueberganges von der einen in die andere Reaktion. Das Picken setzt regelmäßig schon ein, wenn noch ausgiebig gesperrt wird, im allgemeinen um den 20. Tag herum, zuweilen auch erst später, je nach der Konstitution des Tieres (vgl. Tabelle 3, rechts). Dem selbständigen Aufpicken der Nahrung gehen rund 1—3 Tage voraus, in denen zwar nach allerlei gepickt wird, das Picken aber noch nichts mit der Nahrungsaufnahme zu tun hat. Im Gegenteil wird, wie Lorenz bereits feststellte (1935, S. 196), gerade dann am meisten gepickt, wenn die Vögel satt sind, also bald nach der Fütterung, und hauptsächlich dann, wenn der Pfleger nicht direkt vor dem Käfig steht und keine Reize wirksam sind, die das Sperren vorbereiten oder auslösen.

Um festzustellen, ob einfach „blind" irgendwohin gepickt oder irgendein Torfmullstückchen vom Boden aufgepickt wird, oder ob der Vogel für uns „auffällige" Bestandteile des Bodens als solche auffaßt und zum Aufpicken bevorzugt, wurden bunte Wollfadenstückchen und Zeitungspapierfetzchen auf dem Käfigboden verstreut. Die Vögel pickten nun vor allem nach diesen Bändchen und Fetzchen, mit Vorliebe auch an den eigenen oder geschwisterlichen Wollfaden-Marken an den Beinen, aber auch an den eigenen Zehen, ferner an weißen Flecken an der braunen Käfigwand usw. Von Anfang an ist eine große Picksicherheit festzustellen. Es berührt dann merkwürdig, daß beim Vorsetzen von Mehlwürmern in den ersten Minuten oder Stunden die Distanz oft scheinbar nicht genau abgeschätzt wird und die Vögel über den Mehlwürmern in die Luft oder auf den Rand des Tellerchens picken. Der Grund für das „halbe" Zupicken dürfte aber sehr wahrscheinlich in einer gewissen Angst vor den Mehlwürmern zu suchen sein, und das Danebenpicken auf den Teller-Rand ist sicher nicht ein wirkliches Verfehlen des Mehlwurms, sondern der Ausdruck dafür, daß eben zu dieser Zeit alle hervorstechenden Merkmale der Umgebung einen starken Anreiz zum Picken darstellen.

Nicht alle Stare picken nach beweglichen Dingen, wie Mehlwürmern, eher als nach unbeweglichen. Ich beobachtete Individuen, die zuerst vom Quarkfutter pickten und dann noch viele Tage keine Mehlwürmer annahmen. Andere, die mit Mehlwürmern begannen, fraßen lange nur diese und nahmen das andere Futter nur sperrend an. Schließlich gab es solche, die ziemlich gleichzeitig beide Futtersorten aufpickten.

Das Picken wird durch das Sperren in der ersten Zeit außerordentlich stark gehemmt. Vögel, die schon längst selbständig fressen, sind nicht imstande, das Futter vom gewohnten Futterpinsel abzupicken, sondern sperren diesen hilflos an.

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

Lorenz (1935, S. 196) beobachtete sogar (bei Dohlen?), daß durch den Anblick des Pflegers der Sperrtrieb andauernd ausgelöst und dadurch dem Vogel die Möglichkeit des Selbstfressens so vollkommen blockiert wird, daß ein solcher Vogel buchstäblich eher verhungert als selber frißt, obwohl er sich vorher tagelang selbst ernährt hat.

Beim Star trifft dies nicht in so ausgesprochenem Maße zu. Der Anblick des Pflegers hindert ihn nicht am selbständigen Fressen. Nur der Anblick des Futterpinsels hemmt das Picken.

Erst bei deutlicher Abnahme der Sperrtendenz wird das Futter immer leichter vom Futterpinsel abgepickt. — Sowohl die starke Hemmung des Pickens durch das Sperren, wie die zeitliche Ueberkreuzung beider Reaktionen zeigen die vollständige Selbständigkeit beider Verhaltensweisen.

11. Dauer und Abbau des Sperrens.

Nach Heinroth (1924—28, I, S. 228) erlischt der Sperrtrieb beim Star nach 4 Wochen. Dies dürfte die normale Durchschnittszeit sein. Doch konnte ich feststellen, daß die Dauer des Sperrens außerordentlich variieren kann.

Der Abbau des Sperrens ist durch verschiedene Merkmale gekennzeichnet. Während der Schnabel fast bis zum völligen Erlöschen der Reaktion weit geöffnet wird, fallen andere Begleiterscheinungen plötzlich oder allmählich aus. Das auffälligste Symptom der abnehmenden Sperrtendenz ist das Seltenerwerden des Schnarrens, das das Sperren begleitet. Ein 18- bis 20-tägiger Star schreit laut schnarrend und fast ununterbrochen, sobald der Pfleger mit Futter erscheint, sowohl während des Sperrens als in den Intervallen. Das Schnarren in den Intervallen setzt beim Abbau allmählich immer mehr aus, so daß schließlich fast nur noch während des Sperrens geschnarrt wird. Außerdem wird das Schnarren allmählich leiser und kann bei einzelnen Individuen in hohe Zwitschertöne übergehen. Im allgemeinen wird in der letzten Sperr-Phase nur noch lautlos gesperrt. Ausnahmsweise beobachtete ich bei einem Exemplar (Lila 83), das nach dem 42. Tag keine Spur von Sperren mehr zeigte, ein leises aber anhaltendes Schnarrgeräusch während des Abpickens vom Futterpinsel noch bis zum 53. Tag.

Ein weiteres Abbaumerkmal besteht darin, daß der Star immer seltener zum Futterpinsel kommt und sogar während des Sperrens etwas zurückweicht. Der Schnabel wird während einer immer knapperen Dauer aufgesperrt und das Tier läßt sich nicht mehr oft hintereinander das Futter mit dem Pinsel einführen. Außerdem wird immer seltener

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

und schließlich überhaupt nicht mehr mit den Flügeln die charakteristische Bettelbewegung ausgeführt.

Die geringere Sperrtendenz zeigt sich auch in einem immer häufigeren Abpicken des Futters vom Futterpinsel. Dieser wird als Futterspender keineswegs vergessen. Die meisten Stare fliegen noch lange nach dem Erlöschen des Sperrens zum Pinsel, wenn das Sperren in früherem Alter erlischt. — Während nun ursprünglich nur gepickt wurde, wenn der Vogel satt war, wird jetzt umgekehrt erst gesperrt, wenn der erste Hunger gestillt ist. Es mag aber sein, daß hierbei nicht der Sättigungsgrad die Hauptrolle spielt, sondern die Gewohnheit, zwischen den Pinselfütterungen selbständig zu fressen, so daß zunächst die nunmehr gewohnte Reaktion einsetzt. Außerdem nimmt aber die Picktendenz offenbar immer stärker zu und überdeckt die noch vorhandene Sperrtendenz. Bei manchen Staren glaubt man zunächst, der Sperrtrieb sei schon erloschen. Füttert man aber während mehrerer Minuten, so beginnt das Tier wieder zu sperren. Es muß offenbar der „Appetit" auf das Picken zuerst befriedigt sein, bevor die schwächere Tendenz, zu sperren zum Ausdruck kommen kann. Aehnlich wie beim jungen Star die Fähigkeit des Zuschnappens und Pickens fast latent bleibt, kommt es auch beim Sperren zu einem „Fast-Latenz-Stadium".

Im letzten Sperr-Stadium wird der Schnabel nicht mehr voll, sondern nur noch $^1/_2$ oder $^1/_4$ geöffnet und sofort zugepickt, wenn der Pinsel sich vor dem Schnabel befindet. Ein Einführen des Futters in den Schnabel ist auf diesem Stadium nur noch ausnahmsweise bei sehr raschem Vorgehen und schließlich überhaupt nicht mehr möglich. Das schwache Oeffnen des Schnabels vor dem Zupicken, das sich besonders leicht einstellt, wenn der Pinsel nicht gleich erreichbar ist, kann als „Sperr-Rudiment" oft noch längere Zeit andauern.

Der ganze Abbauprozeß des Sperrens ist demnach ein komplizierter und an sehr verschiedenen Teilprozessen der Gesamthandlung angreifender Vorgang. Eine strenge Gesetzmäßigkeit bei der Reihenfolge des Abbaues der Teilvorgänge konnte nicht festgestellt werden. Außerdem ist die Dauer des Abbaues sehr verschieden. Er kann in 3 Tagen vollzogen sein oder sich über Wochen ausdehnen.

Bei in Käfigen gehaltenen Staren ist die Gesamtdauer des Sperrens stark von der Beziehung zum Menschen abhängig. Je älter ein Jungstar dem Neste entnommen wird und je stärker seine Fluchttendenz vor dem Menschen bereits ausgebildet ist, umso rascher wird die Sperr-Reaktion im allgemeinen abgebaut. Von drei 16-tägig dem Neste entnommenen Jungstaren, sperrte nur einer am 17. Tag noch normal.

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

Dann setzte bereits der Abbau ein. Vom 30. Tag an waren keine Sperr-Rudimente mehr festzustellen. Der zweite Star sperrte von Anfang an nicht mehr typisch und zeigte nur noch Sperr-Ueberreste. Der dritte sperrte überhaupt nicht mehr, sondern pickte das Futter vom Pinsel ab und ging bald zu ganz selbständigem Fressen über. Von 3 weiteren 15-tägig dem Nest entnommenen Staren begann bei einem die Uebergangsphase schon am 21. Tag und war am 26. Tag bereits zu Ende. Der zweite hörte am 35. Tag mit Sperren auf, während beim dritten die Sperr-Reaktion ebenso lange anhielt wie bei jung aufgezogenen Staren.

Auch bei jung aufgezogenen Staren, die bereits selbständig fressen können, kann man öfters beobachten, daß sie bei der geringsten Unruhe, Erschrecken usw. keine Sperr-Tendenz zeigen und eher zum Picken geneigt sind. —

Diese Abhängigkeit des Sperr-Ablaufes von der Beziehung des Tieres zum Menschen ist ein Beispiel dafür, daß der Ablauf eines Instinktes durchaus nicht nur von den speziellen Auslöser-Reizen, sondern sehr stark auch von einer psychischen Grundstimmung abhängt. Man kann zum Beispiel einem sich drückenden Jungstar vergeblich Futter hinhalten, das Sperren wird völlig unterdrückt. Die geschilderten Beobachtungen weisen bereits darauf hin, daß das „Alter" der Sperr-Reaktion durch Außenfaktoren mitbestimmt werden kann. Im folgenden werden Versuche besprochen, die dies sicherstellen.

Es ist bekannt (vgl. Lorenz 1931, S. 83), daß vom Menschen aufgezogene Jungvögel meist länger sperren als freilebende. Diese Frage wurde experimentell geprüft. Nach obigen Feststellungen lag die Vermutung nahe, daß die häufige Auslösung des Sperrens das Picken unterdrückt. Zudem befinden sich mit dem Pinsel oft gefütterte Tiere nie im Hungerzustand und fühlen dehalb keinen Drang, häufig selbständig Futter aufzunehmen. Gewinnt aber die Picktendenz nicht die Oberhand, so müßte das sonst latent gewordene Sperren über die normale Zeit hinaus erhalten werden können.

Die Versuche bestätigten diese Annahme. Es wurden zwei Gruppen von Jungstaren gebildet. Beiden Gruppen stand dauernd genügend Futter zum Selbstfressen zur Verfügung, um die Möglichkeit auszuzuschließen, daß die eine Gruppe aus Hunger länger sperrt als die andere. Die eine Gruppe wurde im Alter von $3^1/_2$—4 Wochen fast ganz sich selbst überlassen und nur noch 1 mal täglich mit dem Pinsel

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

Tabelle 3.

	Versuchstier	Typisches Sperren bis zum n.ten Alterstag:	Deutlicher Abbau des Sperrens vom n.ten zum m.ten Alterstag:	Selbständiges u. erfolgreiches Aufpicken des Futters vom n.ten Alterstag an:
Alle 1 bis 2 Stunden Fütterung mit Pinsel (in den letzten 4—5 Versuchswochen (Aug./Sept.) in größeren Abständen. Die Klammern umfassen Geschwister.	Blau 77	56	57—76	20
	Oliv 85	77	78—134 [1])	24
	Weiß 87	51	52—66	21
	Rot 45	49	50—107	24
	Blau 46	49	50—122	24
	Farblos 96	56	57—128 + ? [2])	32
	Rot 200	52	53—88 + ? [3])	32
	Rot 47	50	51—120 [4])	31
	Grün 86	52	53—97	32
	Blau 91	32	33—34	32
	Gelb 95	20	21—25	21?
nur einmal täglich (zur Kontrolle) Fütterung mit Pinsel (z. T. einige Tage vorher nur wenige Pinselfütterungen). v. 27. Alterstag an	Gelb 78	35	36—48	24
	Rot 79	29	30—31	27
	Blau 80	29	30—35	19
	Weiß 82	28	29—42	24
	Hellblau 84	28	29	20
v. 23. Alterstag an	Weiß 75	22	23—24	20
	Orange 81	26	27—35	19
	Lila II 83	27	28—42	20
	Rot 88	23	24—26	21
	Grün 90	22	23—31	20
v. 28. Alterstag. an	Lila 73	30	31—38	21
	Schwarz 76	32	33	21
	Weiß 81	25	26—32	24
	Blau 98	25	26—29	21

gefüttert. Die zweite Gruppe wurde durchschnittlich alle 1—2 Stunden mit dem Pinsel gefüttert [5]).

Das Ergebnis ist in Tabelle 3 zusammengestellt. *Es zeigt sich, daß bei den nur einmal kontrollierten Tieren, die den ganzen Tag selbständig fressen mußten, der Abbau des Sperrens um viele Wochen früher erfolgt als bei den dauernd mit dem Pinsel gefütterten Tieren.* Wie aus der Tabelle hervorgeht, hängt die Dauer des Sperrens durchaus

1) Der Versuch wurde am 134. Alterstag abgebrochen. Der Star sperrte zwar nur selten, ließ sich aber das Futter noch in den Schnabel einführen.

2) Das Versuchstier flog vor dem endgültigen Verschwinden der Sperr-Reaktion am 128. Alterstag ab.

3) Das Versuchstier flog vor dem endgültigen Verschwinden der Sperr-Reaktion am 89. Alterstag ab.

4) Versuch abgebrochen. Nur noch minime Sperr-Rudimente.

5) Frl. Lucky Vischer, die nach meiner Abreise von Basel in freundlicher Weise die Protokolle dieser Versuche von Anfang August bis Mitte September weitergeführt hat, sei für ihre tätige Mithilfe aufs beste gedankt.

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

nicht mit dem Auftreten des Pickens zusammen: Es gibt Stare, die früher als ihre Geschwister selbständig Nahrung aufpicken, aber dann viel länger sperren als diese.

In beiden Versuchsgruppen gibt es Extreme. Z. T. hängen sie mit bereits erwähnten Faktoren zusammen (spätere Gefangensetzung bei Blau 91 und Gelb 95); z. T. sind vermutlich rein physiologische Prozesse maßgebend, so z. B. bei dem langen, bis zum 48. Tag dauernden Abbau des Sperrens bei Gelb 78, der der „Selbständigen Gruppe" angehörte.

Trotz dieser Extreme ist das Gesamtbild völlig eindeutig. Das Resultat besagt also: Der Pickinstinkt kann künstlich durch häufiges Auslösen des Sperrens und durch geringen Gebrauch so hintangehalten werden, daß er nicht über das Sperren dominiert. Die Dauer des Sperrens kann dieserart bedeutend verlängert werden. *Die Stärke der Sperr- und Picktendenz kann künstlich durch Außenbedingungen beeinflußt werden.* Dies wirft ein Licht auf die Verhältnisse im Freiland. Offenbar erlischt der Fütterungstrieb der Altvögel zuerst, und die Jungvögel gehen infolgedessen zum ausschließlichen Picken über.

Man hat das Sperren bisher als ein rein larvales Verhalten betrachtet. Sieht man aber einen bereits in vorgerücktem ersten Federwechsel stehenden fast 3 Monate alten Star noch ganz normal sperren, so muß man sich fragen, ob die Sperr-Fähigkeit überhaupt erlischt und im eigentlichen Sinne „larval" ist. Vielleicht wird sie durch das Ueberwiegen der Picktendenz in ein unter natürlichen Bedingungen ständiges Latenzstadium versetzt, wie etwa Männlichkeitsfaktoren beim weiblichen Vogel.

Für diese Vermutung spricht, daß bei manchen Singvögeln, wie etwa beim Fliegenschnäpper, Rotkehlchen u. a. das Sperren in einem viel späteren Lebensabschnitt, während der Brutzeit wieder auftritt. Das Weibchen verläßt in diesen Fällen das Nest nicht und wird vom Männchen gefüttert. Hierbei sperrt das ♀ in ganz ähnlicher Weise wie ein älterer Jungvogel. Leider gibt es hierüber fast gar keine genauen Angaben. In der Zeitschrift „Zoo" (Vol. 2, Nr. 1, p. 46) findet sich eine Aufnahme eines Grauen Fliegenschnäppers (von F. Pitt), der das Weibchen auf dem Nest mit einer Libelle füttert. Das ♀ hält den Schnabel weit geöffnet, genau wie ein sperrender Jungvogel.

Dieses Wiederauftreten juveniler Verhaltensweisen in der Brutzeit spricht dafür, daß möglicherweise hormonale Prozesse neben Außenfaktoren die jeweilige Stärke der Sperr- und Picktendenz mitbestimmen. Diese Annahme wird auch durch die Feststellung gestützt, daß ausnahmsweise manche Stare ziemlich plötzlich mit Sperren aufhören,

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

obwohl sie ständig mit dem Pinsel gefüttert werden, z. B. Lila 74 am 31. Tag (in Tab. 3 nicht enthalten, da das Sperren vor Ansetzen der Versuche ausblieb). Dieses plötzliche Umschalten von der einen zu der anderen Reaktion ohne ersichtlichen Anlaß, macht stark den Eindruck, als hätten sich im Tier irgendeine wesentliche physiologische Umstellung vollzogen. Zur Klärung dieser Fragen sind weitere Experimente notwendig.

12. Zusammenfassung.

Das Sperren ist ein Bewegungskomplex, dessen einzelne Teilhandlungen lose miteinander verbunden sind. Je nach dem Erregungsgrad wechselt die Intensitätsstufe des Bewegungsablaufes, sodaß u. U. manche Teilhandlungen ausfallen können.

Das Sperren kann in den ersten Lebenstagen des Stars spontan, d. h. ohne nachweisbare Außenreize auftreten. Die Tendenz zum spontanen Ablaufenlassen des Sperrens nimmt mit zunehmendem Alter ab und verschwindet schließlich ganz.

Intensitätsverschiedenheit und spontanes Auftreten kennzeichnen das Sperren als Instinkthandlung.

Die Jungstare reizen sich gelegentlich gegenseitig zum Sperren. In den ersten Tagen sperren isolierte Tiere insgesamt weniger als im Verband.

Die Auslöser-Reize des Sperrens werden beschrieben (S. 535). Berührungs- und akustische Reize wirken bis etwa zum 14. Tag als Auslöser. Sie werden dann während einiger Tage durch unspezifische Bewegungsreize und schließlich durch spezifische Bildreize abgelöst. Die Auslöser nehmen mit der Zeit immer mehr ab, so daß schließlich nur noch der futterspendende Gegenstand das Sperren auslöst.

Zwischen Fütterung und Entleerung besteht ein loser Zusammenhang: Es wird ziemlich regelmäßig nach einer Fütterung gekotet, oft aber auch in den Fütterungsintervallen. Das vor der Fütterung erfolgende Sperren kommt als Auslöser der Entleerung kaum in Betracht.

Orientierungsbewegungen, die das sperrende Tier dem Futter näher bringen könnten, fehlen in den ersten 14 Tagen beim Jungstar ganz. Von da ab kommt es zu Orientierungsreaktionen (Verfolgen des Pinsels mit Hals und Kopf). Das Herbeikommen zum Futterpinsel wird jedoch durch das Sperren stark gehemmt; vor dem Sperren kommt es später nach dem 18. Tage häufig vor, während des Sperrens jedoch nur ganz ausnahmsweise. Die Orientierungsbewegungen bilden nicht einen Bestandteil des Sperrinstinktes, sondern eine von diesem grundsätzlich verschiedene Verhaltensform.

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

Schnappen und Picken setzen um den 20. Tag ein, wenn der Star noch gut sperrt. Beide Reaktionen werden durch das Sperren in der ersten Zeit äußerst stark gehemmt. Diese Hemmung und die zeitliche Ueberkreuzung beider Reaktionen beweisen die vollständige Selbständigkeit beider Verhaltensweisen.

Der Abbau des Sperrens wird beschrieben (S. 547). Die Dauer des Sperrens ist abhängig von der Beziehung des gefangenen Stars zum Menschen. Sie ist ferner durch bestimmte Außenfaktoren beeinflußbar. Die Sperr-Reaktion kann durch regelmäßiges häufiges Auslösen lange über die normale Zeit hinaus erhalten bleiben. Durch Ausschaltung von Reizen, die das Sperren auslösen, kann die Dauer des Sperrens verkürzt werden.

Schrifttum.

Craig, W. Appetites as Constituents of Instincts. Biol. Bull. **34** (1918).

Groebbels, F. Zur Physiologie des Sperr- und Entleerungsreflexes der Vögel. Pflüg. Archiv. f. ges. Physiol. **216**, 774—777 (1927).

— Der Vogel. Berlin 1932.

Heinroth, O. Die Vögel Mitteleuropas. Berlin 1924—1928.

Hussey, R. F. A study of the reaction of certain birds to sound stimuli. Journ. of Anim. Behav. **7**, 207—219 (1917).

Levy, D. M. On instinct-satiation: An experiment on the pecking behavior of chickens. J. gen. Psychol. **18**, 327—348 (1938).

Lorenz, K. Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. Journ. f. Ornith. **79**, 67—127 (1931).

— Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Ebenda **83**, 137—413 (1935).

— Ueber die Bildung des Instinktbegriffes. Naturwiss. **25**, H. 19, 20, 21. (1937).

— Ueber den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheor. Ser. B. Nr. II. 17—50 (1937 a).

Lorenz, K. und N. Tinbergen. Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. Z. f. Tierpsychol. **2**, 1—29 (1938).

Niethammer. Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. I. Passeres. Leipzig 1937.

Portmann, A. Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem. Acta biotheor I. 59—90 (1935).

— Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem. Verh. Schweiz. Nat. Ges. Solothurn (1936).

— Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. Rev. de Zool. **45**, 273—348 (1938).

Stresemann, E. Aves, in Kükenthal's Handbuch der Zoologie VII. 2. Hälfte. Berlin u. Leipzig 1927—1934.

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): Holzapfel Monika

Artikel/Article: Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars 525-553